АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ
ОБЩЕСТВО
СВЕРДЛОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫПУСК ЧЕТВЕРТЫЙ

СВЕРДЛОВСК
1966

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ
ОБЩЕСТВО
СВЕРДЛОВСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЗАПИСКИ
Свердловского отделения Всесоюзного Ботанического общества

ВЫПУСК ЧЕТВЕРТЫЙ

ВОПРОСЫ
ФИЗИОЛОГИИ И ГЕОБОТАНИКИ

СВЕРДЛОВСК
1966

ПРЕДИСЛОВИЕ

Четвертым сборником научных трудов Свердловское отделение Всесоюзного ботанического общества продолжает публикацию своих «Записок». Основное содержание этого выпуска составляют статьи по физиологии растений и геоботанике; кроме того, в разделе «краткие сообщения» помещены заметки по смежным отраслям ботаники, так или иначе затрагивающие упомянутые научные дисциплины или имеющие значение для их дальнейшего развития.

Авторы сборника посвящают свой скромный труд пятидесятилетнему юбилею Всесоюзного ботанического общества, отмеченному советской общественностью в конце 1965 г.

Печатается по постановлению
редакционно-издательского совета
Уральского филиала АН СССР

Ответственный редактор **П. Л. Горчаковский**

Редакционная коллегия:
Л. И. Вигоров, П. В. Лебедев, С. А. Мамаев, А. Т. Мокроносов

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

А. Т. МОКРОНОСОВ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ ПРИМЕНЕНИЯ ИЗОТОПА УГЛЕРОДА-14 ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА

Применение изотопа углерода-14 для изучения различных сторон метаболизма растений ускорило решение многих проблем физиологии и биохимии растений. Особенно большой успех принесло применение радиоуглерода (как индикатора) при расшифровке путей углерода в фотосинтезе, его судьбы в постфотосинтетических процессах, вторичных синтезах, исследовании передвижения веществ и т. д.

Богатый методический опыт по применению C^{14} для изучения углеродного питания уже неоднократно обобщали и анализировали многие исследователи. В сводках О. В. Заленского и др. (1955), А. А. Ничипоровича (1955), С. Л. Комара (1957), С. Аронова (1959) и других рассматривались техника введения C^{14} в метаболические пути растения, методика фракционирования, количественного анализа и деградации меченых метаболитов.

Большое значение для обоснования методов радиоактивных индикаторов имело изучение «изотопных эффектов», показавшее, что эти эффекты не приводят к каким-либо качественным изменениям в ходе обмена, и изотоп-индикатор в живых организмах воспроизводит метаболический путь исследуемого элемента. Интервал индикаторных доз, в котором ионизирующая радиация, создаваемая изотопом-индикатором, не вызывает существенных изменений в метаболизме, оказался также достаточно высоким. В длительных опытах, когда растение подвергается хроническому воздействию радиации, В. В. Рачинский (1963) считает таким интервалом 10^{-7}—10^{-5} *кюри/л*. При кратковременных экспозициях, например, изучении фотосинтеза в среде $C^{14}O_2$, эта величина может быть увеличена на несколько порядков без существенных физиологических последствий. Решение этих принципиальных вопросов позволяет уверенно применять углерод-14 для изучения углеродного метаболизма. Поэтому большое значение сохраняет дальнейшая разработка методики работы с радиоуглеродом.

В изучении фотосинтеза быстро развивается направление, связанное с исследованием своеобразия продуктов ассимиляции CO_2 при разных экологических режимах. В своей связи необходима разработка простых, удобных и надежных в полевых и экспедиционных условиях методов использования углерода-14 для изучения не только интенсивности поглощения CO_2, но и для определения кинетики реакций, составляющих путь углерода в фотосинтезе, соотношения продуктов ассимиляции CO_2, их передвижения и постфотосинтетической метаболизации — в различных экологических режимах, при естественных условиях обитания растений.

В практике лаборатории фотосинтеза Уральского университета в 1958—1960 гг. были разработаны или модифицированы некоторые методические и технические приемы работы с углеродом-14 при изучении различных звеньев углеродного питания растений. Эти приемы мы успешно использовали в лабораторных, полевых и экспедиционных условиях и поэтому нашли полезным описать их в специальной работе.

Основные методические задачи при работе с $C^{14}O_2$ сводятся к технике введения C^{14} в метаболические пути изолированного листа или целого растения и к последующему радиохимическому анализу. В большинстве экспериментов при изучении фотосинтеза необходимо обеспечить при коротких экспозициях — от 1 до 300 *сек* — поглощение листом такого количества $C^{14}O_2$, чтобы растительный материал имел высокую удельную радиоактивность, достаточную для радиохимического анализа и деградации отдельных соединений.

Широко применяемый прибор О. В. Заленского с сотрудниками (1955), работающий по замкнутому циклу, предназначен для радиометрического определения величины потенциального фотосинтеза. Листья растений в этом случае после коротких экспозиций имеют низкую радиоактивность и непригодны для анализа меченых продуктов. Аналогичный метод, предложенный Ю. И. Новицким (1956), позволяет получить листья с высокой активностью, однако в этом случае трудно набрать в короткий срок достаточное для анализа количество растительного материала.

При коротких контактах листа с $C^{14}O_2$ вполне оправдано применение замкнутых камер с очень высокой удельной активностью по C^{14}. Применение насыщающих фотосинтез концентраций углекислоты и точное дозирование $C^{14}O_2$ позволяют проводить серийные экспозиции и получать листья с высокой радиоактивностью даже при экспозициях 1^{-10} *сек*. Этот принцип успешно применил Н. Г. Доман (1959). Он особенно удобен при изучении кинетики C^{14} в фотосинтезе, когда после короткого «глотка» $C^{14}O_2$ листья экспонируются в обычной атмосфере. Этот прием успешно может использоваться в полевых экологических исследованиях.

КОРОТКИЕ ЭКСПОЗИЦИИ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ ПРИ ВЫСОКОЙ КОНЦЕНТРАЦИИ $C^{14}O_2$

Для экспериментов этого рода удобно использовать прибор (рис. 1, *А* и *Б*), описанный ранее (Мокроносов, 1962). Прибор имеет газгольдер с газовой смесью *1*, содержащий $C^{14}O_2$ из расчета от 0,5 до 2 *мккюри* на 1 *мл*, листовую камеру *2*, закрываемую каучуковой пробкой с трехходовым краном *3*, и стеклянную грушу с ртутью *4*. При работе срезанный лист помещается в камере, воздух из нее вытесняется ртутью. Кран *3* устанавливается на связь камеры с газгольдером. При опускании груши радиоактивный газ входит в листовую камеру и после экспозиции вытесняется обратно в газгольдер. Переключением крана и опусканием груши в нижнее положение в камеру вводят нерадиоактивный воздух. Таким образом, газовая смесь используется многократно. При удачной сборке прибора возможны 2—5-секундные экспозиции. Листья получают высокую радиоактивность (10—50 тыс. *имп/мин* на 100 *мг* сухого веса), и последующее выдерживание их в атмосфере без $C^{14}O_2$ позволяет следить за метаболическими путями «глотка». Этот прибор удобен также для изучения продуктов темновой фиксации при 5—20-минутных экспозициях в темноте. При небольшом объеме газгольдера (удобно использовать склянку Тищенко, как на рис. 1, *А*) требуется си-

стематическая «дозарядка» $C^{14}O_2$, для осуществления которой прибор снабжен особым приспособлением (рис. 1, *А*, *Б*). Поэтому лучше работать с газгольдером 3—5 *л* (рис. 1, *Б*), который после введения 3—5 *мккюри* C^{14} может использоваться без перезарядки для 500—1000 экспозиций.

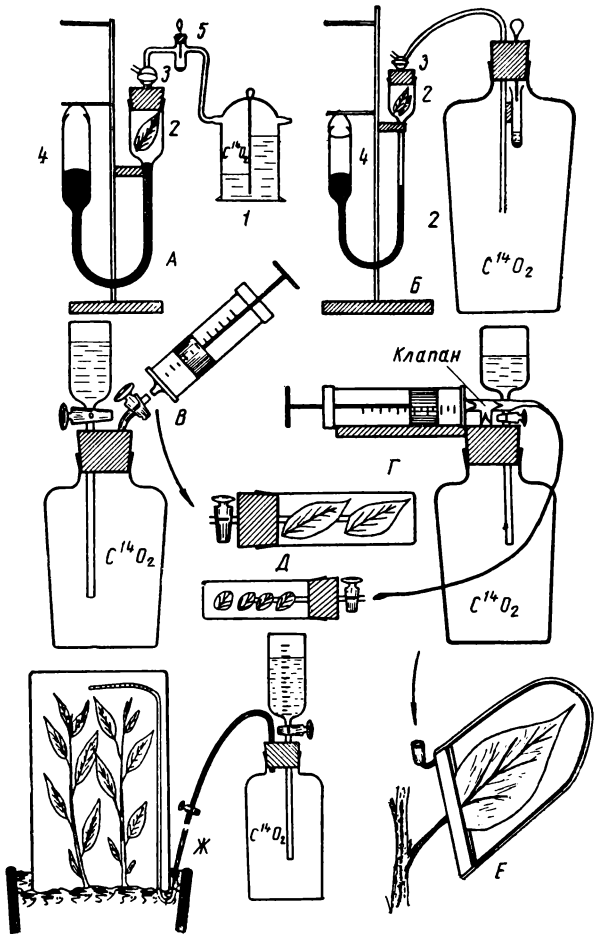


Рис. 1. Методические приемы введения $C^{14}O_2$ в метаболитические пути листьев:

1 — газгольдер; *2* — листовая камера; *3* — пробка с краном; *4* — стеклянная груша с ртутью. *А*, *Б* — приборы со ртутным затвором для экспонирования изолированных листьев; *В*, *Г* — газгольдеры-дозаторы для дозирования $C^{14}O_2$; *Д* — камеры-пробирки для изолированных листьев и листовых дисков; *Е* — полиэтиленовая камера для листа; *Ж* — подкормка радиоуглеродом целого растения.

Недостатком этих приборов является постепенное снижение концентрации C^{14} в системе и невозможность экспонировать одновременно серию проб. Ингибирующее действие паров ртути на фотосинтез, по-видимому, ограничено кратковременностью нахождения листьев в камере.

ЭКСПОНИРОВАНИЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ В ЗАМКНУТЫХ КАМЕРАХ

При 0,5—10-минутных экспозициях срезанных листьев в $C^{14}O_2$ на свету или в темноте оправдало себя применение замкнутых камер

с разовым введением туда определенного количества $C^{14}O_2$. С этой целью используются газгольдеры-дозаторы, позволяющие с помощью медицинского шприца переносить в листовую камеру объем газовой смеси с определенным количеством $C^{14}O_2$ и $C^{12}O_2$. Конструкции дозаторов показаны на рис. 1, *В*, *Г*. Для работы удобны объемы 100—200 *мл*. Обработкой навески $BaC^{14}O_3$, разбавленной соляной кислотой из расчета 2—3 *мккюри* на

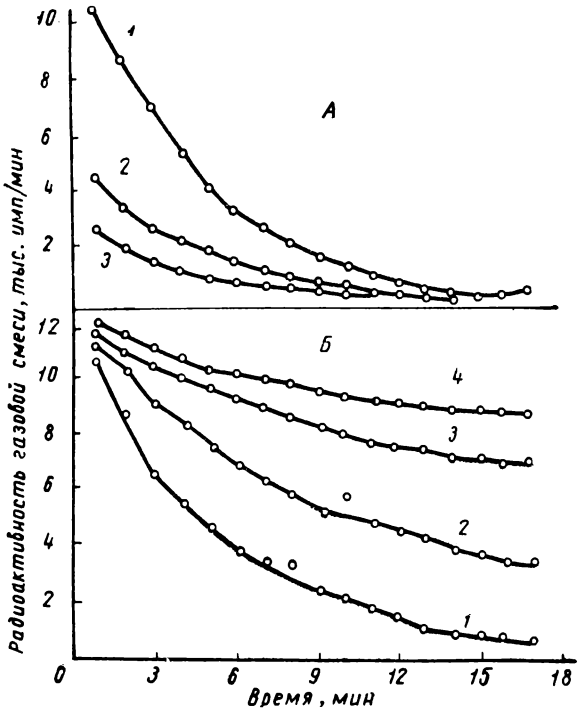


Рис. 2. Кинетика поглощения $C^{14}O_2$ листьями в замкнутых камерах-пробирках объемом 75 *мл* (площадь листьев 40 *см*², освещенность 25000 *лк*).

А — изменение радиоактивности в камере при введении $C^{14}O_2$ без добавки $C^{12}O_2$ в дозе, *мккюри*: *1* —10; *2* — 4; *3* — 2; объем $C^{14}O_2$, введенный в камеру, *мл*: *1* — 0,011; *2* — 0,005; *3* — 0,0025. Радиоактивность листьев в конце опыта на 100 *мг* листьев при измерении счетчиком СБТ-7 на расстоянии 2 *см* от слюды, тыс. *имп/мин*: *1* — 61,1; *2* — 28,6 и 3 — 13,7.

Б — зависимость поглощения $C^{14}O_2$ от введения в камеру $C^{12}O_2$: *1* — 10 *мккюри* $C^{14}O_2$; *2* — 10 *мккюри* $C^{14}O_2$ + +1 *мг* $C^{12}O_2$; *3* — 10 *мккюри* $C^{14}O_2$ + 2 *мг* $C^{12}O^2$; *4* — 10 *мккюри* $C^{14}O_2$ + 4 *мг* $C^{12}O_2$. Концентрация CO_2 в камерах, %: *1* — 0,03; *2* — 0,75; *3* — 1,5; *4* — 3,0. Радиоактивность листьев в конце опыта, тыс. *имп/мин* на 100 *мг*: *1* — 63,7; *2*—48,0; *3* — 35,9; *4* — 27,9.

1 *мл* объема газгольдера, получают $C^{14}O_2$. Исходя из задач опытов определяется общая концентрация углекислоты в газгольдере и соотношение $C^{14}O_2$ и $C^{12}O_2$. Уменьшение доли или исключение $C^{12}O_2$ позволяет существенно повысить радиоактивность листьев. Шприцем отбирают для введения в каждую листовую камеру 1—10 *мл* газовой смеси. Этот объем в газгольдере замещается подкисленной водой.

Листовыми камерами служат пробирки диаметром 25—40 *мм*, объемом 30—100 *мл* (75 *мл* — наиболее удобен). Пробки пробирок снабжены краном для введения $C^{14}O_2$ шприцем (рис. 1, *Д*). Такие камеры очень удобны для одновременного экспонирования серии проб (целых листьев или высечек) при равных условиях. Были проведены мето-

дические опыты по динамике поглощения $C^{14}O_2$ листьями картофеля и подорожника в таких камерах. Для этого в камеры объемом 75 *мл* помещали 40 *см*^{2} листьев и вводили газовую смесь из дозатора. Камеру включали в замкнутый цикл с небольшим насосом и торцовым счетчиком, регистрирующим радиоактивность газа в системе. Результаты, полученные при освещении 25 тыс. *лк* (рис. 2), показали, что при введении в камеру 10 *мккюри* $C^{14}O_2$ возможны 3—5-минутные экспозиции без лимитирования фотосинтеза углекислотой. После таких экспозиций листья имеют активность порядка 5—30 тыс. *имп/мин* на 100 *мг* сухого веса. При добавке в камеру 1—4 *мг* $C^{14}O_2$ экспозиции могут увеличиваться до 10—15 *мин* (рис. 2, *Б*). При необходимости можно использовать этот метод для количественного выражения фотосинтеза в миллиграммах CO_2, применив метод расчета В. Л. Вознесенского (1955).

Применение газгольдера с камерами-пробирками особенно удобно при полевых экологических наблюдениях. Полевой набор для этих целей может быть собран в небольшом футляре, где размещаются газгольдер-дозатор, шесть-восемь камер-пробирок, полиэтиленовые камеры для подкормки листьев на растении, стакан для фиксации листьев кипящим этанолом, небольшая спиртовка, секундомер и другое необходимое оборудование. Такой набор, весом около 1 *кг*, мы с успехом использовали в сложных экспедиционных условиях.

ПОДКОРМКА ЛИСТЬЕВ НА РАСТЕНИИ И ЦЕЛЫХ РАСТЕНИЙ

Известно, что процессы, происходящие в срезанных листьях и в листе, сохранившем связь с растением, могут существенно отличаться. По нашим наблюдениям (Мокроносов и Ильиных, 1964), после срезания листа наступает сначала депрессия, потом подъем в фиксации $C^{14}O_2$, а по данным С. Аронова (1959) обрезание корней влияет на количественное соотношение продуктов фиксации $C^{14}O_2$ листом. Поэтому эксперименты на листе, сохранившем связь с растением, всегда убедительнее опытов на изолированном листе. Кроме того, они необходимы при изучении передвижения ассимилятов и постфотосинтетического баланса углерода в целом растении.

В целях упрощения техники опыта мы и в этом случае использовали камеры с разовым введением дозы $C^{14}O_2$. Для подкормки отдельных листьев используются легкие полиэтиленовые камеры такой конструкции, как на рис. 1, *Е*. Камера сваривается из полиэтиленовой пленки по шаблону соответствующей формы и размера. Устье подклеено двумя полосками фетра. Стенки находятся всегда в натянутом состоянии, для этого вставлена пластмассовая трубка со стальной пружинящей проволокой. Камера весит 10—20 *г* и не нуждается в фиксирующих штативах. Она быстро и герметично укрепляется на листе легким пластмассовым зажимом. Введение дозы (от 2 до 10 *мккюри*) $C^{14}O_2$ осуществляется шприцем из газгольдера-дозатора через иглу шприца, герметично введенную через фетр в распределительную пластмассовую трубку. Специальные наблюдения показали, что доза введенной углекислоты в таких камерах поглощается за 8—10 *мин*, поэтому целесообразно экспонировать лист не более 5 *мин*. После снятия камер лист может быть фиксирован сразу или некоторое время спустя, если изучается передвижение ассимилятов.

Для подкормки радиоуглеродом целого растения используются камеры и газгольдер, как показано на рис. 1, *Ж*. Доза $C^{14}O_2$ — обычно 20—60 *мккюри* в 20—60 *мл* объема — вытесняется из газгольдера под-

кисленной водой. Растения экспонируются от 10 до 60 *мин*. При обработке отдельных побегов на кусте камерами успешно служат полиэтиленовые пакеты.

РАДИОХИМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА В ОПЫТАХ с C^{14}

После экспозиции в камере с $C^{14}O_2$ листья фиксируют в парах кипящего этанола. Иногда в целях немедленной остановки процессов листья полезно фиксировать жидким азотом и после этого подвергать вакуумной лиофильной сушке. Следует отметить, что большинство метаболитов, включающих при фотосинтезе C^{14} (углеводы, фосфорные эфиры, оксикислоты, аминокислоты), являются достаточно термостабильными соединениями и хорошо сохраняются при фиксации кипящим спиртом.

Листья, убитые жидким азотом или твердой углекислотой, недопустимо оставлять при комнатной температуре. В таких листьях сохраняют активность многие гидролазы и фосфатазы, поэтому при оттаивании тканей гидролизуются крахмал и сахароза, происходит дефосфорилирование ФГК, декарбоксилирование кислот и т. д.

Фиксированные листья высушивают при 70—80° и растирают в порошок. Для анализа используют навеску 200—400 *мг*. Методика анализа, описанная в одной из наших работ (Мокроносов и Бубенщикова, 1961), была в последние годы несколько видоизменена. Разрабатывая новую схему, мы стремились сочетать простоту операций с достаточно полным фракционированием и количественным балансом меченых ассимилятов (см. схему радиотехнического анализа). При этом использован опыт разработки подобных схем, предложенных в свое время лабораториями фотосинтеза Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР и Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Заленский и др., 1955; Воскресенская, 1959; Незговорова, 1963). Схема анализа нуждается в некоторых пояснениях.

1. При методической разработке обнаружено, что наиболее полная экстракция низкомолекулярных ассимилятов достигается при постепенном снижении концентрации этанола и завершении экстракций водой. Экстракцию проводят в пробирках с обратными холодильниками 5—7 *мл* жидкости по 10 *мин* на водяной бане. Экстракция 40%-ным этанолом и водой идет при 50—60°. Последовательные порции экстракта (96—80—80—80—60—60—40° — вода — вода — вода) объединяются в одной чашке.

На рис. 3 показана динамика экстракции одного образца листьев, получивших пятиминутный контакт с $C^{14}O_2$. Отчетливо видно, что при переходе от 96 к 80%-ному этанолу экстрактивность усиливается. Схема хроматограммы рисунка (*внизу*) показывает, что 80%-ный этанол экстрагирует соединения, которых почти не было в 96%-ных экстрактах, и резко усиливает экстракцию сахарозы, аспартата, глутамата, аланина. Последнее представляет особый интерес, так как позволяет думать, что в листе присутствуют разные формы одного и того же соединения, отличающиеся отношением к растворителям. Прием «дифференциальной экстракции» может оказаться полезным для изучения состояния тех или иных метаболитов в тканях. Фосфорные эфиры сахаров и особенно ФГК слабо извлекаются 96%-ным этанолом. При трехкратной экстракции 96%-ным этанолом удается извлечь лишь 17—20% фосфорных эфиров. Очевидно, этим объясняется, что авторы, которые экстрагировали листья только этанолом, не наблюдали на хроматограммах заметных количеств ФГК.

Было найдено, что обратный порядок экстракции — от воды к этанолу (вода — вода — вода — 40—40—60—60°) — обеспечивает также очень полную экстракцию и не отличается по результатам от экстракции ряда этанол — вода. Расходы спирта при этом сокращаются в 1,5—2 раза.

2. Хроматографическое фракционирование водно-спирторастворимых соединений производилось на бумаге Ленинградской фабрики № 2 «быстрая» в системе *n*-бутанол : муравьиная кислота : вода = 75 : 13 : 12 (первое направление) и 80%-ный фенол (второе направление). Хроматографическая «карта» основных соединений, которые обычно встре-

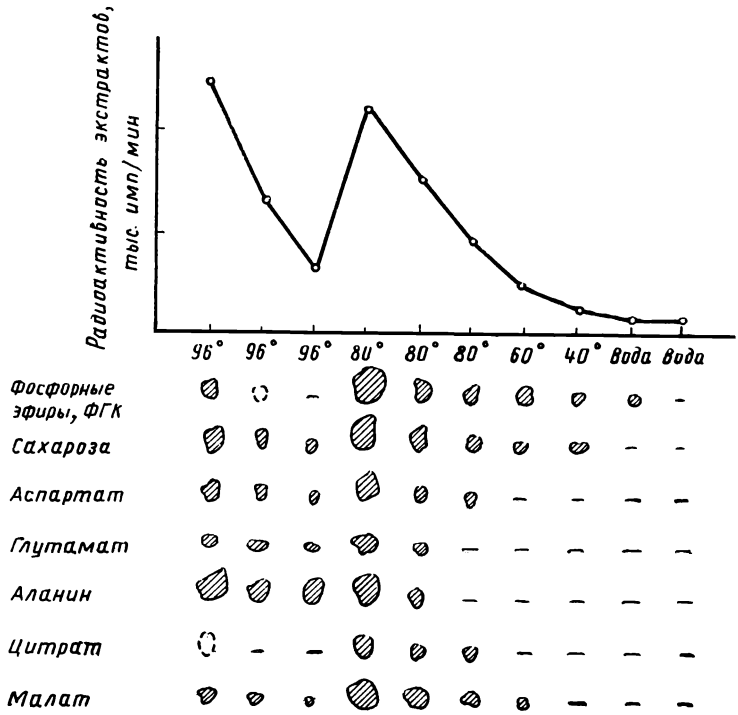


Рис. 3. Динамика экстрации листьев при последовательном снижении концентрации этанола. *Внизу* — схема хроматограммы некоторых соединений.

чаются в процессе исследований углеродного питания, представлена на рис. 4. При хроматографировании и последующей автографии радиоактивного экстракта успех зависит от удельной радиоактивности экстракта. Удачное разделение соединений на двухмерных хроматограммах получается при нанесении на старт экстракта, соответствующего 5—15 *мг* сухих листьев (объем от 0,005 до 0,02 *мл*) с активностью не менее 500—1000 *имп/мин*. При более низких активностях приходится увеличивать нанесение экстракта на старт до аликвоты 30—50 *мг* листьев. В этом случае от 0,03 до 0,05 *мл* концентрированного экстракта наносится на одномерную хроматограмму в форме линий длиной 2—5 *см*. Для идентификации радиоактивные соединения должны быть накоплены в достаточном количестве с большого количества хроматограмм. Используются обычные способы идентификации — определение R_f в разных растворителях, рехроматография со свидетелями, специфические качественные реакции, получение производных и т. д.

3. Серьезные трудности возникают обычно при элюировании и радиометрическом балансе радиоактивных соединений с хроматограмм. Описано и широко применяется промывание вырезанного бумажного пятна капиллярным током водой или спиртом прямо на фольговую мишень. Мы предложили микроэкстракторы для элюирования пятен этанолом, конденсирующимся в обратных холодильниках (Мокроносов и Логвина, 1962). Иногда радиометрируют непосредственно участок бумажной хроматограммы. В лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (устное сообщение) бумажное пятно предварительно измельчают, определяют активность навески и рассчитывают активность всего пятна.

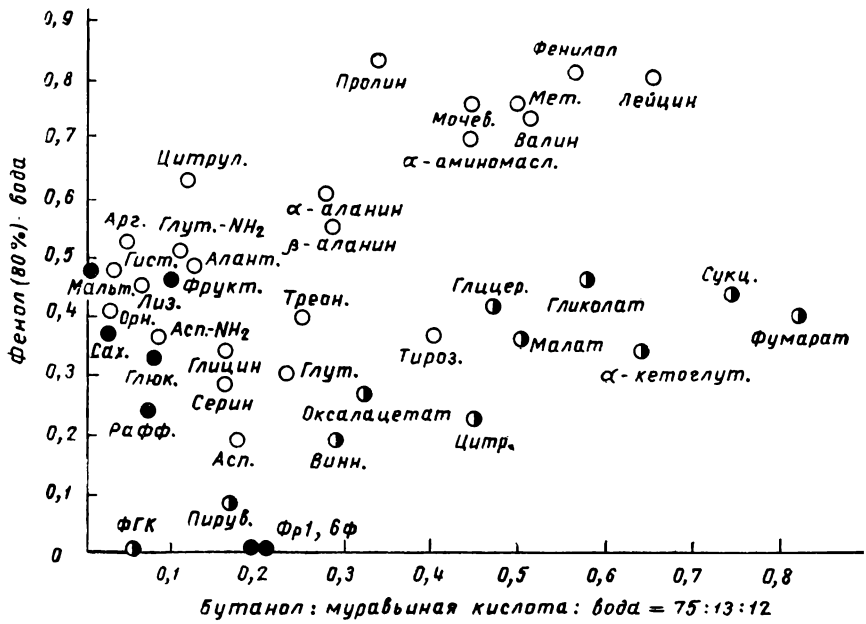


Рис. 4. Хроматографическая карта распределения некоторых соединений в системе бутанол : муравьиная кислота : вода=75 : 13 : 12 и 80%-ный фенол.

Все эти методы мы испытали в сравнительных методических опытах. Они оказались трудоемкими и мало пригодными для серийных анализов. Кроме того, обычно не удается собрать с хромограмм того количества «меченых» соединений, которое нанесено на старт. Например, используя микроэкстракторы, мы в лучших случаях собирали 75—80% активности от нанесенной на старт. Иногда сборы составляли всего 30—50%.

В ходе методических опытов выяснилось, что радиоактивность хроматограммы наиболее полно балансируется, если экстракция проводится простым настаиванием бумажных вырезок с горячей водой. Поэтому в лаборатории принята следующая методика. Радиоактивный участок хроматограммы разрезают на части и заливают в пробирке 4 *мл* воды, нагретой до 70—80°. Настаивание ведется в течение часа при легком взбалтывании. После этого 2 *мл* элюата переносится на фольговую чашечку площадью 4 *см*². Для равномерного покрытия мишени при высыхании к раствору добавляют одну-две капли смачивателя ОП-7. При такой технике возможно одновременно элюировать до 100—150 пятен.

Сумма собранной с хроматограмм активности составляет 95—110% от активности старта. Для определения стартовой активности экстракт листьев при нанесении на хроматограмму одновременно в таком же количестве наносится на фольговую мишень.

4. В опубликованной ранее схеме радиохимического анализа предлагалось рассчитывать баланс фракций по активности слоев полного поглощения. Этот способ имеет тот недостаток, что в ходе последовательных экстракций и гидролизов может существенно меняться удельная активность остатка. Она может повышаться, если гидролизуемый компонент содержал мало или совсем не содержал C^{14}. Например, радиоактивность слоя полного поглощения порошка из стеблей картофеля после гидролиза крахмала и диализа гидролизата, как правило, увеличивается, и определение крахмальной фракции по разности активности до и после гидролиза оказывается невозможным. Поэтому все расчеты по принятой сейчас схеме ведутся после определения удельной активности с поправкой на самопоглощение.

Радиоактивность отдельных спирто-воднорастворимых соединений выражается сначала в процентах к водно-спиртовой фракции, затем — к общей радиоактивности образца.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ РАДИОАКТИВНОСТИ УГЛЕВОДОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ОБРАЗЦАХ

Во многих случаях возникает потребность определить включение углерода-14, поглощенного листом в форме $C^{14}O_2$, в состав углеводов в фотосинтетических или постфотосинтетических процессах. Для определения радиоактивности углеводов не всегда есть необходимость прибегать к хроматографическому методу. Удобно определять радиоактивность углеводов, получив их озазоны. Этот метод особенно успешно можно применять в тех случаях, когда нет необходимости фракционировать группы углеводов и достаточно определить общую радиоактивность суммы моноз, сахарозы и крахмала. Например, таким путем было показано использование $C^{14}O_2$, поглощаемой корнями из почвы, в синтезе углеводов в листьях.

Для определения радиоактивности суммы углеводов (гексозы, сахароза, крахмал) при работе с листьями картофеля и злаков может быть рекомендована следующая методика (адаптированный вариант метода, описанного Белозерским и Проскуряковым, 1951)): 200 *мг* сухих листьев, растертых в порошок, в пробирке заливают 2 *мл* 2%-ной соляной кислоты. Гидролиз продолжается 60 *мин* на водяной бане. Объем жидкости доводится до 10 *мл*, и кислота нейтрализуется раствором КОН по Рн-метру. После фильтрации к раствору гидролизата добавляется 50 *мг* глюкозы (носитель), 500 *мг* ацетата натрия и 2,5 *мл* раствора фенилгидразина: 5 *г* фенилгидразина (основание) в 50 *мл* воды с добавкой 5 *мл* уксусной кислоты.

Образование озазонов происходит при нагревании смеси на водяной бане в течение 30—60 *мин*. Желтый кристаллический осадок озазонов собирают на бумажном фильтре-диске при отсасывании, промывают холодной водой, высушивают и радиометрируют. Если определить радиоактивность исходного образца листьев, то можно рассчитать процентное содержание C^{14} в углеводах. Необходимым условием для образования озазонов является чистота реактивов.

Поскольку при стационарном фотосинтезе, не превышающем 5—10 *мин*, C^{14} почти не включается в свободные глюкозу и фруктозу,

СХЕМА РАДИОХИМИЧЕСКОГО АНАЛИЗА РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА В ОПЫТАХ с C^{14}

Исходный образец

Сухой порошок, навеска 200—400 *мг*. Определение радиоактивности *A* на слое полного поглощения, *A*×коэффициент самопоглощения= =*A′ имп/мин* на 100 *мг*. Экстракция этанолом—водой (96—80—80—80—60—60—40 — вода — вода) с окончательным диализом остатка в проточной воде.

Экстракт

Активность (*A*—*B*), % от *A*

Выпаривание, растворение в воде, отделение осадка центрифугированием

Осадок

Экстракция ацетоном

- Осадок: Проламины (?)
- Экстракт: Пигменты, липоиды

Экстракт

Углеводы, фосфорные эфиры, органические кислоты, аминокислоты, низкомолекулярные пептиды, нуклеотиды, и др.

а) двухмерное хроматографирование в системе бутанол: муравьиная кислота: вода=75 : 13 : 12 и 80%-ном феноле;

б) радиоавтография от 10 до 60 дней;

в) элюирование активных соединений с хроматограмм, радиометрия элюатов;

г) баланс от водно-спиртовой фракции и от общей активности *A′*

Остаток

Радиоактивность слоя полного поглощения *B*

Гидролиз крахмала ферментами слюны.

Количественный сбор гидролизата

Гидролизат крахмала

Радиоактивность аликвоты 50—100 *мг* исходной навески. Крахмал, % от *A′*

Остаток

- Гидролиз 0,5%-ной KOH, диализ остатка → Остаток «сырая» клетчатка, % от *A′*. Радиоактивность *C*×коэффициент самопоглощения= =*C′*
- Гидролиз 10%-ным $Ba(OH)_2$ нейтрализация H_2SO_4, центрифугирование → Гидролизат белков. Активность аликвоты 50—100 *мг* исходной навески; белки, % от *A′*, хроматограмма, автограф, радиометрия

то растворимая в 80—40%-ном эталоне фракция углеводов содержит метку лишь в сахарозе. Это дает возможность получить отдельно радиоактивные озазоны сахарозы, подвергая гидролизу этанольный экстракт 1%-ной соляной кислоты (озазоны свободных гексоз при этом будут иметь очень незначительную радиоактивность и учитываются вместе с озазонами гидролизата сахарозы), и озазоны гидролизата крахмала (гидролиз 2%-ной соляной кислоты). Этот способ удобно использовать при исследовании соотношения синтеза сахарозы и крахмала при фотосинтетической ассимиляции $C^{14}O_2$.

Уральский
государственный университет

ЛИТЕРАТУРА

Аронов С. Изотопные методы в биохимии. М., ИЛ, 1959.

Белозерский А. Н. и Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., изд-во «Сов. наука», 1951.

Вознесенский В. Л. Количественные измерения интенсивности фотосинтеза при помощи углерода C^{14}. — Бот. ж., 1955, т. 40, № 3.

Воскресенская Н. П. О методах исследования продуктов фотосинтеза.— Методы исследования по физиологии и биохимии хлопчатника. Ташкент, Изд-во АН Узбек. ССР, 1959.

Доман Н. Г. Основные черты ассимиляции углерода при фотосинтезе.— Проблемы фотосинтеза. М., Изд-во АН СССР, 1959.

Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.

Заленский О. В. Обзор методов изучения фотосинтеза наземных растений.— Полевая геоботаника, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Комар С. Л. Радиоактивные изотопы в биологии и сельском хозяйстве. М., ИЛ, 1957.

Мокроносов А. Т. Особенности фотосинтеза у картофеля в утренние, дневные и вечерние часы при разных фотопериодах.— Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1962, вып. 2.

Мокроносов А. Т. и Бубенщикова Н. К. Передвижение ассимилятов у картофеля.—Физиол. раст., 1961, т. 8, вып. 5.

Мокроносов А. Т. и Логвина М. Г. Влияние онтогенетического состояния растений на состав продуктов фотосинтеза у картофеля.— Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 2.

Мокроносов А. Т. и Ильиных З. Г. О взаимосвязи химизма фотосинтеза и корневого питания.— Вторая конференция физиологов и биохимиков растительности Сибири и Дальнего Востока. Тез. докл. Иркутск, 1964 (Восточно-Сибирский биол. ин-т СО АН СССР).

Незговорова Л. А. Связь процесса ассимиляции углерода растениями с азотным метаболизмом. (Автореф. докт. дисс.) М., (Ин-т физиол. раст. им. К. А. Тимирязева АН СССР).

Ничипорович А. А. О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности.— Тр. Ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 1955, вып. 10.

Новицкий Ю. И. Прибор для изучения фотосинтеза с помощью C^{14} в токе воздуха.— Физиол. раст., 1956, т. 3, вып. 6.

Рачинский В. В. Возможности и условия применения метода меченых атомов в биологии.— Исследование метаболизма растений изотопными методами. М., ИЛ, 1963.

Хроматография на бумаге. Под ред. И. Хайса и К. Мацека. М., ИЛ, 1962.

Aronof S., Benson A., Hassid J., Calvin M. Distribution of C^{14} in photosynthesizing barley seedlings.— Sci., 1947, N 105 (2739).

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

И. К. КИРШИН, Л. В. БАЕВА

О ЗНАЧЕНИИ АУКСИНОВ В КОРРЕЛЯТИВНОМ УГНЕТЕНИИ ПОБЕГООБРАЗОВАНИЯ У ЗЛАКОВ

Характерный для семейства злаков процесс кущения обеспечивает вегетативное возобновление и долголетие многолетних растений. Изучение динамики побегообразования, привлекшей к себе внимание многих исследователей (Вильямс, 1949; Смелов, 1947; Лебедев, 1957; Langer, 1958; Sonneveld, 1962), показало, что на протяжении вегетационного периода появление новых побегов происходит неравномерно. Во время роста стебля и формирования соцветия у осевых побегов побегообразование замедляется или совсем прекращается и усиливается лишь в фазе цветения. По нашим наблюдениям (Киршин, 1958), у многолетних злаков, развивающихся при весеннем посеве по яровому типу, на первом году жизни в начавшемся процессе кущения при вступлении побегов первого порядка в фазу выхода в трубку также наступает пауза, продолжающаяся до начала кущения побегов второго порядка.

С. П. Смелов (1947) для объяснения паузы в процессе побегообразования злаков привлекает данные опытов Сноу (Snow, 1925), Тиманна и Скуга (Thimann a. Skoog, 1933, 1934; Skoog a. Thimann, 1934), в которых было экспериментально доказано, что в известном явлении коррелятивного доминирования верхушки побегов над пазушными почками у бобов и гороха существенную роль играют ауксины. Прекращение образования новых побегов в травостое злаков при вступлении в фазу выхода в трубку С. П. Смелов объясняет тормозящим влиянием фитогормонов, образующихся в верхних органах осевых побегов и перемещающихся вниз по стеблю.

Гипотеза прямого действия ауксина в процессе коррелятивного торможения роста боковых побегов верхушкой осевого побега, предложенная Тиманном и Скугом, получила широкое признание у исследователей и разбирается, наряду с другими предположениями, в обзорных работах (Холодный, 1956; Зёдинг, 1955; Штернберг, 1963). Однако экспериментальной проверке этой гипотезы на растениях злаков посвящена только работа А. Леопольда (Leopold, 1949), проводившего опыты с ячменем и теосинте. Инъекция α-нафтилуксусной кислоты внутрь побега на место разрушенного конуса нарастания предотвращала или уменьшала кущение растений, стимулированное разрушением верхушки стебля. Количество образовавшихся боковых побегов также уменьшалось при введении α-нафтилуксусной кислоты через молодой лист после удаления верхней части пластинки.

Хотя в опытах А. Леопольда раствор стимулятора роста и мог заменить действие верхушечной почки в ингибирования кущения злаков, для выяснения причин задержки побегообразования во время роста стебля этих

данных совершенно недостаточно, тем более, что опыты проводились осенью и зимой в условиях теплицы, где кущение растений было очень слабым. Поэтому дальнейшие работы по выяснению коррелятивных связей между органами в процессе развития растений весьма желательны. В настоящей статье излагаются результаты опытов, проведенных на кафедре физиологии растений Уральского университета в 1963—1964 гг. в целях установления связи динамики кущения злаков с ростом листьев и междоузлий стебля и содержанием в них ауксина. Объектами исследования служили многолетний яровой злак регнерия волокнистая — *Roegneria fibrosa* и куриное просо — *Echinochloe crus galli.*

МЕТОДИКА

Регнерию волокнистую выращивали на вегетационной площадке в больших глиняных вазонах, наполненных смесью светло-серой слабоподзолистой почвы с торфом в отношении 2 : 1, удобренной при заполнении сосудов из расчета 0,15 *г* азота, 0,10 *г* P_2O_5 и 0,10 *г* K_2O на 1 *кг* сухого веса почвы. Посев произведен 15 мая 1963 г.

При появлении всходов 24 мая растения распределили в три серии опытов по 10 сосудов в каждой. В первой серии растения выращивались на естественном длинном дне. В фазе развертывания третьего листа, когда уже появился первый боковой побег, 15 июня у 40 растений иглой был разрушен конус нарастания главного побега. Сразу после этого и еще дважды через недельные интервалы двадцати растениям вводили внутрь трубки, образованной влагалищами листьев, с помощью маленького шприца 0,1 *мл* водного раствора индолилуксусной кислоты (ИУК) в концентрации 400 *мг/л*, а в остальные растения инъецировали дистиллированную воду. Контролем служили 20 неповрежденных растений. Во второй серии растения выращивались на коротком дне, создаваемом путем накрывания сосудов большими ящиками с 18 *ч* 30 *мин* до 8 *ч* 30 *мин*, а в третьей серии — на длинном дне. В этих сериях 19 июня в каждом сосуде было выделено для наблюдений за побегообразованием по пять одинаковых растений: первое служило контролем, у второго в раструб растущего листа ежедневно в течение двух недель вносили каплю водного раствора ИУК концентрации 400 *мг/л*, у третьего и четвертого на основании пластинки третьего листа с обеих сторон наносили ланолиновую пасту, содержащую соответственно 1,0 и 0,1% ИУК, а у пятого растения на третий лист наносили пасту без ИУК. Повторность десятикратная. В опыте и контроле отмечали время появления побегов второго и третьего порядков и периодически учитывали общее количество побегов в кусте.

Опыты первой серии были повторены весной 1964 г. с куриным просом. Растения выращивались на окне лаборатории в стеклянных чашках на перегнойной почве, увлажняемой в начале смесью Кнопа. В естественных условиях кущение растений у этого вида начинается после развертывания пластинки третьего листа в период роста четвертого листа. Из-за недостатка света при выращивании в комнате наступление фазы кущения сильно задержалось; 6 мая, когда у растений полностью развернулся седьмой лист, еще до начала кущения иглой маленького шприца был разрушен конус нарастания и произведена инъекция 0,01%-ного раствора ИУК (0,1 *мл*). Контролем служили неоперированные растения и растения, в которые при разрушении конуса нарастания вводилась вода. Опыт ставился в двадцатикратной повторности.

В ходе опытов у растений определяли содержание фитогормонов в листьях и стеблях. Пробы регнерии отбирали при развертывании пятого

листа (начало фазы выхода в трубку), при развертывании шестого листа и в начале фазы колошения (после развертывания седьмого, последнего на главном побеге листа). У куриного проса определение активности ростовых веществ производилось перед началом кущения.

Навески развернувшихся листьев, растущих листьев и растущих стеблей по 2 *г* замораживали в холодильнике, растирали в холодной ступке, переносили в маленькие колбы и заливали 10 *мл* холодного метанола. Экстрагирование вели в течение 12 *ч* на холоду.

По окончании экстракции жидкость декантацией переносили в фарфоровые чашки на 25 *мл* и выпаривали при комнатной температуре под феном. К сухому остатку доливали 0,4 *мл* этанола и такой сконцентрированный экстракт наносили на полоски хроматографической бумаги (шириной 1,5 *см*) в количестве 0,02 *мл*. Одновременно на другие полоски бумаги наносили в таком же количестве 0,001%-ный водный раствор индолилуксусной кислоты (ИУК), служившей свидетелем. Подготовленные таким образом хроматограммы свидетеля и экстрактов из растений регнерии волокнистой без предварительной очистки, а хроматограммы экстрактов из растений куриного проса после удаления пигментов и липоидов толуолом по способу, описанному в работе В. И. Кефели, Р. Х. Турецкой (1963), разгоняли восходящим током растворителя, составленного из бутанола, аммиака и воды в объемном отношении 80 : 5 : 15.

После прохождения фронта растворителя на 20 *см* хроматограммы снимали, высушивали при комнатной температуре и разрезали поперек на десять отрезков шириной по 2 *см*. Из каждой хроматограммы вырезали, кроме того, двухсантиметровый контрольный отрезок с участка, расположенного ниже линии старта. Каждый отрезок хроматограммы, изрезанный на мелкие части, помещали в пузырек из-под пенициллина, заливали 1 *мл* цитратно-фосфатного буфера с pH 5, содержащего 2% сахарозы. Элюирование велось в течение 12 *ч* в темноте.

Активность ауксинов, содержащихся в элюатах, определяли биологически по методу прямого роста отрезков колеоптилей овса. Отобранные семена сорта Орел проращивали на фильтровальной бумаге в темноте, отбирали прямые, длиной 25—30 *мм* колеоптили, раскладывали их на влажной фильтровальной бумаге и с помощью двух жестко скрепленных бритвенных лезвий вырезали отрезки длиной 4 *мм*, по одному из каждого колеоптиля на расстоянии 3 *мм* от верхушки. Полученные отрезки опускали на три часа в раствор $MnSO_4$ (0,0001%) для повышения их чувствительности к ауксинам (Nitsch, 1955), после чего помещали по 10 штук в пузырьки с элюатами из отрезков хроматограмм. Пузырьки ставили в темную камеру на 20 *ч*.

После инкубации отрезки колеоптилей вынимали из пузырьков, раскладывали рядами на стеклянную пластинку, под нее подкладывали фотобумагу и под фотоувеличителем получали негативные отпечатки. Длину отпечатков каждого отрезка измеряли под микроскопом МПБ-2 с точностью 0,1 *мм*. По десяти отрезкам колеоптилей вычисляли средние приросты за время инкубации на элюатах из отрезков хроматограмм и выражали их в процентах к приросту отрезков колеоптилей на элюате контрольного отрезка хроматограммы. Эти данные представлены на рис. 3—5: на горизонтальной оси отложены значения R_f отрезков хроматограммы, а на вертикальной — прирост отрезков колеоптилей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние верхушки и экзогенного ауксина на образование боковых побегов. Удаление верхушки главного побега при начавшемся процессе кущения, как видно на рис. 1, не вызвало заметного изменения в скорости появления последующих побегов второго порядка. Через неделю после операции количество боковых побегов у растений с разрушенной верхушкой было даже несколько меньше, чем в контроле. Это уменьшение количества побегов в кусте при трехкратном введении ИУК в место разрушенного конуса нарастания главного побега в сравнении с контрольными растениями сохранялось до конца опыта, а при введении воды процесс кущения резко усилился через три недели после операции. Увеличение количества побегов в кусте при этом произошло за счет более

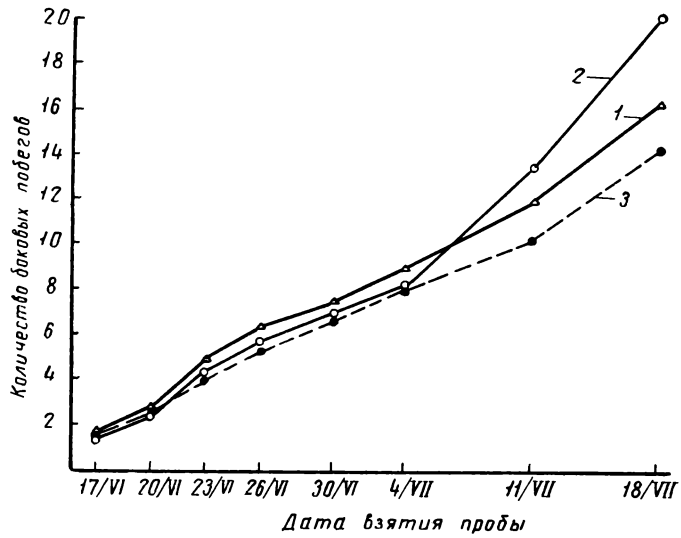


Рис. 1. Динамика кущения регнерии волокнистой.

1 — растения с неповрежденной верхушкой; *2* — разрушение конуса нарастания и инъекция воды; *3* — разрушение конуса нарастания и инъекция ИУК (400 *мг/л*).

интенсивного образования побегов третьего порядка. Первый побег третьего порядка при разрушении конуса нарастания главного побега появился в среднем 22 июня, а в контрольном варианте и при инъекции ИУК — 24 июня.

В опытах с куриным просом еще до начала кущения, то есть до появления первого бокового побега из влагалища листа, была разрушена верхушка стебля и введена ИУК. Данные табл. 1 и рис. 2 показывают явное ускорение появления боковых побегов при разрушении конуса нарастания главного побега, что свидетельствует о тормозящем влиянии верхушки на развитие боковых побегов. Это влияние до некоторой степени было восстановлено путем инъекции раствора ИУК (кривая *3*, рис. 1). После однократной инъекции ИУК оно продолжалось в течение девяти дней — до 16 мая, после чего количество боковых побегов стало увеличиваться с такой же интенсивностью, как и при введении воды в место разрушенного конуса нарастания.

Таким образом, действие верхушки побега и экзогенного ауксина при удалении верхушки на образование боковых побегов идентично. Неповрежденная верхушка растущего побега является источником аукси-

Таблица 1

Появление первого побега второго порядка у растений куриного проса

Вариант опыта	Из отмеченных для наблюдения растений		
	у первого	у последнего	среднее
Контроль	12 мая	30 мая	17 мая
Разрушение верхушки+вода . .	8 мая	12 мая	9 мая
Разрушение верхушки+ИУК (0,01%-ная)	10 мая	14 мая	13 мая

нов, которые, опускаясь вниз, согласно гипотезе Тиманна (Thimann a. Skoog 1934; Thimann, 1937), сдерживают развитие пазушных почек. При разрушении верхушки побегов концентрация ауксинов в субапикальной зоне побегов резко уменьшается; боковые почки, выходя из-под контроля осевого побега, начинают раньше, чем у неповрежденных растений, развиваться в побеги.

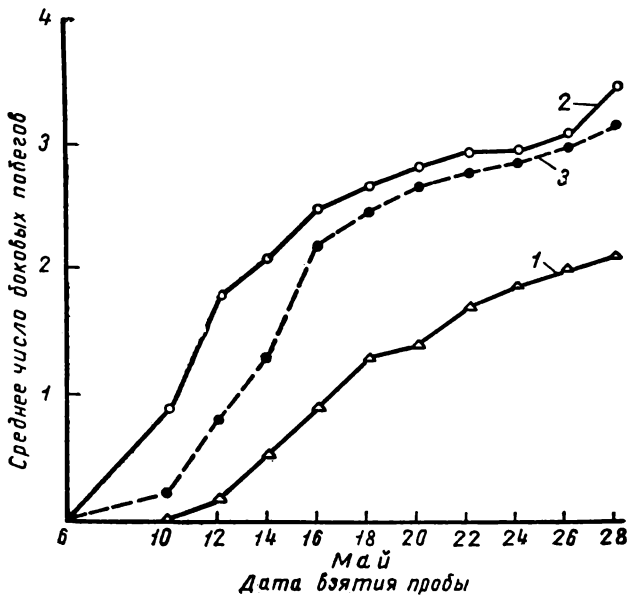


Рис. 2. Динамика кущения куриного проса:
1 — растения с неповрежденной верхушкой; *2* — разрушение конуса нарастания и инъекция ИУК (100 *мг/л*).

Влияние длины дня и экзогенного ауксина на побегообразование. Регнерия волокнистая при выращивании на коротком дне с момента появления всходов вступала в фазу кущения в среднем на один день раньше, чем растения, развивавшиеся в условиях длинного дня. Средняя дата появления побега из влагалища первого листа, соответственно, получилась 12 июня и 13 июня. 19 июня, когда на третий лист была нанесена ланолиновая паста с индолилуксусной кислотой, а в одном из вариантов опыта началась ежедневная обработка растущего листа водным раствором ИУК, у растений было по одному, чаще по два боковых

Таблица 2

Динамика количества боковых побегов в кусте регнерии волокнистой при обработке ИУК в условиях длинного и короткого дня

Вариант опыта	Дата учета						
	18/VI	22/VI	26/VI	30/VI	4/VII	11/VII	18/VII
Длинный день							
Контроль	1,8	3,7	5,6	7,8	10,0	14,7	22,0
0,04%-ный раствор ИУК	1,6	3,8	5,9	7,1	8,6	12,2	18,8
Паста с ИУК, %							
1,0	1,3	3,6	5,7	7,3	8,9	12,4	22,0
0,1	2,2	3,7	6,1	8,2	9,3	14,2	25,4
Паста без ИУК	1,6	3,4	5,4	6,9	8,2	12,2	21,1
Короткий день							
Контроль	1,4	3,6	4,9	8,5	11,8	12,8	36,7
0,04%-ный раствор ИУК	1,4	3,8	5,3	8,2	11,0	17,9	31,2
Паста с ИУК, %							
1,0	1,8	4,1	6,2	9,0	13,0	20,7	36,8
0,1	1,9	3,8	6,0	9,4	12,9	21,2	35,9
Паста без ИУК	1,9	3,2	5,0	8,6	12,5	19,4	36,2

побега. По три-четыре побега второго порядка (табл. 2) было 22 июня.

После 26 июня с наступлением фазы выхода в трубку у растений на длинном дне побегообразование стало идти с меньшей интенсивностью по сравнению с этим процессом у растений на коротком дне, у которых количество боковых побегов продолжало прогрессивно увеличиваться. К 18 июля, когда наблюдения были прерваны, у растений на коротком дне в среднем было 37 побегов второго и третьего порядка, а у растений, развивающихся на длинном дне,— 22. При выращивании на длинном дне сформировалось всего по четыре побега второго порядка, они образовались лишь в сближенных узлах в пазухах первых трех листьев и у некоторых растений в пазухе колеоптиля и в пазухе четвертого листа. У растений на коротком дне количество побегов второго порядка к этому времени было 7—8.

Из табл. 2 видно, что обработка растений ИУК не повлияла существенно на процесс кущения. Некоторое уменьшение количества побегов в кусте стало наблюдаться после 30 июня при ежедневном нанесении на растущий лист 0,04%-ного раствора ИУК. Это уменьшение шло за счет побегов третьего порядка, поэтому, вероятно, не приходится считать, что тут подействовал экзогенный ауксин, наносимый на верхушку главного побега. Индолилуксусная кислота, нанесенная на третий лист с ланолиновой пастой, не вызывала замедления образования бокового побега, заложившегося в пазухе этого листа, и не повлияла на ход побегообразования в дальнейшем.

Побеги второго порядка регнерии волокнистой образовывались строго согласованно с развертыванием листьев на главном побеге. Побег в пазухе первого листа появился после прекращения роста второго листа в процессе развертывания листовой пластинки третьего листа. Побег из влагалища второго листа у растений на длинном и на коротком дне появился, в свою очередь, после полного развертывания пластинки у третьего листа и т. д. В момент появления очередного побега выше него

на осевом побеге всегда имелся один выросший лист и один лист с развертывающейся пластинкой. Эта закономерность при выращивании растений на коротком дне сохранялась в течение всего времени наблюдений, а на длинном дне — лишь до начала удлинения междоузлий. Появление последнего побега второго порядка, обычно четвертого, здесь отмечалось позднее, чем на коротком дне, при наличии выше относящегося к нему листа одного выросшего листа и двух растущих.

Таким образом, боковой побег появлялся из влагалища листа тогда, когда конус нарастания с зачаточными листьями уходил от него на два фитомера. Результаты этих наблюдений согласуются с данными П. В. Лебедева и др. (см. статью в настоящем сборнике «Морфогенез побегов луговых злаков и условия внешней среды»), согласно которым пазушная почка начинает развиваться в побег после образования на ней определенного числа листовых зачатков или достижения «полной емкости», когда развертываются два вышесидящих на осевом побеге листа.

С началом удлинения междоузлия над третьим узлом появление бокового побега из этого узла задерживается по сравнению с соответствующим боковым побегом у растений короткого дня, а в последующих узлах стебля боковые побеги не развиваются совсем, хотя почки в пазухах стеблевых листьев всегда закладываются. Следовательно, растущие междоузлия стебля, как и растущие листья, тормозят развитие почек, находящихся в их основании. При более длительном интеркалярном росте второго и последующих удлиненных междоузлий стебля боковые почки совсем заглушаются, и лишь в исключительных случаях, у злаков с неветвящимся стеблем, боковые побеги могут возникать из последнего узла (Arber, 1934; Тарковский и Артамонова, 1953).

Содержание ауксинов в листьях и стеблях злаков. В связи с тем, что каждый боковой побег появляется после прекращения роста листа, в пазухе которого он развивается, представляет интерес изучение тех изменений, которые происходят в листе при завершении ростовых процессов. Внимание исследователей уже давно было обращено на такой характерный показатель этих изменений, как содержание ауксинов. По старым данным Тиманна и Скуга (Thimann a. Skoog, 1934), очень высокая концентрация ауксинов в растущих листьях побега *Vicia faba* по мере их старения уменьшается. В недавно проведенных гистохимических исследованиях развивающихся органов озимой ржи (Семененко, 1962), показано, что гетероауксин по реакции Сальковского обнаруживается в растущей зоне листа и не обнаруживается в листе, полностью вышедшем из трубки.

При наблюдениях за динамикой побегообразования у злаков мы определили содержание ауксинов в листьях и стеблях побегов регнерии волокнистой и куриного проса методом хроматографического разделения экстрактов в сочетании с оценкой активности по биотесту. На рис. 3 представлены данные определения ростовой активности элюатов из хроматограмм метаноловых экстрактов, полученных из растущих и развернувшихся (четвертого и пятого) листьев главного побега регнерии волокнистой при выращивании на длинном и на коротком дне. Пробы были взяты в фазе развертывания пластинок пятого листа, когда у растений появился боковой побег из влагалища третьего листа. Заметна резкая разница в содержании ауксинов, которые представлены в основном индолилуксусной кислотой, в растущих листьях и в листьях, закончивших рост. На экстрактах из развернувшихся листьев прирост отрезков колеоптилей овса в зоне R_f, соответствующей положению индолилуксусной кислоты-свидетеля, был небольшим как при выращивании на длинном, так и на коротком дне. На экстрактах из молодых растущих

листьев растений, развивающихся на длинном дне, прирост в зоне R_f ИУК был почти в 10 раз больше, чем на экстрактах из развернувшихся листьев. Судя по величине приростов отрезков колеоптилей, можно также заключить, что в растущих листьях растений, выращиваемых на коротком дне, ауксинов содержится значительно меньше, чем у растений на длинном дне.

В растущих листьях растений, развивающихся на длинном дне, обнаружен еще один стимулятор роста, нами не идентифицированный, имеющий значение R_f 0,3—0,4 (меньше, чем у ИУК). У растений на коротком дне в этой зоне R_f содержится, наоборот, очень активный ингибитор роста. Кроме индолилуксусной кислоты и стимулятора роста со значением R_f 0,3—0,4, в экстрактах из растущих и развернувшихся листьев при выращивании растений как на длинном, так и на коротком дне имеется вещество, не уходящее далеко от стартового пятна хроматограммы ($R_f = 0 \div 0{,}1$), которое также стимулирует рост отрезков колеоптилей.

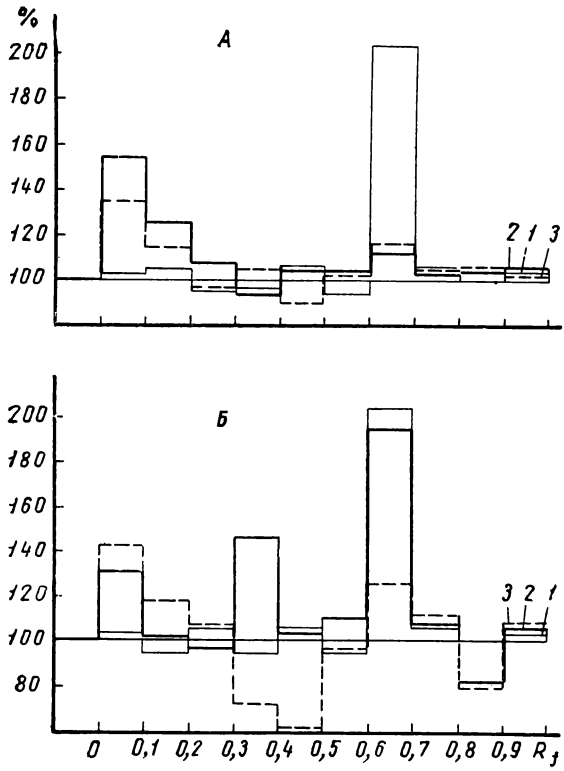


Рис. 3. Гистограммы роста отрезков колеоптилей овса на элюатах из хроматограмм экстрактов из листьев регнерии волокнистой (20/VI 1963 г. развернулся пятый лист):

А — развернувшиеся листья; *Б* — растущие листья; *1* — ИУК — свидетель (0,001%); *2* — растения на длинном дне; *3* — растения на коротком дне.

Определения активности ростовых веществ в растениях регнерии волокнистой в последующие сроки — в фазе выхода в трубку (рис. 4) и в фазе колошения — дали такие же результаты. У растений, развивающихся на длинном дне, в растущих листьях значительно больше содержалось ИУК, чем у растений на коротком дне и, кроме того, у них высокое содержание ИУК и стимулятора роста со значением R_f меньшим, чем у ИУК, найдено в растущих междоузлиях стебля (рис. 4, *Б*).

У куриного проса (рис. 5), как и в опытах с регнерией, также установлено более высокое содержание ИУК в растущих листьях и в стебле, чем в листьях, закончивших свой рост, и обнаружены стимуляторы роста в зонах R_f 0—0,1 и 0,2—0,4.

В дополнительных опытах выяснилось, что при хроматографировании в растворителе, примененном для разгонки метаноловых экстрактов, R_f 0—0,1 имела аминокислота аргинин, а R_f 0,3—0,4—триптофан. Аргинин и глутаминовую кислоту, стимулирующие, по литературным данным (Nitsch a. Nitsch, 1956), рост отрезков колеоптилей, а также триптофан, мы испытали, инкубируя отрезки колеоптилей в растворах

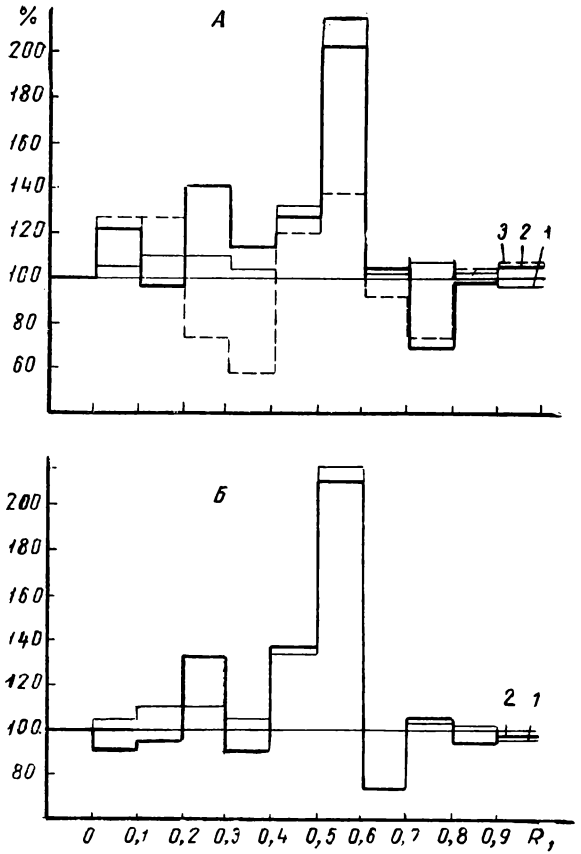


Рис. 4. Гистограммы роста отрезков колеоптилей овса на элюатах из хроматограмм из растений регнерии волокнистой (24/VI 1963 г. развернулся шестой лист, выход в трубку).

А — растущие листья; *Б* — стебель; *1* — *3* — аналогично рис. 3.

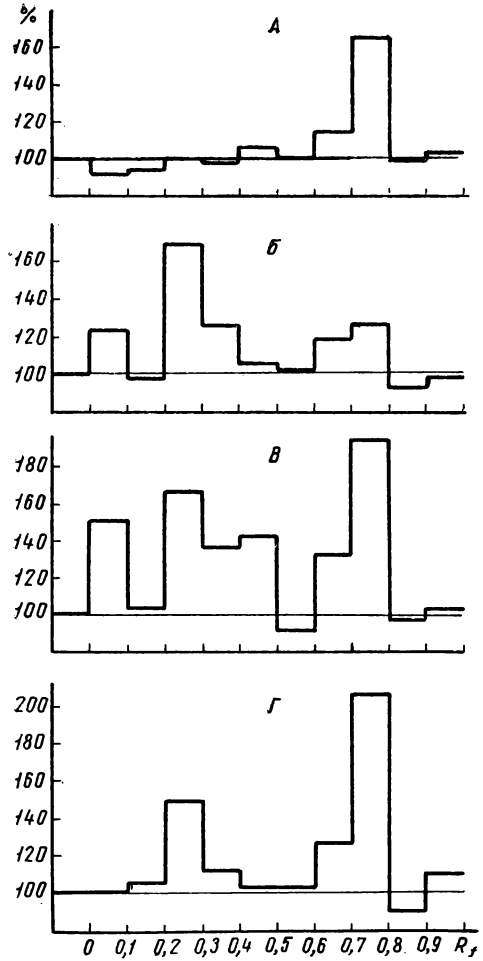


Рис. 5. Гистограммы роста отрезков колеоптилей овса на элюатах из хроматограмм экстрактов из растений куриного проса перед началом кущения.

А — ИУК — свидетель (0,001%); *Б* — развернувшиеся листья; *В* — растущие листья; *Г* — стебель с конусом нарастания.

разных концентраций этих аминокислот. При концентрации 10^{-2}М и 10^{-3}М отрезки колеоптилей увеличивали свой прирост значительно больше, чем при инкубировании в воде или в растворах при концентрации 10^{-4}М и 10^{-6}М. В метаноловых экстрактах из листьев растений, в которых определялись стимуляторы роста, пятно аминокислот при проявлении хроматограмм нингидрином имело R_f 0,3—0,4, что при сопоставлении с хроматограммами свидетелей соответствует R_f триптофана. На хроматограммах из экстрактов листьев триптофан проявлялся очень слабо, но стимуляция отрезков колеоптилей в этой зоне была значительная. Возможно, что стимуляция роста колеоптилей в зоне R_f 0,2—0,4 хроматограмм экстрактов из листьев и стеблей регнерии и куриного проса вызваны триптофаном или, вероятнее всего, каким-то промежуточным продуктом его превращения в ИУК, так как эта стимуляция вызывалась экстрактами из листьев растений, развивавшихся на длинном дне, а в экстрактах из листьев растений, выращиваемых на коротком дне, в этой зоне R_f всегда обнаруживался ингибитор роста (см. рис. 3 и 4). Стимуляция роста колеоптилей элюатами из хроматограмм со значением R_f 0—0,1, одинаковая при хроматографировании экстрактов из растущих и развернувшихся листьев растений при выращивании на длинном и на коротком дне, вызывалась аминокислотами — аргинином и глутаминовой кислотой.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Влияние удаления верхушки осевого побега на ускорение образования боковых побегов у куриного проса и задерживающее действия экзогенного ауксина на этот процесс проявилось в наших опытах достаточно отчетливо. Эти результаты соответствуют установившемуся на основе опытов с двудольными растениями мнением (Thimann a. Skoog, 1934; Зёдинг, 1955; Холодный, 1956), что верхушка осевого побега и боковые побеги в развитии коррелятивно связаны и что эта связь осуществляется при участии ауксинов. Путем разрушения конуса нарастания и зачаточных листьев устраняется источник природных ауксинов, которые, согласно гипотезе Тиманна (Thimnn, 1937), в высоких концентрациях задерживают развитие почек в побеги.

Как и в опыте А. Леопольда (Leopold, 1949), декапитация побегов куриного проса, произведенная до появления боковых побегов, ускоряла наступление кущения, по сравнению со сроками наступления этой фазы у неповрежденных растений, а введение ИУК в декаптированные растения задерживало появление боковых побегов. Опыты по такой же программе летом с уже кустящимися растениями регнерии волокнистой не дали четкой картины. Здесь в условиях хорошо обеспеченного минерального питания и водоснабжения, благоприятного теплового и светового режима удаление верхушки не увеличило интенсивность начавшегося процесса кущения, а введение ИУК лишь незначительно задерживало появление боковых побегов. Сопоставляя результаты опытов с куриным просом и с регнерией волокнистой, можно предположить, что задерживающее действие верхушки главного побега и экзогенного ауксина проявляется лишь в самом начале превращения в побег заложившейся пазушной почки, а не в процессе роста бокового побега во влагалище листа.

Применение ИУК с ланолиновой пастой на третий, уже выросший лист, очевидно, по этой же причине не задержало, как ожидалось, появление бокового побега, относящегося к третьему листу, а действие на

последующие побеги второго порядка не проявилось вследствие того, что акропетальное передвижение ауксинов в растениях затруднено (Зёдинг, 1955). Нанесение ИУК в виде раствора по каплям на растущий лист в примененной нами концентрации (0,04%) не могло, очевидно, вызвать существенного изменения в балансе естественных фитогормонов и поэтому не затормозило появление побегов второго порядка.

В вопросе о коррелятивном доминировании верхушки осевого побега над пазушными имеет значение, вероятно, не только уровень содержания ауксинов, а сочетание угнетающего их действия и стимулирующего действия других физиологически активных веществ, в частности аденина и кинетина (Штернберг, 1963). Поэтому в условиях, благоприятных для роста регнерии, если и происходило временное увеличение содержания ауксинов от добавки экзогенного гетероауксина, то оно уравновешивалось действием производных нуклеиновых кислот, поступающих из корней, и не могло вызвать торможения роста пазушных почек.

Приведенные выше данные активности ауксинов в растущих и выросших листьях, а также в стеблях дают четкую картину их распределения по этим органам. Ауксины сосредоточены в растущих органах — листьях и междоузлиях. Они представлены индолилуксусной кислотой и каким-то промежуточным продуктом превращения триптофана в ИУК. Этот продукт образуется только в условиях длинного дня и на хроматограммах экстрактов, имеющих значение R_f меньшее, чем R_f ИУК, как и «акцеллятор α» Беннет-Кларка (Bennet-Clark, Kefford, 1953). Экстракты из листьев, закончивших рост, не вызывали стимуляцию роста отрезков колеоптилей овса, поэтому можно заключить, что в выросших листьях злаков свободные ауксины, экстрагируемые холодным метанолом, не содержатся.

Такое распределение ауксинов по органам побега злаков очень хорошо соответствует порядку появления боковых побегов. Пазушная почка начинает развиваться в побег тогда, когда лист полностью закончит свой рост, и содержание ауксинов в нем снизится. Боковой побег не появляется до тех пор, пока выше заложившейся пазушной почки не развернется еще два листа и активно растущие более верхние листья, богатые ауксином, будут отстоять от нее не ближе, как на два узла. Лишь после этого почка выходит из-под контроля верхушки осевого побега и развивается в боковой побег.

В фазе выхода в трубку развитие боковой почки затормаживается еще и растущим междоузлием, имеющим, как и растущие листья, высокое содержание ауксинов. При выращивании растений на коротком дне междоузлия не удлиняются, и задержки развития соответствующих почек, удаленных от верхушки осевого побега, не происходит.

Таким образом, гипотеза действия ауксинов в коррелятивном угнетении боковых побегов применима и для характеристики динамики процесса кущения злаков. При синхронном развитии побегов в травостое многолетних злаков действительно может иметь место пауза в побегообразовании при вступлении побегов в фазу выхода в трубку. Задержка в появлении новых боковых побегов вызывается влиянием растущих междоузлий, высокое содержание ауксинов в которых тормозит прорастание пазушных почек.

ВЫВОДЫ

1. В процессе кущения регнерии волокнистой появление каждого побега второго порядка происходит после того, как выше листа, в пазухе

которого он образовался, развернется еще один-два листа и активно растущий лист верхушки осевого побега удалится от него на два узла.

2. Эта закономерность нарушается при вступлении осевого побега в фазу выхода в трубку. С началом удлинения междоузлия появление очередного бокового побега задерживается, а развитие последующих почек совсем прекращается.

3. Установленный порядок появления побегов второго порядка соответствует четкой картине распределения ауксинов. Свободные ауксины сосредоточены в растущих листьях и междоузлиях. Образование бокового побега происходит после снижения содержания ауксинов в листе, к которому он относится, и в двух выше расположенных листьях.

4. Ауксины в растущих листьях злаков представлены индолилуксусной кислотой. Более высокое ее содержание найдено в листьях растений, развивающихся на длинном дне. При этом установлен еще один стимулятор роста с меньшим, чем у ИУК, значением R_f при хроматографировании экстрактов в смеси бутанол : аммиак : вода=80 : 5 : 15. При выращивании растений на коротком дне в этой зоне R_f обнаружен ингибитор роста.

5. Развитие пазушных почек у вегетативных побегов злаков находится под контролем верхушки осевого побега. Декапитация главного побега до начала кущения ускоряет появление побегов второго порядка, а введение ИУК вместо разрушенного конуса нарастания заменяет верхушку осевого побега в коррелятивной задержке развития пазушных почек.

6. Задержка побегообразования в травостое злаков в фазе выхода в трубку связана с тормозящим влиянием на боковые почки ауксинов, содержащихся в растущих междоузлиях.

Уральский
государственный университет

ЛИТЕРАТУРА

Вильямс В. Р. Естественно-научные основы луговодства, или луговедение.— Собр. соч., т. IV. М., Сельхозгиз, 1949.

Зединг Г. Ростовые вещества растений. М., ИЛ, 1955.

Кефели В. И., Турецкая Р. Х. К методу определения свободных ауксинов и ингибиторов в тканях древесных растений.— Физиол. раст., 1963, т. 10. вып. 4.

Киршин И. К. Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на Среднем Урале. Свердловск, 1958 (Урал. науч-исслед. ин-т сельского х-ва).

Лебедев П. В., Мельник Н. С., Серая Г. П., Чибиряк Т. С., Бабец М. С. Морфогенез побегов луговых злаков и условия внешней среды.— Статья в настоящем сборнике.

Лебедев П. В., Н. С. Мельник, Т. С. Чибрик. Морфогенез побегов луговых злаков и условия внешней среды.— Статья в настоящем сборнике.

Семененко Т. Н. Динамика распределения гетероауксина в органах озимой ржи Вятка в процессе ее индивидуального развития.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1962, № 2.

Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947.

Тарковский М. И. и Артамонова Е. Г. Массовое надземное кущение тимофеевки из верхнего узла.— Агробиол., 1953, № 5.

Холодный Н. Г. Фитогормоны. Избр. тр., т. 2. Киев, Изд-во АН УССР, 1956.

Штернберг М. Б. Коррелятивное торможение роста растений.— Бот. ж., 1963, т. 48, № 2.

Arber A. The Gramineae. A study of cereal, Bambou, and Grass.— Cambridge univ. Pres, 1934.

Bennet-Clark T. A., Kefford N. P. Chromatography of the growth substances in plant extracts.— Nature, 1953, vol. 171, N 4354.
Langer R. H. M. A study of growth in swards of tymophy and meadow fescue. I. Uninterrupted growth.— J. agr. Sci., 1958, vol. 51, N 3.
Leopold A. C. The control of tillering in grasses by auxin.— Amer. J. Bot., 1949, vol. 36, N 6.
Nitsch J. P. Methods for the investigation of the natural auxins and growth inhibitors. The Chemistry and Mode of action of Plant Growth Substances.— Proc. of Symposium held at University of London, 1955.
Nitsch J. P. a. Nitsch C. Studies on the growth of coleoptile and first internode sections. A new sensitive, straight growth test for auxins.— Plant Physiol., 1956, vol. 31, N 2.
Skoog F. a Thimann K. V. Further experiments on the inhibition of the development of lateral buds by glowth hormone.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1934, vol. 20, N 8.
Snow R. The correlative inhibition of the growth of oxillary buds.— Ann. Bot., 1925, vol. 39, N 156.
Sonneveld A. Distribution and re-distribution of dry matter in perennial fodder crops.— Netherl. J. Agric. Sci., 1962, vol. 10, N 5.
Thimann K. V. On the nature of inhibitions caused by auxin.— Amer. J. Bot., 1937, vol. 24, N 7.
Thimann K. V. a. Skoog F. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development.— Proc. Nat. Acad. Sci., 1933, vol. 19.
Thimann K. V. a. Skoog F. On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in Vicia faba.— Proc. Roy. Soc. London, 1934, Ser. B, vol. 114, N B 782.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

З. Г. ИЛЬИНЫХ

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ АЗОТА ПРИ СИНТЕЗЕ АМИНОКИСЛОТ В ЛИСТЬЯХ КАРТОФЕЛЯ РАЗЛИЧНОГО ВОЗРАСТА

Азот поступает в растения в аммиачной, нитратной или амидной форме. Аммиачная форма в некоторых случаях значительнее и быстрее нитратной увеличивает синтез аминокислот и белка в растениях (Лесик, 1962; Церлинг и др., 1957), усиливает восстановительный потенциал растительных тканей (Шульц и др., 1963). Иногда нитраты обеспечивают более высокий эффект, чем аммоний. Предполагают, что это связано с более интенсивным потреблением органических кислот и накоплением неорганических анионов при высоких дозах аммиака.

При синтезе аминокислот нитраты используются после восстановления. При достаточном освещении они быстро восстанавливаются и включаются в азотный метаболизм. При низких интенсивностях освещения они конкурируют с другими окислителями (CO_2, O_2SO_4 и др.) за фотохимические (НАДФ$\cdot H_2$ и др.) восстановители (Воскресенская, Гришина, 1962; Моиз, 1959).

Использование азота мочевины связано с особенностями ее метаболизации разными растениями. Мочевина может усваиваться растением после гидролиза, катализируемого уреазой, или путем включения в обратный орнитиновый цикл и в реакциях трансамидирования (Motes, 1961; Reinbothe a. Motes, 1962). Соотношение путей ассимиляции мочевины неодинаково у разных растений, но в большинстве случаев главное значение имеет гидролитическое усвоение. Эффективность применения мочевины в качестве источника азота в значительной степени зависит от скорости ее гидролиза у разных растений. При функционировании обратного орнитинового цикла мочевина вместе с орнитином образует аргинин, который может использоваться как источник азота, легко распадаясь в экзотермических реакциях до углекислого газа, аммиака и орнитина (Motes, 1961).

Основной и первичной формой связывания, резервирования и транспорта азота являются дикарбоновые аминокислоты и их амиды. Особенно велико значение глутамина в ассимиляции неорганического азота у многих растений (Прянишников, 1945; Кретович, 1962). Однако многие растения, ассимилируя азот, образуют в качестве запасных и транспортных соединений азота аланин, аллантоин, цитруллин, аргинин, оксиорнитин и другие аминокислоты и уреиды (Кретович, 1962; Reinbothe a. Motes, 1962). Вопрос о специфичности аминокислот, образующихся при первичной фиксации азота из различных источников, остается открытым. Большинство исследователей не находит качественной разницы в первичном связывании азота аммония и нитратов (Власюк и др., 1957).

Наблюдают лишь количественное преобладание дикарбоновых аминокислот и их амидов в случае применения аммония (Мосолов; 1964; Мосолов, Лапшина, 1964). Другие склонны считать, что нитраты связываются в форме глутамата, аспартата аланина, а аммоний — в форме амидов аспарагина и глутамина (Ваклинова и др., 1960).

Предполагается, что азот мочевины усваивается как путем прямой ассимиляции аммиака, освобождаемого при гидролизе, в синтезе аминокислот и амидов, так и в реакциях трансамидирования.

Таким образом, аммоний в исходном виде, нитраты после восстановления и мочевина после гидролиза расходуются на синтез указанных выше аминокислот, занимающих центральное место в азотном метаболизме, и используются в реакциях переаминирования на синтез всех остальных аминокислот.

В публикуемой работе поставлены следующие задачи:

1. Учитывая изменение направления и интенсивности синтетических процессов в онтогенезе, выяснить характер первичной ассимиляции различных форм азота в листьях картофеля разного возраста, используя метод инфильтрации азотных соединений, который позволяет проследить самые начальные этапы усвоения.

2. В связи с изучением метаболизации мочевины у картофеля выяснить использование NH_2-групп на синтез аминокислот в сравнении с другими источниками и формами азота.

3. Так как ассимиляция азота в листьях связана с фотохимическими процессами, то в опытах изучалась зависимость использования аммиачной, нитратной и амидной форм от освещения.

МЕТОДИКА

Опыты ставились в течение двух вегетационных периодов. В листья картофеля сорта Берлихинген разного возраста инфильтровались 0,2М растворы мочевины, NH_4NO_3, $(NH_4)_2SO_4$, $NaNO_3$. Контрольные листья инфильтровались водой. Концентрации растворов солей для инфильтрации не были токсичны.

После инфильтрации часть листьев фиксировалась сразу, оставшаяся часть выдерживалась во влажной камере при рассеянном освещении или в темноте при температуре 18—24° С и фиксировалась через 10, 30, 90, 180 и 300 *мин* в парах кипящего этанола. Водно-спиртовая вытяжка сухих листьев упаривалась, и часть ее, соответствующая 20—30—40 *мг* (в зависимости от возраста) сухих листьев, наносилась на хроматограммы. Разделение проводили растворителем бутонол : муравьиная кислота : вода = 75 : 13 : 12 трижды в восходящем направлении. Хроматограммы проявлялись нингидрином (100 *мг* $CdCl_2$, 100 *мл* H_2O, 5 *мл* CH_3COOH, 1 *г* нингидрина в 100 *мл* ацетона) и выдерживались в темноте 16—18 *ч*. Пятна элюировались метанолом, и элюаты колориметрировались. Количество аминокислот, в миллиграммах на 1000 *мг* сухих листьев, определялось по калибровочным кривым, составленным для каждой аминокислоты. Общее содержание аминокислот в листьях определяли колориметрически по методике, предложенной К. М. Починок и Б. И. Бернштейн (1956).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Аммиачная форма азота быстрее, чем нитратная и амидная, включается в синтез аминокислот, увеличивая сумму свободных аминокислот в листьях за 30—90 *мин* после инфильтрации в 1,5—2, иногда и в 3 раза

Таблица 1

Содержание аминокислот в листьях картофеля разного возраста, инфильтрованных водой и 0,2 М растворами мочевины, аммиачной селитры, сульфата аммония и натриевой селитры, *мг* на 1000 *мг* сухих листьев

Год	Возраст растения, дни	Вариант опыта	За период после инфильтрации, *мин*					
			0	10	30	90	130	300
1963	5	Контроль	21	25	16	11	Не определялось	25
		Мочевина	9	11	19	19		20
		NH_4NO_3	16	16	12	23		32
	12	Контроль	23	21	18	21		25
		Мочевина	20	24	21	22		23
		NH_4NO_3	23	29	26	21		37
	32	Контроль	9	10	10	9		13
		Мочевина	9	8	11	12		8
		NH_4NO_3	9	9	12	11		14
	83	Контроль	7	8	6	9		9
		Мочевина	7	7	8	8		13
		NH_4NO_3	7	12	10	9		13
1964	2—3	Контроль	9	Не определялось	11,5	10	10,5	Не определялось
		Мочевина	9		15,7	9	9	
		$(NH_4)_2SO_4$	14		7,5	8	9,5	
		$NaNO_3$	12,5		8,3	8,3	7,5	
	30	Контроль	11		10	12	15	
		Мочевина	12		10	14,8	17,8	
		$(NH_4)_2SO_4$	21		19	16	14,5	
		$NaNO_3$	13,1		19	14	11	
	46	Контроль	14,5		13,2	17,8	17,2	
		Мочевина	18,5		18,3	22	12	
		$(NH_4)_2SO_4$	15,2		16	23	17,5	
		$NaNO_3$	14,3		16	23	16	
	77	Контроль	14,5		14,7	8,5	11,5	
		Мочевина	10,3		13	12,4	17,2	
		$(NH_4)_2SO_4$	19		17,2	16	21	
		$NaNO_3$	11		13	17	16,6	

(табл. 1). Нитраты, требуя для восстановления некоторое время и энергию, вначале не увеличивают или даже снижают содержание аминокислот. Мочевина чаще всего, особенно у молодых растений, существенно не изменяет общее содержание аминокислот. Но всегда нужно помнить, что констатируемая нами сумма свободных аминокислот в листьях есть результат соотношений между их образованием и расходованием в синтезе белка.

В табл. 2 приводятся данные по содержанию некоторых свободных аминокислот через 30 *мин* после инфильтрации листьев. Изучение различных экспозиций показало, что именно эта точка наиболее удачна для характеристики первичной ассимиляции различных форм азота. В опытах не обнаружилось первоначальное связывание азота в каком-либо

Таблица 2

Содержание некоторых аминокислот в листьях картофеля разного возраста через 30 *мин* после инфильтрации в них воды и 0,2 М растворов мочевины $(NH_4)_2SO_4$ и $NaNO_3$, % отклонения от контроля

Возраст растения, дни	Вариант опыта	Свет			Темнота		
		мочевина	$(NH_4)_2SO_4$	$NaNO_3$	мочевина	$(NH_4)_2SO_4$	$NaNO_3$
2—3	Аргинин				Следы		
	Глутамин	+355	+37	+286	—10	+12	+38
	Аспартат	+40	0	0	0	+25	+50
	Глутамат	+8	—8	—7	0	—16	+38
	Аланин	+250	—50	0	—20	+130	+20
17	Аргинин				Следы		
	Глутамин	+18	+245	+194	—7	—69	—69
	Аспарат	—59	—91	—50	—37	—917	—54
	Глутамат	+25	+127	+149	+19	0	—52
	Аланин	—33	+970	+300	+13	+263	+60
46	Аргинин	+200	+38	+50	+244	+158	+183
	Глутамин	—17	+20	0	+45	+57	+57
	Аспартат	+28	+95	+70	+120	+100	+115
	Глутамат	—7	+77	+36	+71	+71	+61
	Аланин	—56	+6	—44	+131	+243	+38
77	Аргинин	+39	+403	+152	Не определялось		
	Глутамин	0	—15	+27			
	Аспартат	+29	—19	+73			
	Глутамат	+14	—7	+41			
	Аланин	—67	—20	—67			

одном соединении. При инфильтрации растворов мочевины, аммиачной селитры, $(NH_4)_2SO_4$ и $NaNO_3$ наблюдается усиление синтеза аспартата, глутамата, аланина и аргинина (табл. 2). В зависимости от условий проведения опыта, возраста растений, количества инфильтрированного в листья азота, периода выдерживания листьев после инфильтрации соотношение указанных аминокислот изменяется.

При длительном пятичасовом выдерживании листьев наблюдается вторичное увеличение количества свободных аминокислот (табл. 1), что является результатом не только усиленного синтеза аминокислот, которые к тому же не расходуются на образование белков, но и начавшегося протеолиза. У молодых растений при инфильтрации растворов азотных соединений интенсивнее всего образуется глутамин. Иногда его количество в опытных вариантах за 30—90 *мин* увеличивается в 3—4 раза (табл. 2). Аспарагин обнаруживается в незначительных количествах и существенной роли в фиксации азота у картофеля не играет.

Если в первые 30—40 дней после всходов глутамин является основным соединением, первично фиксирующим азот при ассимиляции аммиачных, нитратных и амидных соединений в листьях картофеля, то к 40—60-дневному возрасту азот, введенный при инфильтрации в листья, больше связывается не в глутамине, а в аргинине, который в листьях молодых растений в свободном состоянии почти не обнаруживался. У 50—60-дневных растений при инфильтрации в листья аммиачной селитры и мочевины происходит такой интенсивный синтез аргинина, что оказывается угнетенным синтез других аминокислот, например, аспартата (см. табл. 2).

Содержание серина, валина, лейцина, тирозина у старых растений увеличивается сразу после инфильтрации, что связано, может быть, с необходимостью быстрого связывания аммиака и использованием для

этого всех возможных путей (синтез аргинина, образование вторичных аминокислот путем прямого аминирования их кетоаналогов). В темноте при инфильтрации листьев растворами различных форм азота глутамина синтезируется значительно меньше, чем на свету, но зато начинает усиленно образовываться аланин (см. табл. 2). В контрольном варианте в темноте наблюдается увеличение содержания глутамина и аланина, но уменьшается количество аспарата.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши результаты и литературные сведения позволяют отметить равноценность аммония, нитратов и мочевины как источников азота для картофеля. Величина эффекта при их использовании зависит от физиологического состояния растений, применяемой дозы и условий, в которых находятся растения.

Специфичность первичной ассимиляции различных форм азота заключается лишь в скорости поступления готовых аминогрупп на синтез аминокислот. Аммоний может сразу расходоваться в азотном обмене. Этим и объясняется значительное увеличение суммы аминокислот сразу и в ближайшее время после инфильтрации аммиачных солей в листья. Ассимиляция нитратов связана с их предварительным восстановлением. Скорость использования азота мочевины зависит от скорости ее гидролиза, которая изменяется с возрастом (Мокроносов, Ильиных, 1964). Образующиеся тем или иным путем амидные группы связываются в растении первоначально в виде глутамина, аспартата, глутамата, аланина, аргинина. Характер образующихся аминокислот зависит от величины азотной нагрузки, от обеспеченности растений азотом, от интенсивности и направления синтетических процессов, которые изменяются с возрастом.

При умеренном количестве поступающего в листья азота и при интенсивном синтезе аминокислот и белка синтезируются аспартат, глутамат, аланин. При избытке аммиака и низкой интенсивности синтеза аминокислот и белка образуются более концентрированные азотные соединения — амиды и аргинин. У молодых растений идет интенсивное образование белков. Поступающий в лист азот быстро расходуется на синтез амидов (глутамин), а затем в реакциях переаминирования. По мере старения растений синтез белка замедляется. Избыток азота, создаваемый инфильтрацией, устраняется путем образования богатых азотом гуанидиновых групп. Очевидно, у некоторых растений это эффективный способ защиты от аммиачного отравления. К тому же он энергетически более выгоден, так как аргинин содержит четыре атома азота и два из них менее восстановлены. Кроме того, при синтезе аргинина для связывания больших количеств азота требуется меньше углеродных «скелетов», чем при синтезе амидов. Таким образом, при старении растений картофеля происходит смена метаболических систем: «амидная» фиксация заменяется «гуанидиновой», энергетически более выгодной.

Аргинин, очевидно, может выполнять в растении картофеля функцию резервирования и транспорта азотных групп. Он обнаружен у некоторых растений в запасающих органах (Reinbothe a. Motes, 1962) у картофеля — в пасоке (Калинкевич, Мочалова, 1961). В случае необходимости азот аргинина может использоваться на синтез аминокислот. Специальные опыты показали, что при инфильтрации в листья картофеля 0,1 М раствора аргинина происходит значительное увеличение содержания глумата, аспартата, глутамина, орнитина к 90—300-й минутам после инфильтрации.

Интересно, что азот мочевины, инфильтрированный в листья, мобилизуется по тем же путям, что и азот нитратов и аммония. Это подтверждает наши предшествующие данные (Мокроносов, Ильиных, 1964) о гидролитическом пути использования мочевины у картофеля. Если бы мочевина использовалась в синтезе уреидов, в прямом или обращенном орнитиновом цикле или в реакциях переаминирования, то при инфильтрации мочевины в листья там накапливались бы уреиды или компоненты орнитинового цикла. С другой стороны, усиленный синтез аргинина при старении листьев наблюдается при усвоении как мочевины, так и аммиачного и нитратного азота.

Интересен факт ослабления синтеза аспартата и глутамина и усиленного образования аланина в темноте. Усиление синтеза аланина в темноте наблюдали многие исследователи (Андреева, 1963). Но это явление не соответствует гипотезе Бенсона и Кальвина (цит. по Стюарду и Томпсону, 1959) о частичном или полном торможении цикла Кребса светом и о стимулировании его темнотой, а также данным Незговоровой (1963), Шампиньи (Champigny, 1960) и других исследователей об усиленном синтезе аспартата и глутамата в темноте. Поскольку, согласно последней гипотезе, на свету функционирование цикла Кребса подавлено и ослаблен синтез щавелевоуксусной, α-кетоглутаровой кислот, постольку на свету должно меньше образовываться аспартата, глутамана и их амидов.

При фотосинтезе в атмосфере радиоуглерода у картофеля сильнее метится аланин, а при темновой фиксации — аспартат. Изучение аминокислотного состава листьев и синтеза аминокислот в листьях картофеля при инфильтрации в них различных форм азота показало обратную картину: преобладание на свету синтеза аспартата и глутамата, а в темноте — аланина. Этот факт наводит на мысль, что бо́льшая часть аминокислот образуется вне непосредственной связи с фотосинтезом, в постфотосинтетических реакциях. А для синтеза аминокислот необходимы углеродные скелеты, образующиеся при окислении углеводов в цикле Кребса. Значит, на свету должен действовать цикл Кребса. Об этом же свидетельствует усиленное образование глутамина на свету в наших опытах и наблюдавшийся другими исследователями усиленный синтез амидов на свету. В пользу функционирования цикла Кребса на свету говорят также данные о превращении в листе инфильтрованных кислот цикла Кребса в смежные кислоты цикла (Gracham, Walker, 1962). Если принять, что на свету цикл Кребса нормально функционирует, тогда понятно образование аспартата, глутамата, глутамина в этих условиях. Темновое стимулирование цикла, обеспечивающее усиленное образование пирувата, служит, очевидно, причиной интенсивного образования аланина в темноте.

Анализируя эти данные, надо иметь в виду, что пути образования аминокислот в растении многочисленны (Майстер, 1961) и при торможении одного из них начинает функционировать другой и т. д. Они выработались в процессе эволюции и обеспечивают устойчивость обмена веществ растений в постоянно изменяющихся условиях среды.

ВЫВОДЫ

1. Исследована динамика свободных аминокислот и амидов в листья картофеля на протяжении 3—5 *ч* после инфильтрации 0,2 М растворов мочевины, NH_4NO_3, $(NH_4)_2SO_4$, $NaNO_3$. В первые 30—90 *мин* резко (в 2—3 раза) возрастало количество глутамина, аспартата, глутамата, аланина (у молодых растений) и аргинина (у старых). В последующие

1,5—2 *ч* постепенно увеличивалось содержание вторичных аминокислот. В конце пятичасового периода начинался протеолиз, и содержание свободных аминокислот сильно увеличивалось.

2. В онтогенезе картофеля происходит смена «амидного» пути фиксации азота (глутамин) на преимущественную ассимиляцию азота в составе аргинина, который является, по-видимому, резервной и транспортной формой азота у картофеля на завершающих фазах развития.

3. Специфика использования амидной (мочевина), аммиачной и нитратной форм азота проявляется в скорости образования и поступления аммиака на синтез аминированных соединений. Состав образующихся при этом аминированных продуктов одинаков.

4. Характер ассимиляции азота мочевины определенно указывает на усвоение мочевины после гидролиза уреазой. Иные пути усвоения мочевины (обращенный орнитиновый цикл, трансамидирование, синтез уреидов) у картофеля почти не проявляются.

Уральский
государственный университет

ЛИТЕРАТУРА

Андреева Т. Ф. Особенности образования аминокислот и белков в листьях растений при фотосинтезе.— Физиология питания, роста и устойчивости растений в Сибири и на Дальнем Востоке. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Ваклинова С., Штырбанова Е., Томова Н. Использование нитратного и аммиачного азота при образовании некоторых аминокислот в процессе фотосинтеза.— Докл. Болг. АН, 1960, т. 13, № 3.

Власюк Н. А., Косматый Е. С., Климовицкая З. М. Влияние азотного и марганцового питания на обмен серы.— Физиол. раст., 1957, т. 4, вып. 5.

Воскресенская Н. П., Гришина Г. С. О конкурентных отношениях между CO_2 и некоторыми другими окислителями при фотосинтезе в различных участках спектра.— Докл. АН СССР, 1962, т. 144, № 4.

Калинкевич А. Ф. О некоторых особенностях процесса обмена веществ при ассимиляции серы растениями.— Физиол. раст., 1959, т. 6, вып. 3.

Калинкевич А. Ф., Мочалова А. Д. Влияние минерального питания на поступление свободных аминокислот в стебли картофеля.— Физиол. раст., 1961, т. 8, вып. 5.

Кретович В. Л. Биохимия авторофной ассимиляции азота у растений.— Изв. АН СССР, серия биол., 1962, № 5.

Лесик Б. В. Влияние форм азотных удобрений на углеводно-белковый обмен у конопли. — Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 4.

Майстер А. Биохимия аминокислот. М., ИЛ, 1961.

Моиз А. Некоторые аспекты фотосинтеза в связи с метаболизмом органических кислот и аминокислот.— Физиол. раст., 1959, т. 6, вып. 3.

Мокроносов А. Т., Ильиных З. Г. Усвоение мочевины — C^{14} растениями картофеля.— Докл. АН СССР, 1964, т. 154, № 6.

Мосолов И. В. Влияние минеральных форм азотана содержание амидов в пасоке кукурузы.— Химия в сельском х-ве, 1964, № 4.

Мосолов И. В., Лапшина А. Н. Аминокислотный состав пасоки и листьев кукурузы при различных условиях питания азотом и фосфором.— Физиол. раст., 1964, т. 11, вып. 1.

Незговорова Л. А. Связь процесса ассимиляции углерода растениями с азотным метаболизмом. (Автореф. докт. дисс.) М., 1963 (Ин-т физиол. раст. АН СССР им. К. А. Тимирязева).

Починок К. М. и Бернштейн Б. И. Колориметрический ингидриновый метод определения аминного азота в растениях.— Укр. биохим. ж., 1956, т. 28, № 3.

Прянишников Д. Н. Азот в жизни растений и земледелии СССР. М., Изд-во АН СССР, 1945.

Стьюард Ф. С. и Томпсон Д. Белки и белковый обмен в растениях.— Белки, т. 3, ч. I. Под ред. Г. Нейрата и К. Бейли. М., ИЛ, 1959.

Церлинг В. В., Щеглова Г. М., Плышевская Е. Г., Зерцалов В. В. Исследование обмена растений в зависимости от возраста, доз и сроков внесения удобрений с использованием N^{15}.— Физиол. раст., 1957, т. 4, вып. 1.
Шульц Г. Э., Бондарь В. В., Федулова А. П. К вопросу о влиянии азотных внекорневых подкормок на окислительно-восстановительные процессы в листьях хлопчатника.— Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1963, серия 4, вып. 16.
Champigny M. L. L'effet de lumière sur la formation de l'aminoacide dans les foeilles Bryophyllum — daigremotianum.— Rev. gen. Bot., 1960, vol. 67.
Gracham D., Walker D. Some effects of light on the interconversion of metabolites in green leaves.— Biochem. J., 1962, vol. 82, N 3.
Motes K. The metabolism of urea and ureides.— Canad. J. Bot., 1961, vol. 39, N 7.
Reinbothe H. a. Motes K. Urea, ureides and guanidies in plants.— Ann. rev. Plant Phys., 1962, vol. 13.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ, Н. П. РОМАХИНА

СЕВЕРНЫЕ ФОРПОСТЫ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ПРЕДГОРЬЯХ УРАЛА

(в пределах Красноуфимской лесостепи)

Красноуфимская лесостепь, располагающаяся на западных предгорьях Среднего Урала (Красноуфимский и Артинский районы Свердловской области), представляет собой один из интереснейших ботанических феноменов. В европейской части СССР это наиболее глубоко продвинутый на север остров лесостепной растительности, находящийся в подзоне южной тайги бореально-лесной зоны (Горчаковский, 1965).

Красноуфимская лесостепь представляет собой слабо всхолмленную равнину (преобладают высоты порядка 280—300 *м* над ур. м.), на фоне которой разбросаны невысокие сопки и горы до 400 *м* над ур. м. Лесостепь обрамлена лесистыми увалами. Увалы, примыкающие к ней на западе, в частности Сылвинский Кряж (402 *м* над ур. м.) и отроги Уфимского плато, перехватывают часть атмосферных осадков, приносимых с запада атлантическими воздушными массами, поэтому климат лесостепного острова более сухой, чем на окружающей территории. Здесь распространены артинские песчаники и сланцевые глины, а также известняки каменноугольного возраста. Вершины холмов сложены обычно известняками или другими карбонатными горными породами (доломиты и т. п.). Часто встречаются карстовые формы рельефа. Преобладающие типы почв — черноземы, серые лесные, подзолистые и перегнойно-карбонатные (Прасолов и Роде, 1934).

Первобытный ландшафт Красноуфимской лесостепи сильно изменен под влиянием хозяйственной деятельности человека. По данным землеустройства, значительная часть лесостепного острова (68%) распахана и засеяна сельскохозяйственными культурами, 17% площади занято лесами: преимущественно березовыми (из *Betula verrucosa*), реже сосновыми (из *Pinus silvestris*), а по периферии лесостепи — пихтово-еловыми (доминанты — *Abies sibirica* и *Picea obovata*) с примесью липы мелколистной (*Tilia cordata*), сосновыми с примесью дуба обыкновенного (*Quercus robur*) и производными от них дубняками. Остальные приходятся на долю лугов (9%) и зарослей кустарников, степей и остепненных лугов (5%) и болот (1%).

Впервые растительность Красноуфимской лесостепи в общих чертах описал в 1875—1876 гг. П. Н. Крылов (1878), затем ее изучали А. Я. Гордягин (1888) и в 1886—1888 гг. более детально — С. И. Коржинский (1891). П. Н. Крылов охарактеризовал растительность в окрестностях городов Красноуфимска и Кунгура как лесостепную, впервые введя в науку так прочно укоренившееся понятие о лесостепи. Эта концепция была развита С. И. Коржинским, сузившим в Зауралье схематично на-

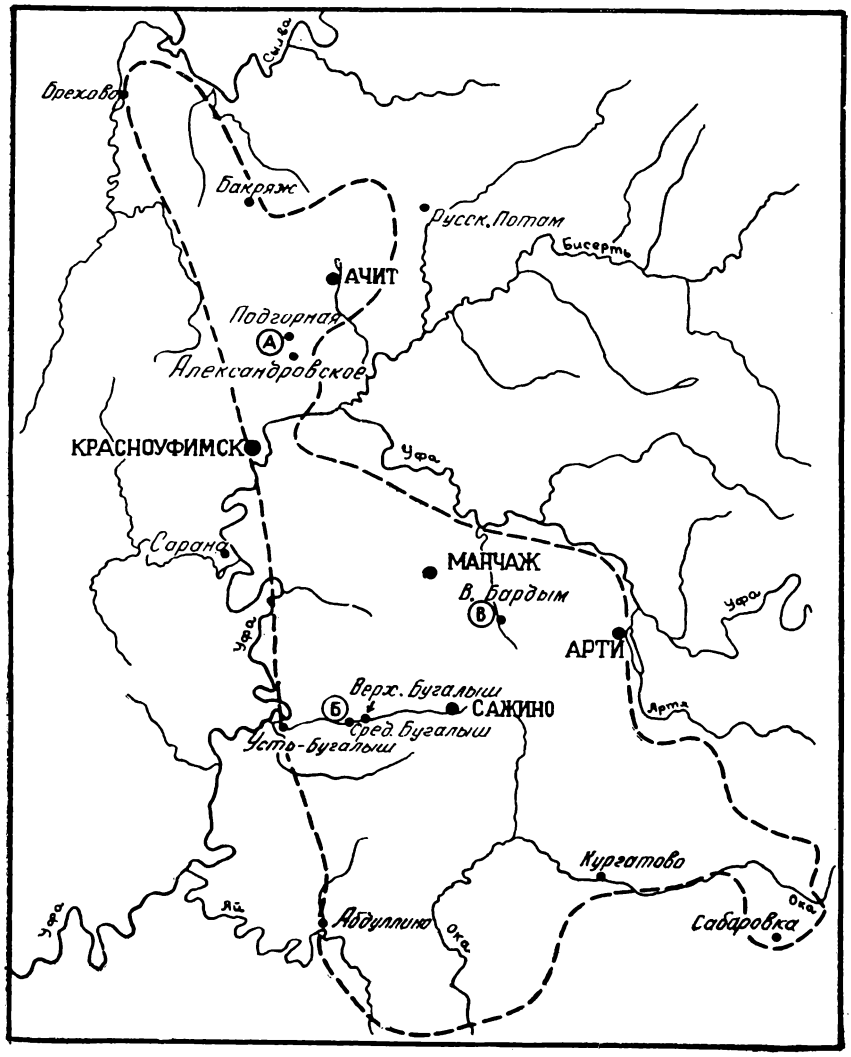


Рис. 1. Схематическая карта района Красноуфимской лесостепи с указанием местонахождения более крупных, лучше сохранившихся участков степей, подлежащих охране в качестве памятников природы.
Участки, подлежащие охране:
А — на Александровских сопках, *Б* — у с. Среднего Бугалыша, *В* — близ с. Верхнего Бардыма; *штриховой линией* показана граница лесостепи.

чертанные П. Н. Крыловым границы лесостепи и выделившим обособленные Красноуфимский и Кунгурский лесостепные острова [1]. П. Н. Крылов и С. И. Коржинский обратили внимание на то, что в Красноуфимской лесостепи участки наиболее типичной степной растительности связаны с вершинами и южными склонами известняковых холмов. Они дали схематичное описание фрагментов степей на Александровских сопках (Титечные горы), на участке между селами Верхним и Нижним Бардымом и в других местах.

[1] Предпринимавшаяся впоследствии (Красовский и Сергеева, 1933) попытка отрицать лесостепной характер территории в районе городов Кунгура и Красноуфимска основана на поверхностных маршрутных наблюдениях, чрезвычайно слабо аргументирована и поэтому не может опровергнуть выводов С. И. Коржинского.

В течение нескольких последующих десятилетий осуществлялось интенсивное сельскохозяйственное освоение Красноуфимской лесостепи, в ходе которого многие участки степной растительности были полностью или частично уничтожены. Однако в местах, где маломощные каменистые почвы, особенно на крутых склонах, оказались не пригодными для распашки, степная растительность сохранилась до наших дней. Несмотря на то, что эти фрагменты степей представляют большой интерес для выявления природы и происхождения Красноуфимской лесостепи, они не были с достаточной полнотой изучены и описаны в научной литературе. В этой статье, на основании выполненных авторами исследований, впервые приводится более детальная характеристика степных сообществ, сохранившихся в пределах Красноуфимского лесостепного острова (рис. 1).

СТЕПНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

На фоне равнинной, в основном распаханной территории Красноуфимской лесостепи возвышаются невысокие холмы и увалы, сложенные обычно известняками и доломитами (рис. 2). Эти всхолмления нередко обрамлены у основания березовыми лесками, березняки также взби-

Рис. 2. Общий вид Александровских сопок со стороны с. Александровское.

раются вверх по северным склонам и оврагам (рис. 3). Вершины и южные склоны холмов и увалов всегда безлесны и покрыты растительностью степного типа. Участки степей то в виде небольших пятен, то массивов площадью в несколько гектаров или даже десятков гектаров, хорошо заметны издали, особенно в период цветения и плодоношения ковылей (*Stipa Joannis, S. capillata, S. dasyphylla*), когда их перья и ости серебрятся в свете солнечных лучей и, качаясь от ветра, создают впечатление волнующегося моря.

Для выяснения состава и структуры степных сообществ нами были изучены сохранившиеся участки степей на Александровских сопках и Караульной горе близ с. Александровского (в 15 *км* к северу от г. Кра-

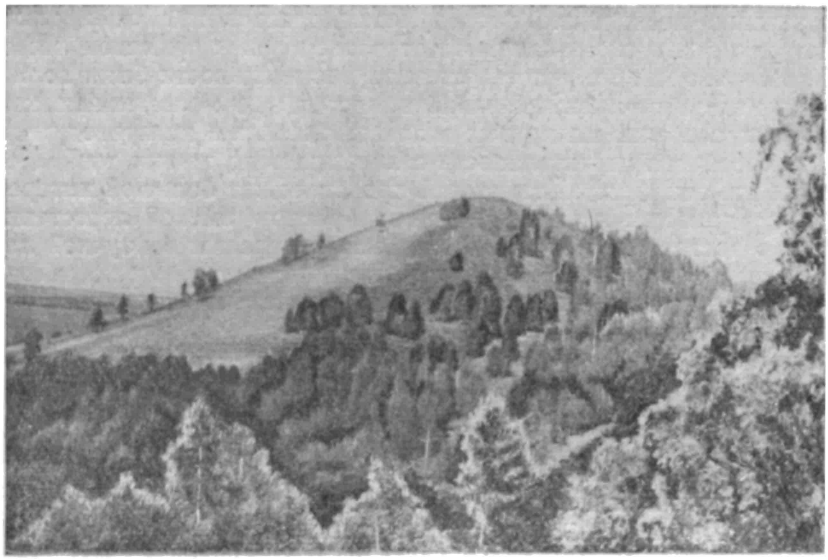


Рис. 3. Характер распределения растительности на Большой Александровской сопке. Вершина, южный и юго-западный склоны остепнены; остальные склоны, в особенности северный и восточный, а также седловина покрыты лесом или группами деревьев.

сноуфимска), на горах Долгой, Казачьей, Атамановской и на Змеиной горке близ г. Красноуфимска, на горах Крутой и Терехиной близ с. Верхнего Бардыма, в урочище Широкий лог около с. Головина, а также около с. Среднего Бугалыша Артинского района Свердловской области.

Все разнообразие степных сообществ, сохранившихся в Красноуфимском лесостепном острове, можно свести к девяти основным ассоциациям, относящимся к группам каменистых, дерновиннозлаковых, разнотравно-дерновиннозлаковых и дерновиннозлаково-разнотравных степей. Кроме того, с участками степей контактируют заросли степных кустарников (главным образом спиреи городчатой *Spiraea crenata*), содержащей немало степных и лугово-степных травянистых растений. Эти заросли, подготавливающие почву для поселения березы и других деревьев, следует рассматривать как одну из первоначальных стадий завоевания лесом степной территории.

Каменистые степи

Сибирсковасильково-мордовниковая степь. В виде небольших участков занимает крутые (20—25°) каменистые южные известняковые склоны холмов (рис. 4). Почва примитивно-аккумулятивная черноземовидная карбонатная, маломощная (мелкоземистый слой 20—26 *см*), щебнистая, развивается на элювии известняка.

Травостой разреженный низкорослый, проективное покрытие 25—30%. Низкая сомкнутость связана с интенсивной эрозией, обилием на поверхности щебня и глыб известняка. Подразделение на подъярусы нечеткое. Основная масса трав имеет высоту 10—30 *см*, и лишь цветоносные стебли некоторых видов поднимаются до 40—45 *см*. Состав травостоя: сор.$_2$ — *Centaurea sibirica* (рис. 5), *Echinops ritro* (рис. 6), сор.$_1$ — *Polygonatum officinale*, *Carex pediformis*, *Festuca sulcata*, sp.— *Aster alpinus*, *Onosma simplicissimum*, *Allium strictum*, *Dianthus acicularis*, *Asperula tinctoria*, *Galium boreale*, *Koe-*

Рис. 4. Участок каменистой сибирсковасильково-мордовниковой степи на склоне Большой Александровской сопки.

Рис. 5. Василек сибирский (*Centaurea sibirica*) — одно из характерных степных растений в Красноуфимской лесостепи.

leria gracilis, *Phleum phleoides*, *Silene wolgensis*, *Gypsophila altissima*, *Euphorbia Seguieriana*, sol.— *Sanguisorba officinalis*, *Poa angustifolia*, *Campanula sibirica*, *Thymus serpyllum*, *Artemisia frigida*, *Antitoxicum stepposum Hieracium virosum*, *Agropyrum reflexiaristatum*, *Veronica spicata*, *Galium verum*, *Potentilla humifusa*, *Hypericum elegans*. Эта ассоциация распространена на Александровских сопках, где и сделано ее описание.

Типчаковая степь. Небольшими клочками встречается на вершинах и в верхней трети южных довольно крутых склонах холмов и сопок. Почва

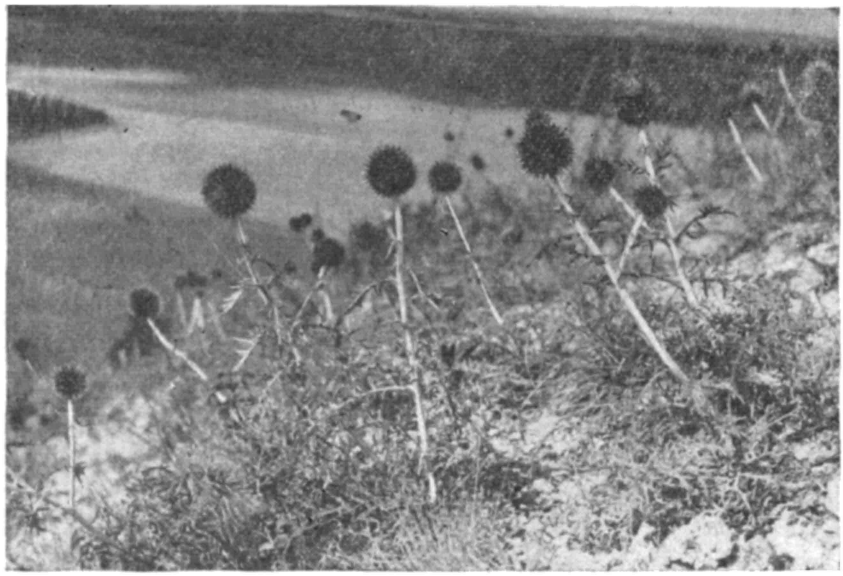


Рис. 6. Мордовик обыкновенный (*Echinops ritro*) в каменистой степи.

примитивно-аккумулятивная карбонатная черноземовидная, каменистая, мощность мелкоземистого слоя 15—20 *см*. Содержит много щебня, подстилается глыбами известняка.

Кустарники (*Spiraea crenata*, *Cotoneaster melanocarpa*) не образуют выраженного яруса, а разбросаны одиночно, укореняясь преимущественно в расщелинах глыб. Травостой низкорослый, разреженный, не расчлененный на подъярусы. Высота трав в среднем 20 *см*, но стебли некоторых растений достигают 45—50 *см*. Значительная часть поверхности оголена, покрыта щебнем и глыбами известняка. Проективное покрытие травостоя 15—20%. Видовой состав: cop.$_1$ — cop.$_2$—*Festuca sulcata*, sol. — sp.— *Veronica spicata*, *Onosma simplicissimum*, sol.— *Potentilla humifusa*, *Dianthus acicularis*, *Centaurea sibirica*, *Koeleria gracilis*, *Phleum phleoides*, *Carex pediformis*, *Camelina microcarpa*, *Artemisia bargusinensis*, *Crepis tectorum*, *Galium verum*, *Antitoxicum stepposum*, *Centaurea sibirica*, *Echinops ritro*, *Pulsatilla patens*, *Sedum acre*, *S. purpureum*, *Polygonatum officinale*, *Campanula sibirica*, *Arenaria serpyllifolia*, *Androsace Turczaninovii*, *Lappula echinata*, *Artemisia sericea*, *A. armeniaca*, *Aster alpinus*, *Astragalus austriacus*, *Schiverekia monticola*, *Asperula tinctoria*, *Euphorbia Seguieriana*, *Agropyrum reflexiaristatum*, *Polygonum alpinum*, *Oxytropis pilosa*, *Onobrychis arenaria*, *Silene repens*, *Aster amellus*. Среди каменистых степей эта ассоциация выделяется скальными (*Sedum hybridum*, *S. purpureum*, *Androsace Turczaninovii*) и скально-степными (*Agropyrum reflexiaristatum*, *Dianthus acicularis*, *Schiverekia monticola*) видами в составе травостоя. Описания сделаны на Александровских сопках и близ с. Среднего Бугалыша.

Мордовниково-тырсовая степь. Развита на очень крутых (20—30°) южных склонах известняковых холмов. Поверхность каменистая, с выходом щебня и глыб. Почва примитивно-аккумулятивная черноземовидная, щебнистая, эродированная, маломощная (мощность мелкоземистого слоя 15—20 *см*). Растения, закрепившиеся на непрерывно осыпающемся щебне: мордовник обыкновенный (*Echinops ritro*), дерновники тырсы (*Stipa capillata*) и дру-

гие — задерживают мелкий щебень и мелкозем, в результате чего создается ступенчатый микрорельеф (в виде уступов или террасок). Кустарники встречаются изредка, они представлены: sol.— *Cytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Rosa cinnamomea*.

Травостой разреженный (проективное покрытие 10—30 %), высотой в среднем 25—35 *см*, отдельные растения достигают 80—90 *см*. Ясно выраженного расчленения на подъярусы нет. Флористический состав: cop.$_1$— cop.$_2$— *Stipa capillata*, cop.$_1$— *Echinops ritro*, sp.— *Stipa Joannis*, *Adonis vernalis*, *Carex pediformis*, *Centaurea sibirica*, *Onosma simplicissimum*, *Asperula tinctoria*, sol.— *Phleum phleoides*, *Koeleria gracilis*, *Agropyrum reflexiaristatum*, *Centaurea scabiosa*, *Silene wolgensis*, *Antitoxicum stepposum*, *Euphorbia Seguieriana*, *Veronica spicata*, *Gypsophila altissima*, *Astragalus austriacus*, *Salvia stepposa*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Pulsatilla patens*, *Inula hirta*, *Artemisia sericea*, *Origanum vulgare*, *Thalictrum foetitum*, *Allium rubens*, *Onobrychis arenaria*, *Festuca sulcata*, *Aster alpinus*, *Oxytropis pilosa*, *Thymus serpyllum*, *Calamagrostis epigeios*. Эта ассоциация описана на горе Крутой близ с. Верхнего Бардыма и около с. Среднего Бугалыша.

Дерновиннозлаковые степи

Овсецовая степь. Располагается на плоских вершинах холмов и в верхней части склонов — средней крутизны и пологих. Почва — довольно мощный карбонатный чернозем, развивающийся на элювии известняка. Из кустарников обычны: sol.— *Cerasus fruticosa*, *Rosa cinnamomea*. Травостой довольно густой (проективное покрытие 50—60 %), высотой 45—60 *см*, расчленен на три подъяруса. Его слагают следующие виды: cop.$_2$— *Helictotrichon desertorum*, cop.$_1$— *Centaurea scabiosa*, sp.— *Festuca sulcata*, *Phleum phleoides*, *Artemisia sericea*, *Veronica teucrium*, *Antitoxicum stepposum*, *Linaria vulgaris*, sol.— *Stipa Joannis*, *Onosma simplicissimum*, *Phlomis tuberosa*, *Euphorbia Seguieriana*, *Filipendula hexapetala*, *Galium boreale*, *Allium rubens*, *Campanula sibirica*, *Thalictrum foetidum*, *Centaurea ruthenica*, *Pimpinella saxifraga*, *Dracocephalum Ruyschiana*, *Origanum vulgare*, *Onobrychis arenaria*, *Clausia aprica*, *Helictotrichon Schellianum*, *Polygonatum officinale*, *Leucanthemum vulgare*, *Silene wolgensis*, *Trifolium montanum*, *T. lupinaster*, *Fragaria viridis*, *Polygala comosa*, *Salvia stepposa*, *Adonis vernalis*, *Betonica officinalis*, *Veronica spicata*, *Potentilla argentea*, *Astragalus danicus*, *Draba sibirica*, *Gypsophila altissima*. Ассоциация описана на Александровских сопках на склоне горы Крутой близ с. Верхнего Бардыма.

Иоанновоковыльная степь. Занимает плоские вершины известняковых холмов и увалов (рис. 7). Поверхность слегка волнистая. Почва — чернозем, мощность горизонтов А и В достигает 50 *см*. Подстилающая порода — элювий известняка. Из кустарников отмечены единичные экземпляры sol.— *Cytisus ruthenicus*. Травостой густосомкнутый (проективное покрытие 85—95 %), расчлененный на три подъяруса. Средняя высота трав 40—45 *см*, максимальная 80 *см*. В сложении травостоя принимают участие cop.$_3$— *Stipa Joannis*, sp.— *Fragaria viridis*, *Filipendula hexapetala*, *Pimpinella saxifraga*, *Aster amellus*, *Origanum vulgare*, *Achillea millefolium*, *Potentilla argentea*, *Galium verum*, *Centaurea scabiosa*, *Trifolium pratense*, sol.— *Betonica officinalis*, *Poa angustifolia*, *Stipa capillata*, *Artemisia absinthium*, *Leucanthemum vulgare*, *Turritis glabra*, *Pulsatilla patens*, *Viola* sp., *Veronica spicata*, *Linaria vulgaris*, *Thalictrum foetidum*, *Gentiana cruciata*, *Astragalus danicus*, *Trifolium lupinaster*, *T. montanum*, *Euphrasia tatarica*, *Asperula tinctoria*, *Phlomis tuberosa*, *Minuartia Krascheninnikovii*, *Phleum phleoides*, *Hypericum elegans*, *Dracocephalum Ruyschiana*, *Libanotis sibirica*. Разнотравье довольно разнообразно по видовому составу, содержит не только степ-

Рис. 7. Фрагменты иоанновоковыльной степи на Александровских сопках.

ные растения, но и луговые и даже лесные. Однако элементы разнотравья не обильны и теряются в массе безраздельно господствующего ковыля Иоанна. Ассоциация встречена и описана на горе Крутой близ с. Верхнего Бардыма.

Разнотравно-дерновиннозлаковые степи

Разнотравно-иоанновоковыльная степь. Распространена на пологих южных склонах известняковых холмов и увалов. Почва — карбонатный чернозем мощностью 45—50 *см*, подстилаемый глыбами и щебнем известняка. Роль кустарников незначительна, характерны: sol.—*Genista tinctoria*, *Cerasus fruticosa*, *Rosa cinnamomea*, *Cytisus ruthenicus*, *Cotoneaster melanocarpa*. Травостой довольно густой (проективное покрытие 60—70%), средняя высота растений 40—50 *см*, максимальная 80—90 *см*. Его состав: cop.$_2$— *Stipa Joannis*, cop.$_1$— *Filipendula hexapetala*, *Artemisa sericea*, *Centaurea sibirica*, *C. ruthenica*, *Antitoxicum stepposum*, *Fragaria viridis*, sp.— *Festuca sulcata*, *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*, *Galium verum*, *Potentilla humifusa*, *Onosma simplicissimum*, *Adonis vernalis*, *Polygonatum officinale*, sol.— *Phlomis tuberosa*, *Pimpinella saxifraga*, *Trifolium montanum*, *T. lupinaster*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Asperula tinctoria*, *Astragalus danicus*, *Pulsatilla patens*, *Inula hirta*, *Sanguisorba officinalis*, *Plantago lanceolata*, *Allium strictum*, *Achyrophorus maculatus*, *Galatella punctata*, *G. angustissima*, *Veronica spicata*, *Rubus saxatilis*, *Dracocephalum Ruyschiana*, *Dianthus versicolor*, *Silene wolgensis*, *Adonis vernalis*, *Adenophora liliifolia*, *Euphorbia Seguieriana*, *Viola* sp., *Phleum phleoides*, *Linaria vulgaris*, *Polygonum alpinum*, *Stipa dasyphylla*, *Centaurea scabiosa*, *Solidago virga-aurea*, *Berteroa incana*, *Koelera gracilis*, *Camelina microcarpa*, *Echinops ritro*, *Origanum vulgare*, *Gypsophilia altissima*, *Lappula echinata*, *Hieracium virosum*, *H. umbellatum*. Несмотря на явное преобладание ковыля Иоанна (*Stipa Joannis*), в травостое велика роль разнотравья, представленного как степными, так и лугово-степными, луговыми и лугово-лесными видами. Участки такой ассоциации встречены и описаны на Александровских сопках и горе Караульной.

Разнотравно-красивейшековыльная степь. Занимает пологие и слабо по-

катые южные склоны известняковых увалов (крутизной до 10—15°) в районе распространения карстовых воронок и провалов. Почва — эродированный чернозем, мощность мелкоземистого слоя 30—40 *см*. Из кустарников обычна вишня степная sp.—*Cerasus fruticosa* высотой около 40 *см*. Травостой густой (проективное покрытие 75—80%), средняя высота его 45—50 *см*, а максимальная высота отдельных растений 100 *см*. Ярко выражена расчлененность на три подъяруса. Основу яруса слагает ковыль красивейший cop.$_2$— cop.$_3$— *Stipa pulcherrima*, к которому примешиваются следующие виды: cop.$_1$— *Fragaria viridis*, sp.— *Trifolium montanum*, *Hypericum quadrangulum*, *Veronica teucrium*, *Leucanthemum vulgare*, sol.— *Poa angustifolia*, *Galium verum*, *Dracocephalum Ruschiana*, *Salvia stepposa*, *Onobrychis arenaria*, *Gampanula bononiensis*, *C. sibirica*, *Filipendula ulmaria*, *Knautia arvensis*, *Centaurea ruthenica*, *Polygala comosa*, *Veronica spicata*, *Filipendula hexapetala*, *Silene wolgensis*, *Castilleja pallida*, *Asperula tinctoria*, *Galium boreale*, *Geranium sanguineum*, *Digitalis grandiflora*. Нетрудно заметить, что в составе разнотравного компонента травостоя этой ассоциации лишь преобладающий вид *Fragaria viridis* является типично степным растением, остальные представители разнотравья, значительно менее обильные, являются лугово-степными или луговыми. Ассоциация довольно широко распространена по склонам увалов близ с. Верхнего Бардыма, описана в этом районе близ Терехиной горы.

Нивяниково-ковыльная степь. Связана с пологими склонами логов. Почва — чернозем, мощность горизонтов А и В 50—60 *см*. Подстилающая горная порода — элювий известняка. Единственным представителем кустарников является sol.— *Genista tinctoria*. Травостой имеет проективное покрытие 65—75%, средняя высота 40—45 *см*, максимальная 65 *см*. Преобладают ковыли *Stipa dasyphylla* и *St. Joannis*. Остальные компоненты — разнотравье, среди которого наиболее обилен нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare*). Видовой состав: cop.$_2$— *Stipa dasyphylla*, cop.$_1$— *St. Joannis*, *Leucanthemum vulgare*, sp.— *Festuca sulcata*, *Phleum phleoides*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium lupinaster*, *T. pratense*, *Veronica spicata*, *Rhynanthus* sp., sol.— *Achillea millefolium*, *Centaurea scabiosa*, *Galium boreale*, *G. verum*, *Fragaria viridis*, *Rumex acetosa*, *Trifolium repens*, *T. lupinaster*, *T. medium*, *Medicago falcata*, *Linaria vulgaris*, *Potentilla humifusa*, *Lathyrus pisiformus*, *Berteroa incana*, *Gypsophila altissima*, *Filipendula hexapetala*, *Poa angustifolia*, *Helictotrichon Schellianum*, *Origanum vulgare*, *Onobrychis arenaria*, *Thalictrum foetidum*, *Betonica officinalis*, *Campanula sibirica*, *Centaurea sibirica*, *Inula hirta*, *Dracocephalum Ruyschiana*, *Salvia stepposa*, *Draba sibirica*, *Artemisia sericia*, *Echinops ritro*. Описанные участки расположены в урочище Широкий лог в 3—5 *км* к юго-востоку от с. Головина Артинского района Свердловской области.

Дерновиннозлаково-разнотравные степи

Типчаково-полынная степь. Встречается в нижней части пологих южных склонов, где обычно контактирует с остепненными лугами или березовыми колками. Почва — карбонатный чернозем, формирующийся на продуктах выветривания известняка и доломита; мощность горизонтов А и В до 70 *см*. Кустарники представлены единичными экземплярами sol.— *Cytisus ruthenicus*, *Rosa cinnamomea*. Травостой средней густоты (проективное покрытие 60—70%), довольно высокий. Высота трав: 65 (средняя) — 100 *см* (максимальная). Расчлененность на подъярусы четкая. Состав травостоя: cop.$_2$— *Artemisia absinthium*, cop.$_1$— *Festuca sulcata*, sp.— cop.$_1$— *Filipendula hexapetala*, *Agropyrum repens*, *Aster alpinus*, *Origanum vulgare*, sp.— *Pimpinella saxifraga*, *Antitoxicum stepposum*, *Helictotrichon desertorum*, *Phle-*

um phleoides, Onobrychis arenaria, Adonis vernalis, Potentilla humifusa, Veronica teucrium, sol.— *Centaurea scabiosa, C. sibirica, Galium verum, Campanula bononiensis, Gypsophila altissima, Pulsatilla patens, Onosma simplicissimum, Galium boreale, Fragaria viridis, Asperula tinctoria, Lathyrus pisiformis, Dianthus acicularis, D. versicolor, Dracocephalum Ruyschiana, Sanguisorba officinalis, Pyrethrum corymbosum, Polygonatum officinale, Stipa Joannis, St. dasyphylla, Achillea millefolium, Aster amellus, Veronica spicata, Trifolium lupinaster, Phlomis tuberosa, Erysimum cheiranthoides, Plantago stepposa, Carex pediformis, Prunella vulgaris, Nepeta pannonica, Inula britannica, Solidago virga aurea.* Из мхов встречается sp.— *Thuidium abietinum.* Приведенная характеристика свидетельствует, что в травостое господствует степное и лугово-степное разнотравье, к которому в довольно значительном количестве примешиваются степные злаки и прежде всего типчак (*Festuca sulcata*). Роль луговых и лесных видов в составе разнотравного компонента травостоя сравнительно невелика. Участки типчаково-ковыльной степи обнаружены и описаны на Александровских сопках.

Заросли степных кустарников

Заросли спиреи городчатой. Среди участков степей, а также на контакте их с березовыми колками довольно широко распространены заросли кустарников, особенно *Spiraea crenata.* Иногда спирейники встречаются и на опушках березняков или в прогалинах среди них на южных и восточных склонах увалов, где нет степных сообществ, но произрастают отдельные виды степняков. Почвы маломощные хрящеватые, примитивно-аккумулятивные черноземовидные или карбонатные черноземы. На поверхность нередко выходят глыбы и щебень известняка.

Такие заросли обычно густые, проективное покрытие кустарников 40—70%, средняя высота 50—70, максимальная 100—110 *см.* Среди кустарников преобладает cop.$_2$— *Spiraea crenata,* менее обильны: sp.— *Cerasus fruticosa, Cotoneaster melanocarpa,* sol.— *Caragana frutex, Rosa acicularis, Genista tinctoria.* Травостой развит преимущественно на прогалинах между кустами, проективное покрытие 20—35%, высота трав средняя 50, максимальная 100 *см.* Для этого яруса наиболее характерны: cop.$_1$— cop.$_2$ — *Phlomis tuberosa, Fragaria viridis, Galium verum,* sp.— *Helictotrichon desertorum, Origanum vulgare, Carex pediformis, Filipendula hexapetala, Artemisia sericea, Asperula tinctoria, Veronica spicata, Phleum phleoides, Potentilla humifusa, Dracocephalum Ruyschiana, Achyrophorus maculatus, Vicia cracca, Polygonum alpinum, Rubus saxatilis,* sol.— *Trifolium lupinaster, T. montanum, Polygonum convolvulus, Inula hirta, Galium boreale, Geranium pseudosibiricum, Artemisia latifolia, Vicia tenuifolia, Achillea millefolium, Bètonica officinalis, Pyrethrum corymbosum, Verbascum thapsus, Calamagrostis epigeios.* Заросли спиреи городчатой отмечены во многих местах Красноуфимской лесостепи; описание их сделано на Александровских сопках, на Змеиной горке в 4 *км* к северо-западу от г. Красноуфимска и на горе Казачьей в 10 *км* к северо-северо-западу от Красноуфимска.

НАИБОЛЕЕ ТИПИЧНЫЕ УЧАСТКИ СТЕПНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ — ПАМЯТНИКИ ПРИРОДЫ

Приводим краткую характеристику трех наиболее сохранившихся в Красноуфимской лесостепи участков степной растительности, представляющих интерес для научного изучения и экскурсий. Эти участки необходимо сохранить как памятники природы.

Александровские сопки. Находятся в 2—3 *км* к северо-западу от с. Але-

ксандровского, в 1 *км* к юго-востоку от Подгорной (Красноуфимский район Свердловской области). Состоят они из двух больших, хорошо заметных издали сопок и одной маленькой, разделенных понижениями. Самая высокая сопка — Большая (Титечная) имеет высоту 366 *м* над ур. м. К юго-востоку от нее расположена сопка Остренькая высотой 320 *м*. Третья, наименьшая, находящаяся к западу от Большой, — Известнàя (302 *м*). Сопки возвышаются над окружающей местностью на 60—120 *м*. Склоны их довольно круты, угол падения достигает в верхней части 25°. Сложены сопки известняками каменноугольного возраста и нижнепермскими доломитами.

Не затронутая распашкой территóрия в районе Александровских сопок состоит из двух разделенных пашней участков неправильной формы общей площадью около 55 *га*. На фоне окружающей, в общем равнинной распа-

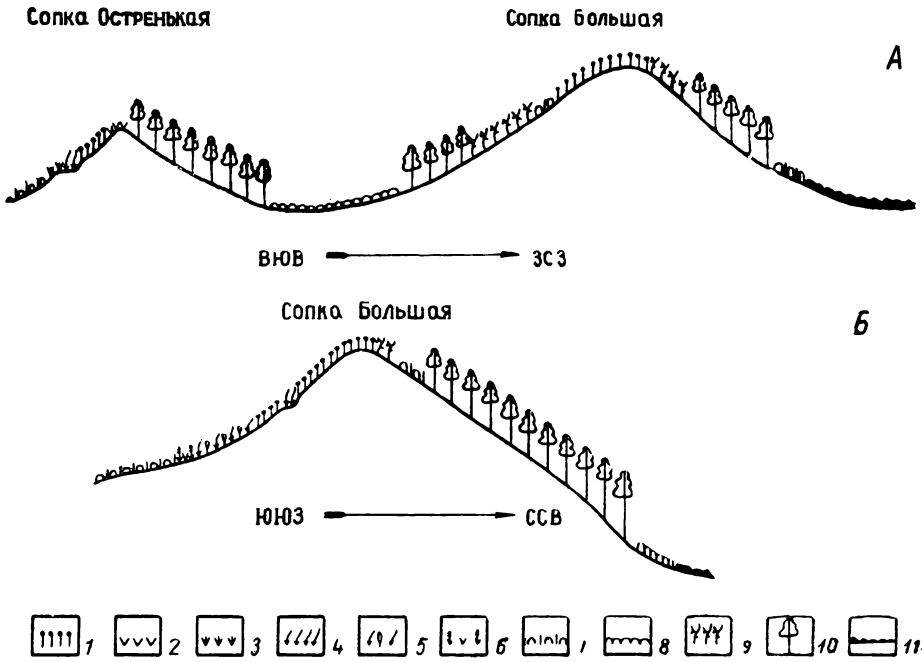


Рис. 8. Профили, иллюстрирующие распределение растительности на Александровских сопках:

А — через Остренькую и Большую сопки с востока-юго-востока на запад-северо-запад, по азимуту 300°; *Б* — через Большую сопку с юго-юго-запада на северо-северо-восток по азимуту 20°. Масштаб: по горизонтали — в 1 *см* 50 *м*, по вертикали — в 1 *см* 25 *м*.

1—6 — степи: *1* — сибирсковасильково-мордовниковая, *2* — типчаковая, *3* — овсецовая, *4* — иоанновоковыльная, *5* — разнотравно-иоанновоковыльная, *6* — типчаково-полынная; *7*, *8* — луга: *7* — остепненные, *8* — вторичные лесные; *9* — *10* — кустарниковые заросли и леса: *9* — заросли спиреи городчатой, *10* — березовые, иногда с примесью сосны, леса, перемежающиеся с небольшими луговыми полянами; *11* — пашни.

ханной местности, Александровские сопки выделяются живописной, яркой и разнообразной растительностью. Расчлененность рельефа, разнообразие экспозиции, почвенных и грунтовых условий благоприятствовали формированию здесь пестрого растительного покрова. Разнообразие ассоциаций и закономерность их распределения иллюстрируют два профиля (рис. 8). Первый из них (рис. 8, *А*) проходит через вершины сопок Остренькой и Большой с востока-юго-востока на запад-северо-запад по азимуту 300°; второй (рис. 8, *Б*) — через сопку Большую с юго-юго-запада на северо-северо-восток по азимуту 20°.

Наиболее своеобразный элемент растительности сопок — участки степей. Как и в других местах, здесь лучше сохранились каменистые степи, расположенные на крутых щебнистых склонах, не пригодных для распашки. Каменистые степи представлены двумя ассоциациями: сибирсковасильково-мордовниковой и типчаковой. Первая из них занимает верхнюю половину юго-юго-восточного склона Большой сопки, маленький клочок ее сохранился на юго-юго-западном склоне сопки Остренькой. Вторая ассоциация покрывает вершину Остренькой сопки. В нижней трети южного склона сопки Остренькой расположен участок овсецовой степи. В ложбинкообразном понижении на юго-юго-западном склоне Большой сопки и рядом с березняком разбросаны клочки разнотравно-иоанновоковыльной степи. У подножия этого же склона рядом с березняком находится участок типчаково-полынной степи. Во многих местах на контакте между степными сообществами и березовым лесом расположены заросли спиреи городчатой. Спирейники, в частности, характерны для восточного склона Большой сопки, подножия сопки Остренькой и ее юго-юго-западного склона. Хотя степные ассоциации занимают в общем набольшую площадь на южных склонах Александровских сопок, именно они придают этой местности своеобразный колорит.

Значительная часть склонов Александровских сопок покрыта березняками. Они одевают северные склоны почти до вершины, а на южных развиты только у подножия. Здесь они более разрежены и по своему облику напоминают колки. Изредка в березняках встречаются отдельные сосны, что указывает на их вероятное возникновение на месте вырубленных сосняков. Имеется также незначительная примесь осины. В кустарниковом ярусе — *Sorbus aucuparia*, *Padus racemosa*, *Salix caprea*, *Cotoneaster melanocarpa*, *Rosa cinnamomea*, *R. acicularis*. Травостой богат видами, на северных склонах он составлен преимущественно лесными растениями, а на южных обогащается лугово-степными и степными. Наиболее обычны *Calamagrostis arundinacea*, *Brachypodium pinnatum*, *Dactylis glomerata*, *Thalictrum minus*, *Rubus saxatilis*, *Leucanthemum vulgare*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Prunella vulgaris*, *Lathyrus vernus*, *Geranium silvaticum*, *Trifolium lupinatser*, *T. montanum*, *Bupleurum aureum*, *Campanula glomerata*, *Lilium martagon*, *Trollius europaeus*, *Fragaria vesca*, *Valeriana officinalis*, *Chamaenerium angustifolium*, *Stellaria graminea*. Моховой покров развит слабо, он состоит в основном из *Pleurozium Schreberi* и *Hylocomium splendens*. На границе с пашней, а также на контакте с березовым лесом обычны ассоциации остепненных лугов. Луговые поляны также вкраплены среди березняков. Одиночные экземпляры сосны высотой 8—10 *м* растут на восточном склоне Большой сопки, близ самой ее вершины, на контакте с каменистой типчаковой степью. Имеется также подрост сосны. У вершины сопки Остренькой растут две ели около 8 *м* (ель в свое время отмечал на Александровских сопках и С. И. Коржинский). Несколько выше, в расщелинах, приютились две низкорослых корявых сосны высотой 3—4 *м*.

Сравнительно недавно на Александровских сопках производилось сенокошение и пастьба скота, здесь находилась колхозная пасека. В последние годы хозяйственное использование естественной растительности несколько уменьшилось.

Степь на увале близ села Верхнего Бардыма. На левом берегу речки Бардыма, в 1 *км* к западу от с. Верхнего Бардыма (Артинский район Свердловской области), располагается большой, вытянутый в меридиональном направлении увал, сложенный известняками и доломитами. Западный склон его крутой (до 30°), вершина плоская, слегка покатая на восток, а восточный склон пологий. На увале сохранился участок степной растительности площадью 37 *га*. Западный склон увала покрыт растительностью типа ка-

менистой мордовниково-тырсовой степи. На плоской вершине и в верхней части пологого восточного склона развита иоанновоковыльная степь, а на выпуклых, более приподнятых участках юго-западного склона вкраплены пятна овсецовой степи. Близ вершины на западном склоне кое-где встречаются фрагменты сибирсковасильково-мордовниковой степи. Самая верхняя часть западного склона на переходе его в плоскую вершину занята редким березняком с густым травостоем, в котором преобладают *Fragaria viridis*, *F. vesca*, *Calamagrostis arundinacea*, а также много лугово-степных видов: *Veronica spicata*, *Inula hirta*, *Adonis vernalis*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Artemisia sericea*.

Степь на увале близ села Среднего Бугалыша. В 0,5—1 *км* к северо-западу от с. Среднего Бугалыша (Артинский район Свердловской области) расположен известняково-доломитовый увал, постепенно переходящий к востоку в возвышенное равнинное пространство. Западные его склоны, выходящие к речке Титнигулу, круто обрываются, образуя в некоторых местах осыпи. На этих крутых склонах сохранились интересные участки степной растительности, представленные ассоциациями мордовниково-тырсовой и типчаковой степи. Участок типчаковой степи находится близ вершины увала в верхней трети его юго-западного склона (крутизной около 20°), площадь его около 1,5 *га*. Участок и вся окружающая территория используются под выпас, плоская вершина и прилегающая внизу по склону местность вытоптаны, травостой выбитый, измененный выпасом. Мордовниково-тырсовая степь расположена в 450 *м* к северу на очень крутом (до 30°) склоне, имеющем характер осыпи. На переходе к вершине увала встречаются фрагменты типчаковой степи. Участок с мордовниково-тырсовой степью занимает площадь около 0,8 *га*. Он отделен от первого глубоким логом, идущим на запад от вершины.

* * *

Впервые описанные 80—90 лет тому назад классиками отечественной ботанической географии П. Н. Крыловым и С. И. Коржинским степные сообщества на известняковых холмах в Красноуфимской лесостепи являются своеобразным геоботаническим репером, или эталоном. Они представляют большую ценность для дальнейшего научного изучения, выявления динамических тенденций современного растительного покрова, для различных фитогеографических сопоставлений. Как единственные на Среднем Урале участки типичной степной растительности, они представляют также большую культурно-просветительную и эстетическую ценность, должны служить местом экскурсий студентов высших учебных заведений и школьников. Такие экскурсии расширяют кругозор и развивают ботанико-географические представления учащихся.

Сам лесостепной ландшафт в окрестностях г. Красноуфимска представляет собой классический объект ботанической географии. Именно здесь, на примере изучения растительности этого и смежных районов Предуралья, родилось понятие «лесостепь», столь прочно вошедшее в ботаническую и географическую научную терминологию и литературу. Поэтому совершенно очевидна необходимость сохранения для науки и будущих поколений как участков степной растительности на известняковых холмах, так и других элементов комплекса растительных сообществ, характерных для Красноуфимской лесостепи.

Исполком Свердловского областного совета депутатов трудящихся по предложению одного из авторов настоящей статьи (Горчаковский, 1958, 1960), одобренному и поддержанному Комиссией по охране природы при Уральском филиале Акамедии наук СССР, своим решением в 1960 г. отнес

участки степной растительности на Александровских сопках, горе Караульной, близ с. Верхнего Бардыма к категории памятников природы областного значения, подлежащих охране и использованию в культурно-эстетических и научно-просветительных целях. Помимо сохранения упомянутых памятников природы, нужно изучить возможности расширения сети заповедных участков, характеризующих растительность и ландшафт Красноуфимской лесостепи.

ВЫВОДЫ

1. В пределах Красноуфимской лесостепи наиболее ксерофильный элемент растительного покрова образуют участки степной растительности на вершинах и южных склонах холмов, сложенных известняками и другими карбонатными горными породами (доломиты и т. п.). В составе этих сообществ содержится много типично степных видов (*Stipa Joannis, St. capillata, St. dasyphylla, Festuca sulcata, Koeleria gracilis, Helictotrichon desertorum, Echinops ritro, Centaurea sibirica, C. ruthenica, Artemisia sericea, A. armeniaca, Onosma simplicissimum, Veronica spicata, Salvia stepposa, Gypsophila altissima, Antitoxicum stepposum, Thalictrum foetidum, Clausia aprica, Potentilla argentea, P. humifusa, Aspecula tinctoria, Filipendula hexapetala, Silene wolgensis*), основной ареал которых на Урале и в Предуралье располагается значительно южнее. Степные растения встречаются на содержащих известь грунтах не единично, а образуют устойчивые комбинации в сообществах, сравнимых по составу доминантов и других компонентов со степными сообществами в области их наиболее полного развития. Особенно насыщены степняками участки каменистых степей, занимающих вершины и крутые склоны холмов и увалов с более сухими маломощными щебнистыми почвами. Травостой степных сообществ, развивающихся на более мощных и в то же время лучше увлажненных черноземных почвах, представляет собой комбинацию степных видов с лугово-степными, луговыми и даже лесными.

2. Фрагментарные участки степей, рассеянные в пределах Красноуфимского лесостепного острова, являются остатком более широко распространенной степной растительности. Они сохранились лишь на каменистых местах, крутых склонах с маломощными, щебнистыми, черноземовидными эродированными почвами, не пригодными для распашки.

3. Разнообразие степных сообществ Красноуфимской лесостепи сводится к четырем группам: каменистых, дерновиннозлаковых, разнотравно-дерновиннозлаковых и дерновиннозлаково-разнотравных степей. Первая группа представлена ассоциациями сибирсковасильково-мордовниковой, типчаковой и мордовниково-тырсовой степи, вторая — овсецовой и иоанновоковыльной степи, третья — разнотравно-иоанновоковыльной, разнотравно-красивейшековыльной и нивяниково-ковыльной, а четвертая — типчаково-полынной. На контакте между степями и березовыми колками встречаются заросли *Spiraea crenata* и других кустарников, представляющих собой одну из начальных стадий завоевания лесом степных территорий.

4. Уникальные, мало затронутые хозяйственным воздействием участки степей на Александровских сопках и близ сел Верхнего Бардыма и Среднего Бугалыша, образующие самые северные форпосты степной растительности не только на западных предгорьях Урала, но и во всей европейской части СССР, необходимо сохранить для изучения и просветительных целей.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Гордягин А. Я. Очерк растительности окрестностей г. Красноуфимска Пермской губернии.— Тр. О-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 1888, т. 18, вып. 6.

Горчаковский П. Л. Растительность Свердловской области.— Природа Свердловской области. Свердловское книжное изд-во, 1958.

Горчаковский П. Л. Об охране реликтовых растений и уникальных растительных сообществ на Урале.— Охрана природы на Урале, 1960, вып. 1 (УФАН СССР и Свердловское отд. Всерос. о-ва содействия охране природы и озеленению населенных пунктов).

Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин.— География и динамика растительного покрова. Мат-лы по изучению флоры и растительности Урала, вып. 2. — Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 42.

Коржинский С. И. Северная граница черноземностепной области восточной полосы европейской России в ботаникогеографическом и почвенном отношении. II. Фитотопографические исследования в губерниях Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской.— Тр. О-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 1891, т. 22, вып. 6.

Красовский П. Н. и Сергеева А. М. Об ошибочности отнесения к лесостепи Красноуфимской и Кунгурской территории Приуралья.— Изв. Пермского биол. науч.-исслед. ин-та, 1933, т. 8, вып. 6, 7, 8.

Крылов П. Н. Материал к флоре Пермской губернии, вып. 1, Тр. О-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 1878, т. 6, вып. 6.

Прасолов Л. И. и Роде А. А. О почвах средне-уральской лесостепи.— Материалы по географии и картографии почв. — Тр. Почвенного ин-та им. В. В. Докучаева, 1934, т. 10, вып. 7.

УКАЗАТЕЛЬ

латинских названий растений, упомянутых в тексте

Abies sibirica Ledeb.
Achillea millefolium L.
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.
Adenophora liliifolia (L.) Bess.
Adonis vernalis L.
Agropyrum reflexiaristatum Nevski
Agropyrum repens (L.) Beauv.
Allium rubens Schrad. ex Willd.
Allium strictum Schrad.
Androsace Turczaninovii Freyn.
Antitoxicum stepposum Pobed.
Arenaria serpyllifolia L.
Artemisia absinthium L.
Artemisia armeniaca Lam.
Artemisia bargusinensis Spreng.
Artemisia frigida Jacq.
Artemisia latifolia Ledeb.
Artemisia sericea Web. ex Stechm.
Asperula tinctoria L.
Aster alpinus L.
Aster amellus L.
Astragalus austriacus L.
Astragalus danicus Retz.
Berteroa incana (L.) DC.
Betonica officinalis L.
Betula verrucosa Ehrh.
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.
Bupleurum aureum Fisch.
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth.
Calamagrostis epigeios (L.) Roth.
Camelina microcarpa Andrz.
Campanula bononiensis L.
Campanula glomerata L.
Campanula sibirica L.
Caragana frutex (L.) C. Koch.
Carex pediformis C. A. Mey.
Castilleja pallida (L.) Kunth.
Centaurea ruthenica Lam.
Centaurea scabiosa L.
Centaurea sibirica L.
Cerasus fruticosa (Pall.) Woronow
Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.
Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr.
Cotoneaster melanocarpa Lodd.
Crepis tectorum L.
Cytisus ruthenicus Fisch. ex Bess.
Dactylis glomerata L.
Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb.
Dianthus versicolor Fisch.
Digitalis grandiflora Mill.
Draba sibirica (Pall.) Thell.
Dracocephalum Ruyschiana L.
Echinops ritro L.
Erysimum cheiranthoides L.
Euphorbia Sequieriana Neck.
Euphrasia tatarica Fisch.
Festuca sulcata Hack.
Filipendula hexapetala Gilib.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
Fragaria vesca L.

Fragaria viridis Duchartre
Galatella angustissima (Tausch.) Novopokr.
Galatella punctata (Waldst. et Kit.) Nees
Galium boreale L.
Galium verum L.
Genista tinctoria L.
Gentiana cruciata L.
Geranium pseudosibiricum J. Mayer
Geranium sanguineum L.
Geranium silvaticum L.
Gypsophila altissima L.
Helictotrichon desertorum (Less.) Pilger.
Helictotrichon Schellianum (Hack.) Kitagawa
Hieracium virosum Pall.
Hieracium umbellatum L.
Hylocomium splendens (Hedw.) Br., Sch. et Gmb.
Hypericum elegans Steph. ex Willd.
Hypericum quadrangulum L.
Inula britannica L.
Inula hirta L.
Knautia arvensis (L.) Coult.
Koeleria gracilis Pers.
Lappula echinata Gilib.
Lathyrus pisiformis L.
Lathyrus vernus (L.) Bernh.
Leucanthemum vulgare Lam.
Libanotis sibirica (L.) C. A. Mey.
Lilium martagon L.
Linaria vulgaris Mill.
Medicago falcata L.
Minuartia Krascheninnikovii Schischk.
Nepeta pannonica L.
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.
Onosma simplicissimum L.
Origanum vulgare L.
Oxytropis pilosa (L.) DC.
Padus racemosa (lam.) Gilib.
Phleum phleoides (L.) Simonk.
Phlomis tuberosa L.
Picea obovata Ledeb.
Pimpinella saxifraga L.
Pinus silvestris L.
Plantago lanceolata L.
Plantago stepposa Kupr.
Pleurozium Schreberi (Brid.) Mitt.
Poa angustifolia L.
Polygala comosa Schkuhr.
Polygonatum officinale All.
Poligonum alpinum All.
Polygonum convolvulus L.
Potentilla argentea L.
Potentilla humifusa Willd. ex Schlecht.
Prunella vulgaris L.
Pulsatilla patens (L.) Mill.
Pyrethrum corymbosum (L.) Willd
Quercus robur L.
Rhynanthus sp.
Rosa acicularis Lindl.
Rosa cinnamomea L.
Rubus saxatilis L.
Rumex acetosa L.
Salix caprea L.
Salvia stepposa Schost.
Sanguisorba officinalis L.
Schiverekia monticola Alex.
Sedum acre L.
Sedum hybridum L.
Sedum purpureum L.
Silene repens Patr.
Silene wolgensis (Willd.) Bess. ex Spreng.
Solidago virga-aurea L.
Sorbus aucuparia L.
Spiraea crenata L.
Stellaria graminea L.
Stipa capillata L.
Stipa dasyphylla Czern.
Stipa Joannis Čelak.
Stipa pulcherrima C. Koch.
Thalictrum foetidum L.
Thalictrum minus L.
Thuidium abietinum (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb.
Thymus serpyllum L.
Tilia cordata Mill.
Trifolium lupinaster L.
Trifolium medium L.
Trifolium montanum L.
Trifolium pratense L.
Trifolium repens L.
Trollius europaeus L.
Turritis glabra L.
Valeriana officinalis L.
Verbascum thapsus L.
Veronica spicata L.
Veronica teucrium L.
Vicia cracca L.
Vicia tenuifolia Roth.
Viola sp.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

В. И. МАКОВСКИЙ

О ВОЗРАСТЕ ТОРФЯНИКОВ И ФОРМИРОВАНИИ ЛЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В ПОДЗОНЕ СЕВЕРНОЙ ТАЙГИ

(междуречье Лозьвы и Пелыма)

В связи с изучением северотаежных заболоченных лесов и болот междуречья Лозьвы и Пелыма в районе железной дороги Ивдель — Обь (Ивдельское Зауралье) автор провел спорово-пыльцевые анализы некоторых торфяников. По этим данным, а также на основании других материалов ниже излагаются некоторые соображения о примерном возрасте торфяников и сделана попытка выяснить особенности формирования северотаежных лесных ландшафтов междуречья в послеледниковое время.

На рисунках приводятся три пыльцевые диаграммы, относящиеся к торфяникам различных пунктов междуречья, достаточно отдаленных друг от друга. Первая из них (рис. 1) относится к торфяному болоту Черный Яр, расположенному в долине р. Лозьвы в районе пос. Бурмантова [1]. Сапропелевый торф в основании торфяника указывает на происхождение его путем зарастания водоема. Первоначально евтрофная стадия заболачивания быстро переходит в мезотрофную, а затем и в олиготрофную с отложением комплексного верхового, медиум- и фускум-торфов. Соотношение пыльцы различных древесных пород, а также других растений указывает, что отчетливо выраженный лесной ландшафт в долине р. Лозьвы на широте пос. Бурмантова имел несколько фаз развития, или формирования.

Первая фаза соответствует самым нижним горизонтам сапропелевого торфа. Соотношение пыльцы древесных и недревесных растений в этой фазе одинаковое или даже пыльца травянистых преобладает над пыльцой древесных. В составе пыльцы травянистых отмечена пыльца из семейств *Gramineae, Cyperaceae, Chenopodiaceae, Leguminosae,* род *Artemisia* и др. (табл. 1). Хорошо представлена пыльца водных растений *(Myriophyllum, Potamogeton)*. Среди споровых преобладают споры мхов из подкласса *Bryales*. В древесном спектре наблюдается абсолютное преобладание пыльцы березы. Обращает внимание исключительно низкое содержание пыльцы сосны и ели, несмотря на общепризнанное мнение о хорошей продуцируемости пыльцы этих пород и хорошей транспортабельности ее, особенно у сосны. Условно первую фазу развития лесного ландшафта мы называем нижним максимумом березы.

Вторая фаза характеризуется интенсивным облесением междуречья Лозьвы и Пелыма, когда в составе лесов преобладала ель, затем береза и, вероятно, лиственница. В эту фазу продолжалось отложение сильно разложившегося сапропелевого торфа. Но появление пыльцы *Typha* и

[1] Образцы торфа с этого торфяника отобрал Н. И. Пьявченко, анализ провела Л. С. Толейко.

исчезновение пыльцы *Myriophyllum,* указывают на то, что в зарастании водоема произошла смена водной растительности прибрежной и надводной. Окраины водоема и прибрежные участки превращаются в евтрофное гипновое болото, которое, постепенно наступая к центру водоема, к концу фазы развития образует сплошной болотный массив с отложением гипнового евтрофного торфа.

Третья фаза отличается резким снижением количества пыльцы древесных пород в общем составе пыльцевого спектра. Среди травянистых наблюдается абсолютное преобладание пыльцы семейства осоковых *(Cyperaceae)*. Отложения гипнового торфа сменяются отложением сфагнового низинного, а затем и гипнового переходного торфов. Среди спо-

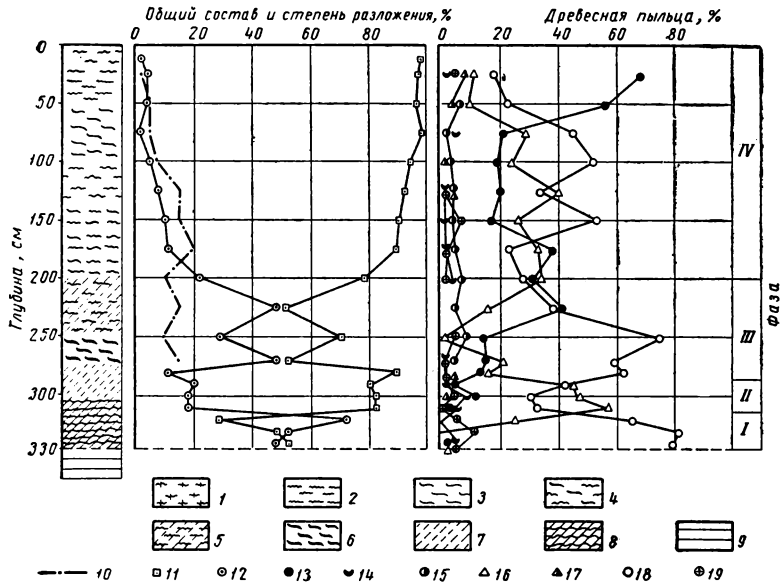


Рис. 1. Пыльцевая диаграмма торфяника Черный Яр.

Торф: *1* — фускум, *2* — медиум, *3* — мочажинный верховой, *4* — комплексный верховой, *5* — гипновый переходный, *6* — сфагновый низинный, *7* — гипновый низинный, *8* — сапропелевый, *9* — суглинок, *10* — кривая степени разложения торфа; пыльца: *11* — древесная, *12* — недревесная, *13* — сосны, *14* — лиственницы, *15* — кедра, *16* — ели, *17* — пихты, *18* — березы, *19* — ивы.

ровых было постоянное преобладание спор мхов из подкласса *Bryales* уступает место резкому преобладанию спор мхов из подкласса *Sphagnales,* которые в нижних горизонтах торфа не встречались. В диаграмме пыльцы древесных растений отмечается второй максимум березы и резкое падение содержания пыльцы ели.

Четвертая фаза сопровождается вторичным абсолютным преобладанием пыльцы древесных пород с участием ели, березы, сосны и, в меньшей степени, кедра и пихты. Различное процентное соотношение пыльцы древесных в разных горизонтах торфа четвертой фазы может зависеть от лесовосстановительных процессов, вековых смен типов леса и, вероятно, от периодических лесных пожаров, имевших местное или широкое распространение. Резкое увеличение пыльцы сосны в верхних горизонтах торфа четвертой фазы болота Черный Яр соответствует современному широкому распространению сосны в районе пос. Бурмантова как на верховых болотах, так и на незаболоченных надпойменных террасах и водоразделах.

Таблица 1

Послойный состав пыльцы и спор травянистых в торфянике Черный Яр

Глубина торфа, *см*	Количество пыльцы и спор																			
	Ericales	Gramineae	Artemisia	Compositae	Chenopodiaceae	Leguminosae	Labiatae	Convolvulaceae	Ranunculaceae	Cyperaceae	Myriophyllum	Typha	Potamogeton	Не определены	Sphagnales	Bryales	Polypodiaceae	Lycopodiaceae	Не определены	Фаза
	2	1													18					
0—25			1		1									3	22					
25—50	3												2	4	15	1	1			
50—75	1								1						15				1	IV
75—100										3	1		2	1	204				19	
100—125	3	1								3				2	76	2	2			
125—150	2									8			1	5	39		7			
150—175	1		1							10				3	53	2	13	1		
175—200			1		2	1				26				1	17	3	7	1		
200—225		4	1							91				4	29	6	2			
225—250			1		1					34				6	550	1	3			III
250—275		2	1		1	3				89				5	1	50	6			
			1		1	1				6		3		4	2	50	61			
275—300					2					18		3		5	6	60	30	1	1	
					2	2			1	8		10		2		60	42			
300—325			1	1	3	5	3			4				5		150	1			II
		2	3		8			2		224		1				24				
325—350			3	3				1	1	1				18			8		11	I
		8	4	1	4	2	7		4		28		8	35		42	15		73	

Условия возникновения Черного Яра и Кершальского верхового болота, расположенного юго-восточнее пос. Бурмантова в районе 71-го километра железной дороги Ивдель — Обь в бассейне р. Пелыма, были различными. Это видно из сравнения стратиграфии торфяной залежи и пыльцевых диаграмм обоих торфяников. Отложению сфагнового низинного торфа в основании торфяной залежи Кершальского болота (рис. 2), а затем гипнового и осокового низинных торфов способствовало постоянное избыточное увлажнение межувального понижения. Часть пыльцевой диаграммы, соответствующая этой стадии заболачивания, отличается непостоянным процентным соотношением пыльцы древесных и травянистых растений с содержанием первых 50—80%. Большие пределы колебания процентного содержания пыльцы древесных в этой части пыльцевой диаграммы Кершальского верхового болота, а также большое количество пыльцы семейства осоковых, спор мхов из подкласса *Sphagnales* и спор *Polypodiaceae* (табл. 2) указывают на некоторое сходство с пыльцевым спектром той части пыльцевой диаграммы болота Черный Яр, которая соответствует третьей фазе формирования лесного ландшафта. Можно предположить, что возраст торфяника определяется началом третьей фазы формирования лесного ландшафта на междуречье Лозьвы и Пелыма. Особенностью этого торфяника является изобилие спор *Polypodiaceae* в нижних горизонтах торфа, которые имеют местное происхождение, так как, наряду со спорами, в торфе были обнаружены и спорангии.

Четвертая фаза характеризуется абсолютным преобладанием пыльцы древесных пород, из которых господствующее положение занимает сосна. Увеличивается и процентное содержание пыльцы кедра. Относительно высокая степень разложения торфа на глубине 50—100 *см* имеет общую причину с высокой степенью разложения торфа Лявдинского верхового болота, где был взят наш третий разрез (рис. 3).

Стратиграфия торфяной залежи и пыльцевая диаграмма Лявдинского верхового болота (рис. 3), расположенного на широте г. Ивделя на водоразделе речек Большой Пыновки и Лявдинки (левобережные притоки р. Лозьвы), показывает, что заболачивание водораздела сопро-

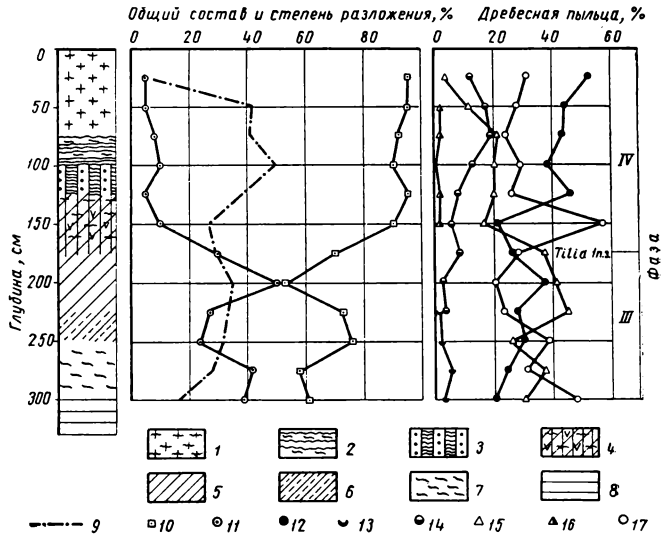


Рис. 2. Пыльцевая диаграмма Кершальского верхового болота.

Торф: *1* — фускум, *2* — сфагново-пушицевый, *3* — сосново—пушицевый, *4* — древесно-травяной, *5* — осоковый низинный, *6* — осоково-гипновый, *7* — сфагновый низинный; *8* — суглинок; *9* — кривая степени разложения торфа; пыльца: *10* — древесная, *11* — недревесная, *12* — сосны, *13* — лиственницы, *14* — кедра, *15* — ели, *16* — пихты, *17* — березы.

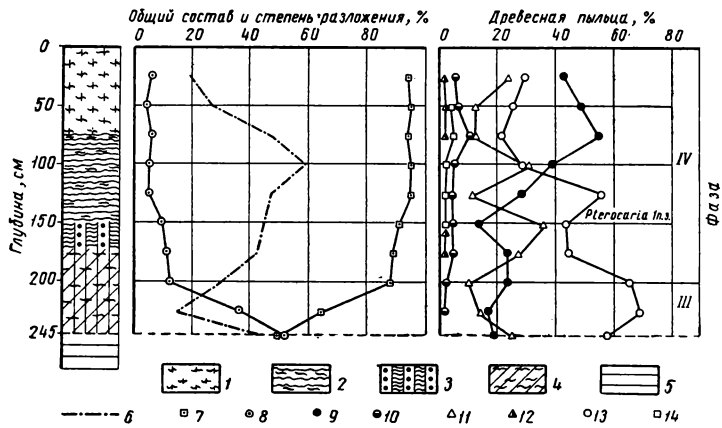


Рис. 3. Пыльцевая диаграмма Лявдинского верхового болота.

Торф: *1*—ангустифолиум, *2*—сфагново-пушицевый, *3* — сосново-пушицевый, *4* — древесно-сфагновый переходный, *5* — суглинок, *6* — кривая степени разложения торфа; пыльца: *7* — древесная, *8* — недревесная, *9* — сосны, *10* — кедра, *11* — ели, *12* — пихты, *13* — березы, *14* — ольхи.

вождалось отложением переходного древесно-сфагнового торфа, большим обилием пыльцы березы, осок и массовым появлением спор сфагновых мхов (табл. 3). Дополнительный просмотр пыльцевых препаратов Лявдинского верхового болота в пыльцевой лаборатории Уральского геологического управления показал, что на глубине 225—245 *см* преобладает пыльца *Betula* sp., а на глубине 175—200 *см* пыльца *Betula*

Таблица 2

Послойный состав пыльцы и спор травянистых Кершальского верхового болота

Глубина торфа, *см*	Количество пыльцы и спор								Фаза
	Ericales	Gramineae	Cyperaceae	Прочие	Sphagnales	Bryales	Polypodiaceae	Lycopodiaceae	
0—25	—	1	6	7	106	10	6	1	
25—50	6	1	3	12	53	10	7	—	
50—75	2	—	9	17	73	10	1	—	
75—100	2	—	13	19	22	4	5	—	IV
100—125	2	—	10	12	75	—	1	—	
125—150	3	—	4	19	66	—	1	—	
150—175	2	—	78	5	36	14	20	1	
175—200	3	—	170	16	8	13	670	—	
200—225	1	4	78	18	18	7	390	2	III
225—250	—	10	42	12	10	10	160	—	
250—275	2	8	53	29	510	13	19	—	
275—300	—	11	72	20	103	10	26	—	

Таблица 3

Послойный состав пыльцы и спор травянистых Лявдинского верхового болота

Глубина торфа, *см*	Количество пыльцы и спор									Фаза
	Ericales	Gramineae	Cyperaceae	прочие	Sphagnales	Bryales	Polypodiaceae	Lycopodiaceae	прочие	
0—25	5	—	5	8	33	5	—	—	—	
25—50	4	—	2	4	33	17	2	—	10	
50—75	4	—	2	7	28	12	—	—	—	
75—100	3	1	—	5	26	2	—	1	—	IV
100—125	2	1	2	9	29	6	—	3	—	
125—150	7	—	1	23	82	6	5	1	—	
150—175	8	2	2	20	150	1	10	—	—	
175—200	4	2	9	17	140	4	6	1	2	
200—225	12	3	12	30	300	8	19	1	—	III
225—250	4	3	84	21	459	7	11	—	12	

pubsescens в три раза преобладает над *Betula* sp. Карликовой березки отмечено только несколько пыльцевых зерен. Большое количество пыльцы березы, изобилие спор сфагновых мхов и некоторое сходство по соотношению пыльцы древесных и недревесных растений в придонном слое торфа Лявдинского верхового болота и третьей фазы предыдущих пыльцевых диаграмм дает основание предполагать, что этот торфяник является наиболее молодым, а заболачивание водораздела началось в конце третьей фазы формирования лесного ландшафта на междуречье Лозьвы и Пелыма.

Четвертая фаза, как и в предыдущих торфяниках, показывает абсолютное преобладание пыльцы древесных пород. На фоне высокой степени разложения торфа наблюдается резкое колебание содержания пыльцы ели и неуклонный рост содержания пыльцы сосны. Вероятно, это явление связано с периодической засушливостью в летний период, что приводит к частым лесным пожарам и кратковременным подсыханиям болот. Процентное содержание пыльцы различных древесных пород в верхнем слое торфа в какой-то мере соответствует современному распределению их на окружающей торфяник территории

левобережной части бассейна р. Лозьвы. По крайней мере, темнохвойные (ель и кедр) в этом районе более распространены, чем в районе пос. Бурмантова или Припелымья.

Для установления возраста торфяников и выявления условий развития лесного ландшафта междуречья Лозьвы и Пелыма следует сначала сравнить приведенные выше диаграммы с другими, полученными в результате исследования торфяных болот, близко расположенных к району наших исследований. В этом отношении наиболее сравнимы спорово-пыльцевые диаграммы торфяников Черного Яра и Горно-Слинкинского (Пьявченко, 1955а), в первой фазе которых выявляется сходство по небольшому процентному содержанию пыльцы древесных растений, а среди древесных — по исключительно низкому содержанию пыльцы сосны. По-видимому, нижние слои сапропелевого торфа в Черном Яру, как и придонные слои в Горно-Слинкинском торфянике, отлагались в период островного или редколесного произрастания древесных пород. Островное же произрастание ели, лиственницы с участием карликовой березки в фазу нижней ели Н. И. Пьявченко (1953, 1955а) связывает с суровыми климатическими условиями того времени и неглубоким залеганием в грунтах многолетней мерзлоты, исчезновение которой в районе Горно-Слинкинского и Васюганских торфяников, по его мнению, произошло в атлантический период Блитта-Сернандера, то есть во влажный и относительно теплый послеледниковый период. Торфяник Черный Яр находится северо-западнее Горно-Слинкинского более чем на 2° с. ш. Поэтому есть основания полагать, что послеледниковая мерзлота в верхней трети междуречья Лозьвы и Пелыма исчезла не раньше, чем, например, в районе Горно-Слинкинского торфяника или Васюганских торфяных болот. Следовательно, отложения нижних слоев сапропелевого торфа и соответствующий им нижний максимум березы можно синхронизировать с ранним голоценом или началом среднего.

Вторую фазу, в которой на фоне высокого содержания пыльцы древесных пород отмечается максимум ели в Черном Яру, по-видимому, следует относить к периоду термического максимума, то есть к первой половине суббореального периода. В связи с этим весьма ценны замечания К. Н. Игошиной (1949) о существовании в Припелымье периода смешанных хвойных лесов со следами широколиственных пород, закончившегося около полутора тысяч лет тому назад. К. Н. Игошина предполагает, что этот ландшафт, возможно, синхронен периоду термического максимума. Преобладающее большинство исследователей четвертичного периода считает, что на территории севера европейской части СССР и Сибири в конце среднего — начале позднего голоцена (конце суббореального — начале субатлантического периодов) произошло такое похолодание климата, которое привело к значительному смещению на юг границы многолетней мерзлоты, образованию маломощных оледенений в горных районах и т. п. (Боч, 1948; Кац, 1939, 1952; Пьявченко, 1955б, 1961; Попов, 1957, 1962; Баранов, 1960; Бойцов, 1962, и др.). Почти все перечисленные авторы сходятся во мнении, что похолодание произошло 2500—3000 лет тому назад. Поэтому, соглашаясь с К. Н. Игошиной о существовании в период термического максимума ландшафта смешанных хвойных лесов со следами липы и лещины, отметим, что этот период кончился не около полутора тысяч лет тому назад, а значительно раньше, то есть около 2500 лет.

Третья фаза формирования лесного ландшафта во всех трех пыльцевых диаграммах показывает резкое снижение процентного содержания пыльцы древесных пород и значительное увеличение пыльцы травянистых, преимущественно за счет осоковых. Естественно напрашивается

вывод, что в накоплении пыльцы семейства осоковых, особенно в Кершальском торфянике, большую роль должна была сыграть пыльца местных растений-торфообразователей. Чтобы иметь представление о примерной доле участия местной пыльцы осоковых, мы провели пыльцевой анализ верхнего слоя торфа на низинном гипново-осоковом болоте в долине р. Лозьвы: в слое торфа 0—25 *см* пыльцы древесных пород оказалось 81,1, а недревесных 18,9%; на глубине 25—50 *см*, соответственно, 73 и 27%. Но среди травянистых пыльца осоковых на глубине 0—25 *см* составила 71,7%, а на глубине 25—50 *см* — 70,6%. Приведенные данные показывают, что местная пыльца осоковых, снижая процент древесных растений в торфе, все же существенно не искажает спектр современного лесного ландшафта. Резкое снижение процента пыльцы древесных пород в третьей фазе формирования лесного ландшафта, отмеченное на всех трех пыльцевых диаграммах, произошло, по-видимому, не столько за счет накопления местной пыльцы осоковых, сколько за счет изменения климатических и, соответственно, лесорастительных условий в период позднего голоценового похолодания.

В упомянутой выше литературе по четвертичному периоду имеется ряд сведений, которые могут дать представление о степени позднеголоценового похолодания. Н. Я. Кац, например, определил, что для севера Сибири в субатлантический период температура за период июнь — сентябрь понизилась около 4° по сравнению со временем голоценового оптимума (Кац, 1939). А. В. Шнитников (1957) отмечает, что похолодание во второй половине первого тысячелетия до нашей эры в наибольшей степени относилось к суровости зим. Н. И. Пьявченко (1955б) считает, что на европейском и западносибирском севере в конце среднего голоцена (суббореального периода) произошло постепенное усиление континентальности климата, накопление вечной мерзлоты в торфяниках и ее «поднятие» в минеральных грунтах, особенно в восточной части. И. Я. Баранов (1960, стр. 80) утверждает, что в период позднеголоценового похолодания ориентировочно средняя годовая температура воздуха понизилась на Кольском п-ове не менее, чем на 5—6° против современного. М. Н. Бойцов (1962) считает, что область былого распространения многолетнемерзлых пород на левобережье р. Оби доходила до широты г. Ханты-Мансийска.

Несомненно, что на междуречье Лозьвы и Пелыма, в подзоне северной тайги, позднеголоценовое похолодание также привело к более глубокому и более длительному промерзанию торфяных болот и минеральных грунтов, чем в настоящее время, и, вероятно, к вторичному накоплению многолетней мерзлоты, южная граница которой на Северном Зауралье, по-видимому, доходила до широты г. Ивделя. О недавней суровости климата в районе наших исследований свидетельствуют сохранившиеся до настоящего времени мерзлые торфяные бугры с мерзлым минеральным основанием и перелетовывание сезонной мерзлоты под темнохвойными лесами в отдельные засушливые годы (Маковский, 1964). Резкое ухудшение климатических условий, появление многолетней мерзлоты привело к ухудшению лесорастительных условий, к деградации среднетаежного лесного ландшафта и развитию северотаежного с элементами предлесотундровых березовых и еловых редколесных формаций, следы которых сохранились до наших дней и были описаны в свое время Н. В. Дылисом и Припечорской тайге (1939), К. Н. Игошиной в Ивдельском Зауралье (1949), К. В. Горновским в бывшем Кондо-Сосьвинском заповеднике (1949). Низкий процент содержания пыльцы древесных в третьей фазе пыльцевой диаграммы торфяника Черный Яр и в придонных отложениях Лявдинского верхового болота может быть

результатом полной деградации древесного полога на торфяниках, а абсолютное преобладание пыльцы березы — относительно широкого распространения карликовой березки.

Позднеголоценовое похолодание было непродолжительным. По-видимому, оно совпадало с эпохой повышенной увлажненности стередины — конца первого тысячелетия до нашей эры (Шнитников, 1957, стр. 263, фаза III-а). Последующее потепление в конце третьей фазы привело к наступлению березы пушистой (*Betula pubescens*), к вторичной экспансии лесообразующих древесных пород на территории междуречья и, в связи с этим, к постепенному увеличению процентного содержания пыльцы сосны и ели. Изобилие спор сфагновых мхов говорит о вспышке заболачивания водораздельных площадей, появившейся в связи с деградацией многолетней мерзлоты. К этому времени относится и начало формирования Лявдинского верхового болота.

Сравнивая пыльцевую диаграмму Кершальского верхового болота и двух других торфяников, можно предположить, что в бассейне р. Пелыма позднеголоценовое похолодание привело к меньшей деградации лесного полога, чем в бассейне р. Лозьвы, который непосредственно прилегает к предгорным районам Северного Зауралья. На это указывает отсутствие максимума березы в третьей фазе пыльцевой диаграммы Кершальского верхового болота, относительно высокое содержание пыльцы ели и сосны и наблюдаемое увеличение пыльцы сосны. Деградация лесного полога на территории, прилегающей к предгорьям Северного Зауралья, в период позднеголоценового похолодания могла быть локальным явлением, вызванным особенностями района: 1) барьерной ролью Уральского хребта, который и в настоящее время способствует накоплению движущихся арктических воздушных масс с п-ова Таймыр перед горным хребтом и прорыву их к югу; эта барьерная роль сказывается и на некотором уменьшении осадков в предгорной части Зауралья и увеличении их к востоку (Орлова, 1962); 2) широким распространением тяжелых покровных суглинков на водораздельных пространствах в бассейне р. Лозьвы, в отличие от Пелымского бассейна и более восточных районов Северного Зауралья, где преобладают супесчаные и песчаные горные породы. Следствием этих двух физико-географических особенностей, может быть, является и современный сдвиг к югу нижней границы подзоны северной тайги на междуречье Лозьвы и Пелыма (Прокаев и Колесников, 1963).

В четвертой фазе потепление привело к полной деградации многолетней мерзлоты на минеральных грунтах и к интенсивному развитию термокарстовых процессов в торфяниках. Современные конечные стадии этого процесса в междуречье сохранились только в особо благоприятных физико-географических условиях. Потепление климата и новая экспансия лесных формаций привели к увеличению участия в древостое таких лесообразующих пород, как ель, сосна, кедр, береза и в меньшей степени — пихта. Это наглядно показано на всех трех диаграммах, где содержание пыльцы древесных в четвертой фазе достигает 90% и более.

Из приведенных трех пыльцевых диаграмм междуречья Лозьвы и Пелыма видно, что наиболее древним является торфяник Черный Яр. Отложения сапропелевого торфа в нем мы относим к концу раннего — началу среднего голоцена. Евтрофный гипновый торф следует относить ко второй половине среднего голоцена. Сфагновое заболачивание водоразделов началось после позднеголоценового похолодания и связано с неблагоприятным гидротермическим режимом суглинистых грунтов.

Если сравнить пыльцевые диаграммы Лозьвы и Пелыма с известными спорово-пыльцевыми диаграммами Среднего Урала (Герасимов.

1926; Сукачев и Поплавская, 1946; Тюремнов, 1959), то легко заметить различие между первыми и вторыми. Диаграммы торфяников и сапропелевых отложений Среднего Урала в течение атлантического — субатлантического времени (среднего — позднего голоцена) показывают вполне сформировавшийся лесной ландшафт с более или менее устойчивой стадией сосновых лесов. Диаграммы торфяников междуречья Лозьвы и Пелыма за этот же отрезок времени показывают этапы формирования лесного ландшафта, а именно: нижний максимум березы, указывающий на островной или редколесный характер древесной растительности; хвойные леса; северотаежный ландшафт с элементами березовых и еловых редколесий; елово-сосновый в бассейне р. Лозьвы и сосновый в Припелымье с большим или меньшим участием кедра. Устойчивый современный лесной ландшафт в подзоне северной тайги междуречья Лозьвы и Пелыма сформировался в позднем голоцене после позднеголоценового похолодания. Аналогичны различия между пыльцевыми диаграммами междуречья Лозьвы и Пелыма и диаграммами таежной зоны Западной Сибири (Бронзов, 1930; Пьявченко, 1955а).

По вопросу о времени происхождения упомянутых выше современных ивдельских редколесий и редколесных березняков Печорской тайги и Кондо-Сосьвинского заповедника существуют две точки зрения. Первая была высказана Н. В. Дылисом (1939), а затем и В. С. Говорухиным (1947) в связи с ерниковыми формациями в лесах Печорского края (междуречье Ижмы и Печоры) и в Ляпинской тайге Приполярного Урала. Они считают упомянутые формации реликтовыми, возникшими в период вюрмского оледенения. Н. В. Дылис к такому выводу пришел с позиций отрицания общих изменений климата в сторону большей суровости, то есть в сторону понижения летних и годовых температур в послеледниковый период, аргументируя эти позиции тем, что пока не имеется данных по понижению средних температур в современную нам эпоху. Но если этих данных было недостаточно в 1939 г., то в настоящее время новейшая литература по четвертичному периоду позволяет считать доказанным послеледниковое похолодание на севере европейской части СССР и Сибири и наступление этого периода после термического максимума.

Трудно представить себе сохранение вюрмских редколесных березняков, например, при термическом максимуме в среднем голоцене, когда растительные зоны в европейской части СССР продвинулись на север примерно на 4° (Ливеровский, 1933), лесная зона достигала побережья Баренцова моря, а тундра и лесотундра сохранились в виде узкой полосы лишь на побережье Байдарацкой губы и на северной оконечности Кольского п-ова (Нейштадт, 1957). Правильно будет предположить, что эти редколесья появились в период позднеголоценового похолодания и в настоящее время встречаются только на наиболее холодных почвах с длительным сохранением сезонной мерзлоты.

Не соглашаясь с Дылисом, К. Н. Игошина, на основании определенного фактического материала, высказала свою точку зрения, сущность которой сводится к тому, что консервация мерзлоты на месте современных ивдельских елово-сфагновых редколесий стала осуществляться не более 300 лет назад. Следовательно, и появление современных Ивдельских редколесий следовало бы относить к этому времени. Но рассмотренные выше результаты спорово-пыльцевого анализа торфяников междуречья Лозьвы и Пелыма позволяют предполагать, что начало зарождения ивдельских редколесий (как и березовых редколесий Печорской тайги) относится к периоду позднеголоценового похолодания (2500—3000 лет тому назад). Материалы К. Н. Игошиной еще раз подтверж-

дают известное положение об ухудшении климатических условий в период XIV—XIX вв., которое сопровождалось замерзанием Балтики, наступлением льдов на Гренландию, экспансией горного оледенения, продолжавшейся до середины XIX в. и т. п. (Шнитников, 1957). Ухудшение климатических условий в XIV—XIX вв. на Северном Зауралье, по-видимому, сказалось на активизации сезонной мерзлоты, ее длительном сохранении, а в наиболее суровые годы — в перелетовывании. Все это, несомненно, способствовало деградации древесного полога в наиболее морозобойных местах и нарастанию сфагнового очеса, в котором консервировалась сезонная мерзлота. Мощный сфагновый очес как бы закреплял угнетенное состояние еловых редколесий, а в современный период потепления климата препятствует возобновлению древесного полога.

ВЫВОДЫ

1. На основании материалов спорово-пыльцевого анализа торфяников междуречья Лозьвы и Пелыма можно выделить следующие этапы развития лесного ландшафта: а) нижний максимум березы, указывающий на островной или редколесный характер произрастания древесной растительности, б) хвойные леса со следами широколиственных пород, в) северотаежные леса с элементами березовых и еловых редколесий и г) елово-сосновые в Прилозьвинской и сосновые в Припелымской частях междуречья.

2. Возраст торфяника Черный Яр датируется концом раннего — началом среднего голоцена, Кершальского верхового болота — концом среднего голоцена, водораздельного Лявдинского болота — поздним голоценом.

3. Вследствие резкого похолодания на грани среднего и позднего голоцена произошло накопление многолетней мерзлоты в торфяниках и минеральных суглинистых грунтах в современной подзоне северной тайги междуречья Лозьвы и Пелыма, что привело к некоторой деградации среднетаежного лесного ландшафта. Южная граница многолетней мерзлоты в этот период, по-видимому, достигала широты г. Ивделя.

4. Современный лесной ландшафт междуречья Лозьвы и Пелыма сформировался в позднем голоцене после позднеголоценового похолодания.

5. Похолодание XIV—XIX вв. активизировало деятельность сезонной мерзлоты на междуречье и способствовало частичной деградации древесного полога в наиболее морозобойных местах. Современному восстановлению древесного полога препятствует мощный сфагновый очес.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Баранов И. Я. Некоторые вопросы истории многолетнемерзлых толщ на Кольском полуострове.— Сборник статей по общему мерзлотоведению, т. 16. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Бойцов М. Н. О некоторых формах мерзлотного рельефа Западно-Сибирской низменности.— Информ. сб. ВСЕГЕИ, 1962, № 52.

Боч С. Г. Гидролакколиты и торфяные бугры на Урале.— Материалы по геоморфологии Урала, вып. I. М.—Л., Госгеолиздат, 1948.

Бронзов А. Я. Верховые болота Нарымского края.— Тр. Научно-исслед. ин-та торфа, 1930, № 3.
Герасимов Д. А. Геоботаническое исследование болот Урала.— Торфяное дело. 1926, № 3.
Говорухин В. С. Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере.— Изв. ВГО, 1947, т. 79, вып. 3.
Горновский К. В. Растительность Кондо-Сосьвинского заповедника — Науч.-метод. зап., 1949, вып. 12 (Гл. управление по заповедникам).
Дылис Н. В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печорской тайги как отголоски ландшафта ледникового времени.— Бот. ж., 1939, т. 24, № 4.
Игошина К. Н. Редколесья и мерзлые болота Ивдельского Зауралья.— Бот. ж., 1949, т. 34, № 5.
Кац Н. Я. О динамике вечной мерзлоты в низовьях Оби в послеледниковое время.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1939, т. 18, вып. 2-3.
Кац Н. Я. К истории позднечетвертичной флоры и климата севера СССР.— Материалы по четвертичному периоду СССР, вып. 3. М., Изд-во АН СССР, 1952.
Ливеровский Ю. А. Геоморфология и четвертичные отложения северных частей Печорского бассейна.— Тр. Геоморфол. ин-та АН СССР, 1933, т. 7.
Маковский В. И. Условия, причины и характер заболачивания лесов междуречья Лозьвы и Пелыма.— Природа и лесная растительность северной части Свердловской области. Тр. Комиссии по охране природы при УФАН СССР, 1964, вып. 1.
Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд-во АН СССР, 1957.
Орлова В. В. Климат СССР, вып. 4, Западная Сибирь. Л., Гидрометиздат, 1962.
Попов А. И. История вечной мерзлоты в СССР в четвертичный период.— Вестн. Моск. ун-та, 1957, № 3.
Попов А. И. Карта подземного оледенения (вечной мерзлоты) на территории севера европейской части СССР и Сибири.— Вопросы географии мерзлотоведения и перигляциальной морфологии. Изд-во МГУ, 1962.
Пьявченко Н. И. Изменение состава лесов на юге Волдайской возвышенности в голоцене.— Докл. АН СССР, 1953, т. 40, № 6.
Пьявченко Н. И. Некоторые типы болот и заболоченных лесов Тюменской области.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1955а, т. 26.
Пьявченко Н. И. Бугристые торфяники. М., Изд-во АН СССР, 1955б.
Пьявченко Н. И. О следах новейшего пассивного оледенения на севере Европейской и Западно-Сибирской равнин СССР.— Мат-лы всесоюз. совещания по изучению четвертичного периода, т. III. М., Изд-во АН СССР, 1961.
Прокаев В. И. и Колесников Б. П. О соотношении между физико-географическим и специализированным природным районированием.— Изв. ВГО, 1963, т. 95, вып. 6.
Сукачев В. Н. и Поплавская Г. И. Очерк истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным изучения сапропелевых отложений.— Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода, 1946, № 8.
Тюремнов С. Н. История развития северного участка Шигирского торфяника по данным стратиграфии и анализу пыльцы.— Краткие сообщения Ин-та истории материальной культуры, 1959, вып. 75.
Шнитников А. В. Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария.— Зап. геогр. о-ва СССР, Новая серия, 1957, т. 16.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

М. М. СТОРОЖЕВА

О ПОЛОЖЕНИИ ЮЖНОЙ ГРАНИЦЫ СЕВЕРОТАЕЖНОЙ ПОДЗОНЫ НА ВОСТОЧНОМ СКЛОНЕ УРАЛЬСКОГО ХРЕБТА

Восточный склон Уральского хребта и примыкающая окраина Западно-Сибирской равнины, на отрезке между верховьями рек Южной Сосьвы и Северной Сосьвы (60—63° с. ш.), на картах («Геоботаническая карта СССР», 1954; «Карта растительности СССР», 1939) и в схемах районирования («Геоботаническое районирование СССР», 1947) полностью отнесены к подзоне средней тайги. Граница между северной и средней тайгой на указанных картах проходит в пределах Западно-Сибирской равнины по широтному отрезку р. Оби. Следуя на запад вдоль реки, граница делает крутой изгиб на север, доходя до устья Северной Сосьвы, то есть почти до 63°30′ с. ш. Отсюда по направлению к Уральскому хребту она смещается к югу, но близ хребта снова направляется на север, почти достигая 64° с. ш.

Данные наших исследований не согласуются с этим. По нашему мнению, авторы упомянутых карт продвинули южную границу северной тайги слишком далеко на север, почти до той же широты, что и в Предуралье. При этом не принято во внимание, что в Зауралье почвенные, климатические и ботанико-географические зоны и подзоны смещены к югу почти на три градуса. О том, что эта территория находится в пределах северной тайги, писал не только автор настоящей статьи (Сторожева, 1960а, б), но и некоторые другие исследователи (Смолоногов, Юрчиков, 1959; Колесников, Смолоногов, 1960; Игошина, 1961; Маковский, 1962). Включение этой территории в подзону средней тайги произошло из-за слабой изученности ее в ботанико-географическом отношении. Суждение о растительности основывалось на материалах редких маршрутов, которые, вследствие труднодоступности заболоченной равнинной части, пролегали преимущественно по хребту (Говорухин, 1929) или по речным долинам (Городков, 1916; Овеснов, 1950, и др.). Для приречных полос водоразделов и долин рек, текущих в меридиональном направлении, особенно характерно нарушение зональных черт интразональными элементами, заходящими по рекам далеко на север. Интразональность растительности речных полос хорошо прослеживается в Северном Зауралье, на территории которого к тому же проходит линия контакта изверженных метаморфических пород с осадочными (карбонатными) силура и девона. На обнажении последних по берегам рек встречаются реликтовые и продвинувшиеся далеко на север южнотаежные и даже лесостепные растения, например, виды рода: *Thymus, Anemone silvestris, Polypodium vulgare, Schiwereckia, Phleum phleoides, Centaurea scabiosa, Dracocephalum Ruyschiana, Achyrophorus maculatus.* Иногда в приречной полосе наблюдаются комплексы среднетаежных

ассоциаций (травяные боры, ельники-кисличники), не свойственные северной тайге. Но в то же время здесь в преобладающей северотаежной растительности сплошь и рядом обнаруживаются тундровые растения *Empetrum nigrum, Nephroma arcticum* (в лесах), *Polygonum viviparum, Potentilla Crantzii* (на лугах). Несмотря на присутствие интразональных элементов, эта территория, в общих чертах, сохраняет колорит северной тайги. Плакорные местоположения полностью покрыты северотаежной растительностью.

Характеристику растительности Северного Зауралья мы даем согласно критериям, которые положены в основу составителями геоботанических карт при обрисовке зональных черт растительности северной тайги. Авторы карт считают характерной для северной тайги осветленность лесов, под пологом которых произрастают некоторые субарктические кустарники: *Empetrum nigrum, Vaccinium uliginosum, Ledum palustre, Betula nana*, а в травяном ярусе — осока шаровидная *(Carex globularis)*, которые в среднетаежной полосе свойственны исключительно болотам и сильно заболоченным лесам. Встречается сезонная мерзлота, особенно в торфяных почвах, которая в северной полосе подзоны нередко переходит в вечную. Торфяные болота, как правило, безлесны.

С целью обосновать утверждение о принадлежности территории Северного Зауралья в пределах 60—63° с. ш. к подзоне северной тайги, даем краткое описание ее естественноисторических условий.

Интересующая нас территория Северного Урала (восточный склон и Зауралье) в геоморфологическом отношении представляет собою ряд ступеней, падающих по направлению к востоку. Наиболее высокая из них включает главный хребет и восточную параллельную гряду, которая в некоторых местах хорошо отграничена от главного хребта продольными долинами, в ряде случаев имеет бо̀льшие высоты, чем главный хребет. Средняя часть территории с высотами 200—300 *м* представляет собой предгорную ступень, вытянутую у подножия хребта. Третья ступень — окраина Западно-Сибирской равнины, с высотами 100—120 *м* (редко до 150 *м*), — на севере за р. Маньей подходит непосредственно к хребту. Рельеф выровненный, поэтому она сильно заболочена.

В Северном Зауралье зима обычно холодная, в первой половине малоснежная, что ведет к глубокому промерзанию почв и очень медленному оттаиванию их весной. На болотах и в морозобойных местах по лощинам, где наблюдается температурная инверсия, обычны пятна многолетней мерзлоты, влекущие за собою инверсию растительности (Игошина, 1944; Горновский, 1949). Мерзлота наблюдается на всей территории Северного Зауралья. Годовая температура в разных местах этой территории, сильно вытянутой в меридиональном направлении и неравномерно удаленной от хребтовых поднятий, не одинакова. На равнине, при движении на север, она закономерно снижается от —0,7° в Приивдельской части до —3° вблизи 63 параллели («Климатологический справочник СССР», 1954, 1955, 1956). Снижается она и по направлению к хребту. Поэтому растительный покров приобретает северный облик не только при движении на север, но и по мере приближения к горам. Обычны поздневесенние и ранневесенние заморозки, в холодные годы они возможны во все летние месяцы. Если в южной части территории в болотах часто обнаруживается сезонная мерзлота, задерживающаяся в сухие и холодные годы в течение ряда лет, то в северной части в подобных местах наблюдается вечная мерзлота. Мы обнаружили ее в верховьях речки Иолтыньи (правый приток Няйса) в торфяных буграх. В недавнем прошлом она, по-видимому, могла существовать значительно южнее.

В почвенном отношении территория почти не исследована. Имеется лишь работа А. А. Завалишина (1944), обследовавшего долину р. Лозьвы от устья р. Понила до д. Талицы и прилегающую приречную часть водораздела. Несмотря на то, что здесь вкраплены среднетаежные растительные сообщества и элементы более южной флоры, автор подметил специфичную для северной тайги особенность почв. Характеристику северотаежных почв дает Е. Н. Иванова (1943), проводившая исследования в условиях северной тайги на западном склоне Урала (в Коми АССР). Она отмечает почти полное отсутствие аккумулятивного гумусового горизонта у лесных подзолистых почв элювиального ряда; резкое уменьшение общей мощности почвенного профиля; почти постоянное сочетание подзолообразовательного процесса с болотным; слабое накопление в почвах растительных остатков; маломощность лесных подстилок. Такой характер подзолообразования присущ и северному Зауралью. Здесь также в лесных почвах слабо выражена дифференциация почвенных горизонтов, почвы бедны гумусом, несмотря на более или менее темную окраску. Кислотность высокая, чаще всего pH=3÷4. Б. Н. Городков и С. С. Неуструев (1923) включали северное Зауралье в подзону слабоподзолистых (скрытоподзолистых) почв, где почвообразование в значительной степени идет по типу, присущему почвам лесотундровой подзоны. Наши исследования показали, что болотообразовательный процесс, являющийся частным случаем почвообразовательного, идет в северном Зауралье в основном также по типу, характерному для лесотундровых болот. Таким образом, и климат, и почвы характеризуют территорию северного Зауралья как северотаежную. То же относится и к растительности.

Территория Северного Зауралья в ботанико-географическом отношении находится в лесной зоне. Б. Н. Городков (1916) относил северную ее часть, примерно с верховий рек Конды и Северной Сосьвы, к кедрово-болотной, а южную — к урмано-болотной подзонам. Автор переоценил удельный вес урманов (густых хвойных лесов) и кедровников, придав им при выделении подзон ведущую роль. Во всем северном Зауралье, исключая горную часть, покрытую пихтово-еловыми горными лесами, господствуют сосновые леса (как на сухих дренированных местах, так и на болотистых низинах). Это подтверждают многие исследователи (Игошина, 1944; Горновский, 1949; Смолоногов, Юрчиков, 1959). Переход от южной полосы северотаежной подзоны к ее северной полосе довольно отчетлив. Хорошо выражена также поясность с поднятием в горы. В горной части, примерно с высоты 450 *м* над ур. м., господствующим типом растительности являются пихтово-кедрово-еловые с примесью березы леса, которые с высотою постепенно изреживаются и на высоте 700—750 *м* переходят в редколесье. У самой кромки леса последние постепенно сменяются мохово-кустарничковыми и мохово-лишайниково-кустарничковыми тундровыми ассоциациями, насыщенными арктовысокогорными растениями. Еще выше выступают безлесные вершины гор, покрытые по пологим задернованным участкам горными тундрами, а по крутым каменистым склонам и на скалах — листоватыми и накипными лишайниками. На предгорной ступени господствующим типом растительности являются северотаежные лиственнично-березово-сосновые леса, с участием *Nephroma arcticum, Empetrum nigrum, Ledum palustre, Alnus fruticosa*; на предгорьях и в северной части территории к ним присоединяются *Vaccinium uliginosum Betula nana.* Темнохвойные леса приурочены здесь, главным образом, к долинам рек и к периферии болотных массивов. Лишь севернее 62° с. ш. еловые и березово-еловые разреженные леса с политрихово-сфагновым или сфагновым покровом

встречаются на выравненных или слегка вогнутых местоположениях водоразделов. Центральные части болот, как правило, безлесны и представлены комплексом сфагново-кустарничковых, сфагново-осоковых, мохово-ерниковых и осоково-моховых ассоциаций. В пределах Западно-Сибирской равнины преобладающий тип растительности — болота. Ведущей древесной породой и здесь является сосна. Различные типы сосновых боров приурочены к дренируемым повышениям, а обширные болотные массивы покрыты мелкой болотной сосной с примесью березы. В южной части Северного Зауралья (около 60° с. ш.) среди растительных сообществ, характерных для северной тайги, встречаются среднетаежные (преимущественно близ рек). В северной половине появляются лесотундровые и даже тундровые растительные сообщества. При движении к горам постепенно отступают сосновые, а затем и темнохвойные леса. На вершинах более высоких поднятий выражена полоса субальп и горной лесотундры, которая на высоте 950—1000 *м* над ур. м. сменяется горной тундрой.

Приводим ряд кратких лесных описаний растительного покрова территории. По сухим склонам и вершинам увалов, на маломощных почвах с близким залеганием пород распространены северотаежные лишайниковые и зеленомошно-брусничные сосновые леса с примесью в древостое лиственницы, березы, иногда кедра сибирского. Примером может служить описание, сделанное на водоразделе между р. Лозьвой и ее притоком небольшой речкой Петропавловкой западнее Второго Северного рудника (см. таблицу, II). Мезорельеф волнистый. Почва суглинистая, скрытоподзолистая, маломощная, на глубине 20—25 *см* подстилается щебнем карбонатных пород. В древостое сосна высотою до 22 *м*, с диаметром стволов до 20 *см*, реже 35—40 *см*, к которой примешиваются кедр, береза, реже — ель и лиственница. Соотношение пород 7С1К1БЛ. Сомкнутость крон 0,6—0,7. Бонитет III. В подросте — ель, кедр, береза. В кустарниковом ярусе обычна *Alnus fruticosa*. Моховой покров обилен и хорошо развит, травяно-кустарничковый ярус разрежен и небогат видами.

В меньшей степени распространены лишайниковые сосновые леса. В южной (приивдельской) части Зауралья древостой их состоит почти из одной сосны IV бонитета, к которой в небольшом количестве примешивается береза, а кустарниковый и кустарничково-травяные ярусы их беднее видами и сильно разрежены (таблица, I). В северной части древостой разрежен и в нем больше березы, кроме того, всегда, преимущественно в подросте, присутствует ель. В мохово-лишайниковом ковре — *Polytrichum commune*, а на сухих и щебнистых участках — *Polytrichum piliferum*. Кроме того, иногда наблюдаются латки или даже бугры, сформированные *Sphagnum acutifolium* непосредственно на минеральном грунте. Наравне с *Ledum palustre* здесь обычна *Vaccinium uliginosum*.

На пологих склонах с скрытоподзолистыми почвами встречаются березово-лиственнично-сосновые и зеленомошно-травяные леса с хорошо развитым кустарниковым ярусом из *Alnus fruticosa*. Особенно часто они встречаются в южной половине (около г. Ивделя, пос. Вижая, с. Бурмантова). Древостой сформирован сосной высотой до 20 *м*, с диаметром стволов 25 *см*, реже 40—45 *см*. В небольшом количестве примешивается береза, лиственница и кедр такой же высоты, что и сосна. Стволы кедра достигают в диаметре 50—60 *см*. Бонитет III. Сомкнутость крон 0,6. Соотношение пород 8С2БКЛ. В подлеске рябина, много *Alnus fruticosa* высотою 2—3 *м*. Кустарниково-мохово-травяной покров хорошо развит (таблица, III).

Видовой состав растительности сосновых лесов

Растение	I (окрестности г. Ивделя)	II (около Второго Северного рудника)	III (около пос. Бурмантова)	IV (между пос. Сухогорский завод и оз. Кормовищенским)	V (на Черном Бугре около пос. Кытлыма)
Calamagrostis arundinacea	2	1—2	1—2	2	2
Melica nutans	1	—	1—2	1—2	2
Deschampsia flexuosa	—	—	—	—	1—2
Lathyrus humilis	1—2	—	1—2	2 gr.	—
Lathyrus vernus	1—2	—	1—2	1	1—2
Rubus saxatilis	2	2	1—2	2	2
Pyrola rotundifolia	1—2	2	1—2	1—2	1—2
Vaccinium vitis-idaea	1—3	2	2	1—3	2 gr.
Vaccinium myrtillus	1—2	—	2	2	1—3
Solidago virgaurea	1—2	1—2	1	1—2	2
Geranium silvaticum	1	—	1	1—2	1—2
Linnaea borealis	2	—	1—2	1—3	2
Majanthemum bifolium	1	2	1—2	1	1—2
Chamaenerium angustifolium	1—2	—	1	1—2	1—2
Angelica silvestris	un.	—	1—2	1—2	1—2
Trientalis europaea	1—2	—	1—2	1	1—2
Atragene sibirica	1—2	—	1—2	—	2
Hieracium umbellatum	1	2	1—2	1	1
Aconitum exelsum	1	—	1	1	1—2
Luzula pilosa	1	—	1	1—2	1
Galium boreale	2	2	—	1	—
Goodiera repens	2	1—2	—	1	—
Empetrum nigrum	1	1—2	1—2 gr.	—	—
Dryopteris Linnaeana	—	—	2	1	1—2
Melampyrum silvaticum	1	—	1—2	1	1
Lycopodium anceps	1	1—2	—	—	—
Antennaria dioica	—	2	—	—	—
Ramischia secunda	1	—	1—2	—	—
Platanthera bifolia	—	—	1	1	—
Moneses uniflora	—	—	—	1—2	—
Fragaria vesca	—	—	1—2	1	—
Pleurospermum uralense	—	—	—	1—2	—
Rubus arcticus	—	—	1—2	—	—
Gymnadenia conopsea	—	—	1	—	—
Dryopteris phegopteris	—	—	—	—	2
Viola biflora	—	—	—	—	2
Oxalis acetosella	—	—	—	—	1—2
Athyrium filix femina	—	—	—	—	1
Pleurozium Schreberi	+	+	+	+	+
Hylocomium splendens	+	+	+	+	+
Ptilium crista castrensis	+	—	+	+	+
Polytrichum commune	—	—	+	+	+
Cladonia rangiferina	+	+	+		+
Cladonia alpestris	+	+	—	—	+
Nephroma arcticum	+	+	+	—	—
Peltigera aphthosa	+	+	+	+	+
Ledum palustre	2 gr.	2	2	1—2	1—2 gr.
Juniperus communis	2	1—2	—	2	1
Alnus fruticosa	2	1—2	3	—	—
Alnus incana	—	—	—	1—2	1
Rosa acicularis	1—2	1	1—2	2	1—2
Lonicera altaica	1	—	1	1	1—2
Rubus idaeus	—	—	1—2	—	—
Salix phylicifolia	—	—	—	—	1
Spiraea media	1	—	—	—	—
Cotoneaster uniflora	1	—	—	—	—
Vaccinium uliginosum	—	1—2	1—2 gr.	—	—

Примечание. 3 — растение встречается очень обильно, 2 — в небольшом количестве, 1 — очень мало, un. — один раз, gr. — группами, + присутствие; — отсутствие.

В приречной полосе на карбонатных породах березово-лиственнично-сосновые леса имеют еще более богатый кустарниковый и кустарничково-травяной ярусы, сложенные в основном теми же видами, что и в предыдущем описании, но, кроме того, здесь часто присутствует *Adonis sibirica* и представитель южной тайги *Daphne mezereum*. На водоразделах, в условиях слабоволнистого рельефа в лесах элементы мохово-травяно-кустарничкового и древесно-кустарникового ярусов часто располагаются пятнисто.

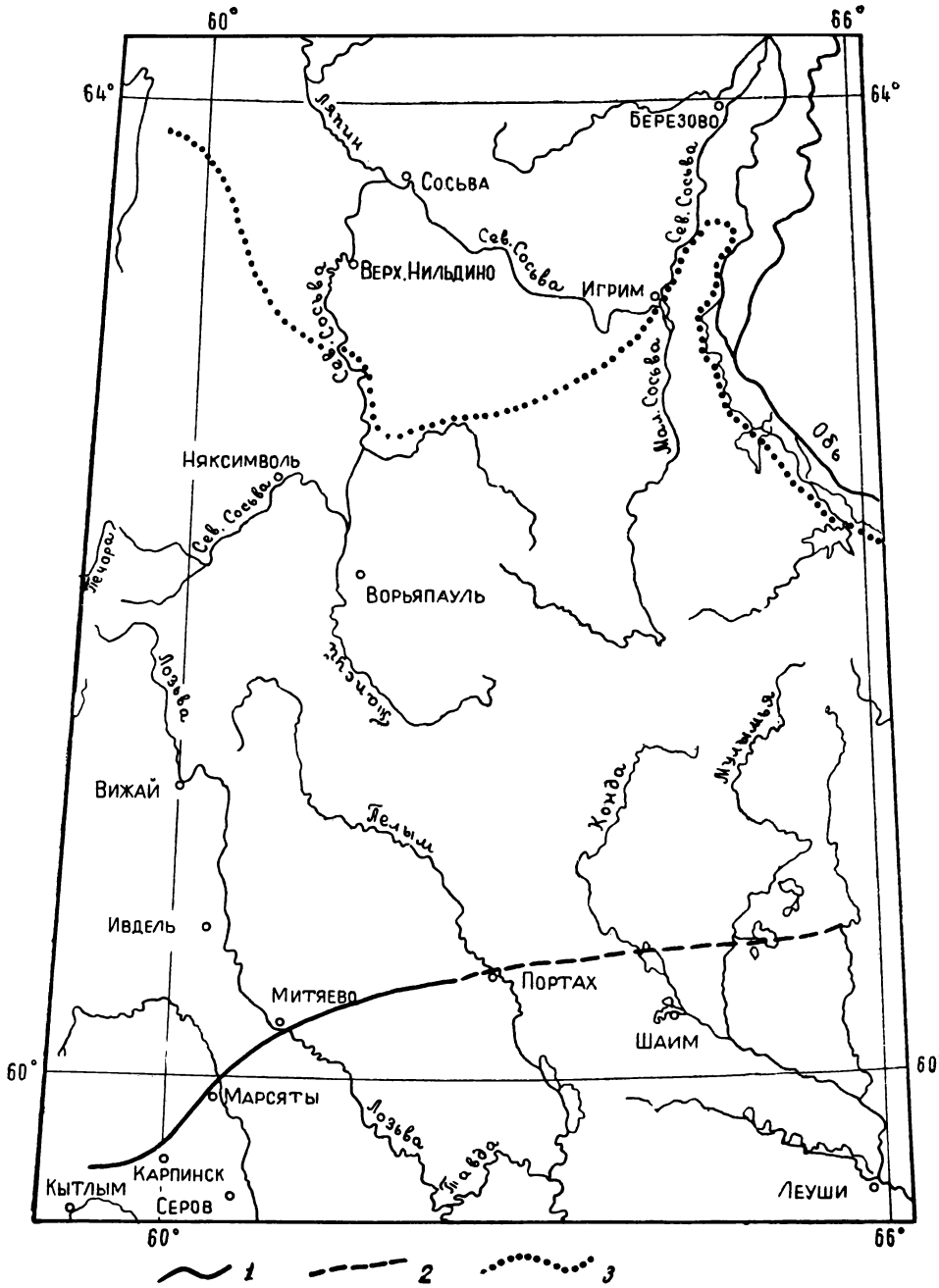
Описания северотаежных сосновых лесов показывают, что в них, как правило, встречаются в той или иной степени *Nephroma arcticum, Empetrum nigrum, Vaccinium uliginosum,* а также *Alnus fruticosa* и почти всегда *Ledum palustre*. Наряду с сосняками в верховьях р. Лозьвы описаны нами багульниковые кедровники (Сторожева, 1964), которые также описаны для Приобья Б. П. Колесниковым и Е. П. Смолоноговым (1960).

Сосняки с *Ledum palustre* на предгорной ступени, особенно вблизи подножия восточного склона хребта, продвигаются далеко на юг. Нами они неоднократно наблюдались значительно южнее 60° с. ш. в окрестностях г. Карпинска и еще южнее около пос. Сухогорский завод. Фрагменты подобных лесов встречены даже в хребтовой полосе около пос. Кытлыма. Примером таких сосняков на южном пределе распространения может служить описанный нами сосняк около дороги между оз. Кормовищенским и пос. Сухогорский завод, у подножия восточного склона хребта, на суглинистой оподзоленной почве (см. таблицу, IV). Древостой сформирован сосной высотой до 22 *м*, диаметр стволов до 40 *см*, в среднем 20—25 *см*. В небольшом количестве примешивается береза и, реже, лиственница. Соотношение древесных пород 8С1БЛ. Бонитет III. Сомкнутость крон 0,5—0,7. В подлеске рябина, ольха серая, кое-где — *Ledum palustre*. В напочвенном покрове зеленые мхи. Кустарничково-травяной ярус мало чем отличается от предыдущих описаний.

Фрагмент соснового леса с багульником описан нами в хребтовой части на этой же широте на шлейфе западного склона Черного Буграа против пос. Кытлыма. Древостой здесь сравнительно молодой. Высота деревьев до 15 *м* с диаметром стволов в среднем 15 *см*, реже до 20 *см*. В составе древостоя — сосна, к которой в значительном количестве примешивается береза, в меньшем — ель и кедр. Изредка встречается лиственница. Имеется подрост пихты, осины. В кустарниковом ярусе рябина, кое-где встречается также *Ledum palustre*. Мохово-травяно-кустарничковый ярус богаче видами, чем предыдущий сосняк (таблица, V). Здесь отсутствуют *Alnus fruticosa, Lathyrus humilis* нет и *Nephoma arcticum*, зато присутствуют горные виды *Viola biflora, Deschampsia flexuosa*, опускающиеся в нижнюю часть лесного пояса, а также *Dryopteris phegopteris*.

Севернее, около г. Карпинска, в сосновых лесах с *Ledum palustre* кое-где встречается голубика (*Vaccinium uliginosum*), которая в предгорьях с широты горы Денежкин Камень, в кустарниковом ярусе лесов занимает уже значительное место, а севернее 60° с. ш. редкостойные сосняки-голубичники обычны на всех водоразделах. На широте р. Лопсии в сосновых лесах кустарниковый ярус еще больше обогащается субарктическими видами, а деревья и кустарники нередко располагаются неравномерно.

При движении на север претерпевают значительное изменение и темнохвойные леса. В южной (приивдельской части) в приречной полосе водоразделов и в долинах рек, на дренированных участках иногда встре-



Положение южной границы северной тайги на восточном склоне Уральского хребта и примыкающей Западно-Сибирской равнине.

Границы; *1* — по данным автора, *2* — предполагаемая автором, *3* — принятая на современных геоботанических картах.

чаются ельники-зеленомошники с *Oxalis acetosella*, очень близкие к среднетаежному типу. Присутствие *Ledum palustre, Empetrum nigrum, Nephroma arcticum*, придает им некоторое своеобразие. С другой стороны, в этой же полосе на водоразделах развиты и северотаежные редкостойные политрихово-сфагновые и сфагновые ельники, которые в более северных широтах обычны в ландшафте северной тайги. Северный облик растительного покрова проявляется не только в изреживании древесного яруса и проникновении под полог лесов субарктических кустарников (*Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, Betula nana*), вначале в незначительном количестве, а затем и в форме хорошо выраженного яруса, но и в появлении растительных сообществ, не свойственных северной тайге, имеющих явно лесотундровый и тундровый характер.

Начиная примерно с 61° с. ш., в плоских долинах речек и в лощинах встречаются разреженные березняки с ярусом из можжевельника и *Betula nana*, подобные тем, которые описаны Н. В. Дылисом (1939) в Припечорье и отмечены для ивдельского края К. Н. Игошиной (1944), а для Кондо-Сосьвинского заповедника — К. В. Горновским (1949). По ложбинам и шлейфам пологих склонов гор и водоразделов, особенно в северной половине территории, в местах температурной инверсии встречаются значительные площади, лишенные древесного яруса и покрытые ерниковыми зарослями, являющимися отголосками кустарниковой тундры. В ряде случаев отсутствует и кустарниковый ярус. Такие участки покрыты мохово-травяной растительностью. Северный характер имеет и растительность болот. Изреживанию древостоя и появлению тундровоподобной растительности здесь способствует не столько низкая температура, сколько переувлажнение почвы. Поэтому в морозобойных мокрых местах, особенно в условиях мощных торфяных залежей, древостой отсутствует. Если в южной, приивдельской, части центры болотных массивов лишены древостоя (болота Юркинское, Ивановское, около юрт Бахтияровых и др.), то в северной ее половине и на всей примыкающей окраине Западно-Сибирской равнины громадные болотные пространства, как правило, безлесны и заняты различными тундроподобными ассоциациями.

Учитывая все сказанное, мы пришли к выводу, что исследованная территория на участке между 60° и 63° с. ш., а в хребтовой полосе даже несколько южнее (до горы Ольвинский Камень), должна быть отнесена к подзоне северной тайги (см. рисунок). Южную границу этой подзоны мы проводим в горной части (восточный склон хребта) по верховьям речки Каквы, стекающей с хребта. Горные поднятия, находящиеся в ее правобережье и тяготеющие к Тылайско-Конжаковско-Серебрянскому массиву, находятся, таким образом, в полосе Средней тайги. Левобережные поднятия, с горой Ольвинский Камень, входят уже в полосу северотаежных лесов. Далее, от среднего течения р. Каквы, у подножия восточного склона хребта, граница идет на северо-восток немного севернее г. Карпинска и, следуя в этом же направлении по окраине предгорной ступени (севернее г. Красноуральска), направляется к железнодорожной станции Марсяты. Отсюда граница идет дальше на северо-восток к среднему течению р. Лангура, затем к пос. Митяеву на р. Лозьве и далее по правобережью р. Понила к сел. Портаху (р. Пелым).

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Геоботаническое районирование СССР. Тр. комиссии по естественноисторическому районированию СССР, т. II, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.

Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1 : 4 000 000. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Говорухин В. С. Краткий очерк ботанических исследований в 1928 г. на Северном Урале.— Северная Азия, 1929, № 2.

Горновский К. В. Растительность Кондо-Сосьвинского заповедника.— Науч.-метод. зап., 1949, вып. 12 (Гл. управление по заповедникам).

Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области.— Ежегодник Тобольского губерн. музея, 1916, вып. 27.

Городков Б. Н., Неуструев С. С. Почвенные районы Уральской области. Техн.-экон. сб. «Урал», 1923, № 5.

Дылис Н. В. Редколесные березняки и безлесные ерниковые заросли Печерской тайги, как отголоски ландшафта ледникового времени.— Бот. ж., 1939, № 4.

Завалишин А. А. К вопросу о почвообразовании в средней тайге Зауралья.— Почвоведение, 1944, № 4-5.

Иванова Е. Н. Почвенные исследования на севере европейской части СССР.— Почвоведение, 1943, № 4-5.

Игошина К. Н. Растительность Среднего Урала.— Сов. бот., 1944, № 6.

Игошина К. Н. Опыт ботанико-географического районирования Урала на основе зональных флористических групп.— Бот. ж., 1961, т. 16, № 2.

Карта растительности СССР. Масштаб 1 : 5 000 000. М., Изд-во АН СССР, 1939.

Климатологический справочник СССР, вып. 17. М., ч. 1, 1954; ч. 2, 1955; ч. 3, 1956.

Колесников Б. П., Смолоногов Е. П. Некоторые закономерности возрастной и восстановительной динамики кедровых лесов Зауральского Приобья.— Проблема кедра. Тр. по лесному х-ву Сибири, 1960, вып. 6.

Маковский В. И. К типологической классификации заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пелыма.— Доклады Второй научно-технической конференции молодых специалистов лесного производства Урала по итогам работ 1961 года. Свердловск, 1962 (УФАН СССР, УЛТИ).

Овеснов А. М. Луга долины р. Сосьвы. Средний Урал.— Изв. Естеств.-науч. ин-та при Пермском ун-те, 1950, т. 12, вып. 10.

Смолоногов Е. П., Юрчиков А. В. Леса северной части Пелымского района.— Сборник по обмену опытом на предприятиях лесного хозяйства Свердловской области. Свердловск, Металлургиздат, 1959.

Сторожева М. М. Материалы к характеристике болот восточного склона Северного Урала и Зауралья.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР 1960а, вып. 20.

Сторожева М. М. Особенности болотообразовательного процесса в Северном Зауралье.— Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1960б, вып. 1.

Сторожева М. М. Геоботаническая характеристика кедровых лесов Ивдельского Урала.— Тр. комис. по охране природы, вып. I. Свердловск, 1964. (УФАН СССР).

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

*П. В. ЛЕБЕДЕВ, Н. С. МЕЛЬНИК, Г. П. СЕРАЯ,
Т. С. ЧИБРИК, М. С. БАБЕЦ*

МОРФОГЕНЕЗ ПОБЕГОВ ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВ И УСЛОВИЯ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Морфогенез, то есть процесс формирования, роста и развития побегов луговых злаков,— явление большой биологической значимости, поскольку нарастание верхушечной образовательной ткани и ассимилирующей и поглощающей поверхности растения ведет к более полному усвоению вещества и энергии окружающей среды. Вместе с тем, в результате морфогенеза осуществляется возобновление и вегетативное размножение луговых злаков. Этот же процесс определяет длительность жизни и продуктивность растений и обусловливает сохранение и восстановление травостоя лугов. Морфогенез побегов многолетних луговых злаков весьма важен и в практическом отношении. Количество, мощность и качество побегов определяют продуктивность растений, а следовательно, и урожай лугов, способы и продолжительность их использования и меры по их улучшению.

Особенности морфогенеза побегов луговых злаков сложились в процессе филогенеза под влиянием условий внешней среды. Своеобразие морфогенеза отдельных видов определяется наследственной природой растений и условиями их произрастания. Общие закономерности формирования и роста побегов многолетних луговых злаков выявлены В. Р. Вильямсом (1922), А. П. Шенниковым (1941), С. П. Смеловым (1947), А. М. Дмитриевым (1948) и другими исследователями. Однако особенности морфогенеза побегов отдельных групп и видов луговых злаков в зависимости от возраста растений и условий внешней среды выяснены совершенно недостаточно. Задача настоящей работы — определить особенности морфогенеза побегов наиболее распространенных и важных в кормовом отношении дикорастущих и культурных форм многолетних луговых злаков в зависимости от условий внешней среды.

Объектами изучения были следующие рыхлокустовые и корневищные луговые злаки: овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимофеевка луговая (*Phleum pratense*), регнерия волокнистая (*Roegneria fibrosa*), житняк ширококолосый (*Agropyrum pectiniforme*), мятлик луговой (*Poa pratensis*), полевица белая (*Agrostis alba*), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*), костер безостый (*Bromus inermis*), канареечник тростниковидный (*Digraphis arundinaceae*) и пырей ползучий (*Agropyrum repens*).

Опыты проводились в вегетационном домике ботанического сада Уральского университета им. А. М. Горького (г. Свердловск). Растения выращивали в глиняных сосудах, набитых дерново-среднеподзолистой почвой (по 7—8 *кг* абсолютно сухой почвы на сосуд). Растения выращи-

вали: при влажности почвы в 30—50% полной влагоемкости; при той же влажности почвы + азот, при той же влажности почвы с затенением на 30%; при той же влажности почвы + азот с затенением на 30%; при влажности почвы 70—80% от полной влагоемкости; при той же влажности почвы + азот; при той же влажности почвы с затенением на 30%; при той же влажности почвы с затенением на 30% + азот. Опыты ставили в 15-кратной повторности. В каждом сосуде выращивали по одному растению. Все образующиеся побеги каждого растения отмечались колечками из алюминиевой проволоки с порядковым номером, соответствующим последовательности их появления. Наблюдения за процессом кущения каждого вида проводились в течение двух-трех лет. С каждым видом злака опыты повторяли дважды. Настоящая работа представляет собой краткое изложение результатов проведенных исследований. Некоторые данные опубликованы ранее (Лебедев, Мельник, 1959, 1961, 1965); Лебедев, Боровская, 1961; Лебедев, Мельник, Боровская, 1964а, б; Лебедев, 1965).

ФОРМИРОВАНИЕ И РОСТ ЛИСТЬЕВ

К. Ф. Вольф (1759) открыл точку роста и впервые проследил заложение на ней листьев в форме боковых выростов. Гистогенез заложения листьев луговых злаков выяснили Шармен (Sharman, 1945; 1947) и Тильке (Thielke, 1951), а морфологию их образования описывали В. А. Дейнега (1902), Гебель (Goebel, 1933), Т. И. Серебрякова (1959, 1962, 1964) и др. Однако имеющиеся в литературе сведния по морфогенезу листьев отрывочны и относятся только к некоторым луговым злакам.

Рис. 1. Заложение и формирование примордиев на конусе нарастания овсяницы луговой.

Деятельность конуса нарастания побега протекает ритмично. По Д. А. Сабинину (1963), ритмичность роста обусловливается различной обеспеченностью клеток верхушечной меристемы нуклеиновыми кислотами. В. Г. Конарев (1959) установил, что наиболее высокое содержание нуклеиновых кислот свойственно эмбриональным тканям растения, особенно верхушечным меристемам осевых органов. Наблюдения показали, что конус нарастания в онтогенезе побега постепенно увеличивается. Если в фазе всходов длина конуса нарастания осевого побега составляла 0,02—0,03 *мм*, то в начале кущения она уже достигала 0,2—0,3 *мм*, а в конце вегетации, в период перехода на третий этап органогенеза (Куперман и др., 1955), возросла до 1 *мм* и более. Деятельность меристемы конуса нарастания проявляется в образовании боковых овальных бугорков — зачатков будущих листьев. Они закладываются поочередно с двух противоположных сторон, в плоскости формирования побегов кущения. Появившийся листовой бугорок постепенно разрастается в ширину и кольцом окружает конус нарастания, превращаясь в валик. Последний постепенно превращается в пленчатый листовой зачаток, охватывающий основание конуса нарастания (рис. 1). В дальнейшем пленчатый примордий разрастается в высоту, формирует главный сосудистый пучок, зеленеет и закрывает весь конус нарастания в виде колпачка.

У изученных нами луговых злаков в фазе проростков перед началом развертывания первого зеленого листа в верхушечной почке имеется четыре-семь листовых образований. Такая емкость открытой верхушеч-

ной почки сохраняется и в дальнейшем. Форма и величина листовых образований определяются размерами конуса нарастания и темпом его формообразовательной деятельности. Пленчатые примордии и колпачковые листочки имеют небольшие размеры у мятлика, полевицы, канареечника; более крупные — у овсяницы, костра, пырея и ежи. Колпачковый листочек, постепенно разрастаясь, развертывается в зеленый ассимилирующий лист. В формировании листовых зачатков и развертывании листьев побега проявляется ясно выраженная закономерность: за период развертывания нижнего колпачкового листочка в ассимилирующий зеленый лист нижний пленчатый примордий превращается в колпачковый листочек, валик — в новый пленчатый примордий, а на конусе нарастания формируется новый листовой валик. В результате синхронности этих процессов на конусе нарастания вегетативного побега постоянно сохраняется строго определенное количество листовых образований: у мятлика — 4, у овсяницы, тимофеевки, регнерии, житняка, лисохвоста, ежи и полевицы — по 5, а у костра и пырея — по 7.

Таким образом, в процессе морфогенеза листа луговых злаков можно выделить следующие этапы: 1) возникновение бугорка, 2) формирование валика, 3) образование пленчатого примордия, 4) образование колпачкового листочка и 5) развертывание зеленого листа.

В. Г. Барышников (1949) и И. К. Киршин (1962) установили, что листья луговых злаков растут нижними частями, пока они находятся внутри трубки. Рост листовой пластинки заканчивается к моменту полного развертывания. Повышение влажности почвы с 30—50 до 70—80% от полной влагоемкости и высокий уровень азотного питания ускоряют процесс формирования листьев, сокращают продолжительность пластохрона. Например, у овсяницы луговой в первый год жизни средняя продолжительность пластохрона при повышении влажности почвы с 40 до 80% сократилась с 10,5 до 9,5, а при высоком уровне азотного питания — до 8,6 дня, а регнерии волокнистой, соответственно,— с 7,2 до 6,5 и 6,2 дня. Понижение интенсивности освещения, наоборот, замедляет формирование листьев. Сокращение интенсивности света на 30% удлинило продолжительность пластохрона у овсяницы до 11 дней, а у регнерии —

Таблица 1

Влияние факторов внешней среды на формирование листовых пластинок овсяницы луговой (на одно растение)

Листовые пластинки	Вариант опыта			
	влажность почвы, %		влажность почвы 80%+ +N	влажность почвы 80%+ +N+30% затенения
	40	80		
Начало кущения				
Количество:				
всего	5,0	5,0	5,0	5,0
зеленых	5,0	5,0	5,0	5,0
Площадь, *см*²	6,2	7,0	9,7	10,9
Летнее кущение				
Количество:				
всего	11,2	18,3	25,6	16,8
зеленых	9,7	16,3	20,1	14,9
Площадь, *см*²	17,3	47,0	65,8	70,0
Конец вегетации				
Количество:				
всего	50,0	73,0	103,0	80,8
зеленых	39,5	50,0	65,5	47,8
Площадь, *см*²	76,2	161,5	230,5	273,4

до 8 дней. Оптимальная влажность почвы и высокий уровень азотного питания увеличивают площадь листовых пластинок и продолжительность их жизни. При повышении влажности почвы с 30—50 до 70—80% общая асимилирующая площадь овсяницы возросла вдвое, а при высоком уровне азотного питания — на 37% (табл. 1). Обильное азотное питание овсяницы удлиняет восходящую ветвь параболической кривой на один-два листа. В условиях достаточной влажности почвы, высокого уровня азотного питания и затенения возрастает общая ассимилирующая поверхность растения; увеличивается она на один побег, на одну почку.

Генеративные побеги луговых злаков на удлиненной части имеют определенное и относительно постоянное количество листьев: 3 — у мятлика, 4 — у житняка и регнерии, 4—5 — у овсяницы, тимофеевки и ежи, 5—6 — у костра и пырея. Определенность количества листьев имеет место у побегов всех порядков. Сокращение общего числа листьев побегов более высоких порядков происходит за счет уменьшения их в зоне кущения.

Продолжительность жизни листьев разных ярусов не одинакова. Наименьший период жизнедеятельности имеют листья нижних, а наибольший — средних ярусов.

ФОРМИРОВАНИЕ И СОЗРЕВАНИЕ ПАЗУШНЫХ ПОЧЕК

По В. Штреккеру (1931) и Р. Ю. Рожевицу (1937), аксилярные почки у злаков имеются уже в зародыше зерновки. С. П. Смелов (1947), Т. И. Серебрякова (1959, 1961) и Г. М. Денисова (1963) указывают, что пазушная почка формируется только при развертывании первого зеленого листа. По наблюдениям Розлера (Rösler, 1928), гистологически боковые почки закладываются из трех слоев корпуса конуса нарастания побега одновременно с заложением сидящего выше листа. По Троллю (Troll, 1954), сначала почка представляет собой недифференцированный бугорок меристематической ткани, а затем на нем образуется в виде кольцеобразного валика предлист, который в дальнейшем смыкается над почкой и вытягивается вверх.

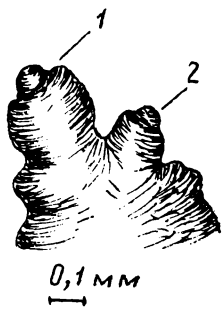


Рис. 2. Формирование пазушных почек в верхушечной почке побега овсяницы луговой.

1 — верхушечная почка; *2* — пазушная почка второго сверху колпачкового листочка.

Наши наблюдения показали, что пазушные почки закладываются одновременно с образованием листовых зачатков — примордиев, но морфологически они заметны только в пазухах колпачковх листочков (рис. 2). Величина зачатков пазушных почек от верхнего к нижнему колпачковому листочку возрастает. В пазухах примордиев зачатки боковых почек, по-видимому, представляют бугорки недифференцированной меристематической ткани. Только при формировании колпачкового листочка начинает дифференцироваться зачаток пазушной почки, на ней формируется зачаток предлиста. В дальнейшем с формированием каждого нового колпачкового листочка пазушная почка формирует новый листовой зачаток. В период развертывания кроющего ассимилирующего листа наблюдается быстрый рост пазушной почки. Размеры ее возрастают в несколько раз, и при отгибании листового влагалища она становится заметной даже невооруженным глазом.

При развертывании каждого нового листа почка формирует новый листовой зачаток. Так продолжается до полной емкости почки. Посте-

пенное формирование листовых зачатков почки до предела полной ее емкости Р. Ю. Рожевиц (1937), С. П. Смелов (1947) и Т. И. Серебрякова (1959) удачно назвали процессом созревания почки, а число листовых зачатков на конусе нарастания почки перед развертыванием ее в побег — емкостью почки.

Продолжительность периода созревания пазушных почек у разных видов луговых злаков не одинакова. Она обусловливается темпом формирования листьев материнского побега и емкостью самих почек. Сравнительно быстро созревают пазушные почки мятлика (предельная емкость почки без предлиста — шесть листовых образований), несколько медленнее — регнерии и житняка (до семи листовых образований), еще медленнее — костра и пырея (до десяти листовых образований). При полном созревании пазушной почки с заложением на конусе нарастания нового листового зачатка она развертывается в боковой побег. У пазушной почки одновременно развертываются переходный или переходные листья и первый двучленный ассимилирующий лист и в боковой открытой почке остается столько же листовых зачатков, сколько их в верхушечной открытой почке главного побега.

Таким образом, в формировании боковой почки можно выделить три этапа: 1) заложение в виде недифференцированного бугорка меристематической ткани; 2) созревание — формирование листовых зачатков; 3) развертывание в побег.

Почки закладываются в пазухах всех кроющих листьев побега, но развертываются в боковые побеги, как правило, только почки кроющих листьев зоны кущения. Почки кроющих листьев генеративных и удлиненных вегетативных побегов обычно слабо развиты: на удлиненной части генеративных стеблей они обнаруживаются только у двух-трех кроющих листьев, а на удлиненных вегетативных побегах — у всех листьев. Величина почек от основания стебля по направлению к вершине уменьшается. Величина и форма пазушных почек у разных видов луговых злаков весьма различна. Незначительны по величине пазушные почки мятлика и полевицы. Гораздо бо́льшие размеры имеют почки овсяницы и тимофеевки и особенно ежи сборной. Почки большинства луговых злаков имеют яйцевидную форму. У регнерии волокнистой и житняка ширококолосого они сильно вытянуты по высоте и сплюснуты.

Зона кущения осевого побега разных видов злаков включает различное количество пазушных почек. У регнерии и житняка их обычно по 4, у тимофеевки 5—6, у овсяницы при весеннем посеве 10—14, а у мятлика лугового до 12—16. У злаков озимого типа развития, не образующих удлиненных вегетативных побегов, количество почек в зоне кущения зависит от сроков посева и продолжительности периода от посева до конца вегетации. У побегов второго и последующих порядков количество почек в зоне кущения зависит от срока образования этих побегов. Чем раньше образовался побег, тем больше у него в зоне кущения пазушных почек. У злаков с удлиненными вегетативными побегами, как правило, в зоне кущения побегов второго порядка имеется три-четыре пазушных почки. У побегов более высоких порядков в результате сокращения зоны кущения количество пазушных почек в последней уменьшается.

С началом кущения количество почек увеличивается. Прогрессивно возрастает по мере образования побегов второго и последующих порядков общее число пазушных почек, причем увеличивается и доля почек побегов более высоких порядков (табл. 2). К концу вегетационного периода степень сформированности побегов будущего года в почках возобновления у разных видов луговых злаков весьма различна. У скороспелых злаков (мятлик, лисохвост) в почках возобновления к концу

Таблица 2

Влияние факторов внешней среды на образование побегов и пазушных почек овсяницы луговой (на одно растение)

Фаза кущения	Вариант опыта			
	влажность почвы, %		влажность почвы 80%+N	влажность почвы 80%+затенение 30%+N
	40	80		
Начало кущения				
побеги	1,0	1,0	1,0	1,0
почки	6,0	6,0	6,0	6,0
Летнее кущение				
побеги	4,0	7,0	8,0	7,0
почки	20,0	24,0	27,0	25,0
Конец кущения				
побеги	15,0	22,0	28,0	26,0
почки	87,0	124,0	161,0	136,0

вегетационного периода бывает сформирована вся вегетативная и почти полностью генеративная часть побега. У среднеспелых и позднеспелых злаков к осени заканчивается формирование вегетативной части побега, и конус нарастания переходит на третий этап органогенеза.

Влажность почвы, уровень азотного питания и интенсивность освещения влияют на темп заложения и развертывания листьев, а также и на быстроту заложения и созревания пазушных почек и превращения их в побеги. Повышение влажности почвы с 30—50 до 70—80% полной влагоемкости ускоряет процесс почкообразования. При влажности почвы 70—80% к концу первого вегетационного периода растения имеют пазушных почек в полтора-два раза больше, чем при недостаточной влажности. Возрастает и их величина. Исследования Г. В. Заблуды (1948), Н. И. Володарского (1962) и наши наблюдения показывают, что обильное снабжение луговых злаков азотом ускоряет ростовые и формообразовательные процессы конуса нарастания и обусловливают более быстрый темп формирования листьев, а следовательно, заложение и созревание пазушных почек. Однако предельная емкость пазушных почек при этом не уменьшается. Интенсивность освещения влияет через скорость образования листьев. Затенение угнетающе влияет на темп формирования листьев и этим самым замедляет заложение и созревание пазушных почек. Поэтому к концу вегетации растения при затенении на 30% имели меньшее количество пазушных почек, чем растения при полном освещении (см. табл.2).

Потенциальные возможности образования пазушных почек луговых злаков огромны. Уже в первый год жизни овсяница луговая образует до 168 пазушных почек. В последующие годы она ежегодно образует несколько сот пазушных почек. Особенно велика потенциальная возможность формирования пазушных почек и у длиннокорневищных злаков, почки которых образуются и в пазухе каждого чешуйчатого листа корневища.

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ

Основным морфологическим структурным элементом луговых злаков является монокарпический побег. Большой цикл жизни растения представляет совокупность следующих друг за другом поколений монокарпических побегов, возникающих из почек зоны кущения. Формирование

осевого побега луговых злаков начинается еще в зародышевой почке. Но надземный побег образуется только с развертыванием первого зеленого листа, выходящего из трубки колеоптиле. Конус нарастания формирующегося побега ритмично образует все новые и новые метамеры. Последовательно формирующиеся метамеры от основания к вершине побега закономерно изменяются. Каждый новый метамер обладает своими морфологическими, анатомическими и физиологическими особенностями.

Образование листа, узла и междоузлия, по Д. А. Сабинину (1963), представляет собой элементарный этап, а по Г. Х. Молотковскому (1961),— малый вегетативный цикл развития побега. Различие повторяющихся метамеров побега является внешним выражением развития последнего (Серебряков, 1952). При формировании любого органа идет не только рост, но и соответствующее развитие (Авакян, 1962). Процесс формирования побегов хлебных злаков подробно изучен Г. М. Добрыниным (1960, 1963). Обычно осевой побег луговых злаков озимого типа развития весь вегетационный период первого года жизни находится в укороченном состоянии. При весеннем посеве в наших опытах к концу вегетации он образовал от 10—14 (овсяница) до 12—16 (мятлик) листьев. Все листья расположены в зоне кущения, стеблевая часть которой составляет 3—4 *мм*. У злаков ярового типа развития осевой побег в первый год жизни не только формирует вегетативные органы, но и переходит к образованию репродуктивных органов. У регнерии волокнистой переход конуса нарастания в генеративное состояние происходит при развертывании трех-четырех листьев, а всего на генеративном побеге образуется восемь листьев, из них четыре — на удлиненной части. У тимофеевки луговой всего образуется 10—12 листьев, из них пять-шесть — на удлиненной части. При развертывании третьего-четвертого листа осевого побега у него образуется первый побег второго порядка. Обыкновенно в боковой побег развертывается почка первого (снизу) кроющего листа осевого побега. В дальнейшем, с развертыванием каждого последующего листа осевого побега в зоне кущения образуются новый боковой побег из почек второго-третьего и последующих кроющих листьев.

У злаков озимого типа развития, не образующих удлиненных вегетативных побегов, к концу вегетации формируется до 8—12 побегов второго порядка. В позднеосенний период формирование боковых побегов затормаживается. К концу вегетации у костра и пырея образуется до двух-трех, а у мятлика, овсяницы, ежи — до четырех-пяти прядков-побегов.

Злаки длиннокорневищевого типа, формирующие удлиненные вегетативные побеги, к осени образуют четыре-пять боковых побегов второго порядка. Осевой побег и побеги второго порядка до конца вегетации формируют 9—20 листьев. К концу вегетации обычно образуются и побеги третьего порядка.

У злаков ярового типа развития к концу вегетации формируется от трех-четырех (регнерия) до четырех-шести (тимофеевка) побегов второго порядка. Они, как и осевой побег, становятся генеративными. Морфогенетический ряд листьев побегов второго порядка, по сравнению с осевым, укорочен на один-два листа, а точка максимума длины листа смещается ближе к началу восходящей части кривой. Почка колеоптиле у регнерии развертывается в побег второго порядка третьей или последней — 4-й. В период развертывания 5-го листа осевого побега (мятлик) или шестого-седьмого листа (большинство злаков) первый побег второго порядка в свою очередь формирует боковой побег,

Таблица 3

Влияние факторов внешней среды на формирование ассимилирующей и поглощающей поверхностью овсяницы луговой

Показатель	Вариант опыта			
	влажность почвы, %		влажность почвы 80%+N	влажность почвы 80%+N+30% затенения
	40	80		
Количество метамеров на одно растение:				
побегов	15,0	22,0	28,0	26,0
листьев зеленых	39,0	50,0	65,0	47,8
почек	87,0	124,0	161,0	136,0
корней	69,0	93,0	102,0	97,0
Площадь зеленых листьев, *см*²:				
на побег	5,0	7,3	8,2	10,5
на почку	0,9	1,3	1,4	2,0
Количество корней на побег	4,6	4,2	3,6	3,7

то есть побег третьего порядка. Продолжительность периода от появления всходов до образования побегов третьего порядка у мятлика составляет 35—40, у овсяницы 45—50 и у костра 60—70 дней. При развертывании у мятлика седьмого, а у других злаков — десятого листа осевого побега первый побег третьего порядка переходит к образованию боковых побегов, то есть побегов четвертого порядка. Таким образом, общее количество побегов прогрессивно нарастает. Прирост количества побегов носит волнообразный характер. Чем к более высокому порядку формирования побегов переходит растение, тем больше волна абсолютного прироста общего количества побегов.

Формирование побегов с удлиненной плагиотропной частью у корневищевых злаков начинается в различные периоды. У пырея ползучего такие побеги образуются из первых же почек зоны кущения. У костра безостого удлиненная плагиотропная часть формируется у побегов третьего порядка, у полевицы белой — третьего-четвертого порядков.

В органообразовательной деятельности конусов нарастания побегов разных порядков проявляется определенная слаженность, согласованность. Обычно средняя продолжительность пластохронов побегов разных порядков примерно одинакова. Однако в ряде случаев конусы нарастания побегов более высоких порядков формируют метамеры с большей или, наоборот, с меньшей скоростью. Причины этого явления пока не ясны. Вероятно, одной из них является увеличение ассимилирующей поверхности не только на растение в целом, но и на один побег, на одну почку. Ассимиляты же передвигаются преимущественно в побеги кущения (Терентьев и др., 1960). Повышение влажности почвы с 40 до 80%, обильное снабжение растений азотом и затенение увеличивают ассимилирующую поверхность растения (табл. 3).

Во второй и последующие годы жизни луговых злаков в процессе их кущения наблюдается определенная, довольно устойчивая ритмика, проявляющаяся в наличии двух периодов кущения — весеннего и летне-осеннего — и паузы между ними. Весеннее кущение в условиях Урала начинается в конце апреля — начале мая и продолжается до фазы колошения. Затем наблюдается пауза в этом процессе, которая продолжается в течение 25—35 дней. С фазы полного цветения начинается летне-осеннее кущение. Эта ритмика сложилась у луговых злаков в процессе их филогенеза под влиянием внешней среды. У скороспелых луговых зла-

ков ярового типа развития (регнерия, тимофеевка) весеннее кущение выражено слабее, чем летне-осеннее. У озимых среднеспелых процесс кущения одинаково хорошо выражен как в весенний, так и в летне-осенний периоды.

По годам жизни луговых злаков интенсивность их кущения весьма различна. Тимофеевка, регнерия и овсяница наиболее интенсивно кустятся во второй год жизни, с третьего года темп снижается. У злаков с медленным темпом развития, более долголетних, интенсивность кущения от первого к третьему году жизни повышается, а с четвертого года обычно снижается.

Темп развития побегов разных видов луговых злаков далеко не одинаков. Довольно быстро развиваются побеги луговых злаков ярового типа. При развертывании четвертого листа осевого побега конус нарастания этих побегов переходит на третий этап органогенеза, а с развертыванием пятого листа образуются генеративные бугорки.

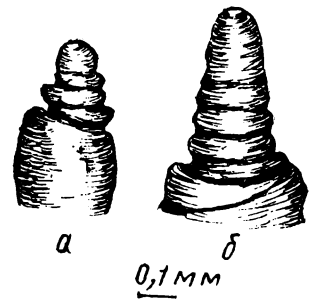


Рис. 3. Вытягивание и сегментация конусов нарастания побегов озимых злаков в осенний период.

а — конус нарастания побега овсяницы луговой; *б* — конус нарастания побега ежи сборной.

Луговые злаки озимого типа развития к образованию генеративных бугорков переходят в разные периоды времени: скороспелые виды (лисохвост) — в начале августа, среднеспелые (овсяница, костер и др.) — в апреле — мае следующего года, хотя вытягивание и сегментация конусов нарастания начинается еще в начале августа. В переходе конусов нарастания к вытягиванию и сегментации побегов разных порядков озимых злаков проявляется синхронность. При переходе конуса нарастания осевого побега на третий этап органогенеза начинается вытягивание и сегментация конусов нарастания побегов всех порядков, достигших фазы двух-трех листьев (рис. 3). У злаков ярового типа развития при весеннем посеве в первый год жизни генеративными становятся побеги первых трех порядков. На второй год в генеративное состояние переходят побеги четвертого-пятого порядков.

Процесс формирования органов плодоношения луговых злаков прослеживали Шармен (Sharman, 1947), Эванс и Гровер (Evans, Grover, 1940), Е. И. Ржанова (1957), И. К. Киршин (1958) и др. На второй год жизни генеративные побеги составляют у тимофеевки 20—30%, у овсяницы 30—50%, у костра до 25 и у житняка и лисохвоста только 10—20% общего количества побегов растения. Канареечник тростниковидный на второй год жизни в наших опытах давал лишь единичные генеративные побеги.

Интенсивностью кущения и мощностью побегов определяется вегетативная и семенная продуктивность растений. Поэтому факторы внешней среды, положительно влияющие на процесс морфогенеза побегов, повышают и продуктивность луговых злаков.

С. П. Смелов (1947), П. И. Ромашов (1947), Ю. А. Зажицкий (1960) и другие исследователи установили, что оптимальная влажность почвы и высокий уровень азотного питания стимулируют формирование и рост побегов луговых злаков. А. И. Сметанникова (1951) показала, что понижение интенсивности света задерживает этот процесс. Проведенное нами изучение дикорастущих луговых злаков показывает, что на природных лугах обычно они не имеют оптимальных экологических условий для полного проявления потенциальных способностей формирования и роста

побегов и продуктивности. В условиях культуры они в большей степени проявляют свои потенциальные возможности, вследствие этого темпы роста и развития растений ускоряются, продуктивность повышается, а длительность жизни, по-видимому, сокращается (Работнов, 1947; Культиасов, 1958). Приемы культуры, заставляющие давать непосильные урожаи, И. В. Мичурин (1948) считал одной из причин сокращения длительности жизни растений.

Проведенные исследования показали, что на интенсивность процессов формирования и развития побегов луговых злаков большое влияние оказывают факторы внешней среды. Повышение влажности почвы с 30—50 до 70—80% приводит к ускорению ростовых процессов, усилению формообразовательной деятельности конуса нарастания, образованию метамеров большей мощности. В условиях оптимальной влагообеспеченности растений побеги формируются скорее, образуются более мощными, хорошо облиственными, общее их количество за вегетационный период возрастает. Аналогичное явление наблюдается и при обильном снабжении луговых злаков азотом. И в этом случае формирование побегов ускоряется, мощность их возрастает, абсолютное количество резко увеличивается, побеги календарно раньше переходят к формированию генеративных органов. При полной обеспеченности растений азотом в условиях достаточной влажности почвы конусы нарастания побегов в более ранние сроки переходят на третий этап органогенеза.

Понижение интенсивности освещения на 30% отрицательно сказывается на формировании и развитии побегов. Ослабление освещения тормозит формирование и развитие побегов, задерживает переход их в генеративное состояние, увеличивает долю удлиненных вегетативных побегов, тормозит образование и рост корневищ. Внесение высокой дозы азота в условиях затенения не компенсирует недостаток освещения. Эффективность внесения азота при затенении резко ослабляется.

Достаточная влажность почвы и высокий уровень азота, стимулируя формирование побегов луговых злаков и увеличивая их мощность, повышают продуктивность растения вдвое-втрое. Недостаток света, наоборот, замедляет процесс формирования побегов луговых злаков и снижает их продуктивность.

Выявленные закономерности морфогенеза побегов луговых злаков в зависимости от условий внешней среды расширяют и углубляют имеющиеся представления и указывают важный путь управления процессом побегообразования в целях повышения продуктивности растений и получения высоких и устойчивых урожаев травяного покрова лугов.

ЛИТЕРАТУРА

Авакян А. А. Биология развития сельскохозяйственных растений. М., Сельхозгиз, 1962.

Барышников В. Г. О закономерностях роста листа злака.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1949, т. 54, вып. 3.

Вильямс В. Р. Естественно-научные основы луговодства, или луговедение. Л., изд-во «Новая деревня», 1922.

Вольф К. Ф. Теория развития. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1759.

Володарский Н. И. Азотное питание как фактор онтогенеза растений.— Изв. АН СССР, серия биол., 1962, № 2.

Дейнега В. А. Материалы по развитию листа и заложения в нем сосудистых пучков. М., 1902.

Денисова Г. М. Формирование куста в первый год жизни у полевицы.— Бот. ж., 1963, т. 48, № 7.

Дмитриев А. М. Луговодство с основами луговедения. М., Сельхозгиз, 1948.

Добрынин Г. М. Некоторые вопросы биологии злаков.— Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М., изд. М-ва с. х-ва СССР, 1960.

Добрынин Г. М. Рост и формирование вегетативных органов злаков. (Автореф. дисс.) Л., 1963.
Заблуда Г. В. Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков.— Агробиол., 1948, № 1.
Зажицкий Ю. А. Динамика побегообразования у многолетних трав и ее зависимость от условий выращивания, использования и возраста.— Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства. М., изд. М-ва с. х-ва СССР, 1960.
Киршин И. К. Цикл сезонного развития многолетних злаков трав на Среднем Урале. Свердлгиз, 1958 (Уралниисхоз).
Киршин И. К. К вопросу об интеркалярном росте листа у злаков.— Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 2.
Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., изд-во «Высшая школа», 1959.
Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцева З. П., Ржанова Е. И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. Изд-во МГУ, 1955.
Культиасов М. В. Эколого-исторический метод и его значение в теории и практике интродукций растений. Изв. АН СССР, серия биол., 1958, № 3.
Лебедев П. В. Изменение морфологической структуры конуса нарастания вегетативных побегов луговых злаков.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1965, № 2.
Лебедев П. В., Боровская Т. А. Влияние азота и влажности почвы на побегообразование и продуктивность костра безостого.— Бот. ж., 1961, т. 46, № 9.
Лебедев П. В., Мельник Н. С. Влияние влажности почвы и азотного удобрения на ритмику побегообразования овсяницы луговой.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1959, № 3.
Лебедев П. В., Мельник Н. С. Влияние азота и интенсивности света на кущение и продуктивность тимофеевки луговой.— Докл. АН СССР, 1961, т. 137, № 1.
Лебедев П. В., Мельник Н. С. Морфогенез побегов *Festuca pratensis* Huds и условия среды.— Бот. ж., 1965, т. 50, № 5.
Лебедев П. В., Мельник Н. С., Боровская Т. А. Влияние уровня азотного питания на кущение и продуктивность луговых злаков.— Зап. Свердловского отд. Всесоюз. бот. о-ва, 1964а, вып. 3.
Лебедев П. В., Мельник Н. С., Боровская Т. А. Влияние условий культуры на рост и развитие дикорастущих луговых злаков.— Бот. ж., 1964б, т. 49, № 3.
Мичурин И. В. Сочинения, т. 4. М., Сельхозгиз, 1948.
Молотковский Г. Х. Полярность развития растений. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1961.
Работнов Т. А. Определение возраста и длительности жизни у многолетних травянистых растений.— Усп. соврем. биол., 1947, № 1.
Рожевиц Р. Ю. Злаки. М., Сельхозгиз, 1937.
Ржанова Е. И. Биологические основы культуры многолетних злаков. Изд-во МГУ, 1957.
Ромашов П. И. Удобрение лугов. М., Сельхозгиз, 1957.
Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1963.
Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений, М., изд-во «Сов. наука», 1952.
Серебрякова Т. И. О некоторых закономерностях побегообразования овсяницы луговой.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 3.
Серебрякова Т. И. Некоторые закономерности формирования почек и побегов у луговой. — Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, вып. 3.
Серебрякова Т. И. К вопросу о побегообразовании и кущении у злаков.— Бот. ж., 1962, т. 47, № 3.
Серебрякова Т. И. Формирование куста и клона у костра безостого.— Бот. ж., 1964, т. 49, № 1.
Сметанникова А. И. Сравнительное эколого-физиологическое изучение многолетних трав в чистом и смешанном посеве.— Экспер. бот., 1951, № 8.
Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947.
Терентьев В. Н., Царева Р. П,. Лойко А. Н. О физиологических связях между разновозрастными побегами растений.— Бюлл. Ин-та биол. АН Белорус. ССР, 1960, вып. 6.
Шенников А. П. Луговедение. Изд-во ЛГУ, 1941.
Штреккер В. Луговые злаки. М., Сельхозгиз, 1931.
Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1933.
Rösler P. Histolodische Studium am Vegetationspunkt von Triticum vulgare.— Planta, 1928, Bd 5, H. 1.
Evans M., Grover F. Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorenscence in grasses.— J. Agr. Res., 1940, vol. 61, N 7.
Sharman B. Leaf and bud initiation in the Gramineae.— Bot. Gaz., 1945, vol. 106, N 3.

Sharman B. The biology and developmental morphology of the Shoot apex in the Gramineae.— New Phytol., 1947, vol. 46, N 1.
Thielke Char. Über die Möglichkeiten der Periklinalchimerenbildung bei Gräsern.— Planta, 1951, Bd 39, N 5.
Troll W. Praktische Einfuhrung in die Pflanzenmorphologie, I Teil. Jena, 1954.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

Л. И. ВИГОРОВ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ ПРИ СКРЕЩИВАНИЯХ ДИКИХ И КУЛЬТУРНЫХ ПШЕНИЦ

Отдаленные скрещивания постепенно приобретают все большее значение при выведении новых форм культурных растений. Особенно важны отдаленные скрещивания с использованием диких растений, находящихся в той или иной степени родства с улучшаемым культурным, так как это позволяет наиболее сильно изменить свойства полезного нам растения. Гибриды диких и культурных пшениц получали неоднократно (Розанова, 1946; Синская, 1953). Однако в большинстве случаев задачей исследований являлось выяснение степени родственной близости этих растений или цитологический анализ для установления особенностей хромосомных наборов получающихся гибридных форм. Напротив, скрещивание диких и культурных пшениц для использования ценных особенностей диких растений и получения производственных форм с резко измененными признаками в значительных размерах, по-видимому, не проводились, хотя перспективность этой гибридизации отмечал Л. Бербанк (1955).

Имеются указания, что дикая двузернянка генетически весьма обособлена от других видов пшениц, даже и от 28-хромосомных, с трудом с ними скрещивается и дает стерильные гибриды (Синская, 1953). Однако еще в 30-х годах М. М. Якубцинер (1932а,б) показал способность диких двузернянок к спонтанной гибридизации с культурными пшеницами; были получены гибриды с крупными колосьями. Часть этих гибридов сохранилась в живом состоянии до настоящего времени в коллекциях Всесоюзного института растениеводства. Однако для дальнейших скрещиваний и получения хозяйственных форм эти гибриды не использовались. М. М. Якубцинер указывает, что дикие двузернянки, вследствие открытого цветения, легко скрещиваются с твердыми и даже мягкими пшеницами. Сравнительно недавно фертильные гибриды диких двузернянок и различных видов 28-хромосомных пшениц получила Е. Макушина (1948). Тем не менее, в нашей стране пока нет ни одного производственного сорта пшениц, в происхождении которого приняла бы участие дикая пшеница.

С нашей точки зрения, скрещивание диких и культурных пшениц интересно тем, что оно имеет многие особенности отдаленной гибридизации и дает возможность получения растений с признаками, резко отличными от культурных пшениц. В то же время большие колосья диких двузернянок и их крупнозерность являются основанием для получения гибридов с культурными признаками при небольшом количестве повторных скрещиваний. Последнее обстоятельство выгодно отличает этот тип скрещиваний пшениц от их гибридизации с дикими злаками — пыреем, гайнальдией, дикой многолетней рожью и эгилопсами, при которых гиб-

риды первых генераций, наряду с новообразованиями, получают большое количество малокультурных признаков. Устранение этих недостатков требует многократных повторных скрещиваний с пшеницами, в результате чего утрачиваются многие ценные свойства диких производителей и о гибридности растений нередко говорит лишь история их происхождения. Пример такой «нивелировки» представляют однолетние пырейно-пшеничные гибриды в виде сортов Флора, № 186, 559, 22850 и др.

Вес 1000 зерен диких двузернянок при хорошем уходе за ними достигает 25—30 *г*, что во много раз выше веса мелких игольчатых зерновок пыреев. Зерна часто светлой окраски, стекловидные, причем стекловидность сохраняется и при интенсивном поливе. Недостатком является наличие у зерновок глубокой бороздки и трехгранность зерна. Эти признаки, как будет показано далее, стойко передаются первым поколениям гибридов диких пшениц. Недостатком крупного колоса диких двузернянок является распадение его на колоски, хотя этот признак заметно ослабевает при окультуривании диких пшениц. Наиболее ценный признак диких двузернянок (наряду с иммунностью многих из них к грибным заболеваниям) — высокая белковость зерна. По нашим исследованиям, в течение многих лет белковость зерна палестинских и армянских двузернянок при выращивании на Среднем Урале составляет в среднем 20—22% и достигает 25—27%. Более того, она удерживается на высоком уровне и в вегетационные периоды, богатые осадками, а также на поливе, что выгодно отличает дикие двузернянки от культурных пшениц, резко снижающих (до 9—12%) белковость зерна при таких условиях. В табл. 1 указано содержание белка в зерне 7—10 репродукций

Таблица 1

Белковость зерна диких пшениц при выращивании на подзолистых почвах, % „сырого белка“ на сухое вещество

Коллекционный номер	Разновидность (номенклатура ВИРа)	1956	1957	1958	1959
Дикая-2	Однозернянка:				
	Tr. aegilopoides var. *album*	18,3	21,1	21,7	24,0
Дикая-9	ВИР-40118	—	22,6	26,0	24,3
	Двузернянка:				
Дикая-15	ВИР-17157	21,3	23,5	25,1	24,4
Дикая-19	ВИР-20403	—	25,8	26,5	25,3
Дикая-20	ВИР-42633	—	24,7	27,6	20,3
Дикая-26	ВИР-15907	28,1	27,5	26,0	24,2

для образцов Дикая-2, Дикая-15 и Дикая-26 и 4—5 репродукций для остальных образцов при выращивании на Среднем Урале. Следует учесть, что вегетационные периоды 1956 и 1959 гг. отличались обилием осадков, а 1957 и 1958 гг. были засушливыми. Как видно, белковость зерна диких двузернянок не бывает ниже 20%, то есть она в 1,5—2,0 раза выше, чем у культурных форм мягких пшениц в наших условиях.

Для дикой двузернянки ВИР-17157 белковость зерна была прослежена за десятилетний период, начиная с 1950 г. В среднем белковость зерна этой формы составляла 23,5%. В то же время средняя белковость зерна сорта Диамант, широко распространенного на Среднем Урале, составляла на том же хорошо удобряемом участке за те же 10 лет 15,2%, Московки 13,2%, Искры 12%. Также невелика белковость зерна основных сортов пшениц и в производственных условиях (Вигоров, 1954).

Таблица 2

Белковость зерна межродовых гибридов пшеницы, % „сырого белка“ на абсолютно сухое вещество

Коллекционный номер	Название и гибридная комбинация	1956	1957	1958	1959
Г-12	Гайнатрика П. М. Жуковского (Гайнальдия виллоза × двузернянка Поволжская)	20,4	24,0	27,7	18,6
Г-13	Пшенично-пырейный гибрид (Мелянопус-69 × Агропирум трихофорум)	18,5	19,8	21,7	20,3
Г-14	Пшенично-пырейный гибрид. Пшеница многолетняя № 2 Н. В. Цирина (Лютесценс 329 × Агропирум глаукум)	22,6	16,0	18,9	18,8
Г-16	ВИР-23831. Пшенично-эгилопсовый гибрид. (Эгилопс вентрикоза × пшеница твердая)	18,5	22,4	21,2	23,3
Г-17	ВИР-24406 (Энгилопс персикум × Однозернянка культурная)	18,0	17,0	19,4	16,8
Г-22	Пшенично-ржаной гибрид А. И. Державина (Пшеница твердая Леукурум × Рожь горная)	16,5	15,8	21,3	17,7
Г-23	Пшенично-ржаной гибрид А. И. Державина (Гостианум-237 × Многолетняя рожь)	14,8	12,5	16,9	15,8
Г-33	Пшенично-ржаной гибрид В. Е. Писарева (АД-20)	—	—	18,3	18,7

Известно (Княгиничев, 1951), что скрещивания пшениц в пределах вида или межвидовая гибридизация культурных пшениц, например, мягких и твердых, не привели к получению сортов, отличающихся высокой белковостью зерна. Поэтому было высказано мнение, что получение сортов пшениц с высокобелковым зерном возможно лишь при отдаленных межродовых скрещиваниях (Цицин, 1954; Писарев, 1957; Писарев, Самсонов, 1958). Примерами высокобелковых форм являются пшенично-эгилопсовые гибриды О. Н. Сорокиной, пырейно-пшеничные многолетние пшеницы Н. В. Цицина, ржано-пшеничные гибриды В. Е. Писарева, гайнальдиево-пшеничные гибриды П. М. Жуковского.

В условиях Среднего Урала некоторые межродовые гибриды пшеницы действительно дают зерно с высоким содержанием белка (табл. 2). В рассмотренной группе отдаленных гибридов обращает внимание то, что включение в скрещивания однозернянки и ржи дает гибридные формы, отличающиеся более низкой белковостью, чем в тех случаях, когда используются пырей или эгилопс. Если не считать форм Г-22 и Г-33, все остальные гибриды как зерновые культуры непосредственного хозяйственного значения не имеют; требуется их дальнейшее окультуривание путем скрещивания с пшеницами. При этом в период повторных скрещиваний происходит сильное снижение белковости зерна.

Скрещивания диких и культурных пшениц, приближаясь по значительности их физиологических и хозяйственных отличий к рангу межродовой гибридизации, выгодно отличаются от предыдущих комбинаций большей культурностью диких двузернянок по сравнению с остальными дикими формами. Это позволяет резко сократить количество повторных скрещиваний для получения хозяйственно ценных форм и тем самым предотвратить утрату важных признаков более дикой формы в ее гибридном потомстве.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Первым этапом нашей работы по получению гибридов диких и культурных пшениц явилось адаптирование диких двузернянок к своеобразным условиям Среднего Урала с его подзолистыми почвами, длинным

летним днем, ранними заморозками и т. д. При этом методом сверхранних посевов часть полуозимых двузернянок была переведена на яровой образ жизни. Этот период работы включал также значительное окультуривание диких двузернянок путем многолетнего их выращивания в условиях особенно заботливого ухода, чем достигалось заметное улучшение особенностей диких двузернянок, и, прежде всего, увеличение прочности колоса. Результаты этой части работы (1946—1952 гг.) опубликованы (Вигоров, 1960).

Многолетнее выращивание яровых палестинских и армянских двузернянок в окружении большого количества разновидностей твердых и других 28-хромосомных пшениц позволило выявить большое количество спонтанных гибридных форм. Первые гибриды были обнаружены в 1953 г. на посевах диких черноколосых двузернянок (*Tr. dicoccoides*, var. *spontaneo-nigrum*). Отбирая гибриды диких двузернянок, следует учитывать значительное варьирование окраски колосьев двузернянок, так как иногда (особенно в дождливые вегетационные периоды) у черноколосых форм образуются сероватые или почти белые колосья.

Судя по последующему расщеплению, во всех таких случаях выявлялось второе гибридное поколение (F_2). По данным принудительных скрещиваний диких двузернянок, гибриды первого поколения обычно не отличаются морфологически от материнской формы. Впрочем, при этом следует иметь в виду известную зависимость степени выявления признаков материнской формы в первом поколении гибридов от степени свежести пыльцы, обусловившей опыление.

Из высевавшихся в больших количествах 10 образцов диких двузернянок наиболее часто спонтанные гибриды с культурными пшеницами выявлялись у трех форм: *Tr. dicoccoides* var. *spontaneo-nigrum* ВИР-17157, ВИР-15907 и *Tr. dicoccoides* var. *arabicum* ВИР-42633. Напротив, для двузернянки ВИР-20403, склонность которой к спонтанной гибридизации известна, такие гибриды не отмечались.

В некоторые годы количество спонтанных гибридов составляло до 2% общего числа растений диких пшениц. Последующий посев зерна предполагаемого гибрида часто приводит к расщеплению, что и подтверждает для этих выделенных форм их действительно гибридную природу. Наблюдения над частотой спонтанных скрещиваний диких двузернянок и культурных пшениц позволяют считать неправильным мнение о большой генетической обособленности этих пшениц и преобладании при таких скрещиваниях стерильных форм. Напротив, спонтанная гибридизация между *Tr. dicoccoides* и *Tr. durum* представляет, по крайней мере, в наших условиях, обыденное явление, особенно при достаточно большом количестве совместно выращиваемых растений и при условии, что основной опылитель — твердая пшеница — представлен большим количеством сортов разного эколого-географического типа.

Особенно удобно выявлять спонтанные гибриды у диких пшениц в том случае, когда черноколосая дикая пшеница высевалась в окружении белоколосых культурных сортов или, наоборот, белоколосая дикая двузернянка окружена посевом черноколосых пшениц, таких, как *Tr. durum* var. *coerulescens*.

Гибриды выявляются по более светлой окраске колосьев по сравнению с негибридными черноколосыми растениями. Основное количество гибридных форм выявляется на второй год посева. При внимательном просмотре растений значительных по площади посевов диких палестинских или иракских двузернянок спонтанные гибридные колосья удается обнаруживать ежегодно. Однако в некоторые годы их количество заметно увеличивается, по-видимому, соответственно более открытому цве-

тению растений на посевах предыдущих лет. У диких двузернянок (*Tr. araraticum* Jacubz) дико-культурные[1] гибриды пока не получены, хотя совместное их выращивание с культурными 28-хромосомными пшеницами различных видов проводится свыше 10 лет. Возможно, это объясняется тем, что они не высевались в больших количествах совместно с твердыми пшеницами «индикаторного» типа (то есть черноколосыми). Во всяком случае, пока нет оснований считать, что дикие армянские двузернянки генетически более далеки твердым пшеницам европейской части СССР, чем палестинские двузернянки; скорее всего, отсутствие спонтанных гибридов можно объяснить меньшими масштабами работы с этими пшеницами. Количество получаемых спонтанных гибридов определяется площадями совместных посевов, сочетанием условий в период цветения пшениц и количеством растений, просматриваемых для выявления гибридов на посевах последующих лет, где использовано зерно двузернянок из смешанных посевов предыдущих лет.

Наряду со спонтанными, мы получили и гибриды определенного происхождения путем скрещивания двузернянок с *Tr. durum, Tr. polonicum, Tr. turgidum*. Скрещивания с *Tr. persicum, Tr. orientale* и *Tr. aethiopicum* пока не удались. Сопоставление гибридов определенного происхождения с спонтанными гибридами двузернянок позволяет утверждать, что все возникшие дико-культурные гибриды являются результатом именно трех первых видовых комбинаций. Чаще всего выявляются гибриды с твердыми пшеницами. Впрочем, опыты по получению спонтанных гибридов двузернянок с другими 28-хромосомными пшеницами в больших размерах пока не проводились. Принудительное опыление диких двузернянок пыльцой твердых пшениц дает мало гибридных зерен. Это связано с большой избирательностью их опыления и оплодотворения, а также с особенностями колосков диких пшениц. Отодвигание жестких колосковых чешуй диких двузернянок приводит к сильному травмированию цветка при его кастрации. Основными причинами, обусловившими большую частоту появления спонтанных гибридов диких и культурных пшениц, по нашему мнению, являются следующие:

1. Резко измененные почвенно-климатические условия выращивания диких двузернянок, перестройка их жизненного цикла в связи с яровым способом выращивания и высокая культурность условий выращивания.

2. Замена принудительного опыления избирательным путем посевов диких пшениц среди культурных сортов.

3. Выращивание диких двузернянок в окружении многих сортов твердых пшениц (в некоторые годы высевалось до 200 сортов твердых пшениц).

Гибриды диких двузернянок (♀) и твердых пшениц (♂) (дико-культурные пшеницы)

При просмотре гибридов третьего и последующих поколений (считая за F_2 выявленные первые спонтанные гибриды) обнаруживается отсутствие растений отцовского, то есть культурного типа. Во всех изученных случаях в этих поколениях гибридов при их расщеплении возникали преимущественно формы, сходные с материнским растением, или растения малокультурного типа, то есть с колосьями увеличенного раз-

[1] В дальнейшем мы будем называть дико-культурными (ДК) гибридами те, у которых дикая двузернянка была материнской формой (опылитель — культурный вид пшеницы), а культурно-дикими (КД) гибриды, при получении которых дикая двузернянка выступала как отцовский организм.

мера, но ломкими или распадающимися на отдельные колоски и с расходящимися остями. При посеве зерна малокультурных форм гибридов культурные растения обычно не выявляются, и этот тип гибридов следует выбраковывать. При посевах зерна более перспективных растений и последующем отборе, начиная с четвертого-пятого поколения, появляются довольно культурные растения, сходные по особенностям колосьев с культурными двузернянками, но, в отличие от них, имеющими, помимо белой и красной окраски колосьев, также черную и пеструю. Посев зерна более культурных гибридов первых поколений показывает, что расщепление происходит лишь у части семей. Количество более культурных растений в четырех-пяти поколениях обычно не превышает 10—15%.

Гибридное расщепление обычно непродолжительное: уже в пяти-шести поколениях можно выделить достаточно константные линии различной степени культурности, хотя некоторые гибриды продолжают расщепляться до седьмого-восьмого поколения и далее. Краткость стабилизации признаков позволяет быстро переходить к повторным скрещиваниям гибридов для получения второй улучшенной генерации.

Расщепление гибридного потомства дает сравнительно небольшое количество форм, в отличие от разнообразия форм при скрещиваниях между твердыми и мягкими пшеницами. Таким образом, более культурные гибриды, часть из которых приближается по особенностям колоса и зерна к твердым пшеницам, могут быть выделены в первые пять лет после нахождения гибридных форм, и дальнейшее расщепление «запаздывающих» семей особого интереса уже не представляют.

Окраска колосьев дико-культурных пшениц сильно варьирует от белых и красных до серых и черных. У черноколосных материнских форм двузернянок часто встречается пестрая окраска, когда, например, половина чешуи окрашена в черный, а половина — в белый или красноватый цвет. Цитологическое изучение дико-культурных пшениц подтвердило их 28-хромосомный тип (данные Ю. И. Берхина).

Следует отметить, что стерильные растения спонтанных дико-культурных гибридов, несмотря на просмотр нескольких тысяч колосьев, нам не встречались. Лишь иногда и довольно редко наблюдается отсутствие зерен в верхушке колоса, то есть частичная стерильность, возможно, связанная с недостаточной зноевыносливостью гибридов. Причиной высокой плодовитости спонтанных гибридов может являться избирательность оплодотворения, лежащая в основе их появления.

Если начиная с третьего поколения изменять условия питания и водоснабжения для каждой семьи гибридного растения, то выясняется, что на лучшем агрофоне в этом и последующих поколениях сильно увеличивается количество гибридных растений, имеющих более крупные и прочные колосья, тогда как при худших условиях выращивания увеличивается формирование гибридов с мелкими непрочными колосьями, уклоняющимися в сторону признаков дикой материнской формы. Степень окультуривающего влияния среды на дико-культурные пшеницы значительно выше, чем при выращивании в разных условиях гибридов культурных пшениц.

Количество гибридов более культурного вида, выявляющееся при расщеплении, неодинаково в различных гибридных комбинациях. Так, при сопоставлении приблизительно равного количества гибридов значительно больше крупноколосых и культурных форм выявлялось в потомстве дикой двузернянки ВИР-15907 и значительно меньше — у гибридов ВИР-17157. Общее количество выделенных за десятилетний период более культурных и константных линий дико-культурных пшениц, полу-

ченных от пяти образцов диких двузернянок, превышает 100 форм. Лучшие гибридные растения имеют как остистые, так и безостые колосья, внешний вид которых варьирует от форм, близких к культурным двузернянкам и их гибридам с твердыми пшеницами, до форм, близких к твердым пшеницам (рис. 1).

Потомство каждой дикой двузернянки имеет некоторые общие семейные черты, обусловленные материнской формой. Например, гибриды, происходящие от двузернянки ВИР-17157, чаще всего представлены растениями с плоскими колосьями, приближающимися к культурным двузернянкам, но с более разнообразной окраской. Количество культурных форм невелико. Напротив, в потомстве двузернянки ВИР-15907 часто встречаются культурные формы гибридов. Среди них были выделены также формы, морфологически сходные с наиболее культурными крупноколосыми двузернянками типа ВИР-20559 и ВИР-21310. Колосья неломкие, хотя и грубого (ригидного) типа с параллельными остями. Многие гибриды приближаются по размеру колоса к твердым пшеницам.

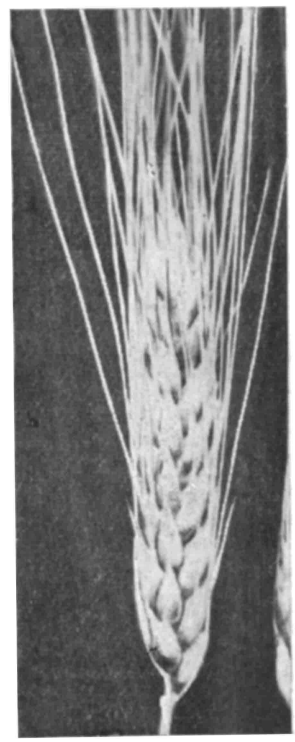


Рис. 1. Дико-культурный гибрид (ДК-29).

Зерновки у лучших дико-культурных пшениц напоминают по размерам зерновки твердых пшениц, имеют белую или красную окраску. Вес 1000 зерен достигает 30—35 *г*. Большая часть полученных пшениц сохранила высокую белковость зерна на сухое вещество (табл. 3). Особенно важно то, что высокая белковость наблюдается и у более культурных гибридов, отмеченных в таблице знаком «плюс». Таким образом, колосья лучших форм дико-культурных пшениц от первого скрещивания отличаются высокой степенью культурности, выгодно отличаясь от первых поколений пырейно-пшеничных, гайнальдиево-пшеничных и эгилопсово-пшеничных гибридов.

Каких-либо грибных заболеваний, у дико-культурных пшениц за все годы их выращивания (1953—1962 гг.) мы не отмечали. Следовательно, в этом отношении они не уступают иммунным гибридам культурных пшениц с пшеницей Тимофеева и резко превосходят их по белковости зерна. Невысокая белковость зерна гибридов пшеницы Тимофеева (изучались два гибрида, полученных А. Р. Жебраком), по-видимому, обусловлена низкой белковостью зерна этого вида. Вообще, при сравнении с окультуренными дикими двузернянками, например, ВИР-17157, пшеница Тимофеева каких-либо особых преимуществ не имеет.

Разумеется, при однократном скрещивании диких и культурных пшениц нельзя было ожидать получения растений безупречных по всем показателям и более урожайных, чем культурные сорта, являющиеся результатом многовекового труда огромного количества людей. Однако степень приближения дико-культурных гибридов от первого скрещивания к культурным сортам настолько велика, что есть все основания ожидать выделения в потомстве от второго скрещивания вполне культурных форм.

Таблица 3

Белковатость зерна спонтанных гибридов диких двузернянок

1956		1957		1958		1959	
№ линии	% белка	№ линии	% белка	№ линии	% белка	№ линии	% белка
ВИР-17157, серия ДК-28							
6	18,4	6	26,1	6—1	21,1	6—1	19,0
+7	18,5	+7	19,1	6—2	21,0	6—2	20,7
8	18,3	8	22,4	6—3	21,2	+12	19,8
				8	20,0	+13	19,4
				+11	18,5	15	19,5
ВИР-15907, серия ДК-29							
14	16,0	—	—	15	19,5	14	20,1
16	16,8	—	—	16	21,6	+18—1	21,5
18	19,8	—	—	+18—1	23,0	+18—2	19,4
				+18—2	24,5	+18—3	16,7
				+18—3	17,9	—	—

Скорость нарастания культурных признаков при отдаленных скрещиваниях не является исключением. То же наблюдается, например, при скрещивании культурной и сливолистной яблони, где уже во второй генерации возможно получение гибридных форм, не уступающих крупноплодным сортам по размеру плодов, но унаследовавших зимостойкость и урожайность более дикой формы.

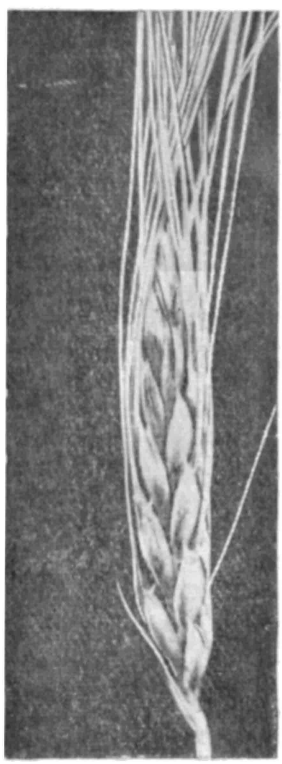


Рис. 2. Гибрид дико-культурной двузернянки и польской пшеницы.

Дико-культурные пшеницы отличаются рядом недостатков, часть которых была обусловлена отсутствием в нашем распоряжении сведений по формообразованию у таких гибридов и неправильным подбором сортов-опылителей. Одним из важных недостатков является высокорослость и связанное с этим полегание растений большинства выделенных форм. Второй значительный недостаток (при первом скрещивании) — ригидность колосьев, часто обусловливающая трудный обмолот, а нередко и недостаточная прочность колосьев. Наконец, существенный дефект — наличие довольно глубокой бороздки у зерна и его недостаточная округлость, что может быть предупреждено скрещиванием с культурными сортами *Tr. turgidum, Tr. orientale* или *Tr. durum* (например, сорта Иоанна) — низкорослыми, с крупным зерном.

При повторении работы по массовому получению дико-культурных спонтанных гибридов необходимо использовать не случайный набор 28-хромосомных пшениц, а вполне определенный круг сортов-опылителей, с целью обусловить получение гибридов с меньшим проявлением всех указанных выше дефектов или части их. То же следует иметь в виду при получении гибридов второй генерации.

Гибриды диких двузернянок и твердых пше-

ниц способны к дальнейшим спонтанным гибридизационным процессам в виде повторных скрещиваний с 28-хромосомными видами пшениц. Наиболее интересный пример такого скрещивания представляет спонтанный гибрид (*Tr. dicoccoides*×*Tr. durum*)× *Tr. polonicum*, выявленный в седьмом поколении гибридов первого скрещивания. Признаки *Tr. polonicum* в новых гибридных формах проявляются четко (рис. 2), и отцовская форма этих повторных гибридов не вызывает какого-либо сомнения, тем более, что у них выщеплялись растения типа *Tr. polonicum*. Полученные растения имеют крупные колосья и крупное зерно, превышающие исходную дико-культурную пшеницу приблизительно в 1,5 раза. Наиболее важно, что особенности мягкого травянистого колоса отцовской формы привели к значительному смягчению грубых ригидных колосьев исходных дико-культурных гибридов. Однако гибриды второй генерации сохранили полегаемость.

Гибриды культурных (*Tr. durum*) и диких (*Tr. dicoccoides*) пшениц (культурно-дикие пшеницы)

Поскольку нам были известны указания относительно более близкого родства между дикими двузернянками и твердыми пшеницами, чем между дикими формами и другими видами пшениц (Жуковский, 1950), для скрещиваний на основе культурных пшениц в качестве материнской формы были выбраны гибридные комбинации именно этого типа. Согласно представлениям И. В. Мичурина, скрещивания растений, при которых в качестве материнского организма выступает более культурная форма, приводят к получению потомства с большим количеством культурных признаков. Для скрещиваний был использован тот же метод смешанных посевов диких двузернянок и твердых пшениц с последующим двухлетним пересевом зерна твердых пшениц из таких совместных посевов и просмотром их колосьев, особенно внимательно на третий год после совместного выращивания. В качестве сортов-опылителей выбирались черноколосые двузернянки, что облегчало выявление гибридных форм.

Метод совместных посевов позволил в 1957 г. выделить гибридные колосья (по-видимому, F_2) у сорта твердой пшеницы Осокаровская Х-15 и в 1958 г.— у сорта Леукурум Конкурент, выращивавшихся в предыдущие годы с черноколосой дикой двузернянкой ВИР-17157. В отличие от обратного типа скрещиваний, спонтанные гибриды культурных пшениц с дикими двузернянками выявляются сравнительно редко. Сорт Осокаровская Х-15, давший начало культурно-дикой пшенице, относится к группе мутико-гордеиформе (красноколосая, безостая, неопушенная, белозерная) и произошел от скрещивания твердой и мягкой пшеницы.

Второй сорт Леукурум Конкурент получил агроном Г. Т. Ильенко в Нагорном Карабахе путем скрещивания культурной нагорно-карабахской двузернянки (мать) и твердой пшеницы разновидности Аффине.

Выделенные гибридные формы первой пары (Осокоровская Х-15× ×дикая двузернянка ВИР-17157) обозначаются далее как культурно-дикие (КД-41); гибриды второй комбинации (Леукурум Конкурент × × ВИР-17157)—как КД-42. Дальнейшее поведение растений прослежено в течение семи лет (третье — девятое поколения) у гибрида КД-41 и шести лет (третье — восьмое поколения) у гибрида КД-42. У гибрида КД-41 в четвертом поколении (1959 г.), наряду с растениями, имеющими колосья культурного типа, наблюдалось выщепление отцов-

ских форм, отличавшихся большим сходством с дикой двузернянкой ВИР-17157.

Культурно-дикие гибриды отличаются от дико-культурных тем, что выщепление диких форм у них происходит в незначительных размерах и непродолжительное время по сравнению с гибридной комбинацией второго типа. Гибридные растения КД-пшениц также варьируют от мелкоколосых (в этом проявляется основное влияние дикой пшеницы) до растений с крупными колосьями, не уступающими культурным сортам. Первый тип растений преобладает в третьем-четвертом поколениях. Размер колосьев худшего типа и отчасти морфология колосьев напоминают *Tr. persicum.*

Рис. 3. Гибрид культурной пшеницы и дикой двузернянки (КД-41).

По внешнему виду колосьев лучшие формы культурно-диких пшениц напоминают крупноколосые гибриды культурных двузернянок и твердых пшениц Г. Т. Ильенко или крупноколосные гибриды культурных двузернянок и *Tr. turgidum,* полученные Украинским институтом растениеводства. Колосья ряда культурно-диких пшениц не уступают по размеру колосьям твердых пшениц, отличаясь от них, прежде всего, большей жесткостью колосковых чешуй (рис. 3).

По типам расщепления различные КД-гибриды существенно отличаются. Например, КД-41 при расщеплении в третьем поколении дал меньшее количество растений с ломкими колосьями, чем КД-42. Наряду с преобладающими формами колосьев, напоминающими гибриды твердых пшениц и культурных двузернянок, было много гибридов с заметной ломкостью колоса, растопыренными остями и пестрой окраской колосьев, что характерно для многих спонтанных гибридов диких черноколосых двузернянок с твердыми пшеницами. В семьях культурно-диких гибридов чаще встречаются крупные, неломкие, хотя и ригидные колосья, с параллельными остями, больше крупнозёрных форм. Колосья всегда фертильные, с хорошей озерненностью, нормальным наливом и нормальной всхожестью зерна. Никаких болезненных симптомов, указывающих на физиологическую несбалансированность растений, у КД-гибридов не наблюдалось, если не считать того, что некоторые их формы недостаточно засухоустойчивы.

В отношении формового разнообразия можно отметить, что если у дико-культурных гибридов в поздних поколениях оно заключено в рамки двузернянка — твердая (образование форм типа мягких пшениц началось лишь в седьмом-восьмом поколениях), то у культурно-диких пшениц довольно рано появляются растения, по складу колосьев напоминающие *Tr. vulgare, Tr. spelta, Tr. persicum,* то есть диапазон их «видового варьирования» увеличен.

Хотя в целом большая часть культурно-диких гибридов лучших линий значительно ближе к хозяйственным формам, чем лучшие линии дико-культурных пшениц, все же они еще уступают твердым пшеницам в урожайности; необходимо их повторное скрещивание с культурными видами. Ввиду пестроты форм и их значительной культурности здесь едва

ли возможен метод спонтанной гибридизации; необходимо принудительное скрещивание.

Белковость зерна была определена для некоторых линий четвертого-пятого поколений из семей КД-41 и КД-42 и оказалась равной 18—20%. В настоящее время культурно-дикие гибриды окультуриваются с применением особенно обильного питания и подвергаются систематическому улучшающему отбору, а также повторным принудительным скрещиваниям с культурными видами (Тучной, Твердой, Восточной, Польской пшеницами) с целью получения второй улучшенной генерации. Судя по особенностям лучших растений шестого-седьмого поколения первой генерации и количеству у них культурных признаков, можно ожидать получения во второй генерации высокобелковых форм, имеющих производственное значение.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Если исходить из предположения, что твердые пшеницы произошли от диких двузернянок путем их окультуривания (Жуковский, 1950; Вигоров, 1960), то легкость возникновения спонтанных гибридов между этими двумя родственными видами пшениц получает вполне естественное объяснение.

Использование диких двузернянок для прямых и обратных скрещиваний с культурными пшеницами имеет, по сравнению с использованием для этой цели пыреев, ряд преимуществ, основными из которых являются крупнозерность этих пшениц, а также сокращенный период формирования гибридов с более культурными свойствами при меньшем количестве повторных скрещиваний. Известно, что результаты при скрещиваниях пшениц с пыреями изменяются от случаев поглощенной наследственности, когда гибриды ничем, кроме мелких сортовых признаков, не отличаются от исходных мягких пшениц и не имеют каких-либо заметных признаков пырея, до случаев, когда возникают формы с резко выраженными признаками пырея (у многолетней пшеницы № 2 Н. В. Цицина). Этот второй тип гибридов доходит до ранга новых видов, если не нового рода. Однако именно этот тип гибридов, наиболее интересный в отношении формообразования, не обладает нужными хозяйственными качествами.

Дикие пшеницы двузернянки в этом отношении представляют большие преимущества, поскольку их гибриды уже в первой генерации получаются крупнозерными и крупноколосыми, а у некоторых линий зерно не отличается существенно по размеру и качеству от зерна культурных пшениц. Что же касается резких морфологических новообразований, то по степени варьирования признаков гибридное расщепление при скрещиваниях диких двузернянок и культурных твердых пшениц не уступает тем, какие бывают при скрещиваниях твердых и мягких пшениц, отличающихся полиморфностью гибридов. Разнообразие гибридных форм и степень морфологических различий у гибридов диких двузернянок и культурных пшениц зависит от конкретного типа скрещиваний. При этом диапазон варьирований значительно больше в тех случаях, когда дикая форма выступает в роли отцовского организма, а культурная форма как материнская.

Как указывалось выше, степень разнообразия гибридов и интенсивность нарастания культурных признаков в потомстве резко зависят от условий выращивания гибридов. Формообразовательные процессы нивелируются и смещаются в сторону более дикого вида в случае воспитания

гибридов на обычном агрофоне и резко усиливаются при выращивании в условиях высококультурной агротехники. Сходные случаи отмечались и для гибридов культурных двузернянок и твердых пшениц П. В. Кучумовым (1959). Поэтому по перспективности получения резких новообразований скрещивания культурных пшениц с дикими двузернянками не только не уступают другим межвидовым скрещиваниям, но по некоторым признакам, прежде всего по повышению белковости зерна, резко превосходят их и приближаются к рангу межродовых скрещиваний.

Особенно важным преимуществом гибридов диких двузернянок и культурных пшениц нам представляется менее продолжительный период возможного получения культурных форм при сокращенном количестве скрещиваний, что позволяет избегнуть нивелирования признаков до категории признаков обычной культурной пшеницы с утратой таких специфических особенностей дикой формы, как иммунность к грибным заболеваниям, высокая белковость и крупнозерность.

При этом, говоря о преимуществах дико-культурных и особенно культурно-диких гибридов перед пырейно-пшеничными, мы имеем в виду их сопоставление после первого (или второго) скрещивания, а вовсе не сопоставление гибридов диких двузернянок от первого скрещивания с теми пырейно-пшеничными гибридами, которые являются результатом пятого или шестого улучшающего скрещивания и у которых практически от пырея ничего, кроме названия, не осталось.

Различная длительность формообразовательных циклов у гибридов в зависимости от прямых и обратных скрещиваний обусловлена неодинаковой степенью поглощения наследственности. Дикая родительская форма пшеницы в качестве материнской определяет преимущественно короткие циклы формообразования, в результате чего линии, выделенные в четвертом и пятом поколениях, начинают приобретать довольно однообразный облик и константность признаков или их малое дальнейшее варьирование. В этом случае более дикая форма как бы одерживает верх, и морфофизиологические особенности растений довольно быстро нивелируются в пределах форм, возникших в первых генерациях. Культурно-дикие гибридные формы расщепляются значительно дольше и разнообразнее. Здесь и возможно возникновение растений более или менее сходных с уже существующими видами, например, мягкими пшеницами, спельтами и проч.

С биологической точки зрения заслуживает внимания еще одно обстоятельство. Склонность диких двузернянок к спонтанным скрещиваниям с твердыми пшеницами (при затруднительности принудительных скрещиваний) приводит к мысли, что и в период филогенеза культурных пшениц (под последним подразумевается, прежде всего, их окультуривание человеком и различные спонтанные скрещивания) дикие двузернянки могли оказывать влияние на формообразовательные процессы у произошедших от них твердых пшениц в местах их естественного соприкосновения, подобно тому как влияют яблони-сибирки, растущие в садах, на гибридное потомство крупноплодных яблонь. Эти повторные спонтанные скрещивания могли как замедлять окультуривание твердых пшениц, так и улучшать их свойства, если оценивать эти свойства показателями жизнеспособности растений. Кроме того, хотя и считается, что мягкие пшеницы произошли от твердых путем их скрещивания с эгилопсами, возможно предположить их полифилетическое происхождение. В частности, выщепление мягких пшениц нередко наблюдалось нами у поздних генераций дико-культурных пшениц, и хотя есть сомнения, не является ли их появление результатом повторных скрещиваний дико-культурных пшениц, на этот раз уже с *Tr. vulgare,* но не лишено вероят-

ности предположение, что дикие двузернянки дали не только твердые пшеницы, но в результате скрещиваний со своими потомками могли положить начало и мягкой пшенице.

Практическое значение выведения высокобелковых пшениц с использованием диких двузернянок (а сейчас — их более культурных гибридов первой генерации) определяется повышением белковости зерна на 4—5%. При этом, благодаря высокому содержанию лизина и триптофана в белках многих гибридов двузернянок с твердыми пшеницами, этот прирост белковости связан с повышением полноценности белка. Интересно отметить, что у ДК и КД-гибридов наследуется повышенная витаминность зерна B_1, B_2 и PP, что свойственно диким двузернянкам.

С 1962 г. мы начали третий этап работы по получению второй генерации гибридов между лучшими дико-культурными и культурно-дикими гибридами, с одной стороны, и высококультурными 28-хромосомными пшеницами — с другой. Формы дико-культурных и культурно-диких пшениц, уклонившиеся в сторону мягкой пшеницы, повторно скрещиваются с последним видом. Основной задачей этой работы является получение во второй генерации культурных сортов, не уступающих по урожайности лучшим сортам твердых и мягких пшениц и имеющих высокую белковость зерна до 20%. Эта часть работы стала возможной лишь с получением достаточно константных и культурных форм гибридов с участием диких двузернянок.

Наиболее важным выводом из проделанной работы является заключение о большой генетической близости диких двузернянок и культурных твердых пшениц и о необходимости широкого использования диких двузернянок для коренного изменения биохимических особенностей современных пшениц.

ЛИТЕРАТУРА

Бербанк Л. Избранные сочинения. М., ИЛ, 1955.

Вигоров Л. И. Белковость зерна яровых пшениц Урала.— Пути повышения урожаев зерновых культур. Свердловское книжное изд-во, 1954.

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

Жуковский П. М. Культурные растения и их дикие сородичи. М., изд-во «Сов. наука», 1950.

Княгиничев М. И. Биохимия пшеницы. М., Сельхозгиз, 1951.

Кучумов П. В. Влияние различных режимов воспитания на формирование гибридов яровой пшеницы.— Наследственность и изменчивость растений животных и микроорганизмов, т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1959.

Макушина Е. Новый вид пшеницы *Tr. montanum* Makusch. и его положение в системе рода *Triticum*.— Уч. зап. ЛГПИ, 1948, вып. 66.

Писарев В. И. Использование полиплоидии в селекции пшеницы вообще, и в частности, на белковость.— Тр. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та зерна, 1957, вып. 35.

Писарев В. Е., Самсонова М. М. Новое в селекции высокобелковых и сильных пшениц.— Селекция и семеноводство, 1958, № 6, 8.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Синская Е. Н. Происхождение пшеницы.— Проблемы ботаники, т. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.

Цицин Н. В. Отдаленная гибридизация растений.— Природа, 1954, № 1.

Якубцинер М. М. К познанию дикой пшеницы Закавказья.— Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1932а, серия 5, № 1.

Якубцинер М. М. Пшеницы Сирии, Палестины, Трансиордании и их селекционно-агрономическое значение.— Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1932б, прилож. 53.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

С. А. МАМАЕВ

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ПО ПОЛОВЫМ ТИПАМ И ОСОБЕННОСТИ ИХ ПЛОДОНОШЕНИЯ

Сосна обыкновенная (*Pinus silvestris*), как известно, раздельнополое однодомное растение. На одном дереве обычно можно встретить как женские, так и мужские шишки (цветки). При этом первые сосредоточены на освещенных частях кроны — главным образом на вершине дерева, а вторые — на нижних, менее освещенных ветвях. Крона как бы разделяется на несколько сексуальных (или генеративных) ярусов (Müller, 1937; Горчаковский, 1958), вычленяющихся, правда, менее резко, чем у многих других хвойных пород (Dengler, 1944). Вопрос о половой дифференциации в пределах кроны одного дерева привлекал внимание исследователей еще со времени Георга и Теодора Гартигов (Hartig u. Hartig, 1834) и окончательно не решен до сих пор.

В пределах популяции деревья также неоднородны. Иногда встречаются особи с заметным преобладанием женских шишек, иногда — мужских, но чаще всего на деревьях имеются и те и другие «цветки» в равной мере. Различия деревьев сосны по половым типам также изучали многие дендрологи и физиологи (Курдиани, 1910; Правдин, 1950; Минина, 1960; Некрасова, 1960; Sylven, 1909; Renvall, 1912; Müller, 1937, и др.). Однако из-за недостатка фактического материала нет единого мнения о распределении половых типов сосны в популяциях, о причинах их образования и об особенностях деревьев, различающихся по типу цветения. Многие исследователи считают, что соотношение полов определяется, главным образом, условиями внешней среды (Müller, 1937; Шахов, 1952, и др.). Другие большое внимание уделяют наследственным свойствам особей (Sylven, 1909; Курдиани, 1910; Правдин, 1950, и др.). Имеются доказательства, что пол у сосны изменяется в онтогенезе по мере увеличения абсолютного возраста деревьев (Курдиани, 1910; Некрасова, 1954, 1960; Renvall, 1912; Müller, 1937). Правда, указанные работы обычно носят глазомерный характер или основаны на изучении, главным образом, молодых деревьев (кроме исследования Т. П. Некрасовой, 1960). В 1953—1955 гг. при изучении распределения разных типов цветков у деревьев сосны пяти классов возраста (II—VI) мы установили постепенное изменение с возрастом соотношения цветков в сторону мужской сексуализации. Выявлена зависимость образования цветков от типа развития дерева и высказано соображение о редкой встречаемости половых форм у сосны (Мамаев, 1956). Т. П. Некрасова (1960), изучавшая плодоношение сосны на Кольском п-ве и в Западной Сибири, не поддерживает тезис о наличии половых форм у сосны и связывает тип цветения с физиолого-биохимическим состоянием деревьев.

В настоящее время распространено также мнение о том, что у голосеменных, в том числе и у сосны, существует тенденция к эволюционному разделению полов (Правдин, 1950; Шахов, 1952; Джапаридзе, 1963). Эта точка зрения заслуживает большого внимания, но требует еще длительных исследований. В частности, необходимо изучить пространственное распределение половых типов сосны в различных почвенно-климатических районах ареала, установить процентное соотношение различных типов, а также выявить их морфологические особенности.

В 1954—1964 гг. мы провели работы по определению процента участия различных половых типов сосны для некоторых областей лесной зоны европейской части СССР и прилегающего к ней района Западной Сибири. Наблюдения велись, главным образом, на срубленных модельных деревьях 110—150-летнего возраста, произрастающих в различных типах леса (но, в основном, в борах-брусничниках). Установлено наличие в лесной зоне семи половых типов деревьев сосны.

А. Женские индивидуумы. Их характеризует абсолютное преобладание женских шишек и почти полное или полное отсутствие мужских.

Б. Мужские индивидуумы. Абсолютное преобладание мужских шишек; женские встречаются единично или отсутствуют.

В. Индивидуумы с явным преобладанием женских шишек. Мужские шишки имеются в относительно меньшем количестве и обычно на нижних, реже средних, ветвях.

Г. Индивидуумы с явным преобладанием мужских шишек; женских цветков мало, они только на верхних ветвях.

Д. Индивидуумы с небольшим числом женских (на верхних) и мужских (обычно на нижних ветвях) шишек.

Е. Индивидуумы с большим количеством женских (на вершине и в середине кроны) и мужских (на средней и нижней, нередко и в верхней частях кроны) шишек.

Ж. Нецветущие.

Заметим, что количество мужских цветков, которое может образоваться, по абсолютной величине всегда гораздо больше, чем женских. На 1 *пог. м* побега (плодоносящей части кроны) насчитывается женских цветков до 6—8, но обычно 0,5—2, тогда как мужских обычно 2—5, а очень часто 8—12 и даже 16—20. Поэтому мы использовали относительную шкалу степени цветения (Мамаев, 1956), согласно которой количество мужских и женских шишек оценивается на основе различных абсолютных показателей. Например, индивидуумы из группы В (преобладание женских шишек) могут иметь одинаковые абсолютные значения количества мужских и женских цветков, хотя относительные показатели здесь и различны.

Интенсивность образования шишек того или иного пола на одном и том же дереве в различные годы неодинакова. Но у многих деревьев сохраняется определенное соотношение цветков разного пола в разные годы. По-видимому, частичное изменение пола по годам объясняется тем, что для образования мужских и женских шишек требуются неодинаковые условия внешней среды. Кроме того, влияют и внутренние физиологические факторы, пока еще очень слабо изученные для древесных растений. Во избежание ошибки, при подсчете количества цветков и определении полового типа дерева мы использовали данные о цветении за три года. Как известно, у сосны следы шишек долго сохраняются на ветвях и по ним легко определить пол дерева.

В распределении деревьев различных половых типов по географическим районам (табл. 1) существенных вариаций нет. В лесной зоне,

Таблица 1

Распределение половых типов деревьев в различных географических районах, %

Область, республика	Район	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
Московская	Куровской	11,8	0	5,9	23,5	23,6	35,2	0
Вологодская	Бабаевский	4,1	0	16,7	25,0	16,7	37,5	0
Пермская	Фокинский	0	0	16,5	20,9	22,0	40,6	0
Свердловская:								
север	Ивдельский	4,1	9,3	16,5	25,7	13,5	30,9	0
юг	Талицкий	1,0	2,0	17,1	15,9	9,8	53,7	0,5
Башкирская АССР	Белорецкий	0	1,1	18,2	23,2	8,0	49,5	0

как правило, преобладают индивидуумы, продуцирующие и мужские, и женские шишки. Из смешаннополых деревьев спелого возраста более всего обильно цветущих из группы Е ($^1/_3$—$^1/_2$ от всех экземпляров). Деревья уже достигли этапа усиленного плодоношения, рост в высоту сильно замедлен, кроны разрослись, на них ежегодно образуется значительная масса мужских шишек и по нескольку сотен (и даже тысяч) женских (за один год).

Смешаннополых слабо цветущих деревьев группы Д в 110—150-летнем возрасте меньше, чем индивидуумов группы Е: около $^1/_{10}$—$^1/_5$ от общего количества. Всего же смешаннополые индивидуумы составляют в сумме 45—60% насаждения. Остальная часть (почти половина деревьев) падает на долю типов с преобладанием мужских или женских цветков. Из них чаще всего встречаются деревья с преобладанием мужской сексуализации (тип Г), хотя на них развиваются и женские цветки. Доля этих деревьев составляет обычно $^1/_5$—$^1/_7$ часть спелого древостоя. Несколько меньше ($^1/_6$ часть) индивидуумов, у которых при малом количестве мужских цветков значительное развитие получают женские (тип В). И, наконец, настоящих двудомных растений «еудиойкистов», по М. А. Розановой (1935), очень немного — до 12%, а обычно 1—4% или нет совершенно. Некоторые отклонения от общего правила представляет популяция сосны Московской области, в которой довольно велика, по сравнению с обычным уровнем, доля «женских» особей, а также Ивдельский участок Свердловской области, где много (9,3%) мужских экземпляров. Наличие типа Б объясняется несколько более зрелым возрастом деревьев на Ивдельском участке. Однако и в этом случае число двудомных индивидуумов весьма невелико. Нецветущих деревьев (тип Ж) в наших наблюдениях почти не было. В VI—VII классах возраста сосна обязательно образует или женские, или мужские шишки, или те и другие одновременно.

Приведенные данные говорят о том, что доля участия в популяции различных половых типов в разных районах лесной зоны одна и та же. Каких-либо резких отклонений не наблюдается. Различия в географической среде (в пределах этой зоны) существенно не влияют на изменение полового типа у сосны.

Рассмотрим, какими особенностями плодоношения характеризуются указанные половые типы. В эволюции всех живых организмов количественная и качественная стороны размножения имеют выдающееся значение. Преимущества того или иного вида или группы особей в пределах вида по генеративным признакам при условии равенства других показателей позволяют им более успешно распространяться и осваивать

Таблица 2

Среднее количество спелых шишек на одном дереве у разных половых типов

Область, республика*	А	Б	В	Г	Д	Е
Свердловская:						
север	593,8	17,4	454,7	114,2	73,2	437,6
юг:						
участок I	—	11,0	280,3	88,7	56,6	301,4
участок II	107,0	18,0	269,2	60,1	64,4	262,2
Башкирская АССР	—	—	748,3	134,1	110,9	394,1

* Административные районы те же, что и в табл. 1.

новые территории. Целесообразно оценить различные половые типы с этой стороны. Однако материалов такого рода для сосны обыкновенной совершенно нет. Имеются лишь отдельные сведения. Например, Н. В. Котелова (1956) считает, что женские экземпляры сосны имеют семена повышенной всхожести.

В нашем распоряжении имелись данные о количестве спелых женских шишек на деревьях разных половых типов по трем участкам и сведения о морфологических показателях, характеризующих шишки и семена сосны по пяти участкам. Обратимся сначала к данным о размере урожая сосновых шишек. Они получены на основе сплошного учета шишек на срубленных деревьях (табл. 2). Меньше всего женских шишек на индивидуумах типа Б — обычно один-два десятка, редко более, иногда нет совсем, при очень большом количестве мужских цветков. Весьма примечательно, что все-таки чаще мужские особи несут некоторое количество женских шишек, то есть не являются абсолютно двудомными. Несколько больше шишек продуцируют деревья типов Г и Д, обычно несколько десятков, но нередко (тип Г особенно) и сотен (до 500). Деревья с женской сексуализацией (типа А и В), а также сильно цветущие смешаннополые особи (тип Е) плодоносят гораздо сильнее — обычно на каждом экземпляре насчитывается несколько сотен спелых женских шишек, в отдельных случаях 1000, а изредка при хорошем урожае даже две-три тысячи. Отличие группы сильно плодоносящих типов А, В и Е от группы слабо плодоносящих Б, Г и Д вполне достоверно и доказывается статистически. В пределах одной первой группы различия уже не столь велики. Во многих случаях они определяются случайным сочетанием факторов и не являются достоверными ($t<3$). В пределах каждого полового типа колебания в размере плодоношения очень велики. Их амплитуда определяется коэффициентом вариации *C*, равным 40—80% и более. Следовательно, достоверных отличий деревьев женской сексуализации от смешаннополых по интенсивности плодоношения мы не установили. Показано лишь резкое снижение урожайности особей типа Б.

В табл. 3 показаны некоторые морфологические особенности плодоношения разных половых типов — средний вес шишки, вес семян и содержание полнозернистых семян в шишке. Все данные (как и сведения о количестве шишек) обработаны статистическими методами. Однако мы приводим здесь лишь средние арифметические величины, во избежание перегрузки статьи цифровым материалом, и только в необходимых случаях привлекаем материалы статистической обработки. Средние величины, характеризующие вес шишек и семян, весьма близки у деревьев разных половых типов. Различия в весе шишек между макси-

Таблица 3

Средний вес шишек (числитель, *г*) и семян (знаменатель, *мг*) у деревьев разных половых типов

Область, республика*	Количество моделей	А	Б	В	Г	Д	Е
Пермская	85	—	—	2,38 / 4,28	2,62 / 4,33	2,55 / 4,61	2,61 / 4,34
Свердловская:							
север	92	2,15 / 4,20	2,84 / 4,74	2,67 / 4,70	2,88 / 4,35	2,96 / 4,97	3,00 / 4,54
юг	101	3,08 / 5,14	2,83 / 6,18	2,77 / 4,91	3,03 / 5,22	2,40 / 4,90	2,85 / 4,97
Башкирская АССР	95	—	—	4,10 / 4,81	4,16 / 4,95	4,15 / 5,23	4,55 / 5,12

* Административные районы те же, что и в табл. 1.

мальным и минимальным значениями средней арифметической достигают 10—20%, редко 25%. При расчетах ошибок и сравнении достоверности различий по формуле $t=\frac{M_1-M_2}{\sqrt{m_1^2+m_2^2}}$ абсолютное значение величины всегда оказывается меньше 3 (1,5—2 и меньше), что означает несущественность различий в весе семян и шишек разных половых типов. Значение признаков не одинаково у деревьев с цветками разных типов, но определенной закономерности здесь не установлено, а имеющиеся различия математически не обоснованы.

Такая же картина наблюдается и в отношении среднего количества полных семян в шишке (табл. 4). Различия во всех случаях недосто-

Таблица 4

Среднее количество полнозернистых семян в шишках деревьев разных половых типов

Область, республика*	Количество моделей	А	Б	В	Г	Д	Е
Пермская	85	—	—	6,5	6,8	8,4	8,2
Свердловская:							
север	92	6,2	6,7	6,9	8,5	8,1	7,6
юг	101	5,0	1,2	5,7	3,4	3,0	4,5
Башкирская АССР	95	—	—	14,6	11,7	13,6	13,6

* Административные районы те же, что и в табл. 1.

верны, кроме типа Б из южной части Свердловской области. Здесь мужские индивидуумы сосны имеют гораздо меньшее количество семян в шишке (одно-два), чем у других типов. Разница достоверна при сравнении типа Б с типами А, В и Г, то есть с экземплярами, имеющими преобладание женских шишек, или смешаннополыми. Вообще же рассматриваемый показатель характеризуется чрезвычайно высоким уровнем изменчивости. На этом необходимо остановиться особо (табл. 5).

Данные о величине коэффициента вариации трех изученных признаков свидетельствуют о том, что каждый признак характеризуется своим уровнем изменчивости, который, по-видимому, мало зависит от полового типа или иной группы деревьев. Для среднего веса шишек

Таблица 5

Коэффициент вариации признаков у деревьев разных половых типов, % (среднее по 4 географическим районам)

Признак	А	Б	В	Г	Д	Е
Средний вес шишек	19,2	16,2	24,9	22,1	23,6	23,0
Средний вес семян	13,7	10,9	16,6	16,8	15,9	16,6
Количество полных семян в шишке	55,4	50,4	43,5	60,5	56,8	45,9
n	8	13	55	79	49	78

Таблица 6

Амплитуда колебания признаков у деревьев разных половых типов для северной части Свердловской области

Признак	А	Б	В	Г	Д	Е
Вес шишек, *г*	1,60—2,52	2,37—3,77	1,89—3,40	2,28—4,83	2,35—3,60	1,63—4,45
Вес семян, *мг*	3,37—5,46	3,92—5,34	3,02—6,31	3,61—5,08	3,60—7,32	3,47—6,34
Количество семян в шишке	2,9—12,0	1,3—11,5	1,7—10,0	4,6—13,4	3,9—14,7	0,5—13,2

коэффициент вариации достигает 22—25%, редко меньше, для среднего веса семян 16—17%, а для полнозернистости шишек он резко возрастает до 40—60%. Наибольшей стабильностью обладает средний вес семян и несколько меньшей — вес шишек. Количество семян в одной шишке очень сильно варьирует. Это объясняется влиянием на оплодотворение семяпочки целого ряда привходящих факторов, в первую очередь — особенности пыльцевого режима участка, обычно подверженного воздействию различных случайностей.

Бросается в глаза понижение величины коэффициента вариации веса шишек и семян у мужских и женских экземпляров (типы А и Б). Намечается некоторое снижение неоднородности этих групп деревьев по указанным признакам. Однако данных для окончательного суждения пока еще недостаточно в связи с очень редкой встречаемостью двудомных растений сосны. Что касается типов В и Г, уклоняющихся в сторону мужской или женской сексуализации, то они мало различаются по общему уровню изменчивости и состоят из индивидуумов, довольно сильно дифференцированных по таким наследственным признакам, как вес семян и шишек. В каждом половом типе есть экземпляры и с мелкими семенами или шишками и с крупными (табл. 6).

Следовательно, половые группы по своему генотипическому составу весьма разнородны.

ВЫВОДЫ

1. Высоковозрастные (110—150 лет) сосновые древостои в лесной зоне слагаются из особей, относящихся к различным половым типам. Около половины всех деревьев являются отчетливо смешаннополыми, а другая половина характеризуется более или менее резким уклонением в сторону мужской или женской сексуализации. При этом полностью однополых «женских» или «мужских» индивидуумов встречается очень немного. Весьма интересно, что представительство индивидуумов разных половых типов в различных районах лесной зоны

примерно одинаковое. Это наводит на мысль о слабой экологической адаптации полов или, наоборот, о незначительных различиях в условиях, существующих на изученной территории и определяющих генеративные особенности сосны обыкновенной.

2. Половые типы с мужской сексуализацией отличаются резко сниженным плодоношением. Они мало продуцируют шишек и семян и очень много — пыльцы. Наоборот, на женских или с уклонением к женскому типу индивидуумах образуется большое количество женских шишек и мало пыльцы. Третья группа, самая большая по количеству представителей, дает обычно обилие семян и пыльцы. В древостое происходит как бы некоторое разделение функций между группами особей — часть деревьев продуцирует очень большое количество пыльцы и служит опылителями, а другие образуют много макроспорангиев и дают значительную долю семян. Однако основная часть семян образуется на смешаннополых деревьях.

3. По морфологическим показателям, характеризующим органы плодоношения, особых различий между половыми типами не установлено. Эти группы составлены, по-видимому, довольно различными по наследственным свойствам индивидуумами. Для более точной характеристики половых типов нужны дополнительные исследования.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. Новое в методике исследования динамики семеноношения хвойных.— Бот. ж., 1958, т. 43, № 10.

Джапаридзе Л. И. Пол у растений, ч. 1. Тбилиси, Изд-во АН Груз. ССР, 1963.

Котелова Н. В. Влияние самоопыления и перекрестного опыления на качество семян и сеянцев сосны обыкновенной.— Науч.-техн. информ., 1956, № 20 (МЛТИ).

Курдиани С. З. Из биологии обыкновенной сосны.— С. х-во и лесоводство, 1910, № 6.

Мамаев С. А. Возрастные изменения у деревьев сосны и половой диморфизм.— Докл. ТСХА, 1956, вып. 26.

Минина Е. Г. Определение пола у лесных древесных растений (сексуализация древесных).— Тр. Ин-та леса, 1960, т. 47.

Некрасова Т. П. О «двудомности» лапландской сосны. — Бот. ж., 1954, т. 39, № 4.

Некрасова Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960.

Правдин Л. Ф. Половой диморфизм у сосны обыкновенной.— Тр. Ин-та леса, 1950, т. 3.

Розанова М. А. Проблемы пола у высших растений.— Теоретические основы селекции растений, ч. 1. М.—Л., Гос. изд-во с.-х. совхозной и колхозной лит., 1935.

Шахов А. А. О типах развития растений в процессе исторического приспособления к засушливым условиям.— Растение и среда, III. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Dengler A. Waldbau. Berlin, 1944.

Hartig G. L. u. Hartig Th. Forstliches und forstnaturwissenschaftliches Conversations — Lexikon. Berlin, 1834.

Müller K. O. Über die Geschlechtsverteilung und den Eintritt der Geschlechtsreife bei der Waldkiefer (*Pinus silvestris* L.) — Zs. f. Forst- und Jagdwesen, 1937, J. 69, H. 4.

Renvall A. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze.— Fennia, 1912, № 29.

Sylven N. Über die Geschlechtsverteilung bei der Kiefer.— Medd. fran Statens Skogsförsöksanstalt, 1909, H. 5.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

С. Г. ШИЯТОВ

ВРЕМЯ РАССЕИВАНИЯ СЕМЯН ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА И РОЛЬ ЭТОГО ФАКТОРА ВО ВЗАИМООТНОШЕНИИ ЛЕСА И ТУНДРЫ

Согласно современным представлениям, одной из основных причин безлесья южной тундры является недостаток доброкачественного семенного материала (Сочава, 1940; Тихомиров, 1953, 1962; Андреев, 1954, 1956; Норин, 1958). Это вызвано пониженной репродуктивной способностью древесных растений в притундровых редколесьях, а также тем, что за пределы леса заносится недостаточное количество семян.

В настоящее время уже накоплен некоторый материал об урожайности и качестве семян древесных растений в северных редколесьях. Об условиях и способах естественной транспортировки семян в безлесные территории (тундры) данные почти полностью отсутствуют. В частности, весьма скудные сведения имеются о времени рассеивания семян древесных растений на верхнем и полярном пределах леса. Знание этого крайне важно для понимания многих вопросов, связанных с распространением семян. Возможность обсеменения безлесных площадей во многом зависит от того, в какое время года происходит вылет семян, на какой субстрат они падают.

Автор в 1960—1962 гг. изучал рассеивание семян лиственницы сибирской (Larix sibirica Ldb.) [1] на верхней границе леса в горах Полярного Урала (бассейн р. Соби). Верхний предел лесов в этом районе представлен в основном почти чистыми лиственничными редколесьями, поднимающимися до 200—370 *м* над ур. м.

Из литературы известно, что рассеивание семян лиственницы сибирской в южных и средних частях ареала происходит в сентябре, то есть сразу после их созревания, а в северных — во второй половине сентября — октября и даже в феврале следующего года (Верховцев, 1936; Дылис, 1947; Каппер, 1954; Заборовский, 1962; Лащинский, 1962). В первый же полевой сезон мы обратили внимание на то, что массовое рассеивание семян лиственницы на Полярном Урале происходит не осенью и даже не весной, а гораздо позднее, в июле — августе, когда полностью сойдет снег и наступит жаркая сухая погода. То же самое наблюдалось и в последующие годы. Для получения более точных данных мы собрали шишки урожая 1961 г. в разные сроки, а именно: 10 апреля,

[1] В этом районе проходит стык ареалов лиственниц сибирской и Сукачева (*L. Sukaczewii,* Dyl.), образующих между собой разнообразные переходные формы. Большая часть лиственниц относится к выделяемой Н. В. Дылисом (1947) полярной расе (*L. sibirica var. polaris* Dyl.). В северной половине Полярного Урала лиственница Сукачева встречается редко. Роль ее заметно возрастает лишь к югу от основного русла р. Соби.

14 июля, 4, 14 и 25 августа 1962 г. Шишки собирали с разных деревьев и по одной завертывали в пакетики. Из каждой партии затем было отобрано по 50 шишек, у которых подсчитывалось количество вылетевших и оставшихся семян (табл. 1).

Таблица 1

Количество семян в 50 шишках лиственницы в зависимости от сезона сбора в 1962 году

Дата сбора шишек	Должно быть		Обнаружено					
			развитых		неразвитых		всего	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
10/IV	3564	100	2793	78	741	21	3534	99
14/VII	2608	100	1669	65	294	11	1963	76
2/VIII	2826	100	1449	51	575	20	2024	71
14/VIII	2864	100	1821	64	568	19	2389	83
25/VIII	2646	100	1183	45	570	22	1753	67

К 10 апреля из шишек вылетело всего около 1% семян от общего количества. Очень слабый вылет в 1962 г. начался сравнительно рано — в первых числах апреля, так как в это время стояла необычно теплая сухая погода (температура воздуха в полдень поднималась на несколько градусов выше нуля). Массовое рассеивание началось только после того, как стаял снег (с конца июня — начала июля), когда установилась сухая солнечная погода, способствующая раскрытию шишек. Рассеивание продолжалось в течение всего летнего периода (но наиболее интенсивно в июле) с перерывами в сырую погоду, когда шишки закрывались. Следует отметить, что лето 1962 г. на Полярном Урале было дождливым, поэтому интенсивность рассеивания была сравнительно слабой — к концу августа из шишек вылетело не более 60% семян. Летние периоды 1960 и 1961 гг. были более сухими, и семена вылетали более интенсивно. Данные табл. 1 показывают, что из шишек в первую очередь вылетают наиболее развитые и тяжелые семена. Если в начале апреля доля развитых (то есть нормальной величины) семян составляла 78%, то к концу августа она уменьшилась до 45—50%. За этот же промежуток времени процент недоразвитых семян от их общего количества не изменился.

В табл. 2 приведены результаты исследования качества семян, извлеченных из партий шишек, собранных в разное время. Проросших оказалось не более 4%. Однако последующее врезывание непроросших семян показало, что доброкачественных (здоровых) семян было значи-

Таблица 2

Качество семян лиственницы разных сроков сбора в 1962 году, % (анализ проводился в апреле 1963 года)

Дата сбора шишек	Проросших	Непроросших			
		здоровых	гнилых	пустых	всего
10/IV	4	22	14	60	96
14/VII	1	31	11	57	99
2/VIII	—	12	10	80	100
14/VIII	1	5	11	83	99
25/VIII	1	14	5	80	99

тельно больше (до 30%). Невысокий процент проросших, видимо, можно объяснить тем, что перед проращиванием не была проведена их статификация. В шишках, собранных весной и в начале лета, процент всхожих и здоровых семян был выше. К концу августа их осталось всего 5—10%. Отсюда можно заключить, что большая часть здоровых семян, несмотря на дождливую погоду, выпала в течение первого летнего периода. Пустые и недоразвитые семена выпадают гораздо хуже, а около 10—12% вообще не выпадает из шишек. В зимнее время рассеивание прекращается, доказательством чего является отсутствие семян в толще снежного покрова. Слабое рассеивание начинается весной — небольшое количество семян мы находили на поверхности снега во время таяния.

Массовое рассеивание семян лиственницы в июле-августе 1964 г. мы наблюдали также в елово-лиственничных редколесьях, в долине р. Хадыта-Яха (п-ов Ямал). К середине августа из шишек не выпало еще до 30—50% семян. Б. Н. Норину (1958) приходилось наблюдать рассеивание семян лиственницы в летние солнечные дни при сильном ветре в лесотундровых редколесьях Малого Ямала. Летом следующего года он находил до 20—50% семян в шишках.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы позволяют сделать следующие заключения. У лиственницы сибирской, произрастающей на пределе леса в северо-западной части ареала, семена рассеиваются гораздо позже, чем это наблюдается в более южных районах. После созревания семена остаются в шишках довольно продолжительное время (не менее 10 месяцев) и выпадают лишь летом следующего года то есть в июле-августе.

На наш взгляд, рассеивание задерживается из-за повышенного содержания влаги в шишках в течение длительного промежутка времени. Это вызвано краткостью вегетационного периода и обильным выпадением осадков в сентябре — октябре.

Если бы семена выпадали на поверхность снега, то сильные и часто дующие ветры могли бы отнести их на значительное расстояние от материнского дерева. Но так как в районе исследований массовое рассеивание семян происходит в период отсутствия снежного покрова, возможности их распространения, в частности за пределы леса, весьма ограничены. За время падения семена могут быть отнесены сильным ветром самое большое на 50—60 *м* от дерева, то есть на 4—5-кратную его высоту[1]. Падая на землю, семена застревают в подстилке, живом напочвенном покрове, среди камней. Дальнейшее распространение их осуществляется животными (грызунами и птицами), а также талыми и дождевыми водами, по всей вероятности, в незначительном количестве. Если еще учесть и плохое качество семян, то можно заключить, что за пределы 50—60-метровой зоны жизнеспособных семян попадает недостаточно для того, чтобы там могли успешно протекать лесовозобновительные процессы.

В связи с этим понятно, почему обильное появление всходов и подроста лиственницы наблюдается только под пологом редколесий, вдоль опушек лесных массивов, около отдельно стоящих деревьев, то есть в местах, обеспеченных семенным материалом. Безлесные территории, находящиеся выше верхнего предела лесов, испытывают острый недостаток семян, что в значительной мере также объясняется преобладанием ветров западных направлений, дующих с безлесных гор в сторону

[1] Аналогичные данные по дальности разлета семян приводят Н. Н. Лащинский (1962) для лиственницы сибирской и Л. К. Поздняков (1949) для лиственницы даурской.

лесных массивов. В этом же направлении стекают талые и дождевые воды. Кроме того, не все семена прорастают в первый летний период; многие всходы не успевают полностью пройти цикл роста и развития до наступления осенних заморозков. Оставшиеся в зиму семена уничтожаются грызунами или теряют всхожесть. Все это также неблагоприятно влияет на ход лесовозобновления в данном районе.

Таким образом, недостаточная обеспеченность доброкачественными семенами является одной из основных причин безлесья тундровых территорий, прилегающих к верхней границе лесов в горах Полярного Урала. Однако этот фактор не всегда играет решающую роль во взаимоотношении леса и тундры. Для данного района характерны хорошо выраженные циклические колебания климата то в сторону потепления, то в сторону похолодания, установленные при помощи анализа хода роста деревьев (Шиятов, 1965). В результате верхний климатический предел, при котором возможно существование древесной растительности, то поднимается вверх в горы, то опускается вниз. В теплые периоды климатический предел существования древесной растительности находится гораздо выше верхнего предела лесов и создаются благоприятные условия для расселения леса в нижних частях горнотундрового пояса. Такой период наблюдается в настоящее время. Хотя в теплые периоды лес интенсивно расселяется выше в горы, однако этот процесс сдерживается недостатком семенного материала. В холодные периоды верхний климатический предел существования древесной растительности снижается до предела лесов и даже ниже его, в результате чего продвижение границы леса прекращается, более того, она может опускаться. Один из таких холодных периодов наблюдался во второй половине XIX — начале XX столетий. В такие периоды главным фактором, препятствующим расселению лесов выше в горы, является уже не недостаток семян, а неблагоприятный климатический режим, в частности термический. Молодые лиственницы не успевают полностью пройти цикл роста и развития в вегетационный период и погибают. В связи с вековыми колебаниями климата в горах наблюдается довольно значительное высотное смещение климатических рубежей, причем амплитуда смещений климатических рубежей более резкая, чем растительных.

Характер продвижения леса в тундру на Полярном Урале также тесно связан с семенным обеспечением безлесных территорий. Заселение тундровых пространств лесом осуществляется двумя путями. Первый состоит в том, что обильное лесовозобновление в течение одного из теплых периодов происходит только в полосе шириной 50—60 *м*, примыкающей к верхней границе леса, то есть в полосе, в достаточном количестве обеспеченной семенным материалом. В этом случае в течение одного лесообразовательного этапа (Колесников, 1958) образуются древостои нормальной густоты. Второй путь облесения тундровых пространств сводится к тому, что в один из лесообразовательных этапов на удалении до 500—700 *м* от верхней границы леса появляются одиночные лиственницы. Если эти деревца благополучно переживут холодный период, то к следующему теплому периоду они начинают плодоносить и обсеменяют окружающую их территорию. Образование древостоев нормальной густоты в этом случае совершается в течение двух или трех этапов. Довольно часто на одном и том же склоне поднятие верхнего рубежа древесной растительности осуществляется двумя путями одновременно.

Отмеченная особенность во время рассеивания семян лиственницы сибирской в северо-западной части ареала представляет интерес с многих точек зрения. Необходимо дальнейшее комплексное изучение семяно-

ношения и распространения семян древесных растений, обитающих в различных районах на верхнем и полярном пределах леса.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Андреев В. Н. Продвижение древесной растительности в тундру в связи с защитными свойствами лесопосадок на севере.— Бот. ж., 1954, т. 39, № 1.

Андреев В. Н. Заселение тундры лесом в современную эпоху.— Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Верховцев Е. П. Сроки созревания и сбора шишек и семян лиственницы сибирской.— Лесное х-во и лесоэксплуатация, 1936, № 8.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница.— Материалы к систематике, географии и истории. М., Изд-во МОИП, 1947.

Заборовский Е. П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М., Гослесбумиздат, 1962.

Каппер О. Г. Хвойные породы. Лесоводственная характеристика. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.

Колесников Б. П. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР.— Изв. СО АН СССР, 1958, № 4.

Лащинский Н. Н. Плодоношение лиственницы сибирской.— Естественное возобновление хвойных в Западной Сибири.— Тр. по лесному х-ву Сибири, 1962, вып. 7.

Норин Б. Н. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре.— Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, вып. 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958.

Поздняков Л. К. Леса бассейна среднего течения р. Яна в лесохозяйственном отношении. (Автореф. канд. дисс. Ин-т леса АН СССР.) М., 1949.

Сочава В. Б. О безлесии тундр.— Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., отд. бот., 1940, т. 68, вып. 3.

Тихомиров Б. А. Безлесье тундры и его преодоление.— Бот. ж., 1953, т. 38, № 4.

Тихомиров Б. А. Безлесье тундры, его причины и пути преодоления. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Шиятов С. Г. Возрастная структура и формирование древостоев лиственничных редколесий на верхней границе леса в бассейне реки Соби (Полярный Урал).— География и динамика растительного покрова. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 42.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

В. С. НИКОЛАЕВСКИЙ

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬЮ

На важную роль анатомо-морфологического строения листьев для газоустойчивости растений указывают многие исследователи (Иванов, 1936; Князева, 1950; Красинский, 1950а; Томас, 1962; Jahnel, 1954). Цель нашей работы — показать значение анатомо-морфологического строения листьев для газоустойчивости древесных растений и выявить характерные изменения в строении листьев под влиянием вредных газов. Кроме того, мы надеялись проверить выводы, полученные при изучении физиолого-биохимических особенностей листьев различных по степени газоустойчивости древесных пород (Николаевский, 1963).

Опыты по изучению влияния периодического действия кислых газов проводились в августе 1960 г. Были взяты листья пяти древесных пород: клена ясенелистного, тополя бальзамического, осины, яблони сибирской и березы бородавчатой. Листья опытного варианта отбирались с деревьев в сквере Красноуральского медеплавильного комбината в 300 *м* от источника газов [1], контрольные: осина и береза — в лесу с естественно произрастающих деревьев, яблоня сибирская, тополь бальзамический и клен ясенелистный — с деревьев на западной окраине г. Красноуральска, где газовые волны с завода бывают исключительно редко и на образцах повреждений не имелось.

На листьях исследуемых растений изучали количество и размеры устьиц, толщину листа, палисадной и губчатой ткани; толщину эпидермиса и кутикулы; «вентилируемость» губчатой паренхимы, по Е. И. Князевой (1950).

Полученные данные (табл. 1, 2, 3) показывают, что у слабо повреждаемого газами клена ясенелистного имеется наибольшее количество устьиц на 1 *мм*^{2}, и они значительно мельче, чем у яблони и березы. Это указывает на бо́льшую ксероморфность листьев клена по сравнению с другими породами и заставляет предполагать у него более высокую экологическую пластичность. Подобный вывод мы сделали также и на основании изучения некоторых физиологических показателей (Николаевский, 1963). Высокая экологическая пластичность клена является, по-видимому, одной из причин его повышенной газоустойчивости.

Сравнение устьичного аппарата у листьев древесных растений опытного и контрольного вариантов (см. табл. 1) показывает, что у первых наблюдается увеличение числа устьиц на 1 *мм*^{2} и уменьшение их раз-

[1] Характеристика указанных участков и загрязнения атмосферного воздуха приведена ранее (Николаевский, 1963).

Таблица 1

Характеристика устьичного аппарата листьев древесных растений

Порода	Сторона листа	Вариант	Количество устьиц на 1 *мм*² листа	Размеры, *мк*			Повреждаемость по группам Н. П. Красинского
				Устьица		длина устьичной щели	
				длина	ширина		
Клен ясенелистный	Нижняя	Опыт	960	17,9	12,2	10,4	2-я, слабая
То же	То же	Контроль . . .	510	27,0	15,0	14,2	То же
Тополь бальзамический	»	Опыт	201	29,9	17,2	17,3	4-я, средняя
То же	Верхняя	Опыт	60	28,7	18,1	16,4	То же
»	Нижняя	Контроль . . .	137	32,1	19,7	21,0	»
»	Верхняя	Контроль . .	40	34,0	22,0	19,0	»
Осина	Нижняя	Опыт	350	25,2	18,6	14,7	6-я, сильная
То же	То же	Контроль . . .	300	25,1	19,8	13,9	То же
Яблоня сибирская	»	Опыт	300	31,6	23,0	18,1	»
То же	»	Контроль . . .	270	32,0	23,0	17,5	»
Береза бородавчатая	»	Опыт	232	28,4	19,8	18,0	7-я, очень сильная
То же	»	Контроль .	210	32,1	23,8	19,7	То же

Таблица 2

Особенности анатомического строения листьев древесных растений

Порода	Размеры, *мк*											$h_п/h_г$
	толщина листа	толщина кутикулы		толщина эпидермиса		высота палисадной ткани в слоях		ширина клеток палисадной ткани в слоях		$h_п$	$h_г$	
		верх	низ	верх	низ	первом	втором	первом	втором			
Опыт (периодическое задымление)												
Клен ясенелистный . . .	130	0,6	0,6	14,0	9,5	36,6	28,4	10	11,5	65,2	41	1,6
Тополь бальзамический .	214	1,2	0,8	19,2	17,4	43	46,2	14,6	10,6	89	88,4	1,2
Осина	150	2,0	1,7	18,0	14,7	38,1	30,9	11,4	9,0	69	48,3	1,4
Яблоня сибирская . . .	218	1,0	1,2	16,5	13,8	39,8	35,7	9,9	10,8	75,5	112,3	0,67
Береза бородавчатая . . .	116	1,0	0,7	19,8	14,1	37,2	—	9,8	—	37,2	44,9	0,83
Контроль (отсутствие задымления)												
Клен ясенелистный . . .	148	0,8	0,7	13,7	10,0	42	25	9,5	11,4	67	56,3	1,2
Тополь бальзамический .	210	0,8	1,0	11,5	13,5	41	39	13,5	14,4	80	105	0,76
Осина	155	1,7	1,5	18,0	18,1	44,1	28,9	12,6	6,9	68	70	0,97
Яблоня сибирская	293	1,0	1,0	15	12,6	58	47	7,5	7,5	148,5	113	1,3
Береза бородавчатая . . .	182	1,5	1,5	23,4	16,6	28,9	30	9,0	10	58,9	83,1	0,71

меров, то есть усиление ксерофитизации. Об этом свидетельствует также (см. табл. 2) уменьшение толщины листа, палисадной и губчатой паренхимы, уменьшение отношения высот тканей: столбчатой к губчатой ($h_п/h_г$). Причиной обнаруженного явления, несомненно, является периодическая газация и, вероятно, более жесткие микроклиматические и почвенные условия в городе (Лунц, 1952). Кроме изучения влажности воздуха и температуры, других специальных исследований мы не про-

водили. Относительная влажность воздуха в городе оказалась ниже, чем на лесной поляне, в июне на 9, июле на 14,5 и в сентябре на 6,6%.

Сопоставление наших данных с литературными (Болховских, 1955; Василевская, 1938) дает основание сделать вывод об аналогии в изменении анатомического строения листьев под влиянием таких неблагоприятных условий среды, как засуха и газы.

Статистическая обработка анатомических показателей подтверждает достоверность изменения их под влиянием кислых газов и городских условий. Точность опыта колеблется в пределах 0,6—3% и лишь в нескольких случаях, из-за значительного варьирования признаков, уменьшается до 7,5—7,9%. В параллельных вариантах по большинству признаков получены довольно близкие показатели точности опыта, что говорит о возможности сравнения среднеарифметических величин отдельных анатомических признаков в различных вариантах и их статистических характеристик. Интересно отметить, что по большинству анатомических признаков у клена в опыте наблюдается уменьшение коэффициента изменчивости по сравнению с контролем, а у тополя и березы,— наоборот, увеличение.

Для статистической проверки связи отдельных показателей анатомического строения листьев с газоустойчивостью растений изучали строение листьев 41 древесной породы. Полученные данные (см. табл. 3) позволяют выделить ряд характерных особенностей в строении листьев свойственных группам пород, различных по устойчивости к газам. Распределение по группам устойчивости было сделано на основании повреждаемости листьев (в процентах) в газовой камере с учетом повреждаемости растений на медеплавильных заводах и в соответствии с классификацией Н. П. Красинского (1950б).

Среди изученных анатомических признаков особое значение в обеспечении газоустойчивости имеют: количество устьиц на 1 *мм*^{2}, отношение высоты палисадной ткани к высоте губчатой и «вентилируемость» губчатой паренхимы, по Е. И. Князевой (1950).

Вопреки существующему мнению (Томас, 1962; Фортунатов, 1958), мы обнаружили коррелятивную связь между газоустойчивостью и количеством устьиц на 1 *мм*^{2} поверхности листа. Чем больше устьиц на 1 *мм*^{2}, тем выше газоустойчивость древесных растений: коэффициент корреляции $r = +0{,}505$ при статистической достоверности $\frac{r}{m_r} = 4{,}2$ Корреляция становится понятной в свете наших данных и других авторов (Кобранов, 1926; Томас, 1962), указывающих на возможность регулирования скорости газообмена устьичным аппаратом листьев. Такой повышенной способностью обладает клен ясенелистный, наименее повреждаемый газами, что хорошо наблюдалось в течение суток и в вегетационном периоде у клена с помощью инфильтрационного метода. Известно, что количество устьиц связано обратной зависимостью с их размерами. Древесные породы второй и третьей групп по газоустойчивости, обладающие повышенным количеством более мелких устьиц, повидимому, способны лучше регулировать интенсивность газообмена, а следовательно, и накопление кислых газов путем изменения ширины устьичной щели.

Вторым показателем строения листьев, коррелирующим также с повреждаемостью их кислыми газами, является отношение высот палисадной и губчатой ткани. У древесных растений и групп, более резистентных к газам, этот показатель больше единицы, у сильно повреждаемых видов и групп он составляет лишь 0,78—0,82. Следовательно, чем больше толщина губчатой ткани по сравнению с палисадной и больше «венти-

лируемость» ее, тем интенсивнее газообмен и выше повреждаемость газами. Коэффициент корреляции между повреждаемостью и отношением высоты палисадной ткани к губчатой составил 0,47 при достоверности $r/m_r=3{,}7$.

Наименьшей «вентилируемостью» (7—28%) обладают листья древесных пород второй и третьей групп. У видов пятой — седьмой групп «вентилируемость» составляет 48—50%. О связи повреждаемости с «вентилируемостью» листьев, влияющих на интенсивность поглощения кислых газов, говорит коэффициент корреляции $r=0{,}45$ при достоверности $r/m_r=3{,}2$.

Для некоторых растений (лох серебристый, снежноягодник, сирень мохнатая, рябина обыкновенная, осина) отмеченные выше особенности не соответствуют положению этих видов в шкале (см. табл. 3). Например, первые три породы по отношению высот палисадной и губчатой тканей и вентилируемости должны быть отнесены к сильно повреждаемым. Газоустойчивость лоха серебристого, очевидно, обеспечивается тем, что эпидермис его листа имеет зонтикообразные выросты кутикулы, сплошь покрывающие поверхность листа, что сильно понижает скорость поступления и накопления кислых газов. Подобное строение характерно для всех видов семейств лоховых. Исключение представляет тополь канадский. Его газоустойчивость объясняется изолатеральным строением листа (Князева, 1950). Это подтверждает наш вывод о роли интенсивности газообмена (Николаевский, 1963) для газоустойчивости растений.

В отношении других пород, составляющих исключение по анатомическим показателям (рябина и др.), пока еще конкретных причин газоустойчивости не выявлено. Можно лишь предполагать, что если для большинства растений характерно наличие связи газоустойчивости с комплексом физиолого-биохимических и анатомических признаков, то для некоторых видов, как исключение, лишь несколько или даже один из этих признаков может определять их устойчивость.

Рассмотренные выше анатомо-морфологические особенности листьев древесных пород, характеризующие интенсивность газообмена, а вместе скорость накопления токсических газов мезофиллом листа, определяют различную степень их повреждаемости. Сопоставление полученных нами данных анатомо-морфологического строения листьев (см. табл. 1, 2, 3) с их физиолого-биохимической характеристикой (Николаевский, 1963) заставляет предполагать некоторую пропорциональную связь между индексом аэробности (rH_2) и всеми особенностями строения листьев, способствующими увеличению скорости газообмена. В основе этого предположения лежат подмеченные нами у изученных древесных пород одновременное параллельное увеличение индекса аэробности и вентилируемости листа и в то же время уменьшение отношения высоты палисадной ткани к высоте губчатой. Наше предположение подтверждается тем, что у растений с преобладанием окислительных процессов ($rH_2>14$) особенности анатомического строения способствуют их аэробности. Наоборот, у древесных растений с преобладанием восстановительных процессов ($rH_2<14$) особенности строения ассимилирующих органов понижают интенсивность газообмена и, по-видимому, определяют преобладание в них анаэробных процессов. Сравнение анатомо-морфологической характеристики листьев пяти древесных растений, более подробно изученных в физиологическом отношении (Николаевский, 1936), дает возможность предполагать, что повышенная интенсивность фотосинтеза и дыхания у яблони и березы связана с определенным строением листьев. Для этих видов характерны пониженное отно-

Таблица 3

Особенности анатомо-морфологического строения листьев древесных растений в связи с их газоустойчивостью

Вид	Толщина ткани, *мк*		$h_п/h_г$	Вентилируемость, %	Количество устьиц на 1 *мм*²	Повреждаемость в газовой камере, %
	палисадной	губчатой				
Вторая группа						
Клен ясенелистный	67,0	56,0	1,2	5	510	10
Тополь канадский	115,6	37,4	3,1	10	208(67)	5
Среднее			2,1	7,5	397	7,5
Третья группа						
Бересклет европейский	42	40,5	1,04	40	298	10
Снежноягодник	63,6	36,6	1,74	50	93	15
Жимолость татарская	37,8	31,2	1,21	10	316	18
Ива козья	64,5	49,3	1,31	5	396	15
Дуб черешчатый	62,9	50,3	1,25	35	510	11
Клен остролистный	44,2	45,0	0,98	25	370	15
Вяз обыкновенный	49,5	53,2	0,93	30	530	18
Среднее	52,0	43,7	1,37	28	351	14
Четвертая группа						
Сирень мохнатая	96,1	164	0,58	50	206	23
Клен гинала	34,2	47,4	0,72	15	—	12
Магония	107,4	98,0	1,1	45	362	25
Сирень обыкновенная	88,2	61,0	1,41	15	347(40)	—
Облепиха	127,5	129,0	0,99	60	600(8)	40
Акация кустарниковая	72,0	79,6	0,9	35	214	32
Вяз мелколистный	78,2	61,3	1,26	45	229	20
Клен татарский	51,0	42,0	1,22	25	528	28
Бересклет бородавчатый	41,7	69,3	0,6	26	333	30
Ольха черная	37,5	51,0	0,73	25	436	38
Тополь бальзамический	66,0	82,0	0,81	30	130(30)	40
Плоскосемянник	60,0	50,8	1,19	55	116	40
Лещина	57,0	93,0	0,61	65	132	36
Среднее	70,5	79,0	0,93	38	285	29
Пятая и шестая группы						
Чубушник	31,8	72,2	0,41	45	235(57)	35
Кизильник	81,0	99,0	0,92	40	225	49
Арония черноплодная	63,0	78,0	0,81	55	159	34
Акация желтая	37,5	66,9	0,56	40	350	35
Осина	76,5	52,5	1,45	15	315	56
Ясень пенсильванский	91,5	108,0	0,84	60	250	53
Липа мелколистная	62,7	44,0	1,42	60	258	46
Барбарис обыкновенный	51,5	135,0	0,38	40	161	62
Яблоня сибирская	142,5	115,0	1,24	75	177	46
Среднее	75,5	85,6	0,82	48	254	46
Седьмая группа						
Роза морщинистая	48,2	81,2	0,59	—	840	81
Груша уссурийская	86,1	120,2	0,72	—	177	68
Боярышник сибирский	47,4	103,0	0,46	70	161	66
Дерен белый	61,5	71,0	0,87	20	465	68
Тополь печальный	70,0	119,5	0,59	60	260	73
Рябина обыкновенная	82,0	48,4	1,71	30	223	73
Рябинник рябинолистный	31,5	28,5	1,1	20	503	82
Береза бородавчатая	66,7	74,0	0,9	60	332	87
Орех манчжурский	31,2	52,5	0,60	40	256	85
Сирень амурская	114,1	120,0	0,95	40	251	70
Среднее	63,8	81,8	0,78	50	257	74

Примечание. В скобках — количество устьиц на верхней стороне листа.

шение высоты палисадной ткани к высоте губчатой и повышенная «вентилируемость», что коррелирует с преобладанием аэробных процессов. Следовательно, даже по анатомическому строению листьев можно достаточно верно судить о газоустойчивости древесных пород.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что анатомо-морфологическое строение листьев, являясь внешним выражением физиолого-биохимического состояния растений, влияет на скорость газообмена, поглощения вредных газов и поэтому определяет газоустойчивость растений.

2. Обнаружена статистически достоверная корреляционная связь повреждаемости древесных пород с количеством устьиц на 1 *мм*^{2} площади листа и отношением высоты палисадной ткани к высоте губчатой. Устойчивые виды характеризуются значительным количеством устьиц на 1 *мм*^{2}, а величина отношения высоты палисадной ткани к губчатой у них больше единицы.

3. Подтверждено значение для газоустойчивости растений «вентилируемости» губчатой паренхимы, установленное Е. И. Князевой (1950).

4. Под влиянием неблагоприятных городских условий и кислых дымовых газов у древесных пород происходит усиление ксерофитизации листьев, что способствует в известной мере повышению их газоустойчивости.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЛИТЕРАТУРА

Болховских З. В. Анатомо-физиологические исследования некоторых декоративных растений в связи с их зимостойкостью.— Тр. Бот. ин-та, 1955, сер. 4, вып. 10.

Василевская В. К. О значении анатомических коэффициентов, как признака засухоустойчивости растений.— Бот. ж., 1938, т. 23, № 4.

Иванов Л. А. Физиология растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1936.

Князева Е. И. Газоустойчивость растений в связи с их систематическим положением и морфолого-анатомическими и биологическими особенностями.— Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. М.—Горький, 1950 (Горьковский гос. ун-т и АКХ им. К. Д. Памфилова).

Красинский Н. П. Теоретические основы построения ассортиментов газоустойчивых растений.— Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. М.—Горький, 1950а (Горьковский гос. ун-т и АКХ им. К. Д. Памфилова).

Красинский Н. П. Методы изучения газоустойчивости растений.— Дымоустойчивость растений и дымоустойчивые ассортименты. М.—Горький, 1950б (Горьковский гос. ун-т и АКХ им. К. Д. Памфилова).

Кобранов Н. П. О работе устьичного аппарата у *Q. robur L. v. tardiflora Czer.* и *Q. robur L. v. praecox Czer.* — Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 года. М., Изд-во Ассоциации Науч.-исслед. ин-тов при Ф. М. фак. МГУ, 1926.

Лунц Л. Б. Зеленое строительство. Учебное пособие для лесотехн. вузов. М., Гослесбумиздат, 1952.

Николаевский В. С. О показателях газоустойчивости древесных растений.— Интродукция и селекция растений на Урале, II. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 31.

Томас М. Д. Влияние загрязнения атмосферного воздуха на растения.— Загрязнение атмосферного воздуха. М., 1962 (Всемирная организация здравоохранения).

Фортунатов И. К. Критический обзор американских работ по влиянию промышленных дымов и газа на лес.— Докл. ТСХА, 1958, вып. 36.

Jahnel H. Physiologisches über Einwirkung von Schwefeldioxid auf die Pflanzen.— Wiss. Zsh., 1954, Bd. 3-4.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

Н. А. КОНОВАЛОВ, В. Д. ЛУГАНСКАЯ

К ЭКОЛОГИИ ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА В УСЛОВИЯХ ЮЖНОЙ ТАЙГИ СРЕДНЕГО УРАЛА

Наши исследования проводились в сосновых лесах зеленых зон городов Свердловска, Березовского и Нижнего Тагила. Изучались экологические особенности возобновления лиственницы в спелых и перестойных насаждениях с целью установления способов рубок, поскольку в этих лесах нельзя проводить сплошнолесосечные рубки. В полевых работах принимали участие студенты Уральского лесотехнического института А. А. Земских, В. Москалюк, Г. Н. Снеткова.

Лиственница Сукачева в южной подзоне Среднего Урала почти не образует чистых насаждений, а встречается в качестве примеси к сосне (Коновалов, 1959). Подобные типы леса неоднократно описывались (Коновалов, 1950; Горчаковский, 1956; Коновалов, Ионин, 1959). Чаще всего она участвует в сложении древостоев сосняков разнотравных, сосняков ягодниковых (бруснично-черничных) и сосняков брусничниковых.

В этих типах леса мы изучали ее возобновление. Поэтому очень кратко остановимся на их характеристике.

Сосняк-брусничник занимает возвышенные местоположения и большей частью южные части склонов крутизной 10—16°. Микрорельеф образован выходами на дневную поверхность горной породы. Мертвый покров значительной мощности, до 1,5 *см*. Почвы чаще супесчаные, среднеподзолистые. Приведем некоторые химические свойства почв, которые здесь и в дальнейшем даются по Г. Г. Каменскому (1956): pH 4,5—5,0, насыщенность основаниями 50—60%, содержание гумуса 2,0—3,0%. Древостой на пробных площадях можно охарактеризовать таксационными данными табл. 1. Лиственница превосходит сосну как по диаметру, так и по высоте. Если бонитировать по лиственнице, то бонитет был бы выше. Подлесок развит очень плохо, а по площади распределен неравномерно. Встречается ракитник, рябина, шиповник, можжевельник, жимолость обыкновенная. Травяной покров с средним покрытием почвы 0,3—0,9; преобладает брусника, а к ней примешивается вейник лесной, линнея северная, кошачья лапка, земляника и др. Моховой покров неравномерно разбросан по площади, чаще всего встречается *Pleurozium Schreberi,* изредка к мхам примешивается лишайник.

Сосняк бруснично-черничный (ягодниковый) занимает пологие склоны. Микрорельеф слабо волнистый, выходы горной породы на дневную поверхность редкие. Мертвый покров имеет степень покрытия почвы 0,7—0,9, его толщина 1—2 *см*. Почвы среднеподзолистые, супесчаные свежие, глубиной 40—75 *см*; иногда имеют в нижних горизонтах примесь глинистых частиц или на граните лежат суглинки. Химические свойства почвы: pH 5,0—5,5, насыщенность основаниями 55,7—61,3%,

Таблица 1

Таксационная характеристика древостоя

Состав	Полнота	Класс возраста	Средний диаметр, *см*		Средняя высота, *м*		Запас, *м*³	Бонитет
			сосна	лиственница	сосна	лиственница		
Сосняк-брусничник								
7С3Л	0,7	VI	28	32	22	26	250	III
6С3Л1Б	0,7	VII	29	30	23	24	230	III
Сосняк ягодниковый								
7С2Л1Б	0,6	VI	31	32	25	28	337	II
7С2Л1Б	0,4	X	40	41	28	29	208	II
Сосняк разнотравный								
7С2Л1Б	0,5	VI	32	37	25	26	270	II
7С2Л1Б	0,5	V	32	36	25	26	215	II

содержание гумуса 3,5%. Древостой охарактеризован в табл. 1. Лиственница превышает сосну по высоте и диаметру. Если увеличить ее в составе древостоя, то повысятся общие средние данные высоты и диаметра. Подлесок редкий из ракитника, можжевельника, рябины, жимолости обыкновенной, малины. Травяной покров средней густоты, средняя степень покрытия почвы 0,6—0,9. В его составе принимают равное обильное участие брусника и черника, к которым примешиваются вейник лесной, костяника, земляника, герань лесная, чина весенняя, золотая розга и др. Моховой покров развит слабо; преобладают *Pleurozium Schreberi*. Иногда встречаются среди мхов лишайники.

Сосняк разнотравный занимает ровные местоположения с незначительным уклоном. Микрорельеф выражен слабо. Мертвый покров от 2 до 2,5 *см*, он покрывает почву на 0,7—0,9. Почвы супесчаные, средне- и сильноподзолистые, средне увлажненные, свежие до слабо влажноватых. Мощность их колеблется, достигая 80 *см*. Иногда в нижних горизонтах наблюдаются суглинки. Химические свойства верхних горизонтов почвы можно охарактеризовать следующими данными: pH 5,0—5,5, насыщенность основаниями 69,3—71,9%, содержание гумуса 3,0%. Таксационные элементы древостоя даны в табл. 1.

Превышение лиственницей сосны по высоте и диаметру имеет место и здесь: на ее росте благоприятно сказывается повышение плодородия почвы. Подлесок развит слабо и представлен неравномерно разбросанными группами ракитника, рябины, малины, шиповника, липы и др. Травяной покров — из широкотравья, густой. Встречаются костяника, чина весенняя, герань лесная, мышиный горошек, саранка, поповник, вейник лесной, майник двулистный, седмичник и др. В «окнах» — небольшое задернение. Моховой покров почти не развит. Есть единичные подушечки *Pleurozium Schreberi* и др.

Приведенные выше данные показывают, что исследования велись в тех насаждениях, где примесь лиственницы составляет 0,2—0,3 от общего состава древостоев. Возраст 100—120 лет, преобладающая средняя сомкнутость верхнего полога 0,6—0,7.

Для изучения возобновления закладывались пробные площади в 0,25 *га*, на которых, в свою очередь, в шахматном порядке размещалось 25 площадочек по 4 *м*² каждая. На последних возобновление учитывали по породам с установлением возраста, а также отмечали сомкнутость

Таблица 2

Количество подроста на 1 *га* и его распределение по возрастным группам и породам

Порода	Возрастная группа, лет						Всего	%
	1—2	3—5	6—10	11—15	16—20	21 и старше		
Сосняк-брусничник								
Сосна	3259	4935	3583	2228	957	72	15034	71,0
Лиственница	1170	1380	978	242	77	63	3910	19,0
Береза	50	361	450	369	119	84	1433	6,0
Ель	—	—	7	10	7	—	24	0,1
Осина	4	37	92	48	—	—	181	5,9
Сосняк ягодниковый								
Сосна	3030	1837	2527	1876	513	387	10170	77,0
Лиственница	573	293	327	130	90	97	1510	11,0
Береза	47	267	613	113	83	33	1156	11,0
Ель	—	67	73	13	40	60	253	0,9
Осина	—	13	—	20	—	—	3	0,1
Сосняк разнотравный								
Сосна	1097	710	1157	447	300	167	3878	51,0
Лиственница	397	313	207	117	117	197	1348	19,0
Береза	33	257	610	427	393	533	2253	29,0
Ель	—	7	33	27	—	83	80	1,0

верхнего полога, микрорельеф, степень покрытия почвы травяным покровом и подстилкой.

Анализируя табл. 2, можно прежде всего отметить, что процентное участие лиственницы в сложении возобновления несколько меньше, чем в составе верхнего полога насаждений, поскольку были выбраны участки, где она составляет 20—30%. Вместе с тем, в горных условиях выживаемость подроста лиственницы довольно высокая, потому что она встречается в возрасте 21 года и старше. С улучшением почвенных условий выживаемость подроста возрастает, что видно из сравнения сосняка-брусничника и сосняка разнотравного.

Большое значение имеет сомкнутость верхнего полога (табл. 3). Из таблицы видно, что распределение возобновления лиственницы в различных типах неодинаково. Под пологом древостоев сосняка-брусничника на «окна» и редины с сомкнутостью 0,1—0,3 приходится 57,4% надежного подроста от 3 лет и старше. В сосняках ягодниковых больше всего возобновления (60,6%) возникает при сомкнутости полога 0,1—0,7, когда надежного подроста насчитывается 61,9%. Наконец, в сосняках разнотравных на сомкнутость полога 0,4—1,0 приходится надежного подроста даже 69,3%. Обращает на себя внимание сомкнутость полога в 0,8—1,0: в сосняках-бруничниках имеется подроста всего 12,4%, а в сосняках ягодниковых и разнотравных — в два раза больше. Наоборот, в «окнах» больше всего подроста в сосняках-брусничниках и меньше всего — в сосняках разнотравных.

Выживаемость подроста также различна. В сосняках разнотравных подрост в возрасте 16 лет и старше составляет 34,3%, в то же время в

Таблица 3

Зависимость возобновления лиственницы от сомкнутости верхнего полога

Сомкнутость полога	Распределение подроста по возрастным группам, %						Весь подрост	3 года и старше
	1—2	3—5	6—10	11—15	16—20	21 и старше		
Сосняк-брусничник								
«Окна»	3,2	11,4	9,0	2,4	1,0	0,3	27,3	34,0
0,1—0,3	9,7	8,6	7,2	0,8	—	—	26,3	23,4
0,4—0,7	12,3	10,2	7,2	2,8	0,8	0,7	34,0	30,7
0,8—1,0	4,0	5,3	2,0	0,4	0,1	0,6	12,4	11,9
Итого	29,2	35,5	25,4	6,4	1,9	1,6	100	100
Сосняк ягодниковый								
«Окна»	2,5	4,0	6,3	1,0	0,3	—	14,1	22,1
0,1—0,3	17,0	3,0	5,0	4,2	2,3	5,4	36,9	38,0
0,4—0,7	11,2	4,0	4,4	2,0	1,0	1,1	23,7	23,9
0,8—1,0	17,0	5,6	0,6	—	1,5	0,6	25,3	15,9
Итого	47,7	16,6	16,3	7,2	5,1	7,1	100	100
Сосняк разнотравный								
«Окна»	0,7	1,4	0,3	0,3	0,3	0,5	3,5	4,4
0,1—0,3	28,9	7,9	1,4	—	—	7,4	45,6	26,3
0,4—0,7	3,5	2,1	5,7	3,4	7,7	5,0	27,4	37,6
0,8—1,0	3,4	5,7	1,0	—	5,7	7,7	23,5	31,7
Итого	36,5	17,1	8,4	3,7	13,7	20,6	100	100

сосняках-брусничниках — всего 3,5%. Сосняк ягодниковый занимает промежуточное положение. Таким образом, в связи с повышением плодородия и влажности почвы при переходе от сосняка-брусничника к сосняку разнотравному увеличивается выживаемость подроста. Вместе с тем, в последнем типе леса его больше под сомкнутым пологом, а не в рединах. Следовательно, распределение подроста лиственницы Сукачева под пологом сосново-лиственничных древостоев в первую очередь зависит от влажности и плодородия почвы.

Распределение возобновления лиственницы тесно связано со степенью покрытия почвы травостоем (табл. 4). Судя по приведенным данным, возобновление лиственницы в сосняках разнотравных в основном приурочено к редкому травостою, который свойствен более сомкнутому насаждению. Травяной же покров сосняка-брусничника и сосняка ягодникового, где преобладают брусника и черника, меньше влияет на появление самосева и развитие подроста. Распределение возобновления лиственницы в зависимости от сомкнутости полога и покрытия почвы травостоем тесно между собою связаны, что видно из табл. 3 и 4.

Интересна приуроченность возобновления лиственницы к элементам микрорельефа (табл. 5). Половина подроста во всех типах леса приурочена к ровным местоположениям, и меньше всего его встречается в ми-

Таблица 4

Зависимость возобновления лиственницы от сомкнутости травяного покрова

Степень покрытия почвы	Распределение подроста по возрастным группам, %						Всего
	1—2	3—5	6—10	11—15	16—20	21 и старше	
Сосняк-брусничник							
0,1—0,3	8,8	15,6	5,8	1,8	0,8	0,6	33,4
0,4—0,7	14,3	14,8	17,2	4,6	1,1	1,0	53,0
0,8—1,0	6,1	5,1	2,4	—	—	—	13,6
Итого	29,2	35,5	25,4	6,4	1,9	1,6	100
Сосняк брусничнo-черничный							
0,1—0,3	24,6	1,6	0,3	—	—	0,7	27,2
0,4—0,7	19,0	9,4	5,0	1,7	4,5	5,8	45,4
0,8—1,0	4,1	5,5	11,0	5,5	0,6	0,6	27,4
Итого	47,7	16,6	16,3	7,2	5,1	7,1	100
Сосняк разнотравный							
0,1—0,3	32,0	10,6	—	—	—	7,8	50,4
0,4—0,7	1,9	0,9	4,6	2,7	2,7	—	12,8
0,8—1,0	2,6	5,6	3,8	1,0	11	12,8	36,8
Итого	36,5	17,1	8,4	3,7	13,7	20,6	100

кропонижениях. Немного подроста и на микроповышениях; причина этого явления пока не ясна. А. А. Молчанов (1934) указывает на неудовлетворительное возобновление лиственницы на севере европейской части СССР в сосняках лишайниково-мшистых из-за сухости почвы. По-видимому, в условиях южной тайги Среднего Урала на микроповышениях также проявляется недостаток влаги. Это особенно ясно выступает в сосняках брусничниковых по сравнению с сосняками разнотравными, а сосняк ягодниковый занимает промежуточное положение.

Таблица 5

Зависимость возобновления лиственницы от микрорельефа, %

Тип леса	Ровный	Микропонижения	Микроповышения	Всего
Сосняк-брусничник	61,7	13,2	25,1	100
Сосняк бруснично-черничный	48,2	19,2	32,6	100
Сосняк разнотравный	50,6	14,0	35,4	100

На основании исследований хода естественного возобновления в перестойных и спелых сосново-лиственничных насаждениях можно рекомендовать и способы рубок. В сосняках-брусничниках, где лучше всего возобновление лиственницы идет в «окнах» и рединах и где травяной покров не оказывает существенного влияния на появление и выживание ее подроста, надо проводить группово-выборочные рубки с постепенным расширением «окон». В первую очередь в рубку следует намечать сосну, а лиственницу оставлять для последующего обсеменения.

Для сосняков ягодниковых рекомендуются упрощенные двухприемные постепенные рубки. Если появление самосева лиственницы будет за-

труднено, то необходимо содействие ее возобновлению рыхлящими орудиями, чтобы не создавать микропонижений и микроповышений, где она хуже возобновляется. При проведении первого приема рубок сомкнутость полога можно доводить до 0,3—0,5, оставляя на корню всю лиственницу.

Сосняки разнотравные имеют наиболее густой травяной покров. Поэтому разреживание верхнего полога может вызвать еще большее его разрастание. Наши исследования дают некоторые основания рекомендовать здесь группово-постепенные рубки, применяемые в Бузулукском бору, с одновременным уходом за почвой. Для содействия естественному возобновлению на супесчаных почвах можно проводить плужные борозды, потому что подрост здесь появляется не только на ровных местах, но и на микроповышениях; в плужных бороздах надо ожидать появление самосева на боковых стенках. Лиственницу, как в предыдущих типах леса, выбирают в последнюю очередь.

Применение в сосняках разнотравных сплошных рубок не обеспечит достаточного возобновления лиственницы. В случае принятия этого способа необходимы смешанные лесные культуры с введением лиственницы. Можно испытать и чистые лиственничные культуры, поскольку в наших предыдущих исследованиях они на Среднем Урале давали хорошие результаты. При всех способах рубок надо применять очистку огневым методом, собирая порубочные остатки в мелкие кучи и сохраняя меры предосторожности, чтобы не повредить имеющийся подрост. Наша предыдущая работа (Коновалов, Луганская, 1962) показала весьма положительную роль огня на возобновление лиственницы.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. Важнейшие типы горных еловых и сосновых лесов южной части Среднего Урала.— Сб. тр. по лесному х-ву, 1956, вып. 3.

Каменский Г. Г. Почвы Уральского учебно-опытного лесхоза.— Сб. тр. по лесному х-ву, 1956, вып. 4.

Коновалов Н. А. Очерк типов леса Уральского учебно-опытного лесхоза.— Уральский учебно-опытный лесхоз. Свердловск, 1950 (Урал. лесотехн. ин-т).

Коновалов Н. А. Лиственница Сукачева на Среднем Урале.— Сб. тр. по лесному х-ву, 1956, вып. 3.

Коновалов Н. А., Ионин В. М. Типы лесов Свердловской области, их возобновление и хозяйственное значение.— Сб. по обмену опытом на предприятиях лесного хозяйства Свердловской области. Свердловск, 1959 (Свердловское НИТО-Лес).

Коновалов Н. А. Лиственница Сукачева на Среднем Урале.— Тр. Урал. лесотехн. ин-та, 1959, вып. 16.

Коновалов Н. А., Луганская В. Д. О роли огня в возобновлении лиственницы Сукачева на Среднем Урале.— Лесной ж., 1962, № 5.

Молчанов А. А. Естественное возобновление на гарях.— Лесное х-во и лесоэксплуатация, 1934, № 7 и 8.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Н. С. СПИРИДОНОВА

АСКОРБИНОВАЯ КИСЛОТА В ФИЛОГЕНЕЗЕ РАСТЕНИЙ

Представляет большой интерес установить место аскорбиновой кислоты в филогенезе растений. С этой целью мы провели ряд определений содержания кислоты в растениях различных типов.

Определение проводилось титрованием экстрактов краской Тильманса до и после восстановления сероводородом (с удалением остатков сероводорода посредством CO_2). Ниже приведена сумма окисленной и восстановленной форм по нескольким параллельным определениям. Пробы составлялись из талломов или зеленых тканей (молодые ответвления, мезофилл листа). Из литературы известно, что отдельные группы бактерий и грибов синтезируют аскорбиновую кислоту. Еще чаще встречаются указания о наличии ее в водорослях.

Мы определяли концентрацию аскорбиновой кислоты в начале лета у *Spirogira*. Все определения давали близкие цифры, а именно, 180—200 *мг*% на сырой вес. Папоротники, хвощи, плауны, мхи также имеют в своих тканях аскорбиновую кислоту. Полученные нами данные близки к имеющимся в литературе (Семенова, Малик, 1947; Ефименко, Дзенис, 1961; Егоров, 1954; Девятнин, 1946).

По нашим определениям, количество аскорбиновой кислоты в различных видах споровых растений Свердловской области следующее:

	Колич. исследованных образцов	Содержание на сырой вес, *мг*%
Хвощ полевой *Equisetum arvense*	10	120
» лесной *E. silvaticum*	20	124
» болотный *E. palustre*	10	115
Папоротник *Dryopteris Linneana*	12	232
» *Pteridium aquilinum*	15	280
Плаун аптечный *Lycopodium clavatum*	4	53
» деряба *L. annotinum*	4	48
Мох торфяной *Sphagnum* sp.	10	Следы
Мох кукушкин лен *Polytrichum commune*	20	65
» маршанция *Marchantia polymorpha*		
мужской экземпляр	5	40
женский экземпляр	5	42

Данные, полученные в течение зим 1942, 1943 и 1944 гг. для хвои сосны, ели и лиственницы, показывают, что у представителей типа голосеменных количество аскорбиновой кислоты возрастает (см. таблицу).

В молодых хвоинках витамина С в три раза меньше, чем в старых. С возрастом его концентрация в молодых хвоинках постепенно увели-

Среднемесячное количество аскорбиновой кислоты у голосеменных, произрастающих в Свердловской области, *мг*%

Растение	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Pinus silvestnis	210	210	—	210	150	120	120	120	140	200	200	215
Picea obovata	180	180	—	180	180	130	130	130	150	160	170	190
Picea excelsa	160	160	—	160	140	110	110	110	140	140	150	170
Larix sibirica	—	—	—	—	240	240	250	250	100	—	—	—

чивается (Красильников, 1943; Егоров, 1954). Значительное количество аскорбиновой кислоты содрежится в листьях *Gingko biloba* — 185—217 *мг* %; в иглах пихты — 228,5, кедра корейского — 463 *мг* %.

Все исследователи (Красильников, 1943; Сибуль, 1961) отмечают большое увеличение аскорбиновой кислоты в листьях голосеменных в зимнее время. Например, у ели летом в хвое 130 *мг*% аскорбиновой кислоты, а зимой 190; у пихты, соответственно, 100 и 250; у сосны 120 и 215; у кедра 150 и 245. Это дает возможность предполагать, что аскорбиновая кислота снижает в клетках неблагоприятные воздействия понижения температуры. Известно, что голосеменные развивались на нашей планете в условиях пониженных температур, в период оледенения южного полушария и, возможно, одной из причин их пышного расцвета в те времена и развития в северных областях в настоящее время является наличие в их клетках витамина С.

Увеличение аскорбиновой кислоты, особенно ее окисленной формы, наблюдается у голосеменных и с повышением местопроизрастания над уровнем моря. Кезели, Чрелашвили (1947) отмечают следующее увеличение: для *Pinus homata* — с 218 до 399 *мг*%, а для *Pinus orientalis* Ceer.— с 58,4 до 125,5 *мг*% при разнице произрастания в 1100 *м* над ур. м. Известно, что наиболее неблагоприятно для роста и развития растений в горах резкое снижение температуры в течение суток. Факты повышения концентрации аскорбиновой кислоты у голосеменных при произрастании на высотах, по сравнению с растениями в долинах, подтверждают предположение об участии аскорбиновой кислоты в процессах, влияющих на устойчивость растений к низким температурам.

Изучение изменений условий среды в период эволюции голосеменных и высокая концентрация аскорбиновой кислоты в хвое в настоящее время дают возможность высказать предположение об участии аскорбиновой кислоты в процессах, связанных со снижением неблагоприятных воздействий на растения низких температур.

В настоящее время никто еще не обнаружил зеленых растений из типа покрытосеменных без аскорбиновой кислоты при развитии в нормальных условиях среды. Девятнин (1946) подразделяет растения на типы и классы по количеству аскорбиновой кислоты и отмечает, что ее меньше у древних семейств и новых и больше у средних — промежуточных, к которым, согласно системе Н. И. Кузнецова, относятся: первоцветные, розоцветные, гвоздичные, осоковые, злаки, ирисовые, бобовые и лилейные. В работе 1961 г. В. А. Девятнин снова обращает внимание на большое количество видов, богатых аскорбиновой кислотой, из семейств промежуточной группы.

Однако на основании имеющихся литературных данных и наших исследований можно отметить много растений из других семейств с большим количеством аскорбиновой кислоты: например, среди таких древних, как крестоцветные, рогозовые, лютиковые, гречишные, маревые и другие, есть виды с большой концентрацией аскорбиновой кислоты в

листьях. Также и среди новейших семейств — зонтичных, пасленовых, горечавковых, валериановых — есть виды, содержащие много аскорбиновой кислоты в листьях, корневищах, плодах, корнеплодах и т. п.

У покрытосеменных аскорбиновая кислота обнаруживается в зеленых листьях всех видов, которые были исследованы до настоящего времени. Концентрация витамина С почти у всех растений наибольшая в пластинках листа, но иногда он накапливается в больших количествах в плодах (смородина черная, шиповник, актинидия, грецкий орех) или в корневищах (хрен, рогоз, ирис) и других органах.

Проведенное нами исследование показывает, что уже у таких древнейших растений, как споровые, аскорбиновая кислота является жизненно необходимым соединением. Увеличение ее у голосеменных в зимние месяцы и при произрастании в горах дает возможность предположить, что она включается в процессы, способствующие сохранению жизнедеятельности протоплазмы в условиях низких температур. Наши данные подтверждают высказывания ученых о большой значимости аскорбиновой кислоты для жизнедеятельности не только животных, но и растений.

ЛИТЕРАТУРА

Девятнин В. А. Распределение аскорбиновой кислоты в листьях растений.— Новости в науке и технике витаминов. Тр. Всесоюз. науч-исслед. витаминного ин-та Наркомпищепрома СССР, 1946, № 1.

Девятнин В. А. О существовании закономерности между способностью растений к биосинтезу аскорбиновой кислоты и их положением в системе.— Витамины. Тр. Всесоюз. науч.-исслед. витаминного ин-та, 1961, т. 7.

Егоров А. Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., Изд-во АН СССР, 1954.

Ефименко О. М., Дзенис А. Н. К вопросу о химическом составе сфагновых мхов.— Сборник комплексного изучения физиологически активных веществ низших растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.

Кезели Т. А., Чрелашвили М. Н. Аскорбиновая кислота и каталаза в листьях рододендрона в связи с вертикальной зональностью.— Сообщение Грузинской АН, 1947, т. 8, № 6.

Красильников П. К. Витамин С в хвое и листьях деревьев и кустарников. Л., Лениздат, 1943.

Семенова К. Н., Малик Г. Ю. Содержание аскорбиновой кислоты в лишайниках.— Гигиена и санитария, 1947, № 3.

Сибуль И. К. К вопросу сезонной динамики содержания витамина С в хвое сосны.— Труды первой биохимической конференции Прибалтийских республик и Белоруссии, посвященные 20-летию Латвийской, Литовской и Эстонской социалистических советских республик. Тарту, 1961.

Н. Н. ДЕМЕНТЬЕВА

ВЛИЯНИЕ БОРА И МОЛИБДЕНА НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ ЦИКЛАМЕНА (*CYCLAMEN PERSICUM* Mill.)

Среди веществ, стимулирующих прорастание пыльцы растений, обычно указывается микроэлемент бор. Этот микроэлемент в то же время оказывает вообще благоприятное действие на рост, развитие и продуктивность растений (Дробков, 1952). Такие же данные имеются и в отношении другого микроэлемента — молибдена (Бобко и Савинова, 1940). Однако, если есть работы, освещающие действие бора на прорастание пыльцы у растений (Бобко и Церлинг, 1940), то сведения о влиянии молибдена на прорастание пыльцы у растений отсутствуют. Задачей настоящего исследования было выявить, имеет ли молибден, подобно бору, положительное влияние на прорастание пыльцы у растений, и сравнить действие этих двух микроэлементов на рост пыльцевых трубок.

Для опыта был взят цикламен персидский (*Cyclamen persicum* Mill.), растущий в условиях комнатной культуры. Как только пыльники в цветке цикламена лопались, пыльца с них стряхивалась на питательную среду и затем за прорастанием ее велись наблюдения под микроскопом, причем отмечали время начала ее прорастания и затем измеряли длину пыльцевых трубок через 3,6 и 12 *ч*.

В качестве основы для питательной среды был взят 2,5%-ный раствор агар-агара. На него наносили 20 и 10%-ный раствор тростникового сахара и прибавляли раствор молибдена в виде аммонийной соли $(NH_4)_2MoO_4$ и раствор бора в виде борной кислоты H_3BO_3. Испытывалось действие двух концентраций этих химических соединений — 0,01 и 0,001%-ного.

Результаты наблюдений представлены в таблице. Через 3 *ч* после посева наибольшее количество пыльцевых зерен проросло на 20%-ном растворе сахара (40%). При добавлении в среду с сахарозой раствора молибденовокислого аммония проросших пыльцевых зерен оказалось меньше, но у них была значительно больше длина пыльцевых трубок.

Прорастание пыльцы в питательной среде

Вариант опыта	Через 3 *ч*		Через 6 *ч*		Через 12 *ч*	
	проросшая пыльца, %	длина пыльцевых трубок, *мк*	проросшая пыльца, %	длина пыльцевых трубок, *мк*	проросшая пыльца, %	длина пыльцевых трубок, *мк*
Молибден 0,01%+20%-ный сахар	25	91	60	176	90	256
Бор 0,01%+20%-ный сахар	—	—	60	320	95	592
Молибден 0,001%+20-%-ный сахар	13	48	70	72	90	112
Бор 0,001%+20%-ный сахар	—	—	17	40	40	96
10%-ный сахар	22	33	50	80	82	640
20%-ный сахар	40	36	90	96	100	432

В дальнейшем процент проросших пыльцевых зерен увеличивался и через 12 *ч* достиг в варианте с 20%-ной сахарозой 100%, а при добавлении молибдена — 90%. Длина пыльцевых трубок возросла почти в три раза против той, которая наблюдалась через 3 *ч* после посева пыльцы, но была значительно меньше, чем в варианте с одной сахарозой или при добавлении бора. Более слабая концентрация молибдена дала примерно вдвое меньший эффект в росте пыльцевых трубок в длину, хотя процент проросших пыльцевых зерен остался на прежнем уровне.

Весьма интересные результаты дало применение бора: через 3 *ч* после посева пыльцы на питательную среду ни одно из пыльцевых зерен не обнаружило признаков прорастания, но зато через 6 *ч* количество проросших пыльцевых зерен сравнялось с таковым в вариантах с молибденом, а действие бора на рост пыльцевых трубок в длину превзошло действие молибдена почти вдвое, через 12 *ч* — даже более, чем в два раза. Так дело обстояло, однако, лишь при концентрации борной кислоты 0,01%, при более же слабой концентрации (0,001%) действие бора было менее эффективным, чем при действии слабого раствора молибденовокислого аммония.

ВЫВОДЫ

1. Наибольший эффект прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок обнаружился при проращивании пыльцы цикламена на растворах сахарозы.

2. Действие молибдена на прорастание пыльцы цикламена оказалось мало эффективным.

3. Добавление в питательную среду бора и молибдена не оказало стимулирующего действия на прорастание пыльцы цикламена и рост в длину пыльцевых трубок.

ЛИТЕРАТУРА

Бобко Е. В. и Церлинг В. В. Борные удобрения и их применение. М.—Л., Сельхозгиз, 1940.

Бобко Е. В. и Савинова А. Г. Значение молибдена для развития растений.— Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 7.

Дробков А. А. Роль молибдена в жизни растений.— Микроэлементы в жизни растений и животных. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Г. П. СЕРАЯ

МОРФОГЕНЕЗ УДЛИНЕННЫХ ПОБЕГОВ ПОЛЕВИЦЫ БЕЛОЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА

У ряда многолетних злаков в процессе кущения образуются морфологически разнотипные побеги: вегетативные (укороченные и удлиненные) и генеративные. Характер кущения и соотношение побегов разных типов в кусте изменяются в зависимости от условий произрастания. Большое влияние на процессы органогенеза побегов оказывает количество и качество света.

Выяснено (Ржанова, 1951; Федоров, 1955; Лебедев и Мельник, 1961; Лебедев, 1963; Корякина, 1964 и др.), что в условиях пониженной интенсивности света образование новых побегов у многолетних луговых злаков тормозится, развитие их задерживается, количество генеративных побегов уменьшается, а удлиненных вегетативных возрастает. Однако вопрос о влиянии интенсивности освещения на морфогенез побегов все еще недостаточно изучен. В настоящей работе представлены результаты изучения особенностей формирования удлиненных вегетативных и генеративных побегов полевицы белой в зависимости от интенсивности освещения.

Вегетационный опыт проводился в ботаническом саду Уральского государственного университета им. А. М. Горького (г. Свердловск) по следующей схеме выращивания растений: 1 — при полном дневном освещении в условиях вегетационного домика (контроль); 2 — при понижении интенсивности освещения, по сравнению с контролем, на 30% (затенение марлей). Повторность 15-кратная.

Посев полевицы белой произведен весной 1963 г. в глиняные неглазурованные сосуды, наполненные дерновой среднеподзолистой почвой из расчета 5 *кг* абсолютно сухой почвы на сосуд. Влажность почвы поддерживалась на уровне 80% от полной влагоемкости. В период вегетации производились фенологические наблюдения и учет листообразования и побегообразования. Все вновь образующиеся надземные побеги кущения кольцевались с указанием порядкового номера побега. На учетных побегах разных типов измерялась площадь листовых пластинок и регистрировались даты развертывания листьев. Регулярно просматривались конусы нарастания побегов разных типов под стереоскопическим микроскопом. В конце первого и второго вегетационных периодов, а также в фазе цветения брали пробы по три-пять растений. У отмытых растений учитывали количество побегов разных типов, определяли площадь зеленых листовых пластинок, воздушно-сухой вес листьев, стеблей, соцветий, семян.

ФОРМИРОВАНИЕ УДЛИНЕННЫХ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ

У полевицы белой уже в первый год жизни наряду с укороченными образуются удлиненные вегетативные побеги. Они отличаются более высокой степенью облиственности, большей мощностью и представляют, в связи с этим, наибольший практический интерес.

Относительно природы удлиненных вегетативных побегов многолетних луговых злаков высказываются различные мнения. С. П. Смелов и О. Ф. Фармаковская (1949), С. И. Ржанова (1951) считают, что такие побеги не заканчивают полного цикла развития в связи с отсутствием условий, необходимых для завершения световой стадии и формирования генеративных органов. С. А. Котт (1953), А. К. Федоров (1955) и И. К. Киршин (1958) полагают, что развитие побегов задерживается еще ранее — они не заканчивают даже стадии яровизации. В целях дальнейшей разработки вопроса о природе удлиненных вегетативных побегов и закономерностях их формирования успешно могут быть использованы приемы морфофизиологического анализа растений, предложенные Ф. М. Куперман (1955).

Наши наблюдения за формированием удлиненных вегетативных побегов полевицы белой показывают, что в течение их онтогенеза размеры и форма конуса нарастания изменяются. В фазе укороченного вегетативного побега конус нарастания имеет высоту 120—150 *мк*, форма его куполообразная. В этот период побег находится на втором этапе органогенеза и проходит стадию яровизации. При развертывании на осевом побеге седьмого-восьмого листа конус нарастания увеличивается в высоту до 180—300 *мк* и имеет четыре-пять листовых образований. С началом удлинения конуса нарастания коррелирует вытягивание междоузлий стебля. Судя по размеру и форме конуса нарастания в этот период, побеги переходят на третий этап органогенеза, который осуществляется (Куперман, 1955) уже на базе световой стадии развития.

В дальнейшем из листовых валиков удлиненного конуса нарастания, внешне напоминающих брактеи, формируются настоящие стеблевые листья. Это позволяет считать, что развитие удлиненных вегетативных побегов полевицы белой задерживается, по всей вероятности, в самом начале световой стадии развития, в связи с отсутствием условий, необходимых для ее завершения и формирования генеративных органов. Поэтому глубокой качественной перестройки в органообразовательной деятельности конуса нарастания в этот период не происходит.

Заложение и развертывание листьев на вегетативных побегах происходит более или менее синхронно, и количество листовых зачатков на конусе нарастания не превышает четырех-пяти. Однако в конце вегетационного периода обычная синхронность нарушается: темп заложения листовых зачатков несколько снижается, а развертывание листьев ускоряется. Осенью у большинства удлиненных вегетативных побегов почти одновременно развертываются два и даже три листа. Емкость почки быстро уменьшается. Перед уходом в зиму на конусе нарастания удлиненных вегетативных побегов не бывает более 2—3 листовых зачатков.

На процесс формирования удлиненных вегетативных побегов полевицы белой положительно влияет понижение интенсивности освещения. В условиях затенения темп формирования побега ускоряется. Это видно на примере формирования осевого побега, который формируется из зародышевой почки семени. С момента посева до конца вегетации (29 апреля — 30 сентября) на конусе нарастания осевого побега образуется у контрольных растений 19, а у опытных — 23 листовых зачатка. Отсюда следует, что продолжительность пластохрона в условиях полного днев-

ного освещения в среднем составляет 8,1, а в условиях затенения 6,7 дня. Разница в темпах заложения листовых зачатков становится заметной с начала фазы стеблевания. Конус нарастания в условиях затенения вытягивается сильнее, и количество листовых зачатков на нем увеличивается до пяти-шести.

Скорость развертывания листьев до начала стеблевания в значительной степени определяет величину зоны кущения побегов (табл. 1). Удлинение междоузлий в обоих вариантах начинается одновременно, в конце июня. К этому времени на осевом побеге контрольных растений развертывается семь-восемь, а у опытных — только пять-шесть листьев. Из табл. 1 видно, что в условиях затенения удлиненные вегетативные побеги имеют значительно меньшую зону кущения. Морфологический анализ показывает, что по количеству удлиненных междоузлий побеги опытных растений намного превосходят контрольные. Например, осевой побег в условиях затенения при 16 развернувшихся листьях имеет 11—12 удлиненных междоузлий, а при полном освещении — только семь-восемь. Самые верхние два-три междоузлия у него бывают сближенными, благодаря чему листья на верхушке побега, как правило, располагаются скученно. В условиях пониженной интенсивности освещения в значительной степени изменяются и размеры метамерных органов. Удлиненные вегетативные побеги опытных растений имеют более длинные листовые пластинки и междоузлия стебля. По высоте побеги опытного варианта почти вдвое, а по площади листовых пластинок в 1,5 раза превышали контрольные.

Таблица 1

Количество узлов в зоне кущения побегов полевицы белой в зависимости от освещения
(среднее на один побег)

Освещение	Осевой побег	Побеги кущения	
		второго порядка	третьего порядка
Полное дневное . . .	6,1	4,3	2,1
Понижение на 30% .	4,5	2,5	1,5

Таким образом, при понижении интенсивности освещения темп формирования удлиненных вегетативных побегов ускоряется, а размеры метамерных органов увеличиваются.

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ

Генеративные побеги проходят полный цикл развития (Серебряков, 1952). У полевице белой они образуются из перезимовавших побегов летне-осеннего кущения. К началу зимнего периода у них успевает развернуться два-четыре листа. В верхушечной почке побега имеется три колпачковых листочка и два-четыре листовых зачатка на конусе нарастания. С начала весеннего отрастания до фазы колошения на генеративном побеге развертывается семь-восемь листьев. Следовательно, почти все листья побега были заложены уже в конце прошлой вегетации. Весной на конусе нарастания побега образуется вновь еще один-два листовых зачатка.

По количеству образовавшихся листьев генеративные побеги опытных растений почти не отличались от контрольных. В обоих вариантах на побеге в среднем имеется 9,5 листьев, из которых четыре-пять находится в зоне кущения. Начало удлинения междоузлий у генеративных побегов совпадает с началом IV этапа органогенеза и происходит в конце мая. Генеративные побеги полевицы белой имеют четыре-пять удли-

ненных междоузлий, длина которых изменяется по восходящей кривой. Самым длинным бывает последнее междоузлие стебля, переходящее в ось соцветия.

В середине мая генеративные побеги переходят на третий этап органогенеза. Сегментация конуса нарастания на узлы и междоузлия главной оси соцветия завершается обычно быстро, и уже через 7—10 дней начинают формироваться боковые оси соцветия (четвертый этап органогенеза). После ряда ветвлений боковые конусы нарастания вытягиваются и дифференцируются в колоски. Процессы микро- и макроспорогенеза проходят во вторую и третью декады июня. В этот период заметно усиливается рост колосковых чешуй и начинается рост междоузлий соцветия. Формирование генеративных органов завершается в начале июля.

В условиях затенения формирование соцветия проходит медленнее. Из-за растянутости пятого-восьмого этапов органогенеза колошение у растений, произрастающих в затенении, начинается позднее, чем в контроле, на три-четыре дня. Фазы колошения, цветения и плодоношения оказываются также более растянутыми, и созревание семян у опытных растений начинается лишь в конце августа. Метамерные органы соцветия растут более продолжительный период времени, благодаря чему размеры метелки возрастают (табл. 2). Большие размеры метелки объясня-

Таблица 2

Влияние интенсивности освещения на размеры соцветия и семенную продуктивность полевицы белой

Освещение	Длина метелки, *см*	Колич. узлов на оси соцветия	Колич. колосков (цветков) в метелке	Общий вес семян растения, *г*	Вес 1000 семян, *г*
Полное освещение	14,1	9,6	597	1,020	0,090
Понижение на 30%	16,9	10,2	716	0,925	0,113

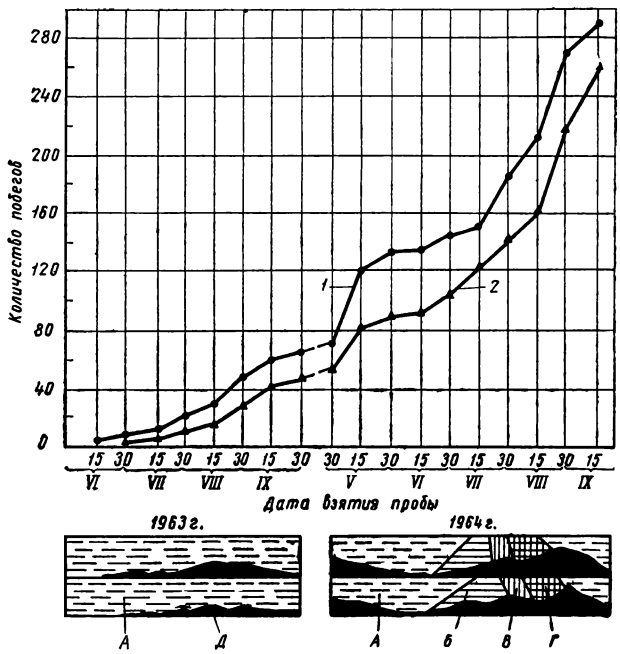
ются большей длиной междоузлий оси соцветия. Количество колосков в метелке возрастает за счет числа боковых веточек соцветия третьего порядка. Вес семян с одного растения в условиях затенения уменьшается, но вес 1000 семян увеличивается.

Таким образом, при понижении интенсивности освещения темп формирования соцветия несколько замедляется, количество и размеры метамерных органов соцветия хотя и возрастают, но число и вес семян понижается.

ВЛИЯНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ СВЕТА НА КОЛИЧЕСТВО И СООТНОШЕНИЕ ПОБЕГОВ

В первый год жизни в условиях нормального дневного освещения кущение полевицы белой начинается через 29 дней после всходов. До середины июля образуется 19—20 побегов на одно растение. Из них 76% — удлиненные вегетативные побеги. Удлинение междоузлий происходит не только у осевого побега, но и у всех побегов второго порядка и первых побегов третьего порядка. В летне-осенний период побегообразование идет более интенсивно (рисунок). К концу вегетационного периода общее количество надземных побегов в кусте достигает 60—70, при этом удлиненных вегетативных побегов 14—16, то есть 22% от общего числа побегов растения.

В условиях пониженной интенсивности освещения образование надземных побегов происходит значительно медленнее (рисунок). К концу июля растение имеет всего лишь 11—12 побегов, из которых восемь-девять становятся удлиненными вегетативными. За весь вегетационный период в этом варианте образуется в среднем 40—47 побегов, из них удлиненные вегетативные, как и в контроле, составляют 21%. Уменьшение общего количества побегов кущения растений при затенении компенсируется до некоторой степени за счет ветвления удлиненной части стебля. Наиболее мощными бывают нижние два-три побега, на которых развертывается до пяти-семи зеленых листьев. Побеги, развивающиеся из пазушных почек удлиненной части стебля, составляли в опыте около 20% от общего количества надземных побегов и способствовали увеличению надземной массы растения. В условиях полного дневного освещения такие побеги составляли не более 6%. Таким образом, понижение освещения влияет не только на интенсивность, но и на характер побегообразования. Появление боковых побегов на удлиненной части стебля следует рассматривать как своеобразную адаптивную реакцию растения на условия затенения. Подобные же морфологические изменения у вегетативных побегов злаков наблюдали С. А. Котт (1953), В. Ф. Корякина (1964) и др.



Динамика побегообразования у полевицы белой на первом (1963 г.) и втором (1964 г.) году жизни.

1 — полное дневное освещение; *2* — понижение интенсивности света на 30%. Фазы развития: *А* — вегетативная, *Б* — колошения, *В* — цветения, *Г* — плодоношения, *Д* — интенсивность кущения.

Несмотря на значительную разницу в количестве побегов кущения, общая площадь зеленых листьев у растений первого года жизни в условиях затенения была больше, чем в контроле, и составляла 218,0, а в контроле 157,3 *см*². По весу сухой массы надземных органов опытные и контрольные растения почти не различались. На втором году жизни образование надземных побегов происходит более интенсивно, и общее количество побегов к концу вегетации возрастает в 3—4 раза (см. рисунок). У полевицы белой во второй вегетационный период формируются как удлиненные, так и генеративные побеги. Последние образуются из перезимовавших побегов летне-осеннего кущения. В условиях полного дневного освещения генеративных побегов образовалось в 1,5 раза больше, чем при затенении. В период цветения они составляли 33% от общего количества побегов растения. В условиях затенения абсолютное и относительное количество генеративных побегов было меньше (табл. 3). Коли-

Таблица 3

Влияние интенсивности освещения на продуктивность полевицы белой
(среднее на одно растение к концу второго года жизни)

Освещение	Колич. надземных побегов				Вес сухой массы надземных побегов, *г*			
	всего	генеративных	вегетативных		листьев	стеблей	соцветий	всего растения
			удлиненных	укороченных				
Полное дневное . .	291,5	51,0	33,0	207,5	0,820	16,690	2,690	20,200
Понижение на 30%	260,0	37,0	36,0	186,4	0,635	13,770	2,324	16,729

чество удлиненных вегетативных побегов на второй год жизни возрастает в обоих вариантах, по сравнению с первым годом, более чем втрое. Однако доля их в общем количестве надземных побегов понижается с 21 до 11—14%. Разница в количестве и мощности надземных побегов определила и разницу в продуктивности растений по вариантам опыта. Вес сухой массы стеблей, листьев у затененных растений оказался на 20% меньше, чем у контрольных.

ВЫВОДЫ

1. Морфогенез удлиненных вегетативных и генеративных побегов полевицы белой в значительной степени зависит от интенсивности освещения.

2. Понижение интенсивности освещения влияет на темп формирования побегов, количество и размеры их метамерных органов и на соотношение побегов разных типов.

3. В условиях затенения интенсивность побегообразования полевицы белой снижается, накопление сухого вещества тормозится, что отрицательно сказывается на продуктивности растений.

ЛИТЕРАТУРА

Киршин И. К. Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на Среднем Урале. Свердловск, 1958 (Урал. науч.-исслед. ин-т сельского х-ва).

Корякина В. Ф. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1964.

Котт С. А. Некоторые особенности развития сорных и луговых злаков.— Агробиол., 1953, № 3.

Куперман Ф. М. Свет как фактор развития и формообразования растений.— Естествознание в школе, 1955, № 1.

Лебедев П. В. и Мельник Н. С. Влияние азота и интенсивности света на кущение и продуктивность тимофеевки луговой.— Докл. АН СССР, 1961, т. 137, № 1.

Лебедев П. В. Влияние азотного питания и интенсивности света на коррелятивные связи в росте побегов и корней луговых злаков.— Физиол. раст., 1963, т. 10, вып. 3.

Ржанова С. И. Об изменчивости признаков тимофеевки луговой в зависимости от световых условий.— Агробиол., 1951, № 5.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., изд-во «Сов. наука», 1952.

Смелов С. П., Фармаковская О. Ф. Некоторые особенности развития луговых злаков при вегетативном возобновлении.— Вопросы кормодобывания, 1949, вып. 2.

Федоров А. К. О биологии развития некоторых многолетних трав.— Изв. АН СССР, серия биол., 1955, № 2.

Е. Я. ИЛЬИНА

ЯРУСНОЕ ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ ЛЮЦЕРНЫ СИНЕГИБРИДНОЙ

Люцерна синегибридная ежегодно образует систему годичных монокарпических побегов. В процессе формирования побега происходит закономерное изменение морфологических, анатомических и физиологических признаков его метамеров, что является выражением онтогенетического развития побега и растения в целом. Поэтому выяснение закономерностей ярусного изменения листьев привлекло внимание многих исследователей (Кренке, 1940; Серебряков, 1952; Дмитриева, 1959; Maeda Eizo, 1959; Gupta, 1961 а и б; Куперман, 1961; Пайзиева, 1962; Бровцина, 1962; Сабинин, 1963). Однако об ярусном изменении анатомо-морфологической структуры листьев люцерны имеются общие сведения, характеризующие анатомическую и морфологическую структуру листьев различных видов и сортов (Сметанникова, 1950; Мокеева, 1957).

В этой статье приведены результаты изучения закономерных изменений морфолого-анатомической структуры листьев монокарпических побегов люцерны разных лет жизни. Эти исследования помогут выявить некоторые особенности большого цикла развития растения и разработать теоретические основы рационального режима его практического использования.

Наблюдения проводились в ботаническом саду Уральского государственного университета в г. Свердловске. Объектом изучения служила люцерна синегибридная Приаральская первого — четвертого годов жизни. Посев проводился в конце мая 1960, 1961, 1962, 1963 гг. Люцерна высевалась вручную, рядовым способом, с шириной междурядий 15 *см*. Глубина заделки семян 1—2 *см*, норма высева 12 *кг/га*.

Ярусное изменение листьев изучалось на осевых побегах растений первого — четвертого годов жизни. У растений первого года жизни за осевой побег, то есть побег первого порядка, принимался побег, развивающийся из зародышевой почки семени; у растений последующих лет побегом первого порядка условно считалась главная ось побега кущения.

У растений каждого года жизни брали по 10 побегов кущения. У листьев всех ярусов измеряли длину черешка, длину и ширину среднего и боковых листочков, определяли площадь листовых пластинок. Изучалась анатомия листьев четных ярусов, которые удаляли с побега и фиксировали 76%-ным спиртом. На нижнем эпидермисе, снятом с середины верхушечного листочка и окрашенном метиленовой синью, подсчитывали количество клеток эпидермиса и количество устьиц на 1 *мм*^{2} поверхности, измеряли их величину по наибольшему диаметру. На поперечных срезах средней части верхнего листочка подсчитывали количество слоев палисадной и губчатой паренхимы и измеряли клетки.

На листьях 2, 12 и 20-го ярусов каждого года жизни растений курвиметром определяли длину жилок на 1 *см*^{2} поверхности. Для этого, после специальной обработки листьев, с помощью рисовального аппарата фиксировали сеть жилок средней части верхушечного листочка. С каждого листа снимали по 10 замеров, что обеспечивало стократную повторность измерений. Длину жилок листьев определяли в десятикратной повторности.

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ

Наши наблюдения показали, что морфологические признаки листьев (форма листочков, длина черешка и площадь листьев) по длине осе-

вого побега существенно изменяются (рис. 1). Восходящей кривой выражается отношение длины верхушечного и боковых листочков к их ширине. Это отношение последовательно увеличивается от нижних листьев к верхним. Листочки нижних листьев имеют почти округлую форму, отношение их длины к ширине выражается величинами порядка 1,0—1,2. Листочки верхних листьев побегов удлиненно-продолговатые, длина их превышает ширину в 3—4 раза. Эти ярусные изменения у различных растений, очевидно, выражаются по-разному. Так, для некоторых видов семейства лютиковых А. Н. Бекетов (1858) установил одновершинную кривую отношений длины и ширины листовых пластинок.

Иначе, по сравнению с формой листочков, изменяется по ярусам длина черешка листьев, последовательно появляющихся на осевом побеге. Она изменяется по одновершинной кривой. У люцерны первого

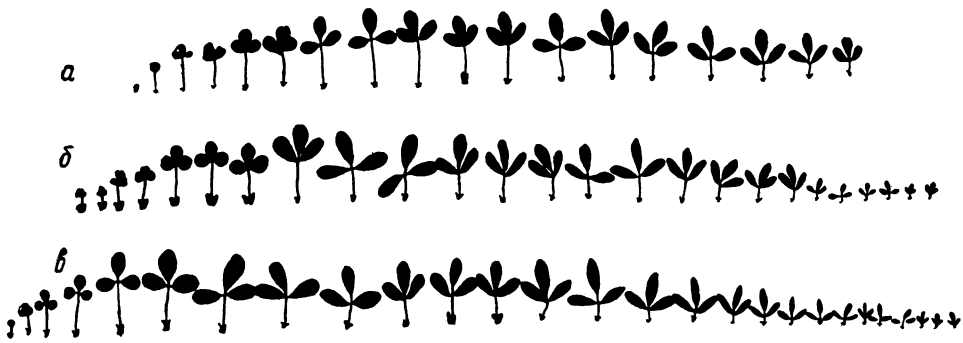


Рис. 1. Изменение морфологических признаков листьев по длине осевого побега люцерны разных лет жизни:
а — первого, *б* — второго, *в* — третьего.

года жизни максимальная длина черешка отмечена у второго сложного листа, где она достигает 23,6 *мм*. У растений последующих лет жизни увеличение длины черешка происходит до четвертого-пятого сложного листа, где она достигает 30,4 *мм* у листьев растений второго года жизни, и 33,8 и 32,8 *мм* — на третьем и четвертом году. У последующих листьев длина черешка постепенно убывает и в последних ярусах составляет всего несколько миллиметров. Аналогичное изменение впервые отметил для некоторых видов лютиков А. Н. Бекетов (1858).

По одновершинной кривой происходит и изменение площади листьев осевого побега. Нижние листья имеют минимальную площадь, которая у первого сложного листа побегов первого года жизни достигает 1,23 *см*^{2}, второго и последующих лет жизни, соответственно, 0,16; 0,16 и 0,39 *см*^{2}. Максимальная величина площади листьев у растений первого года жизни приходится на лист шестого яруса, у растений последующих лет жизни она соответственно смещается на восьмой-девятый ярусы. На первом году жизни растения максимальная площадь листа осевого побега превышает минимальную в 7 раз, на втором году — в 36 раз, а на третьем и четвертом, соответственно, в 53 и 23 раза.

ИЗМЕНЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТЬЕВ

По длине осевого побега изменяются не только морфологические, но и анатомические особенности листьев: форма и размеры клеток эпидермиса, столбчатой и губчатой паренхимы, количество устьиц и величина их замыкающих клеток.

Эпидермис люцерны состоит из одного слоя плотно сомкнутых клеток с сильно извилистыми оболочками. У побегов всех возрастов от листьев нижних ярусов к верхним уменьшаются размеры эпидермальных клеток, но одновременно увеличивается количество их на единицу поверхности (таблица). Наиболее интенсивен этот процесс у осевого побега первого года жизни растения, когда величина клеток эпидермиса листа 18-го яруса в 1,5 раза меньше эпидермальных клеток семядолей.

Изменение размеров клеток эпидермиса по ярусам сопровождается изменением их формы. Извилистость боковых стенок постепенно уменьшается и на листьях верхних ярусов почти исчезает (рис. 2). Уменьшение размеров клеток обусловливает увеличение их количества на единицу поверхности листа. Ярусное изменение проявляется и в строении устьичного аппарата листьев люцерны (см. таблицу). Листья верхних ярусов в сравнении с нижними имеют большее количество устьиц на единицу поверхности. В среднем за все годы наблюдений количество устьиц, приходящееся на единицу поверхности листьев 18—20-го ярусов почти в два раза больше, чем на листьях второго-четвертого.

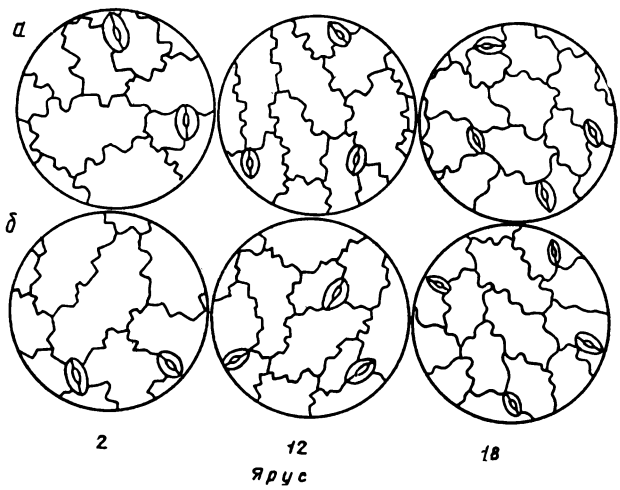


Рис. 2. Нижний эпидермис листьев различных ярусов осевого побега люцерны разных лет жизни:
а — первого, *б* — четвертого.

Размеры замыкающих клеток устьиц листьев, различных ярусов изменяются обратно пропорционально количеству устьиц на единицу площади. Семядоли имеют самые крупные устьица с размером замыкающих клеток 40,8 *мк*. Устьица верхних листьев несколько уменьшаются. Следует отметить, что величина замыкающих клеток устьиц является устойчивым признаком. Статистическая обработка материала показала, что средняя ошибка по всем вариантам опыта колеблется в пределах ±0,1—±0,5.

По длине осевого побега существенно изменяется также жилкование листьев и строение мезофилла (см. таблицу). У листьев растений всех возрастов от нижних ярусов к верхним увеличивается длина жилок, приходящаяся на единицу поверхности. В среднем со второго до 20-го яруса она увеличивается вдвое.

Мезофилл листа люцерны состоит из клеток палисадной и губчатой паренхимы. Палисадная паренхима листьев всех ярусов, как правило, двухслойная. Но листья нижних ярусов иногда содержат лишь один слой, а листья верхних ярусов — три слоя палисадных клеток. Значительно резче выражено ярусное изменение размеров клеток палисадной ткани. Общая тенденция этих изменений выражается в уменьшении величины клеток от нижних ярусов листьев к верхним.

Характер изменения губчатой паренхимы несколько иной, чем палисадной. Число слоев губчатой паренхимы заметно возрастает от нижних ярусов листьев к верхним. Листья 18—20-го ярусов имеют обычно

Изменение анатомической структуры различных ярусов листьев осевого побега люцерны
(среднее за четыре года)

Показатель	Ярус (*снизу вверх*)										
	семядоли	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20
Количество клеток эпидермиса на 1 *мм*²	433±30,6	517±12,6	559±17,3	554±9,8	526±14,5	612±14,5	634±9,1	688±12,9	792±14,7	946±26,2	909±22,3
Наибольший диаметр клеток эпидермиса, *мк*	81,2±0,3	79,6±0,7	790±0,7	71,8±0,6	62,8±0,5	57,2±0,5	55,7±0,4	61,9±0,5	64,3±0,5	61,4±0,6	61,6±0,8
Количество устьиц на 1 *мм*²	103±6,2	95±4,0	109±3,8	129±5,6	143±4,2	150±4,4	176±4,8	163±4,1	171±6,7	191±5,7	191±7,6
Наибольший диаметр замыкающих клеток устьиц, *мк*	40,8±0,3	29,2±0,2	28,6±0,2	28,4±0,2	26,8±0,1	25,2±0,1	25,2±0,1	27,5±0,1	26,3±0,1	26,7±0,1	26,1±0,5
Наибольший диаметр клеток полисадной паренхимы, *мк* . . .	—	44,8±0,2	—	36,5±0,3	41,6±0,3	38,6±0,2	36,9±0,3	—	—	33,5±0,1	—
Наибольший диаметр клеток губчатой паренхимы, *мк* . . .	—	29,6±0,2	—	24,6±0,1	23,5±0,1	21,4±0,2	21,6±0,1	—	—	22,9±0,2	—

пять-шесть слоев губчатой паренхимы, тогда как листья второго яруса — три-четыре слоя. Изменение размеров клеток губчатой паренхимы своеобразно: максимальные размеры — у листьев второго яруса, в восьмом-двенадцатом ярусах наблюдается уменьшение размеров клеток, а в 18-м — некоторое увеличение.

Н. П. Кренке (1940) считал, что ярусное изменение листьев выражается, как правило, одновершинной кривой. Наши наблюдения показывают, что различные морфолого-анатомические признаки листьев осевого побега выражаются по-разному. Например, длина черешка и площадь листьев изменяются по одновершинной кривой. Ярусное изменение соотношения длины и ширины листочков, количество эпидермальных клеток и устьиц на единицу поверхности выражаются восходящей, а изменение размеров клеток эпидермиса, замыкающих клеток устьиц и палисадной паренхимы — нисходящей кривой.

Следует отметить, что изменение анатомических показателей, характеризующих листья разных ярусов, хотя и имеет общую тенденцию к возрастанию или уменьшению, происходит не плавно. В исследованиях В. Заленского (1904) для большинства изученных объектов установлено изменение анатомических признаков по плавной линии, хотя и отмечено, что в ряде случаев из этого правила имеются исключения. Это, очевидно, связано с тем, что большая часть растений исследовалась осенью, когда нижние листья отмирали, а из оставшихся изучались не все. Многовершинный характер кривой изменения анатомических показателей листьев различных ярусов отмечен в исследованиях С. А. Пайзиевой (1962). По-видимому, многовершинный характер кривой, выражающий изменения тех или иных признаков листьев различных ярусов, не является редким исключением.

Таким образом, листья верхних ярусов монокарпических побегов характеризуются резко выраженной ксероморфной структурой — мелколистностью, мелкоклетностью, большим количеством устьиц и усиленной иннервацией. Выдвигаются различные объяснения этого явления: действие отводящих токов (Wisner, 1889; Заленский, 1904); влияние на вновь появляющиеся листья старых по возрасту нижних листьев (Казарян, 1959); постоянный отток ассимилятов из листа к репродуктивным органам (Сисакян, 1954). Н. П. Кренке (1940) связывает изменение признаков листьев побега с возрастом последнего. По Д. А. Сабинину (1963), различие членов морфогенетического ряда вегетативных образований объясняется изменением обеспеченности клеток верхушечной меристемы нуклеиновыми кислотами. По-видимому, ярусное изменение листьев побега обусловливается не одним, а целым рядом взаимосвязанных внутренних факторов, как на это указывают некоторые исследователи. И. Г. Серебряков (1952) считает, что изменение листьев в пределах годичного побега определяется комплексом факторов онтогенетического, экологического и, возможно, исторического порядка. Аналогичное мнение высказывает и С. О. Гребинский (1961).

Монокарпические побеги люцерны разных лет жизни являются побегами разных порядков. В первый год жизни осевой побег развивается из зародышевой почки семени и является побегом первого порядка. В последующие годы осевые побеги развиваются из почек возобновления, заложенных в базальной части отмерших побегов, и, следовательно, представляют собою побеги $n+1$ порядка. Однако общие черты морфологической структуры и ярусное изменение морфологических и анатомических признаков листа проявляется у них в общем одинаково. Это служит подтверждением того, что почки возобновления в процессе заложения и формирования претерпевают омоложение и качественно от-

личаются от обычных боковых почек, из которых развиваются побеги ветвления. В результате этого побеги возобновления по особенностям строения сближаются с побегами, развивающимися из семян, и существенно отличаются от побегов ветвления, хотя имеют с последними одинаковую морфологическую природу. Рис. 1 показывает, что изменение морфологических признаков листьев осевых побегов первого и последующих лет жизни выражается одновершинной кривой с хорошо развитыми восходящей и нисходящей ветвями. У побегов ветвления восходящая ветвь кривой выражена слабо или совершенно отсутствует.

В структуре смежных поколений монокарпических побегов проявляются не только черты сходства, но и различие. Каждое последующее поколение отражает возрастные изменения всего растения в целом. Постепенно накапливающиеся количественные и качественные изменения определяют старение растения, которое связано со всеми явлениями в организме, в том числе и с изменением общей морфологической структуры последующих поколений монокарпических побегов, из которых складывается ход большого цикла развития травянистых поликарпиков. Поэтому следовало ожидать, что в ряде смежных поколений монокарпических побегов должны проявиться изменения, характеризующие не только частный, но и общий возраст побега. Люцерна — растение многолетнее, продолжительность жизни ее может колебаться от 10 до 25 лет. Поэтому наблюдения за четырехлетними экземплярами, разумеется, не дают полной картины возрастного изменения структуры побегов.

Таким образом, морфолого-анатомические признаки листьев по длине осевого побега люцерны существенно изменяются. Признаки, характеризующие ярусное изменение листьев осевого побега, имеют различное выражение. Изменение длины черешка и площади листьев выражается одновершинной кривой; соотношение длины и ширины листочков и интенсивности жилкования — восходящей кривой, а ярусное изменение величины клеток эпидермиса, замыкающих клеток устьиц и палисадной паренхимы — нисходящей. Общее направление этих изменений — усиление ксероморфной структуры расположенных выше листьев.

Независимо от того, что осевой побег люцерны в первый год жизни развивается из семени, а в последующие годы из почек зоны кущения, морфолого-анатомическая структура их листьев изменяется аналогичным образом.

ЛИТЕРАТУРА

Бекетов А. Н. О морфологических отношениях листовых частей между собой и со стеблем.— Ж. М-ва народного просвещения, третье десятилетие. Спб., 1858.

Бровцина В. Л. Влияние орошения на фазы роста клеток в листьях яровых пшениц.— Орошение сельскохозяйственных культур Центральной черноземной полосы РСФСР, вып. 1. М., Изд.-во АН СССР, 1962.

Гребинский С. О. Рост растений. Львов, Изд-во Львовского ун-та, 1961.

Дмитриева Л. В. Изменение анатомической структуры листа люцерны тяньшаньской в условиях культуры.— Бюлл. Гл. бот. сада, 1959, вып. 33.

Заленский В. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изд. Киевского политехн. ин-та, 1904, т. IV, книга 1.

Казарян В. О. Физиологические основы онтогенеза растений. Ереван, Изд-во АН Арм. ССР, 1959.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., Сельхозгиз, 1940.

Куперман Ф. М. Современное состояние и очередные задачи морфофизиологии растений.— Морфогенез растений, т. 1. Изд-во МГУ, 1961.

Мокеева Е. А. Люцерна синяя *(Medicago sotiva L.)*. Ташкент, Изд-во Среднеазиатского ун-та, 1957.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1963.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., изд-во «Сов. наука», 1952.
Сметанникова А. И. К сравнительной физиологической характеристике некоторых видов люцерны.— Эксперим. бот., 1950, серия 4, вып. 7.
Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ, М., Изд-во АН СССР, 1954.
Пайзиева С. А. Морфолого-анатомическое исследование представителей родов *Cousinia* Cass и *Arctium* L. в их онтогенезе. (Автореф. канд. дисс.) Л., 1962.
Gupta B. Correlation of tissues in leaves I. Absolute veini selt humbers and absolutu veinlettermination humbers.— Ann. Bot., 1961 a, vol. 25, № 97.
Gupta B. Correlation of tissues in leaves. 2. Absolute stomatal humbers.— Ann. Bot., 1961 б, vol. 25, № 97.
Meada Eizo. Studis of the mechanism of leaf formation in the crop plants. I. Changes of Structure of succesive leaves in Wheat.— Proc. Crop. Sci. Soc. Japan, 1959, № 4.
Wisner J. Der absteidande Wasserstrom und dessem physiologische Bedeutung.— Bot. Z., 1889, Bd 47, H. 1.

Б. А. ВАКАР

ЗАМЕТКА О ПШЕНИЦЕ РОДА *HAYNATRICUM* ZHUK. И О ТЕЧЕНИИ У НЕЕ МЕЙОЗИСА

П. М. Жуковский в 1944 г. сделал первое сообщение о новом роде пшеницы *Haynatricum* Zhuk., который представляет собой спонтанный амфидиплоид. Амфидиплоид получен естественным скрещиванием между полбой *(Triticum dicoccum farum* Al.) и гайнальдией *(Haynaldia villosa* Schur.) и выявлен в Тимирязевской сельскохозяйственной академии (Жуковский, 1944).

Растения рода *Haynatricum* Zhuk. представлены скороспелыми яровыми формами, сильно покрытыми восковым налетом; колос длинный, сжатый с лицевой стороны, плотный, остистый, голубоватой окраски, еще до созревания распадается на составляющие его колоски. Зерновки некрупные, удлиненные, узкие, на изломе стекловидные, пленчатые, трудно вымолачиваемые.

С практической точки зрения растения рода *Haynatricum* Zhuk. интересны тем, что устойчивы к поражению пыльной и твердой головней, мучнистой росой и отличаются слабой поражаемостью бурой ржавчиной. Непосредственное введение в культуру *Haynatricum,* однако, исключено по причине пленчатости зерна, ломкости колоса и трудной обмолачиваемости. Для получения от этого рода ценных, устойчивых к грибным болезням сортов пшеницы должна быть проведена большая селекционная работа.

В первую очередь, необходимо выяснить, насколько плодовиты растения, так как плодовитость определяет собой урожайность. Последняя, завися от многих условий, в частности от природы растений, нередко у гибридных форм определяется и течением мейоза при спорообразовании.

У амфидиплоидных гибридов мейозис обычно протекает сбалансированно, и плодовитость их приближается к нормальной. Однако, как показали исследования ржано-пшеничных амфидиплоидов, у амфидиплоидных гибридов нередки и разного рода нарушения в ходе мейоза, которые способны приводить к пониженной плодовитости. Пониженной оказалась плодовитость и у амфидиплоидных растений рода *Haynatricum.* При испытании в ботаническом саду Уральского университета летом 1964 г. у них обнаружена довольно значительная чреззерница.

В связи с этим была поставлена задача проследить у *Haynatricum* течение мейозиса и проверить, является ли этот род действительно амфидиплоидным.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследовались растения рода *Haynatricum* Zhuk., выращенные из семян, полученных от лаборатории пшениц ВИРа.

Семена были высеяны весной 1964 г. в ботаническом саду Уральского университета. Для исследования микроспорогенеза молодые колосья растений *Haynatricum* фиксировались в смеси 96%-ного спирта с ледяной уксусной кислотой в отношении 3:1 (фиксаж Карнуа). После 12—24-часовой фиксации в этом растворе колосья переносились в 70%-ный спирт для длительного хранения и затем исследовались на течение мейоза. С этой целью из колосков вынимались тычинки и их пыльники раздавливались на предметном стекле в уксуснокислом кармине: приготовленные таким образом препараты просматривали в микроскоп с применением масляной иммерсии (окуляр 15х, объектив 90х). Рисунки фаз мейоза схематизированы.

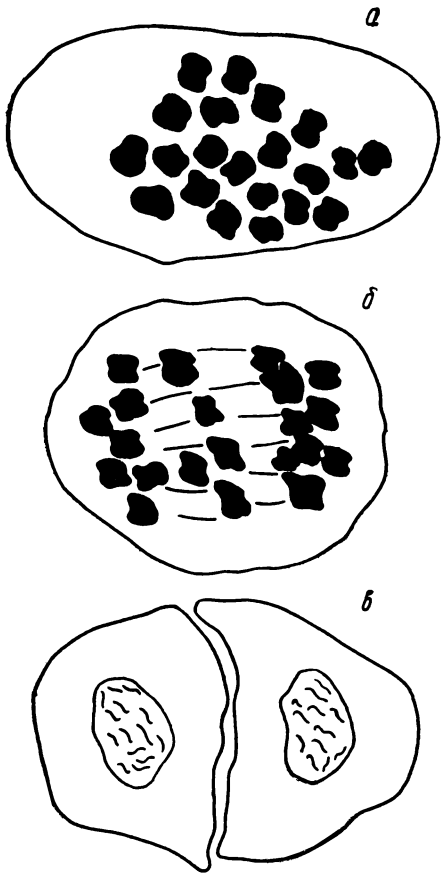


Рис. 1. Мейотическое деление.

а — метафаза первого деления. Видны бивалентные хромосомы — их 21 (*вид с полюса*); *б* — анафаза первого деления, видны отстающие хромосомы (*вид сбоку*); *в* — диада нормального вида (*вид сверху*).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде всего необходимо было установить число хромосом. Стерильность колосьев у выращенных растений была довольно значительной, и этот факт внушал некоторое сомнение, действительно ли *Haynatricum* является амфидиплоидным гибридом. Однако подсчет хромосом в метафазах первого мейотического деления ясно показал наличие у *Haynatricum* 21 бивалентной хромосомы (рис. 1,*а*). Униваленты отсутствовали и не были отмечены ни в одной из метафаз первого деления, причем метафаз, в которых ясно подсчитывались хромосомы, было достаточно много, именно 16. Уже из этих наблюдений можно с уверенностью сказать, что гибрид *Triticum dicoccum farum* Al. × *Haynaldia villosa* Schur., названный *Haynatricum* Zhuk., является амфидиплоидом.

Поведение хромосом в анафазах первого мейотического деления в большинстве случаев было совершенно нормальным, хотя все же изредка наблюдались небольшие отклонения в виде отстающих хромосом (см. рис. 1,*б*). Надо полагать, что отстающие хромосомы в конечном итоге «догоняли» остальные, двигавшиеся синхронно к полюсам веретена и вместе с последними принимали участие в формировании дочерних ядер. По крайней мере, лиады всегда имели нормальный вид; никогда не было отмечено в них дегенерирующих хромосом или, тем более, микроядер (рис. 1,*в*).

Метафазы второго мейотического деления при наблюдении сбоку нередко показывали отстающие хромосомы, но у большинства телефаз второго деления был нормальный вид, то есть к концу второе деление «выправлялось». В двух случаях удалось видеть метафазы второго деления с полюса и подсчитать в них хромосомы — их было в каждой из диадных клеток по 21 (рис. 2, б).

В конечном итоге мейоз протекал так, как он протекает у «чистых видов», то есть нормально. Только очень редко можно было видеть ненормального вида «тетрады», клеток в которых было не четыре, а пять, с неодинаковыми по размерам ядрами и микронуклеусами (см. рис. 2, *б*, *в*) и др. Пыльца, однако, имела вполне нормальный вид и, очевидно, была вполне фертильной.

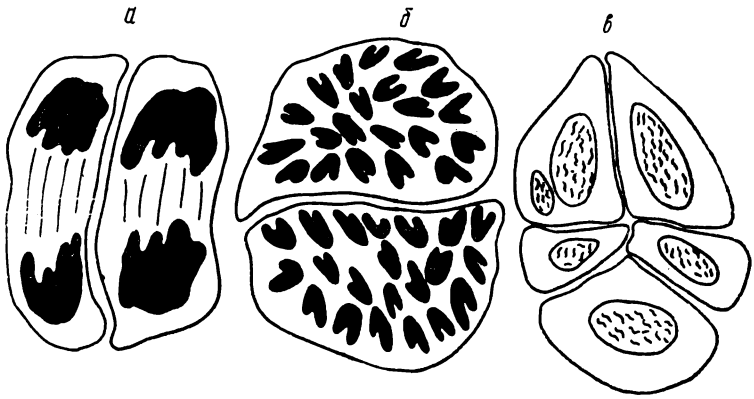


Рис. 2. Мейотическое деление.

а — телофаза нормального вида, странствующие хромосомы отсутствуют (*вид сверху*); *б* — метафаза второго мейотического деления, в каждой клетке диады видно по 21 хромосоме (*вид сверху*); *в* — ненормального вида «тетрада», состоит из пяти клеток—пентада.

В заключение следует упомянуть, что еще в 1930 г. Чермак (Tschermak, 1930) сообщил о получении им фертильного гибрида между *Triticum turgidum* L. и *Haynaldia villosa* Schur. (последний вид поименован как *Triticum villosum*). Гибрид этот, как показали исследования Блейера (Bleier, 1930), оказался амфидиплоидом. Чермак назвал его *Triticum turgidovillosum*. Подробное цитологическое исследование этого плодовитого гибрида дано в работах Берга (Berg, 1934 а и б). Как и *Haynatricum* П. М. Жуковского, гибрид был результатом скрещивания 28-хромосомной пшеницы (однако, не *Triticum dicoccum*, а *Triticum turgidum*) и 14-хромосомного вида *Haynaldia villosa* Schur.=*Triticum villosum* и также обладал соматическим числом хромосом $2n=42$. Редукционное деление и у него в общем протекало нормально, и лишь изредка наблюдались небольшие уклонения от нормы.

ВЫВОДЫ

Гибрид *Triticum dococcum farum* Al. ($2n=28$)×*Haunaldia villosa* Schur. ($2n=14$), которому было присвоено наименование *Haynatricum* Zhuk., является амфидиплоидом, соматическое число хромосом которого равно 42.

2. Как в первой, так и во второй метафазах мейотических делений наблюдалась 21 хромосома, причем в метафазе первого деления все хромосомы были бивалентными.

3. В общем и целом, весь мейоз протекает правильно. Встречаются иногда отклонения в виде отстающих хромосом в анафазах и в виде пентад вместо тетрад или тетрады с микроядрами, но эти неправильности настолько редки, что не отражаются сколько-нибудь существенно на фертильности пыльцы, имеющей вполне нормальный вид.

4. Сравнение *Haynatricum* Zhuk. с родственным ему *Triticum turgidovillosum* показывает полное сходство этих двух амфидиплоидов как в числе хромосом, так и в течении у них мейоза при микроспорогенезе, которое является в общем нормальным и в обоих гибридах приводит к их фертильности.

ЛИТЕРАТУРА

Жуковский П. М. Этюды в области гибридизации.— Тр. ТСХА, 1944. т. 6.

Жуковский П. М. и др. Пшеница в СССР. (Глава «Создание культурных типов 42-хромосомных пшениц, устойчивых к болезням».) М.—Л., Сельхозгиз, 1957.

Berg K. H. Cytologische Untersuchungen an *Triticum turgidovillosum* und seinen Eltern.— Zs. Indukt. Abst. Vererb., 1934a, Bd 67, H. 2.

Berg K. H. Cytologische Untersuchungen an den Bastarden des Triticum turgidovillosum und an einer F_1 *Triticum villosum*. III. Weitere Studien am fertilen konstanten Artbastard *Triticum turgidovillosum* und seinen Verwandten.— Zs. Indukt. Abst. Vererb., 1934б, Bd 68, H. 1.

Bleier H. Cytologie von Art- und Gattungsbastarden des Getreides.— Der Züchter, 1930, Bd 2, H. 1.

Tschermak E. V. Neue Beobachtungen am fertilen Artbastard Triticum turgidovillosum.— Ber. d. Deut., Bot. Ges., 1930, Bd 48, H. 12.

Г. В. ЗУЕВА

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МЕЙОЗА И ПШЕНИЧНО-РЖАНЫХ АМФИДИПЛОИДОВ 31АД-72 И АД-129

Пшенично-ржаные амфидиплоиды 31АД-72 и АД-129 получены в Научно-исследовательском институте земледелия центральных районов нечерноземной полосы европейской части СССР с применением колхицина. Целью получения пшенично-ржаных амфидиплоидов является выведение высокоурожайных сортов растений пшеничного типа для продвижения культуры озимой пшеницы в областях с суровыми зимами (Писарев, 1960; Пирасев и Жилкина, 1963).

В 1962 г. на опытном участке ботанического сада Уральского государственного университета им. А. М. Горького высеяны некоторые пшенично-ржаные амфидиплоиды, полученные от В. Е. Писарева. Для цитологического изучения взяли озимые пшенично-ржаные амфидиплоиды 31АД-72 и АД-129: первый произошел от скрещивания озимой пшеницы Лютесценс 329 с озимой рожью Житкинская из Читинской области, имеет соматическое число хромосом, равное 56; второй в качестве материнского растения имеет амфидиплоид 31АД-72, а в качестве отцовского — яровой амфидиплоид 25АД-20, с соматическим числом хромосом, равным тоже 56. Изучаемые амфидиплоиды являются константными формами пшеничного типа. Зерно характерного амфидиплоидного типа, но зерновки несколько хуже выполнены, чем у пшеницы. Следует отметить бóльшую мощность амфидиплоидного растения АД-129, чем 31АД-72, причем у последнего встречается чреззерница и даже полностью стерильные колосья. Существует корреляция между снижением плодовитости и нарушениями в мейозе. При этом главной причиной частичной стерильности является появление анеуплоидных гамет, то есть гамет с лишними или недостающими хромосомами.

Для изучения мейоза служили пыльники, которые фиксировались в утренние часы смесью Корнуа и после 6—12 *ч* фиксации переводились в 96-градусный спирт. Исследования проводились на ацетокарминовых временных препаратах с зарисовкой при помощи рисовального аппарата ПА-4. При исследовании главное внимание было обращено на поведение хромосомного аппарата в метафазе I, анафазе I, диадах, метафазе II, анафазе II, тетрадах.

В метафазах первого мейотического деления на пластинках можно было наблюдать по 28 бивалентных хромосом у обоих амфидиплоидов, что должно было бы обеспечить нормальный микроспорогенез, однако во всех фазах мейоза наблюдались нарушения, которые для амфидиплоидов 31АД-72 и АД-129 были различного рода. Анализ нарушений по фазам показывает, что у 31АД-72 в метафазе I биваленты не все ле-

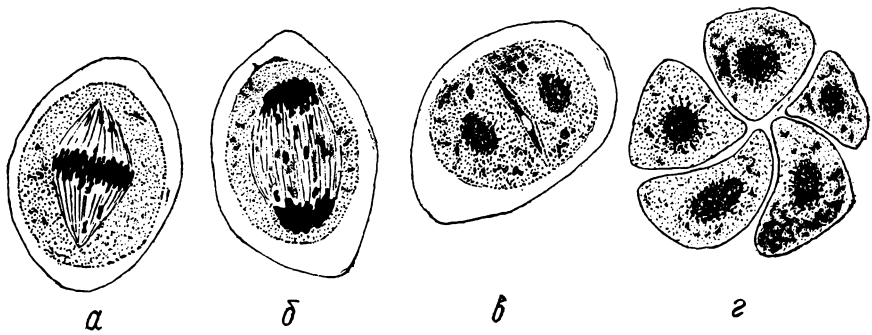


Рис. 1. Нарушения мейоза у амфидиплоида 31АД-72.
а — в метафазе; *б* — в анафазе; *в* — образование микроядер в диаде; *г* — образование пентады.

жат в экваториальной плоскости веретена, а и вне ее (рис. 1, *а*). В анафазе I нередко наблюдается асинхронное расхождение бивалентов к полюсам (рис. 1, *б*). Отставшие хромосомы в телофазе успевают обычно подтянуться к полюсам и образуют нормальные ядра диад; иногда, не успев подтянуться к полюсам, они выбрасываются в плазму, где образуют микронуклеусы или дегенерируют (рис. 1, *в*). Ядро, составленное из разных хромосомных элементов (бивалентов, унивалентов) делится на втором этапе мейоза также с нарушениями. Хотя в метафазе обычно наблюдается довольно синхронное расположение хромосом на экваторе веретена, однако нередко присутствуют одна-две отставшие хромосомы на полюсах, а иногда наблюдаются хромосомы, выброшенные в протоплазму вне фигуры веретена. В анафазе II отставшие хромосомы задерживаются на экваторе. В тетрадах они образуют микроядра или, обособляясь вместе с протоплазмой, пентады и гексады (рис. 1, *г*). В молодой пыльце видны одно-два микроядра, в развитой пыльце они рассасываются в протоплазме, причем пыльца с анеуплоидным ядром даже не развивается, остается со сморщенной плазмолизированной протоплазмой и оказывается стерильной.

Мейоз у амфидиплоида 31АД-72 протекает нарушенно, но не в такой степени, чтобы влиять на фертильность амфидиплоида. Иногда наблюдались резкие различия в ходе мейоза у отдельных цветков колоса. Это дает возможность предположить, что течение мейоза у гибридных растений зависит от условий среды. В ряде работ указывается, что повышенная температура нарушает течение мейоза и тем самым вызывает стерильность пыльцы (Авдулов, 1937а и б; Вакар, 1935а, б). Опыты В. Ф. Любимовой (1958, 1960) показывают, что высокая температура в период мейотического деления ведет к нарушениям мейоза: появля-

ются отстающие хромосомы, микроядра в диадах, тетрады, пентады и абортивная пыльца. Таким образом, степень стерильности и фертильности гибридов зависит не только от генетической близости скрещиваемых форм, но и от условий среды, при которых протекает мейоз.

Цитологическое изучение мейоза показало, что нарушения, которые встречаются у 31АД-72, имеются и у АД-129. Особенность нарушений мейоза у амфидиплоида АД-129 состоит в том, что хромосомы отходят к третьему полюсу, образуя трехполюсную фигуру деления (рис. 2, *а*). В этом случае сразу после первого деления образуется пыльца (рис. 2, *б*, *в*). Если же трехполюсной фигуры деления ядра нет, то деление имеет оба этапа, но в тетрадах образуется много микроядер, которые долгое время сохраняются в молодой пыльце (рис. 2, *г*). Нарушений в мейозе

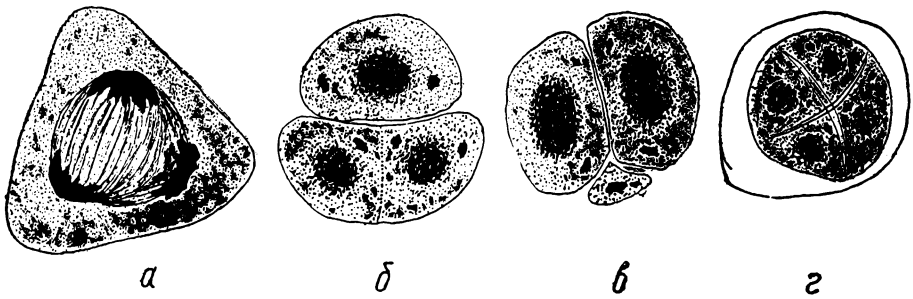


Рис. 2. Нарушения мейоза у амфидиплоида АД-129.
а — трехполюсная фигура деления; *б*, *в* — образование триады; *г* — микроядра в молодой пыльце.

у амфидиплоида АД-129 значительно больше, чем у 31АД-72. В генетическом отношении амфидиплоид АД-129 должен быть с довольно сбалансированным хромосомным аппаратом. У АД-129 имеются два гомологичных генома: *ABCS* — озимого амфидиплоида 31АД-72 и *ABCS* — ярового амфидиплоида 25АД-20. Несбалансированность мейоза у амфидиплоида АД-129 можно объяснить различием в ритме и темпе деления ядра родительских форм при полной идентичности их геномов. Ритм деления стоит в определенной связи с суточным освещением, темп — с окружающей температурой. Оба эти фактора должны быть различны для озимых и яровых форм. Наличием трехполюсных фигур деления ядра у АД-129, а также диад и триад без последующего второго этапа мейоза можно объяснить явление расщепления гибрида. Пшенично-ржаные амфидиплоиды, как и пшеница, являются самоопылителями, потому что в геноме амфидиплоидов доминируют геномы пшеницы; рожь, как перекрестник, сильно страдает от самоопыления, поэтому геном ржи влияет на остальные геномы амфидиплоида. Это влияние ясно видно на цветках АД-129, которые длительное время остаются в раскрытом состоянии.

Нарушения нормального течения мейоза могут быть не только причиной, но и следствием очень глубоких и сложных физиологических и биохимических процессов, происходящих при этом. Гистохимические исследования (Поддубная-Арнольди, 1960, 1964) показывают, что пыльца фертильных и стерильных гибридов отличается не только морфологически, но и физиологически: у стерильных гибридов почти нет пластид, очень слабая положительная реакция на аскорбиновую кислоту, отрицательная реакция на крахмал. В работах, посвященных изучению мейоза у пшенично-ржаных амфидиплоидов (Федорова, 1963; Шкутина и др., 1964), в отношении амфидиплоидов 31АД-72 и АД-129 ука-

зываются описанные выше нарушения, но не отмечается различий в нарушениях, которые в некоторой степени могут объяснить причины нарушений процесса мейоза. Изучение показало:

1. Несбалансированность процесса мейоза у амфидиплоидов 31АД-72 и АД-129 зависит не только от их генетической структуры, но также в значительной степени и от условий внешней среды (температуры, влажности, освещения).

2. Большие нарушения в течение мейоза вносит самонесовместимость ржи как перекрестника.

3. Несбалансированность мейоза у амфидиплоида АД-129 можно объяснить различием в ритме и темпе мейоза у родительских форм.

4. Фертильность амфидиплоидов 31АД-72 и АД-129 все же не настолько понижена, чтобы препятствовать отбору среди них форм, достаточно плодовитых для выведения высокоурожайных и зимостойких сортов растений пшеничного типа.

ЛИТЕРАТУРА

Авдудов Н. П. Поведение ржано-пшеничных амфидиплоидов в скрещиваниях.— Работы по цитологии культурных растений. (Сб. тр. Саратовской селекц. оп. станции.) М.—Л., Изд-во Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1937а.

Авдулов Н. П. Течение мейоза у F_1 гибридов *Triticum vulgare*×*Secale montanum* и его зависимость от генотипа и внешних условий.— Работы по цитологии культурных растений. (Сб. тр. Саратовской селекц. оп. станции.) М.—Л., Изд-во Всесоюз. акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1937б.

Вакар Б. А. Цитологическое исследование константных пшенично-ржаных гибридов.— Тр. Омского ин-та сельского хозяйства, 1935а, т. 59.

Вакар Б. А. Цитология пшенично-ржаных гибридов. Омское гос. изд-во, 1935б.

Любимова В. Ф. Влияние температуры и влажности воздуха на образование фертильной пыльцы, растрескивание пыльников и озерненность у гибридов, обладающих пониженной плодовитостью.— Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М., Изд-во АН СССР, 1958.

Любимова В. Ф. Вопросы стерильности и пониженной фертильности гибридных растений.— Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз, 1960.

Писарев В. Е. Селекция высокобелковых и сильных пшениц.— Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз, 1960.

Писарев В. Е. и Жилкина М. Д. Использование полиплоидии в перестройке геномного состава мягкой пшеницы.— Селекция и семеноводство, 1963, т. 28, № 1.

Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриология гибридов некоторых покрытосеменных растений.— Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз, 1960.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., изд-во «Наука», 1964.

Федорова В. Ф. Эмбриология пшенично-ржаных амфидиплоидов. (Автореф. канд. дисс.) М., 1963.

Шкутина Ф. М., Шепелев В. М., Хвостова В. В. Изучение плодовитости и особенности мейоза у пшенично-ржаных амфидиплоидов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1964, т. 59, вып. 1.

Т. П. ГЛАВАЦКАЯ

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У 56- И 42-ХРОМОСОМНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ

В последние годы в нашей стране и за рубежом появились работы, посвященные изучению морфологической природы мужского гаметофита пшеницы, кукурузы и других покрытосеменных растений. В настоящее время опубликовано уже много материалов по изучению микроспорогенеза у пшенично-пырейных гибридов (ППГ) разного хромосомного

состава, но все они касаются главным образом исследования течения мейоза и деления ядра в микроспоре. В этих работах не уделяется внимания исследованию морфологии развивающихся пыльников в процессе микроспорогенеза, не выясняется, в каком направлении идут изменения в пыльниках гибридных растений.

Мы пытались несколько расширить знания по морфологии развивающейся спорогенной ткани и пыльцевых зерен у пшенично-пырейных гибридов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Гибридные растения ППГ-1684 озимого типа, яровых ППГ-Восток, 172 и 173 выращивали в ботаническом саду Уральского университета. Материал фиксировали в июне — июле 1964 г. в фиксаторе Карнуа (3:1). В качестве красителя временных препаратов использовали уксуснокислый кармин. По данным Главного ботанического сада СССР, где получены константные сорта ППГ-Восток, ППГ-172 и ППГ-173, эти гибриды содержат в соматических клетках 42 хромосомы, и растения имеют пшеничный облик. Наши исследования ППГ-1684, полученного Я. А. Шнайдерманом (1960), показали наличие 56 хромосом в соматических клетках. Этот гибрид несет признаки пырея.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мы не ставили себе цель проследить заложение тычинок в цветках гибридов, но, по всей вероятности, у озимого гибрида это происходит в начале июня, так как с 12 июня в некоторых цветках уже можно было наблюдать дифференцированные тычинки с ясно выраженной спорогенной тканью. У яровых гибридов дифференцированные тычинки были зафиксированы в последних числах июня и начале июля, следовательно, тычиночные бугорки закладывались в колосках, вероятно, в середине июня.

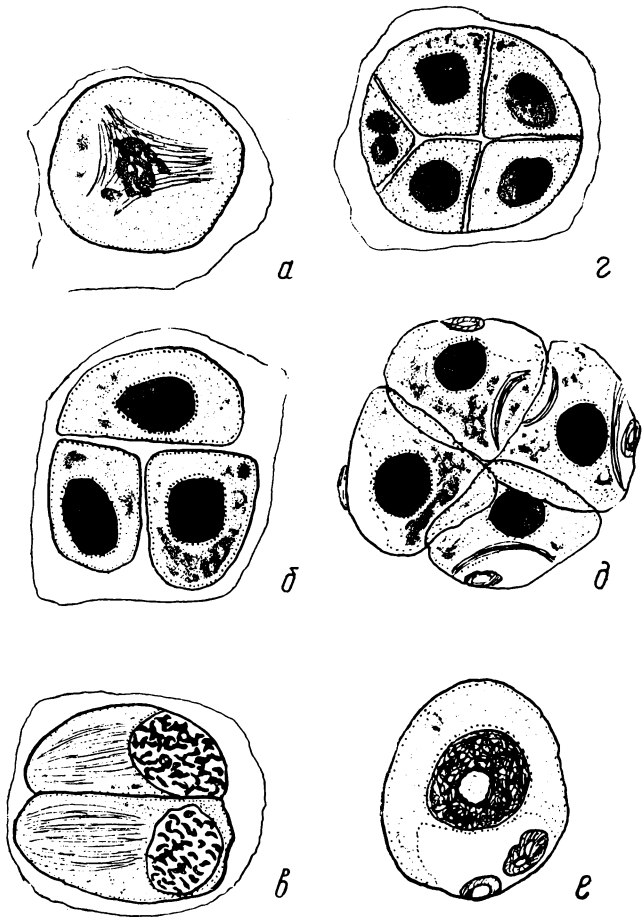
Известно, что в процессе дифференциации тканей в пыльниках археспориальные клетки делятся митотически. С развитием пыльника митотические деления клеток археспория полностью прекращаются, наступает период митотического покоя. В этот период археспориальные клетки изучаемых ППГ имеют угловатую форму и плотно прижаты друг к другу; заполнены густой, темноокрашенной цитоплазмой. Так же окрашено ядро, благодаря чему его трудно отличить от цитоплазмы. В ядре этих археспориальных клеток наблюдалось по нескольку ядрышек, структура ядра плотная.

На следующем этапе развития археспориальные клетки и их ядра быстро увеличиваются в размере, превращаются в материнские клетки пыльцы, в которых начинается редукционное деление. Клетки вступают в стадию профазы первого мейотического деления. Мы заметили, что клетки долго проходят эту стадию и как перед ее наступлением, так и в период профазы постепенно увеличиваются в размере.

Одновременно с периодом профазы в материнских клетках пыльцы первого мейотического деления мы наблюдали в тапетальном слое деление ядер, которое протекало обычным митотическим путем. Во время деления клеток тапетума клеточная перегородка не образовывалась и в результате деления ядра клетка получала два диплоидных дочерних ядра. Ядра тапетума сравнительно крупные, с большим количеством ядрышек (три — пять).

Мы наблюдали деление в группе клеток тапетума, непосредственно примыкающих к спорогенной ткани в середине длины пыльника, в то

время как остальные клетки тапетума были одноядерными. У кукурузы деление тапетальных клеток в пыльнике начинается, как правило, у основания пыльцевого гнезда и волной распространяется к его вершине. С. Н. Коробова (1962) предполагает, что это связано с наилучшим снабжением питательными веществами клеток тапетума у основания. У пшенично-пырейных гибридов неравномерное развитие клеток тапетума по



Особенности мейоза и формирование пыльцы у пшенично-пырейных гибридов.

а — трехполюсное веретено в метафазе I у ППГ-172; *б* — триада микроспор у ППГ-172; *в* — нарушения в образовании веретена и ядра в материнской клетке пыльцы ППГ-172; *г* — пентада микроспор у ППГ-1684; *д* — неразошедшаяся тетрада микроспор у ППГ-1684; *е*—трехпоровое пыльцевое зерно у ППГ-1684.

длине пыльника вполне согласуется с характером развития микроспороцитов в пыльнике и, по всей вероятности, также связано с различным питанием частей пыльника.

Характер мейотического деления у разных пшенично-пырейных гибридов имеет свои особенности, и, как правило, у константных форм в благоприятные климатические годы мейоз протекает нормально. Во всех четырех исследуемых гибридах встречаются в основном одни и те же нарушения, характерные для гибридов отдаленных скрещиваний: забегающие, отстающие и выброшенные за пределы веретена хромосомы, микронуклеусы в диадах, тетрадах и пыльце. Наиболее часты нару-

шения синхронности деления в клетках диады: в обеих половинках диады видны были разные фигуры деления.

Кроме нарушений общего характера, наблюдались и специфические, свойственные каждой гибридной комбинации. Для ППГ-172, 173 и Восток характерно образование в первом мейотическом делении трехполюсного веретена (рисунок, *а*). Так, из 350 клеток в метафазе I у ППГ-172 19 клеток, то есть 5,4%, имели трехполюсное веретено. В ППГ-173 было обнаружено с трехполюсным веретеном 49 клеток из 268, то есть 18,2%. У ППГ-Восток из 114 клеток с трехполюсным веретеном оказалось 15 (13,1%). В ППГ-1684 нарушения подобного рода не встретились совсем, хотя материал зафиксирован в те же дни, что и для упомянутых выше гибридов. Этот вид нарушения, очевидно, определяется генетической природой гибридов, тем более, что ППГ-172 и ППГ-173 имеют одинаковое гибридное происхождение и очень сходны по морфологическим признакам. При исследовании тетрад установлено, что клетки с трехполюсным веретеном приводят к образованию триад или тетрад с тремя ядрами при отсутствии ядра в четвертой клетке (рисунок, *б*).

У ППГ-172 и 1684 наблюдалось, как очень редкое явление, нарушение, при котором клетки диады, минуя второе деление, разъединяются и каждая из них образует молодое пыльцевое зерно. В такой молодой пыльцевой клетке, по всей вероятности, происходит эндомитоз, так как разделения клетки на две не наблюдалось, и у ППГ-172 были видны 42 хромосомы в ядрах молодых пылинок. У ППГ-172 наблюдалось в клетках диады смещение ядра к одному из полюсов клетки, в то время как хроматиновое веретено размещалось несколько ниже ядра или в стороне, огибая его (рисунок, *в*). Такого характера нарушения наблюдались в самых нижних или самых верних колосках колоса. Не исключено, что они связаны с более поздним развитием колосков, удаленных от центральной части колоса.

Редукционное деление заканчивается образованием тетрад микроспор с сильно утолщенной оболочкой. Заслуживает внимания тот факт, что толщина оболочек тетрады и материнских клеток пыльцы заметно больше в гибридах пшеничного типа, чем пырейного. Т. Б. Батыгина (1962) указывает, что сильно утолщенная материнская оболочка микроспороцитов характерна для пшеницы. Очевидно, этот признак пшеницы по-разному наследуется пшенично-пырейными гибридами.

По мере созревания тетрады наступает лизис оболочки и образуется четыре одноядерных микроспоры, из которых развиваются мужские гаметофиты. Наблюдались случаи, чаще у ППГ-1684 с нарушенным мейозом, когда в результате деления материнской клетки образовывалось не четыре, а пять-шесть микроспор (рисунок, *г*). По-видимому, это происходило вследствие отставания или выбрасывания из общего комплекса отдельных хромосом, которые сливались вместе, образуя маленькое ядро, окруженное цитоплазмой и оболочкой. Размеры материнской клетки при образовании пентад и гексад не менялись, и это приводило к уменьшению размеров пыльцевых зерен, а следовательно, к уменьшению в них питательных веществ, необходимых для развития гаметофита. Такие пыльцевые зерна, конечно, теряют жизнеспособность (Сладков, 1964). Отмечая подобные аномалии в развитии тетрад, П. Магешвари (1954) указывает, что такое явление встречается чаще в гибридах, характеризующихся высокой степенью стерильности, и пыльцевые зерна, возникающие таким путем, не жизнеспособны.

В период, когда микроспоры пшеницы и кукурузы начинают отделяться одна от другой, наблюдается лизис оболочки клеток тапеталь-

ного слоя, непосредственно примыкающих к материнским клеткам пыльцы (Лодкина, 1957; Коробова, 1962). Указывается даже на прекращение связи между клетками тапетума и материнскими клетками пыльцы в период окончания мейоза (Магешвари, 1954) и на полное разрушение клеток тапетума ко времени, когда микроспоры отделяются друг от друга. Напротив, наши исследования показали, что клетки двухъядерного и в меньшем количестве одноядерного тапетума существуют в полной целостности во все стадии формирования пыльцы, очевидно, способствуя усиленному питанию пыльцевых зерен в период их формирования. Более того, мы неоднократно замечали деление клеток тапетума в период деления материнских клеток пыльцы и формирования спор.

Выделившись из тетрады, микроспоры округляются, заметно увеличиваются в размерах. В этот период усиленно идет вакуолизация, то есть мелкие вакуоли микроспоры соединяются в одну большую вакуолю, оттесняющую ядро на периферию пыльцевого зерна. Положение ядра в процессе дифференциации микроспоры заметно варьирует; для каждой стадии пыльцы оно имеет определенное положение. В тетраде микроспор ядра располагаются в центре микроспор и равно удалены от центра тетрады. Иногда нам удавалось наблюдать неразошедшиеся тетрады с вполне развитыми споровыми клетками, в которых в наружной части располагалась вакуоля, в месте расположения поры, а ближе к центру тетрады — ядро (рисунок, *д*). На взаимообусловленное положение ядра и вакуоли в пыльцевых клетках пшеницы указывает Герасимова-Навашина (1951). И в зрелой пыльце пшенично-пырейных гибридов, как правило, вакуоля располагается в районе поры или группы пор, а ядро — чаще у противоположной стенки пыльцевого зерна. Видимо, такое положение поры и вакуоли в пыльце, как полагают Т. Б. Батыгина (1962) и В. А. Поддубная-Арнольди (1964), объясняется участием клетки в обмене веществ с окружающей средой.

Изучая пыльцу 42- и 56- хромосомных гибридов, мы обнаружили, что 42-хромосомные гибриды, как и пшеница, имеют преимущественно однопоровую пыльцу, реже двухпоровую (2—7% от общего количества просмотренных пыльцевых клеток). Иную картину показал ППГ-1684, содержащий в соматических клетках 56 хромосом. Пыльцевые зерна этого гибрида имеют часто две-три поры, реже — четыре. На многопоровость как признак полиплоидности растений указывала Т. Н. Федорова (1963). Наши данные подтверждают эту точку зрения.

Поры, как правило, располагаются группами и обычно внутри группы имеют почти одинаковые размеры. Наблюдались также две-три поры, слившиеся в одну, необычно вытянутой формы. Видимо, в процессе возникновения поровые отверстия закладываются настолько близко друг к другу, что при дальнейшем развитии, увеличиваясь, они как бы сливаются и кажутся окруженными одним валиком, контуры которого указывают на количество слившихся пор (рисунок, *е*).

ВЫВОДЫ

Наши наблюдения показали, что образование спорогенной ткани, ее развитие, деление и дальнейшее формирование пыльцевых зерен очень напоминает подобные процессы в пыльниках пшеницы. Некоторые отклонения определяются гибридной природой исследуемых растений. Характер отклонений несколько различный в зависимости от плоидности гибрида: чем больше хромосом в соматических клетках, тем больше признаков, не свойственных пшенице.

Клетки тапетума у пшенично-пырейных гибридов делятся как в пе-

риод деления материнских клеток пыльцы, так и в период формирования пыльцевых зерен.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у пшеницы.— Докл. АН СССР, 1962, т. 142, № 5.
Герасимова-Навашина Е. Н. Пыльцевое зерно, гаметы и половой процесс у покрытосеменных.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1951, серия 7, вып. 2.
Коробова С. Н. К эмбриологии кукурузы.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1962, серия 7, вып. 5.
Лодкина М. М. Особенности развития тычинок пшеницы и лилии.— Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1957, серия 7, вып. 3.
Магешвари П. Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ, 1954.
Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., изд-во «Наука», 1964.
Сладков А. Н. Преемственность тетрад и гексад спор.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1964, № 3.
Федорова Т. Н. Эмбриология пшенично-ржаных амфидиплоидов. (Автореф. канд. дисс.) М., 1963.
Шнайдерман Я. А. Пшенично-пырейные гибриды Саратовского сельскохозяйственного института.— Отдаленная гибридизация растений. М., Сельхозгиз, 1960.

А. М. ВОЛКОВА

К ФЛОРЕ ЛИШАЙНИКОВ ВЫСОКОГОРНОЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ТАГАНАЙ

На Урале, где широко распространены обнажения различных горных пород, изучение литофильных лишайников представляет несомненный интерес. Лишайники поднимаются высоко в горы и играют большую роль в сложении и динамике многих растительных сообществ, особенно на первых стадиях заселения растительностью обнаженного субстрата.

Флора лишайников Урала изучена недостаточно. В работах П. Н. Крылова (1882) и Ю. К. Шелля (1883) приведены, соответственно, 124 и 94 вида лишайников, определенных Фризом; в работах А. Н. Окснера (1945, 1948) приводятся 111 и 36 видов лишайников, в том числе для высокогорной части хр. Таганай 14 видов и 3 формы.

Предварительное обследование флоры лишайников хр. Таганай проводилось с целью выявить их видовой состав в высокогорной части. Лихенологический материал был собран при геоботаническом обследовании хр. Таганай лабораторией ботаники Института биологии УФАН СССР 1961 г. Определение лишайников проверены, а в значительной части выполнены профессором А. Н. Окснером и действительным членом Академии наук Белорус. ССР М. П. Томиным, за что автор выражает им глубокую благодарность.

Хр. Таганай находится в северной части Южного Урала в Златоустовском районе Челябинской области. Массив представляет собою горный хребет, вытянутый в меридиональном направлении (высшая точка — гора Круглица высотою 1178 *м* над ур. м.). Сложен хребет кварцитами и слюдистыми сланцами. На нем хорошо прослеживается вертикальная поясность растительности, здесь можно, следуя П. Л. Горчаковскому (1965), выделить поясы: 1) горнолесной (до 850 *м*), представленный еловыми и пихтово-еловыми лесами; 2) подгольцовый (до 950 *м*), для растительности которого характерно чередование низкорослых еловых лесов и березовых криволесий с высокотравными мезофиль-

ными лугами; 3) горнотундровый, растительность которого представлена горными тундрами и каменными россыпями со скудным растительным покровом преимущественно из мхов и лишайников.

Список лишайников высокогорной части хребта Таганай[1]

Семейство *Sphaerophoraceae*

Род *Sphaerophorus* Pers.

S. fragilis (L.) Pers — очень часто в расщелинах на россыпях кварцита на высоте от 950 *м* над ур. м. и выше до вершин гор.

Семейство *Peltigeraceae*

Род *Peltigera* Pers.

P. leucophlebia (Nyl.) Gyeln. — редко на россыпях в местах скопления мелкозема на высоте около 950 *м* над ур. м.

P. malacea (Ach.) Funk. — редко на скоплениях мелкозема среди россыпей кварцита на высоте около 950 *м* над ур. м.

Семейство *Lecideaceae*

Род *Catocarpon* Arn.

C. badioatrum (Flk.) Arn.* — на камнях, начиная с 600 *м* и до вершины горы Большой Таганай

Род *Rhizocarpon* (Lam.) Th. Fr.

R. geographicum (L.) DC. — очень часто на скалах и россыпях на вершинах гор и на скалистых останцах в горнолесном и подгольцовом поясах

Семейство *Cladoniaceae*

Род *Cladonia* (Hill.) Web.

C. alpestris (L.) Rabh. — очень часто в горных тундрах, изредка на мелкоземе среди каменистых россыпей на вершинах хребта

C. alpestris f. sibirica Mer.* — открытые скалы выше «Немецкого становища» на вершине горы Большой Таганай

C. alpicola (Flot.) Vain. — очень редко на мелкоземе среди каменистых россыпей на высоте 1000 *м* над ур. м.

C. amaurocraea (Flk.) Schaer. — очень часто в горных тундрах, на скоплениях мелкозема среди россыпей кварцита на вершинах гор хребта

C. amaurocraea f. celotea Ach.* — на вершине горы Большой Таганай на высоте 1000 *м*

C. amaurocraea f. fruticulescens (Norrl.) Vain.* — вершина горы Большой Таганай на высоте 1000 *м*

C. amaurocraea f. oxyceras (Arch.) Vain. — часто на скоплениях мелкозема среди россыпей, в горных тундрах на вершинах гор хребта

C. cenotea (Ach.) Schaer. — не очень часто на мелкоземе среди россыпей на вершинах гор хребта

C. chlorophaea Zopf. — редко в горных тундрах, на скоплениях мелкозема среди россыпей в горнотундровом поясе, часто на почве в лесах горнолесного и подгольцового поясов

C. coccifera (L.) Willd. — часто на скоплениях мелкозема в трещинах среди россыпей на вершинах гор хребта

C. cornuta (L.) Schaer. — редко на мелкоземе среди россыпей в горнотундровом поясе, часто на почве в лесах подгольцового пояса гор хребта

C. deformis Hoffm. — редко на скоплениях мелкозема среди россыпей кварцита на высоте от 950 *м* над ур. м. и выше

C. elongata (Iack.) Hoffm. — редко в горных тундрах, часто на почве в лесах подгольцового пояса

C. mitis Sandst. — часто в горных тундрах, редко на скоплениях мелкозема среди каменистых россыпей на вершинах гор хребта

C. nemoxyna (Ach.) Arn. — очень редко на мелкоземе среди россыпей в горнотундровом поясе, на скалистых останцах в горнолесном поясе

C. pleurota Flk. — на мелкоземе среди каменистых россыпей на вершинах гор хребта

C. rangiferina (L.) Web.* — на вершине горы Большой Таганай

[1] Звездочкой отмечены виды, включенные в список по литературным данным.

C. sylvatica (L.) Hoffm. — очень часто в горных тундрах горнотундрового пояса и на почве в лесах подгольцового пояса

C. uncialis (L.) Web. — очень часто в горных тундрах, довольно часто на скоплениях мелкозема среди каменистых россыпей на вершинах гор хребта

Род *Stereocaulon* Schreb.

S. alpinum Laur. — редко на скоплениях мелкозема в трещинах на россыпях слюдистых сланцев в горнотундровом поясе

S. evolutum Graewe — часто на скоплениях мелкозема на россыпях слюдистых сланцев на вершинах гор хребта, очень часто на скалистых останцах в лесах подгольцового пояса

Семейство *Gyrophoraceae*

Род *Gyrophora* Ach.

G. cylindrica (L.) Ach. — очень часто на скалах из кварцита и слюдистого сланца на вершинах гор хребта

G. deusta (L.) Ach. — редко на скалах в горнотундровом поясе гор

G. erosa (Web.) Ach.* — часто на скалах

G. hirsuta (Sw.) Ach*. — редко на скалах

G. hyperborea (L.) Ach. — часто на кварцитовых скалах на высоте 1000 *м* над ур. м.

G. muhlenbergii Tuck. — редко на кварцитовых скалах горнотундрового пояса.

G. polyphylla (L.) Funk.* — редко на скалах

G. proboscidea (L.) Ach.* — часто на скалах

G. vellea (L.) Ach*. — часто на скалах

Род *Umbilicaria* Ach.

U. pennsylvanica Hoffm. — часто на скалах на вершинах гор хребта, на скалистых останцах в горнолесном поясе

U. pustulata (L.) Hoffm. — часто на скалах в горнотундровом поясе

Семейство *Lecanoraceae*

Род *Lecanora* (Ach.) Th. Fr.

L. atra (Huds.) Ach.* — на камне на вершине горы Большой Таганай, 1000 *м*

L. badia (Hoffm.) Ach. — часто на скалах и россыпях на вершинах гор хребта

L. bicincta Ram*. — на камне на вершине горы Большой Таганай, 900 *м*

*L. nephaea Somrft.** — на камне на вершине горы Большой Таганай, 1000 *м*

Род *Aspicilia* Mass.

A. adunans Arn. — очень редко на вершине горы Большой Таганай, 1000 *м*

Род *Ochrolechia* Mass.

O. tartarea (L.) Mass. — на мхах и перегнивших остатках растений среди россыпей в горнотундровом поясе гор хребта

Род *Haematomma* Mass.

H. ventosum (L.) Mass.* — на камнях, начиная с 600 *м* и до вершины горы Большой Таганай

Семейство *Parmeliaceae*

Род *Parmelia* (Ach.) De Not

P. centrifuga (L.) Ach. — на камнях, начиная с 600 *м* и до вершины горы Большой Таганай

P. conspersa (Ehrh.) Ach. — часто на скалах и каменистых россыпях на вершинах гор хребта, на скалистых останцах в горнолесном поясе

P. incurva (Pers.) Fr. — часто на скалах и россыпях в горнотундровом поясе

P. furfuracea (L.) Ach. — редко в горных тундрах, очень часто на коре деревьев в горнолесном и подгольцовом поясах гор

P. saxatilis (L.) Ach. — очень часто на скалах и россыпях кварцитов, начиная с 600 *м* над ур. м. и до вершин гор

P. sorediata (Ach.) Röhl.* — на камнях, начиная с 600 *м* до вершины горы Большой Таганай

P. stenophylla Ach. — редко на скалах и россыпях на вершинах гор хребта, на скалистых останцах в горнолесном поясе

P. stygia (L). Ach. — часто на россыпях кварцитов в горнотундровом поясе гор

Род *Hypogymnia* (Nyl.) Räs.

H. encausta (Sommf.) Wats. — не очень часто на скалах и россыпях кварцитов на высоте 1000 *м* на ур. м.

H. intestiniformis (Will.) Räs. — часто на скалах и россыпях на высоте 1000 *м* над ур. м.

H. physodes (L.) Nyl. — редко на россыпях в горнотундровом поясе, очень часто на коре деревьев в горнолесном и подгольцовом поясах гор хребта

Род *Cetraria* Ach.

C. chrysantha Tuck. — очень часто на россыпях и скалах, начиная с 950 *м* над ур. м. и выше.

C. cucullata (Bell.) Ach. — очень часто в горных тундрах, редко на скоплениях мелкозема среди россыпей на вершинах гор хребта

C. glauca (L.) Ach. — редко на мхах на скалах в горнотундровом поясе, на валеже в горных тундрах

C. hepatizon (Ach.) Vain. — часто на скалах и россыпях на вершинах гор

C. islandica (L.) Ach. — очень часто в горных тундрах, на скоплениях мелкозема среди россыпей и на скалах в горнотундровом поясе

C. laevigata Rass. — очень часто в горных тундрах, изредка на мелкоземе среди россыпей и на скалах в горнотундровом поясе

C. nivalis (L.) Ach. — очень часто в горных тундрах

C. odontella Ach. — редко на мхах на россыпях кварцитов на вершинах гор

Семейство *Usneaceae*

Род *Bryopogon* (Link.) Th. Fr.

B. bicolor (Ehrh.) Elenk. — очень часто в горных тундрах, изредка на мелкоземе среди россыпей в горнотундровом поясе гор хребта

B. nitidulus Elenk. et Sav. — очень часто в горных тундрах, изредка на скоплениях мелкозема среди россыпей на вершинах гор хребта.

Таким образом, для высокогорных поясов гор хр. Таганай мы приводим 61 вид и 4 формы лишайников, относящихся к восьми семействам. Семейство *Cladoniaceae* представлено родом *Cladonia* с 15 видами и родом *Stereocaulon* — с двумя, семейство *Parmeliaceae* — родом *Parmelia* с 8 видами, родом *Cetraria* с 8 видами, *Hypogymnia* — с тремя; семейство *Gyrophoraceae* — родом *Gyrophora* с 9 видами и *Umbilicaria* с двумя. Реже встречаются представители родов *Peltigera*, *Ochrolechia* и др.

Список лишайников высокогорных поясов хр. Таганай не претендует на полноту, но дополняет уже имеющиеся данные по флоре лишайников Южного Урала.

ЛИТЕРАТУРА

Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин.— География и динамика растительного покрова. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1965, вып. 42.

Крылов П. Н. Материал к флоре Пермской губернии, вып. 3.— Тр. о-ва естествоисп при Казанском ун-те, 1882, т. 11, вып. 5, Казань.

Окснер А. Н. Матеріали для ліхенофлори Урала та прилеглих областей.— Бот. ж. АН УССР, 1945, т. 2, № 3-4.

Окснер А. Н. Родина *Cladoniaceae* ліхенофлори Приуралья.— Наук. зап. КДУ, 1948, т. 7, вып. 1.

Шелль Ю. К. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний.— Тр. о-ва естествоисп. при Казанском ун-те, 1883, т. 12, вып. 1.

А. В. СИРКО

О МИКОФЛОРЕ ПОЛУОСТРОВОВ ОЗЕРА МЕДВЕЖЬЕГО

(Курганская область)

Видовой состав грибов Зауралья до настоящего времени остается мало изученным. Первые работы, характеризующие грибные болезни сельскохозяйственных растений Курганской области, опубликовали З. А. Демидова

(1926, 1927) и М. И. Лопатин (1957). Более полные данные о микофлоре островных боров южной лесостепи Зауралья и других районов Урала опубликованы в работах Н. Т. Картавенко (1958, 1960) и описаны ею в последней монографии (Степанова-Картавенко, в печати). Сведения о грибах, поражающих древесину на складах, есть в работе З. А. Демидовой (1963). Материалом для настоящей статьи послужили сборы грибов, проведенные в июне 1962 г. на полуостровах оз. Медвежьего. При определении материала мною использованы определители: А. С. Бондарцев (1953), Т. Л. Николаева (1961), В. А. Траншель (1939), А. А. Ячевский (1913, 1917). Материал проверила Н. Т. Степанова-Картавенко, за что выражаю ей глубокую признательность. Собранный материал позволяет дать предварительный список грибов, встречающихся на полуостровах оз. Медвежьего.

РАЙОН РАБОТ

На оз. Медвежьем, диаметром около 9 *км*, есть два глубоко заходящих в озеро и почти смыкающихся полуострова: юго-восточный и северный. В поперечном направлении полуострова разделены небольшими более или менее обводненными перемычками. Озеро находится в юго-восточной части Курганской области в гривно-озерной равнине зауральской лесостепи (Ступина, 1960). По геоботаническому районированию озеро расположено в зоне лесостепных березово-осиновых лесов (Исаченко, Лукичева, 1956). Однако растительность центральной части полуостровов по богатству видов деревьев и кустарников значительно отличается от растительности, характерной для территорий, прилегающих к озеру. Здесь распространены сосновые (с липой), а также вторичные липовые, березовые и осиновые леса с богатым кустарниковым ярусом. В составе последнего шиповник иглистый, боярышник сибирский, крушина слабительная, калина, кизильник черноплодный, реже — смородина волосистая, черемуха обыкновенная и малина; по опушкам полуостровов — степная вишня и жимолость татарская. Богатый видовой состав растительности центральной части полуостровов и малая затронутость их влиянием человека, высокая влажность воздуха создали благоприятные условия для формирования микофлоры. В периферийной части полуостровов растительность сильно нарушена. Здесь большие площади заняты вырубками, на которых возобновление леса идет за счет осины и березы. Более подробно охарактеризовал растительные сообщества этого района П. Л. Горчаковский (1964).

МИКОФЛОРА ПОЛУОСТРОВОВ

На обследованной территории собрано 69 видов грибов, которые распределяются по 3 классам, 17 семействам, 51 роду. Большая часть видов принадлежит к классу *Basidiomycetes*.

Такие виды, как *Polyporus brumalis* Pers ex Fr., *P. arcularius* Batsch ex Fr., *Tyromyces lacteus* (Fr.) Murr., *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Gill., *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst., *Phellinus lonicerinus* Bond. et Sing., *Coniophora cerebella* (Pers.) Schroet., *Schizophyllum commune* Fr., виды родов *Peniophora* Cooke, *Tomentella* Pers. и другие в период сборов имели хорошо развитые плодовые тела. Представители порядка *Uredinales* были найдены в эпидиальной стадии.

Сумчатые грибы составляют 8,7% от общего количества отмеченных видов. Большая часть — сапрофиты и только *Daldinia concentrica* (Bolt.) Wint. очень сильно распространена на растущих и сухостойных березах, на участках, пройденных пожаром. Шаровидные углистые, крупные (по

5—6 *см* в диаметре) плодовые тела грибов встречаются на стволах растущих берез на высоте до 4 *м*.

Миксомицеты и несовершенные грибы представлены небольшим количеством видов, но встречаются довольно часто. Более всего видов грибов отмечено на березе, несколько меньше—на сосне, липе и осине и незначительное количество—на кустарниках, травянистых растениях и почве. На 89,9% собранные грибы — сапрофиты. Из наиболее распространенных, встречающихся на сухостойной и валежной древесине, следует отметить: *Polyporus brumalis* Pers. ex Fr., *Stereum hirsutum* (Wild.) Pers., *Lenzites betulina* (L. ex Fr.) Fr., *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Gill., *Schizophyllum commune* Fr.

Растительность центральной части полуостровов более разнообразна по видам, чем периферийной, и микофлора здесь несколько богаче. Отмечены: *Fomitopsis pinicola* (Sw. ex Fr.) Karst., *Stereum pini* Fr., *Hirschioporus vusco-violascens* (Ehrenb. ex Fr.) Donk на сосне, *Phellinus lonicerinus* (Bond.) Bond. et Sing. на жимолости, *Hymenochaete corrugata* (Fr.) Lév. на кизильнике, *Phellinus laevigatus* (Fr.) B. et G. на ветвях крушины слабительной, *Auricularia mesenterica* (Dicks.) Pers. на сухостойной липе. Последний вид, описанный в литературе как сапрофит (Ячевский, 1913; Курсанов и др., 1954), мы неоднократно находили паразитирующим на растущих деревьях ильма, липы, клена в Башкирской АССР в 1960 и 1962 гг.

Напочвенная микофлора полуостровов этого периода довольно бедна. Из базидиальных грибов здесь встречаются *Boletus scaber* Bull., *B. versipellus* Fr., *Psalliota campestris* Fr., *Coltricia perennis* (L. ex Fr.) Murr., *Geaster fimbriatus* Fr., *Lycoperdon piriforme* Schaeff., а из сумчатых — *Helvella lacunosa* Afzelius.

Из паразитных грибов наиболее часто встречаются виды порядка *Uredinales*, в частности, *Phragmidium tuberculatum* Müll., который обнаружен на *Rosa acicularis* L., *Puccinia suaveolens* (Pers.) Rostr.— на *Cirsium arvense* Scop., *Puccinia taraxaci* Plowr.— на *Taraxacum officinale* Wigg., *Puccinia coronifera* Kleb.— на *Rhamnus cathartica* L. Судя по литературным данным, эти виды значительно распространены по всей Курганской области (Демидова, 1927).

Среди описанных грибов нам удалось наблюдать микофилы. Так, на плодовом теле *Coriolus hirsutus* (Wild. ex Fr.) Quel. развивается *Peniophora* sp., на плодовых телах сумчатых развивается *Corticium* sp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микофлора полуостровов оз. Медвежьего богата и разнообразна, представлена различными классами грибов: *Myxogastres*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в центральной части полуостровов, что обусловлено более богатой и разнообразной растительностью, высокой влажностью, а также и меньшей освоенностью человеком. Наиболее часты из сапрофитных грибов: *Polyporus brumalis* Pers. ex Fr., *Stereum hirsutum* (Wild.) Pers., *Lenzites betulina* (L. ex Fr.) Fr., *Schizophyllum commune* Fr. Паразитная микофлора представлена единичными видами и для полуостровов озера хозяйственного значения не имеет. Ниже приводим список грибов, отмеченных на полуостровах.

Виды грибов, отмеченные на полуостровах озера Медвежьего

Вид	Субстрат
Класс Myxogastres	
Семейство *Stemonitaceae*	
Stemonites fusca Roth.	*Betula verrucosa* Ehrh.

Семейство *Physaraceae*	
Diderma radiatum Morg.	*Populus tremula* L.
Семейство *Trichiaceae*	
Lycogala epidendrum Fr.	*Betula verrucosa* Ehrh.

Класс Ascomycetes

Семейство *Pleosporaceae*	
Pleospora vulgaris Niessl	Сухостой
Семейство *Valsaceae*	
Valsella polyspora Nitschke	*Populus tremula* L.
Семейство *Diatrypaceae*	
Diatrype stigma (Hoffm.) Wint.	*Tilia cordata* Mill.
Diatrypella decorata Nitschke	*Betula verrucosa* Ehrh.
Семейство *Xylariaceae*	
Daldinia concentrica (Bolt.) Wint.*	*Betula verrucosa* Ehrh., *Populus tremula* L.
Семейство *Helvellaceae*	
Helvella lacunosa Afzelius	Почва

Класс Basidiomycetes

Семейство *Auriculariaceae*	
Auricularia mesenterica (Dicks.) Pers.	*Tilia cordata* Mill.
Семейство *Pucciniaceae*	
Uromyces fabae (Pers.) De Bary*	*Vicia sepium* L.
Puccinia coronifera Kleb.*	*Rhamnus cathartica* L.
Puccinia suaveolens (Pers.) Rostr.*	*Cirsium arvense* Scop.
Puccinia taraxaci (Rabent.) Plowr.*	*Taraxacum officinale* Wigg.
Phragmidium tuberculatum I. Müll.*	*Rosa acicularis* L.
Thriphragmidium ulmaria (Schum.) Link.*	*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.
Семейство *Thelephoraceae*	
Peniophora cinerea (Pers.) Cooke.	*Tilia cordata* Mill.
Peniophora setigera (Fr.) H. et L.	*Betula verrucosa* Ehrh., *Pinus silvestris* L.
Stereum hirsutum (Willd.) Pers.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Stereum pini Fr.	*Pinus silvestris* L.
Hymenochaete corrugata (Fre.) Lév.	*Cotoneaster melanocarpa* Lodd.
Thelephora antocephala (Bull.) Fr.	*Pinus silvestris* L.
Tomentella caerulea (Bres.) H. et L.	*Pinus silvestris* L.
Tomentella ferruginea (Pers.) Schroet.	*Tilia cordata Mill.*
Tomontella isabellina (Fr.) H. et L.	*Pinus silvestris* L.
Tomentella ferruginosa H. et L.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Coniophora cerebella (Pers.) Schroet.	*Pinus silvestris* L.
Семейство *Clavariaceae*	
Clavaria abietina Pers.	Почва
Семейство *Hydnaceae*	
Radulum orbiculare Fr.	*Tilia cordata* Mill.
Radulum pallidum Berk. et Curt.	*Populus tremula* L.
Mycoleptodon ochraceum (Fr.) Pat.	*Betula verrucosa* Ehrh.

* Паразитные виды.

Семейство *Polyporaceae*

Chaetoporus euporus (Karst.) Bond. et Sing.	*Tilia cordata* Mill.
Tyromyces lacteus (Fr.) Murr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Bjerkandera adusta (Willd. ex Fr.) Karst.	*Tilia cordata* Mill.
Hapalopilus nidulans (Fr.) Karst.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Fomes fomentarius (L. ex Fr.) Gill.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Fomitopsis pinicola (Sw. ex Fr.) Karst.	*Pinus silvestris* L.
Inonotus rheades (Pers.) Bond. et Sing.	*Betula verrucoa* Ehrh.
Phellinus laevigatus (Fr.) B. et G.	*Rhamnus cathartica* L.
Phellinus lonicerinus (Bond.) Bond. et Sing.	*Lonicera tatarica* L.
Phellinus igniarius (L. ex Fr) Quel.	*Populus tremula* L.
Phellinus pini (Thore ex Fr.) Pil.	*Pinus silvestris* L.
Coltricia perennis (L. ex Fr.) Murr.	Почва
Polyporus alveolarius (CD.) Bond. et Sing.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Polyporus arcularius Batsch ex Fr.	*Populus tremula* L.
Polyporus brumalis Pers. ex Fr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Polyporus varius Pers. ex Fr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Cerrena unicolor (Bull. ex Fr.) Murr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Coriolus hirsutus (Wulf. ex Fr.) Quel.	*Populus tremula* L., *Betula verrucosa* Ehrh.
Coriolus pubescens (Schum. ex Fr.) Quel.	*Populus tremula* L.
Coriolus zonatus (Nees. ex Fr.) Quel.	*Populus tremula* L.,
Antrodia stereoides (Fr.) Bond. et Sing.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Irpex lacteus Fr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Hirschioporus fusco-violascens (Ehrenb. ex Fr.) Donk.	*Pinus silvestris* L.
Hirschioporus pergamenus (Fr.) Bond. et Sing.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Lenzites betulina (L. ex Fr.) Fr.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Gloeophyllum sepiarium (Wulf. ex Fr.) Karst.	*Pinus silvestris* L.

Семейство *Boletaceae*

Boletus scaber Bull.	Почва
Boletus versipellus Fr.	Почва

Семейство *Agaricaceae*

Schizophyllum commune Fr.	*Tilia cordata* Mill.
Lentinus tigrinus Pers.	*Populus tremula* L.
Psalliota campestris Fr.	Почва
Pleurotus ostreatus Fr.	*Populus tremula* L.

Семейство *Lycoperdaceae*

Lycoperdon piriforme Schaeff.	Почва
Geaster fimbriatus Fr.	Почва

Группа Fungi imperfecti

Fusicladium betulae Adernold.	Листья *Betula verrucosa* Ehrh.
Helmintosporium macrocarpum Grev.	*Betula verrucosa* Ehrh.
Helmintosporium tilia Fr.	*Tilia cordata* Mill.
Leptostroma pinastri Desm.	Хвоя *Pinus silvestris* L.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части и Кавказа. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.

Горчаковский П. Л. Реликтовое местонахождение липы мелколистной в лесостепи Тобол-Ишимского междуречья и генезис Сибирского крыла ее ареала.— Бот. ж., 1964, т. 49, № 1.

Демидова З. А. Краткий обзор болезней культурных и дикорастущих растений Уральской области.— Бюлл. Урал. обл. земельного управления, 1926, № 10.

Демидова З. А. Ржавчина хлебных злаков и меры борьбы с ней. Свердловск, 1927 (Урал. обл. земельное управление).

Демидова З. А. Базидиальные грибы, поражающие древесину на Урале.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 32.

Исаченко Т. И., Лукичева А. Н. Березовые и осиновые леса.— Растительный покров СССР, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Картавенко Н. Т. Лиственничная губка (*Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bond. et Sing.) в островных борах лесостепи Зауралья.— Бот. ж., 1958, т. 43, № 4.

Картавенко Н. Т. Грибные болезни сосны островных боров лесостепи Зауралья.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 15.

Курсанов Л. И., Наумов Н. А., Красильников М. А., Горленков М. В. Определитель низших растений. Тома 3 и 4. Грибы. М., Изд-во «Сов. наука», 1954.
Лопатин М. И. и др. Вредители и болезни сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними. Курган, изд-во «Красный Курган», 1957.
Николаева Т. Л. Флора споровых растений СССР. Т. VI, Грибы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
Степанова-Картавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала. В печати.
Ступина М. Н. Геоморфология Зауральской лесостепи.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 19.
Траншель В. А. Обзор ржавчинных грибов СССР М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939.
Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. I, Совершенные грибы. Спб., 1913.
Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. II, Несовершенные грибы. Пг., 1917.

Л. К. КАЗАНЦЕВА

К МИКОФЛОРЕ ВОСТОЧНОГО СКЛОНА ПОЛЯРНОГО УРАЛА

В основу статьи положены материалы исследования флоры восточного склона Полярного Урала в верхнем течении р. Соби в июле 1961 г., в поясе разреженных елово-лиственничных лесов. Лето 1961 г. отличалось сухостью: в июле на восточном склоне хребта не выпало ни одного миллиметра осадков. Леса в районе исследований занимают небольшую площадь — в глубоких речных долинах и на южных склонах сопок Малого Урала. Основные лесообразующие породы здесь — лиственница сибирская (*Larix sibirica*) и ель сибирская (*Picea obovata*). Обширные безлесные пространства заняты болотами и кустарниковыми тундрами с преобладанием карликовой березки *Betula nana*. В верховьях р. Соби леса не поднимаются выше 150—160 *м* над ур. м., причем они значительно вырублены в 1947 г., вследствие чего здесь возрастает роль березы извилистой — *Betula tortuosa*. Повсеместно встречается ольха кустарниковая (*Alnus fruticosa*), образующая иногда труднопроходимые заросли. По увлажненным местам и ложкам с проточной водой растут различные виды ив — *Salix lanata*, *S. phylicifolia*, *S. glauca*.

Сведения о микофлоре Полярного Урала очень бедны. А. С. Бондарцев (1916) по материалам В. Н. Сукачева приводит 11 видов грибов семейства Polyporaceae, собранных в районах приобского севера и отчасти Полярного Урала. Разобщенные данные о некоторых видах грибов, встречающихся на Полярном Урале, можно найти в трудах А. А. Ячевского (1927, 1933) и В. Г. Траншеля (1939).

Данные о пластинчатых грибах этого района в литературе отсутствуют. Однако для арктического побережья Сибири (Новосибирские о-ва, устье р. Лены) Л. А. Лебедева (1928) описала 25 видов, отметив, что флора шляпочных грибов немногочисленна и не отличается особенным разнообразием.

На основании наших исследований и литературных данных составлен систематический список видов грибов, встречающихся на Полярном Урале. Грибы порядка Aphyllophorales приводятся по системе, предложенной А. С. Бондарцевым и Р. А. Зингером (Бондарцев, Зингер, 1943; Бондарцев, 1953); остальные виды — по системе Н. А. Наумова и Л. И. Курсанова (Курсанов и др., 1954, 1956). Правильность определения грибов проверила Н. Т. Степанова, за что автор ей очень признателен.

В нашем списке содержится 75 видов грибов, которые относятся к 3 классам, 8 семействам, 53 родам. Большую часть собранных видов составляют безидиальные грибы (57 видов), незначительным количеством представлены сумчатые и миксомицеты. Из паразитирующих на травянистых растениях преобладают представители мучнисто-росяных грибов из родов *Erysiphe*,

Sphaerotheca; из ржавчинных распространены виды родов *Puccinia*, *Uromyces*. На многих осоках (*Carex globularis*, *Carex vaginata* и др.) часто встречался головневый гриб — *Cintractia caricis*, спороношения которого развиваются в завязи пораженного растения. Этот вид отмечен как представитель высокогорной микофлоры Алтая и Саян (Мурашкинский, Зилинг, 1928). Из паразитов древесной и кустарниковой растительности можно отметить *Chrysomyxa Woroninii*, эцидии которого развиваются на хвое ели—*Picea obovata*, а телейтоспоры — на листьях багульника *Ledum palustre*. На листьях и стеблях *Rosa acicularis* паразитировал ржавчинный гриб — *Phragmidium tuberculatum*. На листьях ивы *Salix phylicifolia* найден ржавчинный гриб *Melampsora larici-epitea*.

Флора сапрофитов довольно разнообразна. На валеже и сухостое лиственных пород — ивы, березы, ольхи — из класса сумчатых единично встречены *Hypoxylon multiforme*, *Dasyscypha caliciformis*, *D. dryina*, *Mollisia benesuada*. Повсеместно на березе извилистой распространена *Daldinia concentrica*, которую однажды нашли на живом стволе березы. В пониженных местах, где сохранилась влага, на древесном опаде лиственных пород развивались резупинатные виды семейств: Corticiaceae, Thelephoraceae, Hymenochaetaceae. Из трутовых грибов часто встречаются *Cerrena unicolor*, *Phellinus igniarius*. Последний может разрушать как мертвую, так и живую древесину лиственных пород. Из агариковых грибов на гнилой древесине найдены виды родов *Pleurotus*, *Pholiota*, *Psilocybe*. На древесине хвойных пород отмечены лишь грибы из семейства Polyporaceae. Обычны такие виды, как *Hirschioporus abietinus*, *H. fusco-violaceus*, *Gloeophyllum sepiarium*, последний вид один раз был найден на обнаженных корнях растущей лиственницы.

Большинство приводимых в списке видов грибов, таких, как *Piptoporus betulinus*, *Hirschioporus abietinus*, *Coriolus versicolor*, *Phellinus pini*, var. *abietis* встречались довольно часто, а такие виды, как *Phellinus nigrolimitatus*, *Trametes suaveolens*, *Fomitopsis rosea*, *Hymenochaete cinnamomea* отмечались реже, однако большинство перечисленных видов распространено на Урале повсеместно (Демидова, 1962, 1963; Картавенко, 1960).

На почве из грибов — сапрофитов порядка Pezizales нами найдены *Humaria leucolomoides* и *Macropodia macropus*. Из порядка Agaricales обычно встречались грибы из родов *Omphalia*, *Naucoria*, *Inocybe*, *Collybia*. Из гастеромицетов отмечены *Bovista nigrescens* и *Lycoperdon hiemale*.

Многие приводимые в списке виды обычны для Урала. Однако состав грибной флоры исследованного района беднее, чем на Северном и Среднем Урале, что, очевидно, связано с более бедным составом древесных и кустарниковых пород и суровостью климата на Полярном Урале, а также объясняется засухой в июле 1961 г., когда проводился сбор материала.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ВИДОВ ГРИБОВ, ВСТРЕЧАЮЩИХСЯ НА ВОСТОЧНОМ СКЛОНЕ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

Класс Myxogastres

Семейство Stemonitaceae

Lamproderma columbinum Rostr. — на валежной ветке ольхи

Класс Ascomycetes

Семейство Erysiphaceae

Sphaerotheca fuliginea Poll. f. *parrye* Iacz. — на листьях *Parrya microcarpa* (Ledeb.) (Ячевский, 1927)

Sph. fuliginea Poll. f. *pedicularis* Iacz. — на *Pedicularis euphrasioides* Steph. (Ячевский, 1927)
Sph. fuliginea Poll. f. *astragalli* Iacz. — на *Astragalus arcticus* L. (Ячевский, 1927)
Erysiphe communis (Wallr.) Link f. *delphinii* Rabh. — на *Delphinium elatum* L. (Ячевский, 1927)
E. communis (Wallr.) Link f. *hedysari* Iacz. — на листьях *Hedysarum obscurum* L. (Ячевский, 1927)
Erysiphe graminis D. C. f. *poae* March. — на листьях *Poa pratensis* L. (Ячевский, 1927)
Erysiphe umbelliferarum DB. f. *anthrisci* Iacz. — на *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm. (Ячевский, 1927)

Семейство Mycosphaerellaceae

Mycosphaerella pachypleuri Fckl. (Ячевский, 1933)

Семейство Diatrypaceae

Diatrypella decorata Nitschce — на валежных ветках березы

Семейство Xylariaceae

Hypoxylon multiforme Fr. — на древесном опаде ольхи
Daldinia concentrica (Bolt.) Wint. — на растущих, валежных и сухостойных стволах *Betula tortuosa* Ledeb.

Семейство Helotiaceae

Dasyscypha calyciformis (Will.) Rehm. — на разложившейся древесине лиственного дерева
Dasyscypha dryina (Karst.) Rehm. — на валежном стволике лиственного дерева

Семейство Mollisiaceae

Mollisia benesuada (Tul.) Phill. — на валежной ветке *Salix sp.*

Семейство Pezizaceae

Humaria leucolomoides Rehm. — на земле у высохшего ручья
Macropodia macropus (Pers.) Fuck. — на земле у дороги среди мха
Lachnea stercorea (Pers.) Gill. — у дороги на конском навозе

Класс Basidiomycetes

Семейство Ustilaginaceae

Cintractia caricis (Pers.) Magn. На различных осоках, в частности в завязи *Carex globularis* L.

Семейство Melampsoraceae

Melampsora larici — epitea Kleb. — на листьях *Salix phylicipholia* L.
Chrysomyxa Woroninii Tranz. — на хвое *Picea obovata* Ledeb. (Траншель, 1939)

Семейство Pucciniaceae

Uromyces lapponicus Lagerh. — на *Oxytropis sordida* (Wild.) Pers. (Траншель, 1939).
Puccinia cruciferarum Rud. — на листьях *Cardamine bellidifolia* L. (Траншель 1939)
Puccinia Fergussonii Berk. et Br. — на листьях *Viola palustris* L. в районе г. Салехарда (Траншель, 1939)
Puccinia septentrionale Iuel. — на листьях *Thalictrum alpinum* L. (Траншель, 1939)
Phragmidium tuberculatum I. Müll. — на листьях и стеблях *Rosa acicularis* Lindl.

Семейство Corticiaceae

Peniophora cinerea (Pers. el. Fr.) Cooke — на гнилой ветке ивы *Salix* sp.
Peniophora setigera (Fr.) H. et L. — на валеже березы
Cytidia rutilans (Pers.) Quel. — на опавших веточках ивы

Семейство Thelephoraceae

Tomentella ferruginea Pers. — на валежных ветках ивы

Семейство Hymenochaetaceae

Hymenochaete cinnamomea (Pers. ex Fr.) Bres. — на валежных ветках ивы *Salix* sp.
Hymenochaete corrugata (Fr.) Lev. — на опавших ветках ольхи

Семейство Polyporaceae

Tyromyces fragilis (Fr.) Donk — на пне *Picea obovata* Ledeb. (Бондарцев, 1916)
Piptoporus betulinus (Bull. ex Fr.) Karst. — на сухостойной березе
Fomes fomentarius (L. ex Fr.) Gill — на стволике *Betula tortuosa* Ledeb.
Fomitopsis annosa (Fr.) Karst. — на пне кедра, приобский север (Бондарцев, 1916)
Fomitopsis pinicola (Sw. ex Fr.) Karst. — на пнях ели и кедра, приобский север (Бондарцев, 1916)
Fomitopsis rosea (Ald. et Schw. ex Fr.) Karst. — на валежном стволе ели *Picea obovata* Ledeb.
Inonotus radiatus (Sow. ex Fr.) Karst. — на березах (Бондарцев, 1916)
Phellinus igniarius (L. ex Fr.) Quel. — на живых и сухостойных стволах и пнях березы, ивы, ольхи, часто
Phellinus nigrolimitatus (Rom.) Bourd. et Galz. — на разложившейся древесине хвойного дерева
Phellinus pini (Thore ex Fr.) Pil., var. *abietis* (Karst.) Pil. — на свежеспиленных стволах и пнях ели
Cerrena unicolor Bull. ex Fr.) Murr. — на валежных стволах и пнях березы, повсеместно
Coriolus pubescens (Schum. ex Fr.) Quel. — на пнях березы
Coriolus versicolor (L. ex Fr.) Quel. — на пнях и опавших ветках березы
Coriolellus serialis (Fr.) Murr. — на пне ели (Бондарцев, 1916)
Trametes suaveolens (L. ex Fr.) Fr. — на березах (Бондарцев, 1916), на сухостойной иве в верхнем течении р. Соби
Irpex lacteus Fr. — на гнилой древесине березы
Hirschioporus abietinus (Dicks. ex Fr.) Donk. — на пнях и валежных стволах ели и лиственницы
Hirschioporus fusco — violaceus (Ehrenb. ex Fr.) Donk. — на коре валежных и сухостойных стволов ели и лиственницы
Hirschioporus fusco — violaceus (Ehrenb. ex Fr.) Donk f. *lenzi toides* Murr. — на пнях и сухостое лиственницы
Lenzites betulina (L. ex Fr.) Karst. — на березах (Бондарцев, 1916)
Gloeophyllum sepiarium (Wulf. ex Fr.) Karst. — на пнях и валеже ели и лиственницы, однажды встречен на обнаженных корнях растущей лиственницы
Gloeophyllum abietinum (Bull. ex Fr.) Karst. — на валежных стволах ели и лиственницы

Семейство Boletaceale

Boletus schaber Bull. — на почве под березами

Семейство Agaricaceae

Coprinus comatus Fr. — на унавоженной почве
Coprinus sterquilinus Fr. — на конском навозе
Lentinus squammosus Schroet. — на разложившейся древесине хвойного дерева
Amanita muscaria Fr. — на почве
Pholiota radicosa (Bull.) Fr. — на разложившихся древесных остатках
Agrocybe dura Bolt. — на почве среди травянистого покрова, часто
Agrocybe praecox Pers. — на почве
Stropharia Percevalii Berk. et Br. — на почве
Pleurotus petaloides Quel. — на пнях и стволах березы
Pleutorus septicus Quel. — на гнилой древесине ивы *Salix* sp.
Pleurotus sapidus Schulz. — на сухостойном стволе березы
Laccaria laccata Fr. — в кустарничковой тундре, среди мха
Omphalia umbellifera Quel. — у дороги среди мха, на гальках
Collybia dryophyla Fr. ex Bull. — на почве среди мха
Naucoria arctica Ledeb. — в кустарничковой тундре среди сфагнового мха
Inocybe lacera Fr. — у ручья, на гальках
Psilocybe callosa Fr. — на разложившихся древесных остатках
Psathyrella cernua Fr. — на земле

Семейство Lycoperdaceae

Lycoperdon hyemale Vift. — на почве около пня лиственницы
Bovista nigrescens Pers. — в кустарниковой тундре на почве

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. Трутовики, собранные В. Н. Сукачевым и обработанные А. Бондарцевым.— Зап. имп. Академии наук, физ.-матем. отд., 1916, серия 8, т. 28, № 23.

Бондарцев А. С. О систематическом положении некоторых родов и видов Polyporaceae S. Str.— Бот. ж., 1952, т. 44, № 4.

Бондарцев А. С. Трудовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953.

Бондарцев А. С., Зингер Р. А. К естественной системе трутовых грибов.— Сов. бот., 1943, № 1.

Демидова З. А. К флоре ржавчинных грибов на Урале.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1962, вып. 28.

Демидова З. А. Базидиальные грибы, поражающие древесину на Урале.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1963, вып. 32.

Картавенко Н. Т. Грибные болезни сосны островных боров лесостепи Зауралья.— Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 17.

Купревич В. Ф., Траншель В. Г. Ржавчинные грибы. Вып. 1, сем. мелампсоровые.— Флора споровых растений СССР, т. IV. Грибы (I). М.— Л., Изд-во АН СССР, 1957.

Курсанов Л. И., Наумов Н. А., Хохряков М. К. и др. Определитель низших растений, т. 3, 4. М., изд-во «Сов. наука», 1954, 1956.

Лебедева Л. А. Грибы арктического побережья Сибири.— Тр. комиссии по изучению Якутской Автономной ССР, 1928, т. 12.

Лебедева Л. А. Определитель шляпочных грибов. М.— Л., Сельхозгиз, 1949.

Мурашкинский К. Е., Зилинг М. К. Материалы по микофлоре Алтая и Саян.— Тр. Сиб. ин-та с. х-ва и лесоведения, 1928, т. 10, вып. 4.

Траншель В. Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1939.

Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. 1, Совершенные грибы. Спб., 1913.

Ячевский А. А. Мучнисто-росяные грибы.— Карманный определитель грибов, вып. 2. Л., 1927 (Микол. лаб. им. проф. А. А. Ячевского Гос. ин-та опытной агрономии).

Ячевский А. А. Основы микологии. М.— Л., Гос. изд-во колхозной и совхозной лит., 1933.

Т. С. ЧИБРИК, М. С. БАБЕЦ

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ПОБЕГОВ КОСТРА БЕЗОСТОГО (*BROMUS INERMIS*) В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ

Характерной особенностью побегов злаков является метамерность их строения. Формирование, рост и развитие побегов представляют собой последовательное образование метамеров в форме листа, узла, междоузлия и пазушной почки. Этапы органогенеза побега у злаков установлены (Куперман и др., 1955) и выявлены некоторые особенности формирования побегов костра безостого (Серебрякова, 1960, 1964). Морфогенез побегов определяется не только наследственными свойствами растения, а также и условиями внешней среды (Максимов, 1952; Смелов, 1947; Лебедев, Мельник, 1959; Лебедев, Боровская, 1961). В настоящей работе представлены результаты изучения особенностей морфогенеза разных типов побегов у костра безостого в зависимости от влажности почвы.

МЕТОДИКА

Растения выращивали в глиняных сосудах с дерново-среднеподзолистой почвой. В каждом сосуде содержалось по 8 *кг* абсолютно сухой почвы. Высота сосуда 25 *см*, площадь поверхности почвы в нем 706 *см*^{2}, объем почвы 12 000 *см*^{3}. В одном варианте опыта растения в течение всего вегетационного периода выращивали при влажности почвы 70%, а во втором — при 30% от полной влагоемкости. Повторность 15-кратная.

Посев проведен 28 апреля 1963 г. семенами дикорастущего костра безостого, собранными в конце июля 1962 г. на территории ботанического сада Уральского государственного университета. В каждый сосуд высевали по 10 семян и после появления всходов оставляли по одному растению. Наблюдения проводили в течение двух вегетационных периодов.

МОРФОГЕНЕЗ ЛИСТЬЕВ

Сведения о процессе морфогенеза злаков имеются в работах ряда авторов (Дейнега, 1902; Sharman, 1947; Thielke, 1951; Pankow, Guttenberg, 1957; Серебрякова, 1959, 1960). Наши наблюдения показали, что в зародышевой почке костра безостого имеется четыре листовых образования. В период прорастания зерновки их количество увеличивается и перед развертыванием первого зеленого листа почка имеет уже семь листовых образований. Верхушечная почка костра безостого имеет больше листовых образований, чем другие луговые злаки. Например, зародышевая почка ежи сборной перед развертыванием первого зеленого листа имеет только пять листовых образований.

Лист на конусе нарастания закладывается в форме бугорка, который постепенно разрастается в ширину и превращается в валик, охватывающий конус нарастания в виде кольца. Затем листовой валик, увеличиваясь в размерах, превращается в пленчатый примордий, который растет в высоту и закрывает конус нарастания в виде колпачка. Такое листовое образование — колпачковый листочек — уже имеет внутреннюю и внешнюю дифференциацию (Дейнега, 1902). Колпачковые листочки обычно имеют зеленую окраску.

В заложении и развертывании листьев проявляется определенная синхронность, которую ранее отмечала Т. И. Серебрякова (1959). Эта синхронность у костра безостого выражается в том, что при развертывании нижнего колпачкового листочка в зеленый ассимилирующий лист нижний пленчатый примордий превращается в колпачковый листочек, валик — в пленчатый примордий, а на конусе нарастания закладывается новый листовой зачаток. Вследствие этого верхушечная почка имеет более или менее постоянную емкость.

Темп органообразовательной деятельности конуса нарастания побега зависит не только от вида растения, но и от условий внешней среды и, в частности, от влажности почвы. Средняя продолжительность пластохрона осевого побега при влажности почвы 70% от полной влагоемкости составила 4,7 дня. При уменьшении влажности почвы до 30% продолжительность пластохрона увеличивается до 6 дней. Недостаточное увлажнение почвы оказало влияние также на органообразовательную деятельность конусов нарастания побегов второго порядка. Средняя продолжительность пластохронов этих побегов при влажности почвы 70% составило 5,4, а при 30% влажности — 7,9 дня. Следовательно, недостаточное увлажнение почвы снижает скорость образования листьев.

Величина листовых пластинок костра безостого изменяется по ярусам расположения (рис. 1). У осевого побега максимальную площадь имеет листовая пластинка девятого яруса. Площадь листовой пластинки побегов второго порядка, как видно на рис. 1, также изменяется по параболической кривой, но восходящая ветвь этой кривой сокращается, а нисходящая, наоборот, удлиняется. Общее число двучленных листьев на побеге второго порядка по сравнению с осевым уменьшилось на 10. Изменение площади листовой пластинки побега третьего порядка выражается двухвершинной кривой. Это объясняется тем, что побег форми-

ровался в течение двух вегетационных периодов. Первая короткая часть кривой выражает изменение площади листовой пластинки в первый вегетационный период, а вторая, более длинная,— во второй.

Влажность почвы оказывает большое влияние как на скорость заложения и развертывания листьев, так и на величину листовой пластинки. Недостаточная влажность почвы снижает темп заложения и развертывания листьев и рост листовой пластинки. Количество листьев на осевом побеге сокращается, величина листовой пластинки уменьшается, но об-

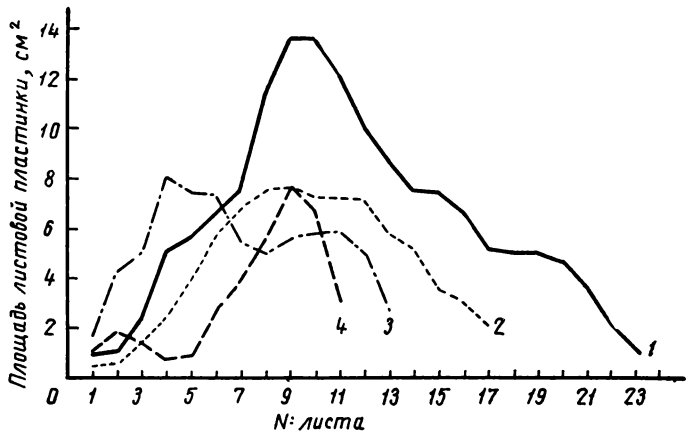


Рис. 1. Ярусное изменение площади листовой пластинки побегов.

Осевые побеги при влажности почвы: 1 — 70%; 2 — 30%; 3 — 70%; побег второго порядка; 4 — 70%; побег третьего порядка.

щий ход кривой ярусного изменения величины листьев сохраняется. В конце второго вегетационного периода площадь зеленых листовых пластинок одного растения при влажности почвы 70% составила 609 *см*², а при влажности 30% — 261 *см*².

ФОРМИРОВАНИЕ И СОЗРЕВАНИЕ ПАЗУШНЫХ ПОЧЕК

Формирование почек тесно связано с формированием листьев. В пазухе каждого листа закладывается аксилярная почка. Относительно времени заложения пазушных почек существует две точки зрения. Клим (Kliem, 1936) и Р. Ю. Рожевиц (1937) считают, что аксилярные почки имеются уже в зародыше зерновки. По мнению С. П. Смелова (1947), Т. И. Серебряковой (1959), Г. М. Денисовой (1963), почки формируются только в пазухе развертывающегося листа. Другие исследователи (Лебедев, Мельник, 1965) отмечают, что пазушные почки закладываются одновременно с образованием примордиев, но становятся заметными лишь в пазухе колпачкового листа. Процесс гистогенеза пазушных почек исследован Розлером (Rösler, 1928), Шарменом (Sharman, 1947) и др. Согласно Троллю (Troll, 1954), почка первоначально возникает в виде бугорка меристематической ткани, затем формируются листовые зачатки.

По нашим наблюдениям, к моменту развертывания кроющего листа его пазушная почка имеет уже четыре листовых образования и при развертывании этим побегом следующего листа формирует новый листовой зачаток. Пазушные почки костра безостого обладают большой емко-

стью. Если закрытая пазушная почка ежи сборной без предлиста имеет семь, то у костра безостого — до девяти-одиннадцати листовых образований. Наибольшую емкость имеют те пазушные почки костра, из которых формируются побеги с плагиотропным ростом.

После достижения полной емкости, при развертывании побегом следующего листа пазушная почка развертывается в побег. Обычно предлист, чешуйчатый и переходный листья развертываются почти одновременно с первым настоящим листом. Поэтому при развертывании почки в надземный побег емкость ее сразу уменьшается до восьми листовых зачатков, включая и развертывающийся лист. В верхушечной почке корневища имеется 11 листовых образований. Но с изменением роста с плагиотропного на ортотропный емкость почки также снижается до восьми зачатков. Пазушные почки чешуйчатых листьев корневища располагаются на верхней и нижней стороне. Боковые почки надземных побегов у костра безостого закладываются в пазухе каждого листа, но в побеги развиваются лишь почки зоны кущения. В зоне кущения осевого побега находится четыре-пять почек, а у побегов второго и третьего порядков — три-четыре почки.

Уменьшение влажности почвы с 70% от полной влагоемкости до 30%, вследствие уменьшения темпа листообразования, замедляет формирование и созревание почек. Так, при недостаточной влажности почвы количество почек на одно растение к концу второго вегетационного периода вдвое меньше, чем при влажности почвы 70% от полной влагоемкости.

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПОБЕГОВ

Общие закономерности побегообразования длиннокорневищных луговых злаков установил В. Р. Вильямс (1922). Побегообразование костра безостого исследовали многие авторы (Андреев, 1944; Смелов, 1947; Lamp, 1952; Лебедев, Боровская, 1961, и др.), однако работ по влиянию влажности почвы на формирование его побегов почти нет. Некоторые закономерности в формировании плагиотропной части побегов костра безостого отмечали Н. А. Соловьева (1958) и Т. И. Серебрякова (1960, 1964). Зависимость длины корневищ от влажности почвы изучал Е. Л. Любарский (1964).

Осевой побег костра безостого формируется из зародышевой почки. В течение одного вегетационного периода на осевом побеге образуется до 23 листьев. При развертывании пятого листа почка, расположенная в пазухе первого листа, трогается в рост и позднее дает побег. Затем в побеги второго порядка последовательно развертываются пазушные почки второго, третьего и четвертого листьев. Три нижние почки зоны кущения формируют побеги с короткой плагиотропной частью. Из почки в пазухе четвертого листа образуется ортотропный побег. Недостаточное увлажнение способствует формированию ортотропных побегов. При этом пазушные почки первого и второго листьев дают побеги с очень короткой плагиотропной частью, а две верхние почки зоны кущения образуют ортотропные побеги.

В первый год костер безостый формирует три порядка побегов. Тип образующихся побегов в сильной степени определяется влажностью почвы. При влажности 70% удлиненные вегетативные побеги составляют 53% от общего количества, а укороченные вегетативные — лишь 32%. Недостаточное увлажнение повысило долю укороченных побегов до 73,2%, а долю удлиненных снизило до 21,6%. Следовательно, недостаточная влажность почвы тормозит переход побегов к стеблеванию.

Влияние влажности почвы на формирование и рост корневищ костра безостого
(данные на конец вегетации первого и второго годов жизни)

Влажность почвы	Год жизни	Корневища		
		колич. на одно растение	длина на одно растение, *см*	средняя длина, *см*
70	Первый	1,42	6,0	4,22
	Второй	10,0	70,0	7,0
30	Первый	7,0	103,0	14,8
	Второй	37,33	402,0	10,9

При формировании плагиотропных побегов образуются метамеры в виде чешуйчатого листа, узла, междоузлия и только при выходе корневища на поверхность образуются настоящие листья. В пазухе каждого чешуйчатого листа формируется почка. Почки первых трех-четырех узлов отмирают, а начиная с пятого могут дать плагиотропные побеги. Длина корневища увеличивается с увеличением порядка побега. Еще большее влияние на длину плагиотропной части побегов оказывает влажность почвы (таблица).

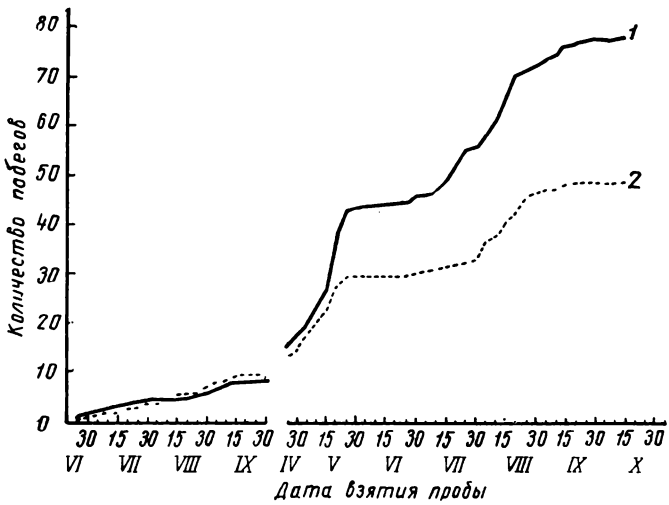


Рис. 2. Динамика побегообразования костра безостого.
Влажность почвы: 1 — 70%; 2 — 30%.

К концу второго вегетационного периода при недостаточной влажности почвы в 3,7 раза сократилось количество корневищ, одновременно в 1,5 раза уменьшилась средняя длина корневища, поэтому общая длина корневищ одного растения снизилась в 5,7 раза. К этому времени у растений в варианте с влажностью почвы 70% от полной влагоемкости образовалось много коротких корневищ, плагиотропный рост которых еще не закончен. Вследствие этого средняя длина одного корневища в этом варианте уменьшилась с 14,8 до 10,9 *см*.

Образование побегов в первый вегетационный период шло почти непрерывно. В побегообразовании костра безостого второго года жизни ясно выражены два периода интенсивного кущения (весенний и летне-осенний) и резкий спад между ними. При недостаточной влажности почвы в течение 40 дней образования побегов вовсе не наблюдалось. К концу первого вегетационного периода при влажности почвы 70%

образовалось 8,7, а при 30% — 9,7 надземных побегов. Но при недостаточном увлажнении растения имели шилец в 2,8 раза меньше. Во второй вегетационный период интенсивность кущения костра при недостаточном увлажнении была значительно ниже (рис. 2).

Конусы нарастания побегов переходят в генеративное состояние весной второго года жизни (апрель—май), хотя вытягивание и сегментация их начинаются еще осенью. Во второй вегетационный период как среднее количество генеративных побегов, так и доля их от общего количества побегов были выше при недостаточном увлажнении. При влажности почвы 70% доля генеративных побегов составила лишь 9,6%. Это объясняется тем, что при недостаточном увлажнении почвы количество перезимовавших укороченных вегетативных побегов было больше. Однако недостаточная влажность почвы отрицательно сказалась на формировании соцветий: уменьшилась их длина, сократилось на 33% количество узлов, более чем в 2,5 раза уменьшилось число колосков и цветков, по сравнению с растениями при достаточном увлажнении.

Достаточная влажность почвы не только повышает интенсивность побегообразования, но и значительно увеличивает мощность каждого побега. Поэтому при недостаточном увлажнении почвы сухой вес надземных побегов уменьшился более, чем вдвое.

ЛИТЕРАТУРА

Андреев Н. Г. Костер безостый. М., Сельхозгиз, 1944.

Вильямс В. Р. Естественно-научные основы луговодства и луговедения. М., Сельхозгиз, 1922.

Дейнега В. А. Материалы по развитию листа и заложению в нем сосудистых пучков. М., 1902.

Денисова Г. М., Формирование куста в первый год жизни у полевицы.— Бот. ж., 1963, т. 48, № 7.

Куперман Ф. М., Дворянкин Ф. А., Ростовцева З. П., Ржанова Е. И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М., Изд-во МГУ, 1955.

Лебедев П. В., Боровская Т. А. Влияние азота и влажности почвы на побегообразование и продуктивность костра безостого.— Бот. ж., 1961, т. 46, № 9.

Лебедев П. В., Мельник Н. С. Влияние влажности почвы и азотного удобрения на ритмику побегообразования овсяницы луговой.— Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1959, № 3.

Лебедев П. В., Мельник Н. С. Морфогенез побегов *Festuca pratensis* Huds. и условия среды.— Бот. ж., 1965, т. 50, № 4.

Любарский Е. Л. К методике изучения тропизмов подземных плагиотропных побегов.— Бот. ж., 1964, т. 49, № 2.

Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимоустойчивости растений, т. 1. М., Изд-во АН СССР, 1952.

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

Серебрякова Т. И. О некоторых закономерностях побегообразования овсяницы луговой.— Бюлл. МОИП, 1959, отд. биол., т. 64, вып. 3.

Серебрякова Т. И. О двух формах кущения у костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.) в первый год жизни.— Бюлл. МОИП, 1960, отд. биол., т. 65, вып. 5.

Серебрякова Т. И. Формирование куста и клона у костра безостого.— Бот. ж., 1964, т. 49, № 1.

Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947.

Соловьева Н. А. Формирование и развитие побегов и куста некоторых корневищных злаков на пойменных лугах среднего течения реки Оки. (Автореф. канд. дисс.) М., 1958.

Kliem F. Vegetationspunkt und Blattanlage bei Avena sativa.— Beitrage zur Biologie der Pflanzen, 1936, Bd 24, H. 3.

Lamp H. Reproductive activity in Bromus inermis in relation to phases of tiller development.— Bot. Gaz., 1952, vol. 113, N 4.

Pankow H., Guttenberg H. Vergleichende Studien über die Entwicklung monokotyler Embrionen Keimpflanzen.— Bot. Studien. H. 7. Embriologische und histologische Untersuchungen. Jena, 1957.

Rösler P. Histologische Studium am Vegetationspunkt von Friticum vulgare.— Planta, 1928, Bd. 5, H. 1.
Sharman B. C. The biology and developmental morphology of the shoot apex in the Gramineae.— New Phytol., 1947, vol. 46, N° 1.
Thielke Ch. Über die Möglichkeiten der Periklinalchimerenbildung bei Gräsern.— Planta, 1951, Bd 39, H. 5.
Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Teil 1, Jena, 1954.

Е. А. ПУГАЧ

К МЕТОДИКЕ БИОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ У ЛИСТВЕННИЦЫ СУКАЧЕВА

Изучение изменчивости размера шишек у лиственниц: сибирской, Сукачева, даурской и других проводится на зрелых, открытых для вылета семян шишках (Регель, 1872; Сукачев, 1924; Дылис, 1947; Колесников, 1946) и на шишках, предварительно замоченных в воде, с закрытыми семенными чешуями (Онучин, 1962). Получаемые данные существенно различаются, и проведение достоверного сравнительного анализа исключается. Кроме того, сторонники обоих вариантов обработки шишек не приводят доказательств преимущества используемых способов, и достоверность их остается не выясненной.

Поскольку изменчивость размера шишек занимает исключительно важное место в систематике лиственниц, подобная неясность в методике исследования затрудняет разграничение видовых категорий в систематическом и географическом отношениях (например, у лиственниц Сукачева и сибирской). Создается трудность и при исследовании филогении лиственниц.

Не ясен и вопрос оптимума в объеме сбора и обработки шишек. Указанные выше исследователи использовали образцы с количеством шишек от 14—17 до 900. Подобный разнобой в объемах обработки фактического материала вызывает существенное колебание в точности проведенного исследования. Различные методы обработки и различный объем материала сводят на нет достоверность исследований.

Таким образом, поиски наиболее доступного и, вместе с тем, надежного способа обработки шишек, а также установление оптимального объема для достоверной статистической обработки крайне необходимо. В нашей работе по изучению индивидуальной изменчивости лиственницы Сукачева на Среднем Урале много внимания уделялось изменчивости размера шишек, и поэтому мы не смогли обойти исследованием затронутые выше вопросы методического характера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОД ИССЛЕДОВАНИЯ

Изменчивость размера шишек (длина, ширина) при различных состояниях (закрытое, открытое) мы изучали на шишках одного урожая (1961 г.), собранных с деревьев IV—VI классов возраста. Поскольку мы не установили существенного различия в размере шишек для деревьев указанного возрастного диапазона, объединение их вполне допустимо. В пределах популяции закономерности устанавливались в каждой из них отдельно. Хотя общие связи прослеживаются во всех них, а различия касались лишь абсолютных величин, мы сочли необходимым изучение вести раздельно.

Исследовали одни и те же шишки в трех вариантах: свежие, не раскрывавшиеся для вылета семян; предельно раскрывшиеся; закрывшие-

ся после замачивания в воде. Высушенные в термостате шишки мы замачивали с целью определения остаточной деформации у семенных чешуй и влияния на размер шишки.

Определение оптимального объема полевого материала при заданной точности исследования проводилось путем: установления связи (коэффициент корреляции) между длиной и шириной шишки, расчета всех статистических показателей (δ, C, P) и установления связи амплитуды колебаний крайних значений длины и ширины с коэффициентом вариации. Последний показатель играет ведущую роль в определении необходимого объема объектов исследования при той или иной заранее установленной точности опыта.

В данном исследовании мы также четко разграничили образцы шишек по возрасту, популяциям и году урожаев. При сходных (статистически однозначных) закономерностях результаты объединялись и повторно обрабатывались методами математической статистики. Всего было исследовано 160 образцов с общим количеством шишек более 10 000.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из размеров шишек мы выбрали два признака — длину и ширину, как одни из ведущих в систематике лиственниц. В табл. 1 приводятся данные по обмеру 480 шишек из сосняка ягодникового.

Таблица 1

Статистические показатели шишек в различных состояниях

Вариант	Состояние	$M \pm m$, *мм*	$\pm\delta$, *мм*	C, %	P, %
	Длина				
1	Свежие (закрытые)	36,2±0,12	2,72	7,5	0,34
2	Высушенные (открытые)	35,1±0,13	2,80	7,9	0,37
3	Замоченные (закрытые)	36,2±0,12	2,72	7,5	0,34
	Ширина				
1	Свежие (закрытые)	23,6±0,05	1,10	4,6	0,21
2	Высушенные (открытые)	34,0±0,10	2,20	6,5	0,30
3	Замоченные (закрытые)	23,8±0,05	1,10	4,6	0,21

Средние значения M длины у только что собранных и замоченных шишек определились однозначными, и в обоих вариантах шишки отличались от раскрытых на 1,1 *мм*. Уменьшение длины в раскрытой шишке происходит за счет отхода верхних чешуек в стороны. В закрытой они располагаются вертикально, увеличивая тем самым длину. Средние значения M ширины у шишек первого и третьего вариантов отличаются незначительно и могут быть признаны однозначными (δ, C и P равны). Различия в абсолютных величинах первого (или третьего) варианта со вторым довольно велики ($t > 3$).

Сама операция по измерению ширины также крайне затруднительна, так как сложно определить, между концами каких чешуек производить замер. Таким образом, очевидна необходимость использования при биометрических исследованиях шишек лиственницы в закрытом состоянии. Это легко достигается предварительным замачиванием их в воде при температуре 30—40° С, если по каким-то причинам не удалось измерить сразу после сбора.

Путем обработки 160 корреляционных решеток была установлена высокая связь между длиной и шириной шишек ($r=+0{,}890\pm0{,}017$). Следовательно, при использовании шишек с сомкнутыми чешуями вполне допустимо отдавать равное предпочтение обоим размерам: длине и ширине. В открытом же состоянии связь между данными размерами выражена менее отчетливо, и коэффициент корреляции колеблется в пределах +0,50—+0,60. Здесь влияет различная эластичность семенных чешуй и индивидуальный характер отхода чешуй от стержня, на что указывалось в прежних исследованиях (Колесников, 1946; Дылис, 1947).

Между амплитудой и коэффициентом вариации по длине шишек установлена высокая связь ($r=\pm0{,}899$), которая может быть выражена через формулу функциональной зависимости $C=0{,}74A+1{,}5$, где A — амплитуда колебаний, 0,74 и 1,5 — постоянные коэффициенты, определенные аналитическим путем.

По ширине шишек эта связь установлена еще более высокой ($r=+0{,}920$) и также может быть выражена формулой $C=0{,}87A+2{,}7$.

Установленные закономерности дают возможность заранее определять оптимальный объем сбора полевого материала. Для этого необходимо в намеченном пункте сбора (отдельное дерево, популяция) установить минимальный и максимальный размер длины или ширины. Обычно, как показали наши эмпирические исследования, достаточно измерить до 5—10 шишек минимальных и максимальных размеров и по разнице их средних значений установить амплитуду колебаний. Из объектов изучения должны быть исключены поврежденные и недоразвитые шишки.

Подставляя значения A в одну из приведенных выше формул, мы легко определим коэффициент C. Затем через формулу $n=-\frac{C^2}{P^2}$ установим необходимый объем шишек при заданной точности опыта. Несколько изменив приведенную формулу (подстановкой вместо C его значения через амплитуду), устанавливаем формулы для прямого расчета необходимого объема. Для измерения шишек при P, равном 1%, $n=(0{,}74A+1{,}5)^2$; при P, равном 2%, $n=\frac{(0{,}74A+1{,}5)^2}{4}$. Для измерения ширины шишек при $P=1\%$, $n=(0{,}87A+2{,}7)^2$; при P, равном 2%, $n=\frac{(0{,}87A+2{,}7)^2}{4}$.

Таблица 2

Определение оптимального количества шишек по длине при заданной точности опыта 1 и 2%

A, мм	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26
C, % . . .	4,6	7,4	8,9	10,4	11,9	13,3	14,8	16,3	17,8	19,3	20,7
n при $P=1\%$	21	55	79	104	141	177	220	267	316	372	430
n при $P=2\%$	5	13	20	26	35	44	55	67	79	93	107

Таблица 3

Определение оптимального количества шишек по ширине при заданной точности опыта 1 и 2%

A, мм	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
C, % . . .	5,3	6,2	7,0	7,9	8,8	9,7	10,5	11,4	12,3	13,1	14,0
n при $P=1\%$	28	38	49	62	78	94	110	130	151	171	196
n при $P=2\%$	7	9	12	15	19	23	27	32	38	43	49

Подобный расчет был проведен, и в табл. 2 и 3 помещены значения C и n в зависимости от амплитуды колебаний длины и ширины шишек при точности опыта 1 и 2%.

Подобный расчет нетрудно провести и для других значений P.

ВЫВОДЫ

1. Наиболее удобным объектом для изучения изменчивости размера шишек у лиственницы Сукачева следует считать шишки урожая текущего года с сомкнутыми семенными чешуями (в закрытом состоянии). Раскрывшиеся шишки следует замачивать в воде в течение двух-трех суток при температуре 30—40° С.

2. Высокая корреляция размера шишки (длины и ширины), а также амплитуды колебаний крайних значений с коэффициентом вариации позволяют до начала сбора основного материала определять необходимый оптимум объема при заданной точности опыта. Это значительно сокращает полевые работы по сбору фактического материала и не менее трудоемкие лабораторные операции по обработке его.

3. Полученные данные по установлению оптимального объема сбора шишек мы рекомендуем применять только для лиственницы Среднего Урала в возрасте 80—120 лет. Для других районов необходимо специальное исследование, так как вполне возможны определенные отклонения в изложенных выше закономерностях.

ЛИТЕРАТУРА

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М., Изд-во МОИП, 1947.

Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственницы секции *Pauciseriales* Patschke.— Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.

Онучин В. С. О некоторых морфологических признаках лиственницы сибирской, произрастающей в Туве.— Лиственница. Тр. СТИ, 1962, вып. 1.

Регель Э. Лиственницы.— Вестн. Российского о-ва садоводства, 1872, № 4.

Сукачев В. Н. К истории развития лиственницы.— Лесное дело. М.— Л., изд-во «Новая деревня», 1924.

Г. Е. КОМИН

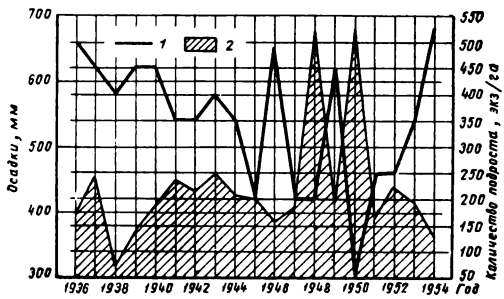
ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ПОД ПОЛОГОМ ДЕВСТВЕННЫХ ЗАБОЛОЧЕННЫХ СОСНЯКОВ И ЭЛЕМЕНТЫ КЛИМАТА

В последние годы в отечественной и зарубежной литературе приводится много данных о влиянии колебаний климата на рост деревьев. Работ, посвященных влиянию климатических изменений на процессы естественного возобновления леса (Мегалинський, 1960; Смолоногов, 1960; Курепин, 1961; Шиятов, 1962), значительно меньше, несмотря на актуальность подобных исследований для решения многих лесоводственных проблем. В этой статье рассмотрено влияние годичных колебаний элементов климата на процессы естественного возобновления под пологом девственных заболоченных сосняков. Исследования проводились в 1960—1962 гг. на междуречье Лозьвы и Пелыма вдоль железной дороги Ивдель — Обь в пределах Свердловской области, в подзоне северной тайги, в типе леса сосняк багульниково-сфагновый.

Багульниково-сфагновые сосняки (Маковский, 1962) занимают на междуречье плоские повышенные заболоченные водораздельные прост-

ранства, а также окраины верховых болот в понижениях мезорельефа. Почвы под ними торфяно-болотные. Мощность торфа достигает иногда 70 *см*. Уровень почвенно-грунтовых вод 20—50 *см*, а в мочежинах иногда вода выходит на поверхность. Древостои V—Va бонитетов, с характерной цикличной возрастной структурой, представлены в основном сосной обыкновенной (*Pinus silvestris*) с незначительным участием кедра сибирского (*Pinus sibirica*) и березы пушистой (*Betula pubescens*). Сомкнутость полога 0,5—0,6. Подлесок отсутствует. Кустарничковый ярус образуют в основном *Ledum palustre* и *Chamaedaphne calyculata*. В покрове преобладают *Carex globularis*, мхи из рода *Sphagnum* с примесью *Polytrichum commune*.

Для выявления зависимости возобновления от изменений элементов климата были использованы четыре пробы, заложенные в девственных сосняках (Комин, 1964), которые на протяжении нескольких столетий не испытывали воздействия стихийных лесоразрушающих факторов и хозяйственной деятельности человека. Рост и развитие таких сосняков обусловливались только физико-географическими факторами среды их местообитания и особенностями лесоводственных свойств древесных пород, участвующих в формировании и сложении древостоев.



Зависимость естественного возобновления под пологом девственных багульниково-сфагновых сосняков от суммы годовых осадков.
1 — возобновление; *2* — количество осадков.

Учет естественного возобновления производился на 25 площадках размером 2×2 *м* на каждую пробу. В площадках учитывался весь имеющийся подрост и определялся его возраст, затем данные с каждой пробы суммировались и пересчитывались на 1 *га*, что до некоторой степени характеризует ход естественного возобновления в целом для типа леса. Анализ возрастного состава подроста показал, что возобновление под материнским пологом багульниково-сфагновых сосняков протекает неравномерно и сильно колеблется по годам (рисунок).

Сопоставление хода естественного возобновления с элементами климата в отдельные годы (данные ближайшей метеостанции в г. Ивделе) показало, что наиболее тесная коррелятивная связь наблюдается с количеством годовых осадков (годовая сумма осадков подсчитывалась за гидрологический год). Коэффициент корреляции r получился равным $-0{,}74 \pm 0{,}11$ (см. рисунок). Отрицательный знак коэффициента корреляции указывает на то, что в заболоченных лесах района исследований под пологом девственных сосняков ход естественного возобновления находится в обратной зависимости от количества выпадающих за год осадков. Точно такая же зависимость ($r = -0{,}74 \pm 0{,}11$) обнаружена между количеством возобновления по годам его появления и гидротермическим коэффициентом (по Селянинову, 1945) за эти годы.

Зависимость возобновления от средних годовых температур воздуха ($r = 0{,}42 \pm 0{,}22$) и от средних температур вегетационного периода ($r = 0{,}50 \pm 0{,}19$) оказалась в обоих случаях слабой и недостоверной. Следовательно, решающее влияние на ход естественного возобновления под пологом девственных заболоченных сосняков в северотаежной подзоне оказывает из элементов климата колебание увлажненности. Изменения

температурного режима в отдельные годы значительно слабее сказываются на этом процессе.

Колебания годового количества осадков влияют на возобновление через уровень почвенно-грунтовых вод. Во влажные годы почвенно-грунтовые воды выходят на поверхность и тем самым препятствуют возобновлению леса, так как прорастание семян и появление всходов возможно только на микроповышениях и приподнятых приствольных пространствах старых деревьев. В сухие годы почвенно-грунтовые воды стоят низко, что благоприятствует появлению всходов на значительно большей площади, чем во влажные годы. В связи со сказанным становится ясной причина слабой зависимости возобновления от изменений температурного режима воздуха.

П. М. Мегалинский (Мегалінський, 1960) высказывал мнение, что возобновление под пологом сосняков в лесостепной зоне УССР находится в прямой коррелятивной связи с количеством осадков и не зависит от семенных лет. Конечно, при изучении возобновления лесов не считаться с периодичностью плодоношения нельзя. По имеющимся данным (Wachter, 1964), плодоношение древостоев в значительной степени определяется климатическими особенностями отдельных лет. Нам проследить эту зависимость не представилось возможным из-за отсутствия сведений о периодичности плодоношения изучаемых древостоев. Результаты исследований П. М. Мегалинского не противоречат нашим данным, хотя коэффициенты корреляции у него и у нас имеют противоположные знаки. В условиях лесостепи, при недостаточной общей увлажненности, возобновление усиливается в годы с большим количеством осадков. В условиях нашего избыточно увлажненного района в заболоченных лесах наиболее благоприятны для возобновления годы с малым количеством осадков.

Неравномерность процесса естественного возобновления находит свое отражение в возрастной структуре древостоев девственных багульниково-сфагновых сосняков, которые относятся к типу циклично-разновозрастных, что обусловлено климатическими колебаниями, близкими к 33-летним брикнеровским циклам. В сухие брикнеровские периоды годы с большим количеством осадков редки, а во влажные, наоборот, более часты, что в итоге определяет количество подроста под пологом, а затем и возрастную структуру древостоев изученных нами заболоченных сосняков.

ЛИТЕРАТУРА

Комин Г. Е. Возрастная структура и строение древостоев заболоченных лесов междуречья Лозьвы и Пелыма. (Автореф. канд. дисс.) Свердловск, 1964.

Курепин Ю. В. К вопросу организации полезащитного лесного хозяйства и лесостепи Зауралья.— Вопросы развития лесного хозяйства на Урале, II. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1961, вып. 25.

Маковский В. И. К типологической классификации заболоченных и болотных лесов междуречья Лозьвы и Пелыма.— Доклады второй научно-технической конференции молодых специалистов лесного производства Урала по итогам работ 1961 года. Свердловск, 1962 (УФАН СССР, УЛТИ).

Мегалінський П. М. Вплив насінних років кількості опадів на появку підросту сосни в Боярскому лісгоспі.— Лісівництво та лісоразведення. Наукові праці лісогосподарського факультету, 1960, т. 16, вып. 8.

Селянинов Г. Т. Климатические возможности развития овощеводства на Среднем Урале.— Научный отчет Всесоюзного института растениеводства. М., ОГИЗ — Сельхозгиз, 1945.

Смолоногов Е. П. Естественное возобновление на концентрированных вырубках в сосновых лесах восточного склона Среднего Урала и Зауралья.— Вопросы развития лесного хозяйства на Урале, I. Тр. Ин-та биол. УФАН СССР, 1960, вып. 16.

Шиятов С. Г. Верхняя граница леса на Приполярном Урале и ее динамика в связи с изменениями климата.— Доклады первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Свердловск, 1962 (Ин-т биол. УФАН СССР).
Wachter H. Über die Bezeihungen zwischen Witterung und Buchenmas jahren.— Forstarchiv, 1964, 35, N. 4.

Г. Г. КАМЕНСКИЙ

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛЕСНЫХ РЕСУРСОВ БАССЕЙНА РЕКИ КАМЫ

Общая площадь бассейна р. Камы до широты г. Сарапула равна 18,9 млн. *га*, а покрытая лесом — 13,1 млн. *га*, из них лесов Гослесфонда — 11,8 млн. *га*, колхозных и совхозных — 1,3 млн. *га*. Лесистость в северной части бассейна в среднем 92, в южной — 44%. Леса первой группы занимают 4,3, второй группы — 15,9, третьей группы — 80,8%. Леса верховьев р. Камы расположены в Кировской области, юго-восточная часть лесов заходит в Свердловскую область, большая часть обследованного бассейна занимает всю Пермскую область. Характеристика лесных ресурсов дается по материалам лесоустройства и данным автора. В зависимости от рельефа, почвенного покрова, климата и характера лесов выделяются горные, предгорные и предуральские лесорастительные районы (табл. 1).

Таблица 1

Распространение господствующих древесных пород по районам

Порода	Горный			Предгорный			Предуральский		
	площадь тыс. *га*	молодняки, %	спелые и перестойные, %	площадь, тыс. *га*	молодняки, %	спелые и перестойные	площадь, тыс, *га*	молодняки, %	спелые и перестойные, %
Сосна	218	38,2	29,4	322	30,4	38,0	1152	22,9	51,3
Ель	3153	2,6	84,1	1748	2,5	79,2	1804	5,2	65,7
Береза	1179	18,9	48,4	457	32,4	48,2	853	40,0	38,2
Осина	121	35,1	32,7	127	36,1	40,1	174	38,0	77,7

Во всех районах высок процент молодняков сосны, и он значительно возрос за последние пять лет в связи с увеличением объема ежегодных лесокультурных работ до 25—28 тыс. *га* и мер содействия естественному возобновлению. Вырубки сосняков черничников и брусничников возобновляются преимущественно без смены пород. В ельниках процент молодняков резко сокращается, а в березняках и осинниках — увеличивается вследствие возобновления вырубок в большинстве случаев лиственными породами.

Велик процент спелых и перестойных древостоев. В горном районе перестойных сосняков имеется 22,8, в предгорном — 25,8, предуральском — 40,1%. Перестойных ельников в горном районе 68,3, предгорном 55,7, предуральском 41,0%. Запас спелой и перестойной древесины в лесах бассейна Камы: хвойных 1173, лиственных 256 млн. $м^3$.

Расчетная лесосека для хвойных пород — 155,3 тыс. *га*, с запасом 33,8 млн. $м^3$, для лиственных — 81,5 тыс. *га*, с запасом 14,2 млн. $м^3$; фактически в 1963 г. было освоено 79,8% расчетной лесосеки, в том числе по лиственным породам 16%. При этой годичной лесосеке спелые и перестойные насаждения хвойных пород будут рубиться в течение 35 лет, ли-

ственные — 18 лет. Отметим, что в южных лесорастительных районах расчетная лесосека в большинстве случаев используется на 100—108%, а в северных — на 68—72%.

В колхозных и совхозных лесах расчетная лесосека была установлена: по главному пользованию 1,8 млн. $м^3$ (освоена на 117%), по промежуточному 56 тыс. $м^3$ (на 127%). Перерубы систематически повторяются за последние 10 лет.

В горном районе большой процент высокобонитетных сосняков (40,7%), он резко снижается в предгорном и особенно в предуральском районе, в его северной части, где большие площади занимают сосняки сфагновые, долгомошники, беломошники и другие низкобонитетные типы леса (табл. 2). Низок процент в горном районе ельников I, II бонитетов,

Таблица 2

Распределение господствующих древесных пород по бонитетам

Порода	Горный			Предгорный			Предуральский		
	площадь, тыс. *га*	Бонитет, %		площадь, тыс. *га*	Бонитет, %		площадь, тыс. *га*	Бонитет, %	
		I, II	IV, V		I, II	IV, V		I, II	IV, V
Сосна	218	40,7	34,9	322	14,7	62,8	1152	8,0	64,8
Ель	3152	4,3	45,1	1148	12,7	30,8	1804	12,4	38,7
Береза	1179	20,2	25,6	457	36,3	19,9	853	28,1	21,7
Осина . . .	121	51,6	1,1	127	58,4	1,3	174	52,4	12,0

он значительно увеличивается в предгорном и предуральском районах. Господствует среди ельников III бонитет, большой процент занимают низкобонитетные ельники, это преимущественно долгомошники, нагорные и др. Во всех районах господствуют березняки III бонитета, большой процент занимают березняки высокобонитетные и низкобонитетные. Характерно, что среди осинников господствуют высокобонитетные древостои, процент низкобонитетных незначителен, особенно в горном и предгорном районах.

Господствующие типы леса: в горном районе среди сосняков — разнотравные, в предгорном — брусничники, в предуральском — брусничники и черничники; среди ельников в горном господствуют черничники, в предгорном— разнотравные, в предуральском — черничники, среди березняков во всех районах господствуют разнотравные.

В бассейне Камы господствуют редкие и низкополнотные леса, за исключением сосняков в горном районе и осинников в предгорном, где господствуют среднеполнотные (табл. 3).

Таблица 3

Распределение лесов бассейна реки Камы по группам полнот

Порода	Горный			Предгорный			Предуральский		
	площадь, тыс. *га*	редкие и низкополнотные, %	высокополнотные, %	площадь, тыс. *га*	редкие и низкополнотные, %	высокополнотные, %	площадь, тыс. *га*	редкие и низкополнотные, %	высокополнотные, %
Сосна	218	45,9	7,6	322	62,6	3,4	1152	60,2	3,9
Ель	5152	69,7	1,1	1748	77,4	0,8	1804	62,2	2,3
Береза	1179	76,4	1,3	457	74,6	0,3	853	72,7	1,7
Осина	121	30,0	11,9	127	45,4	8,0	174	26,8	12,0

Редкие насаждения встречаются во всех классах возраста, причем больше всего в молодняках и перестойных насаждениях. По данным лесоустройства и наших пробных площадей, запас в редких и низкополнотных насаждениях, когда они пойдут в рубку, составит в среднем 1053,6 млн. $м^3$. Если бы они были высокополнотными, запас повысился бы в среднем до 2241,2 млн. $м^3$. Таким образом, потери запаса составляют 1187,6 млн. $м^3$, из них: в сосняках 217 млн. $м^3$, в ельниках и пихтарниках 876,6 млн. $м^3$ и в насаждениях лиственных пород 94 млн. $м^3$.

Строевой древесины в перестойных лесах (VII класса возраста и выше) в сосняках и ельниках III и IV бонитетов и в березняках III бонитета имеется 818,7 млн. $м^3$, а фаутной 273,1 млн., причем ежегодное увеличение фаутной древесины на этой площади достигает 15,71 млн. $м^3$, средний прирост — 7,71 млн. $м^3$, что свидетельствует об интенсивном отмирании перестойной древесины. Количество валежника в перестойных ельниках 7—15 $м^3/га$. Фактический выход строевой древесины: в спелых древостоях хвойных пород 72, у лиственных — 42, в перестойных лесах у хвойных пород — до 35%, у лиственных — исключительно дрова. Необлесившихся вырубок насчитывается около 1290 тыс. *га*; при минимальном среднем приросте 1,8 $м^3/га$ ежегодная потеря прироста составляет 3,3 млн. $м^3$. В среднем около 15—20% вырубок от годичной лесосеки не возобновляется.

Таким образом, в бассейне р. Камы много перестойных лесов, особенно в северных районах, а также редких и низкополнотных, заболоченных низкобонитетных. Громадные площади необлесившихся вырубок, интенсивное отмирание перестойных лесов свидетельствуют о неблагополучном состоянии лесного фонда. Повышение продуктивности лесов бассейна р. Камы состоит не только в облесении вырубок, пустырей, гарей, содействии естественному возобновлению, но и в использовании спелой и перестойной древесины.

Лесокультурные работы в бассейне р. Камы в 1963 г. производились на площади 25 тыс. *га* преимущественно посевом в ущерб посадке. Это соотношение необходимо резко изменить. Нередко нарушается агротехника, не учитываются почвенные и грунтовые условия. Все это ведет к большому проценту отпада культур. Лесокультурные работы механизированы слабо, а без механизации процент невозобновившихся вырубок не снизится, общая площадь пустырей будет с каждым годом увеличиваться.

Необоснованно вводят в хвойные древостои лиственные породы (до 25%) с целью улучшения роста хвойных. Примесь лиственных пород, особенно в сосняках, снижает запас и качество древесины, так как древесина в низкополнотных и среднеполнотных насаждениях получается более суковатая. На вырубках, где подрост хвойных пород не обеспечит к возрасту рубки образование высокополнотных древостоев, необходимо производить подсев или посадку хвойных пород.

В связи с проектом переброски воды в Каму из рек Печоры и Вычегды водоохранная роль лесов бассейна р. Камы несколько понизится, но противоэрозионная, наоборот, еще более увеличится, особенно в борьбе с заилением водоемов камских ГЭС. Переброска воды увеличит донную и боковую эрозию р. Камы, что увеличит заиление водохранилищ. При составлении проектов лесоразработок необходимо предусматривать лесные противоэрозионные полосы на водоразделах, на склонах и в первую очередь на склонах долин рек. Вблизи целлюлозно-бумажных комбинатов, где леса вырублены, создание плантаций на вырубках из быстрорастущих пород обеспечит через 25—30 лет нормальное снабжение их древесиной.

Н. М. СОКОЛОВА

ПЕРЕСАДКА ВЗРОСЛЫХ ДЕРЕВЬЕВ ЧЕРЕМУХИ МААКА

Черемуха Маака (*Prunus Maakii*) — одно из лучших декоративных растений, применяемых для озеленения городов Урала. В условиях г. Свердловска черемуха Маака вполне акклиматизировалась. На плодородных почвах растет очень быстро, не уступает клену ясенелистному и в то же время почти не поражается вредителями и болезнями.

Управлением зеленого строительства г. Свердловска с 1959 г. начаты эксперименты по выяснению агротехники пересадки шести-восьмилетних деревьев черемухи Маака в течение всего года. В задачу опыта входило выяснение зависимости приживаемости от срока пересадки, способа пересадки (с комом земли, без кома), от размера земляного кома, от видов и доз ростовых веществ (гетероауксин, НРВ), действия низких зимних температур на корневую систему. Кроме того, при пересадке зимой необходимо было установить предельные сроки между откопкой дерева и его посадкой. Опыт включал 25 вариантов. В каждом варианте — по 20—60 деревьев. Контроль — парный.

Деревья, над которыми проводились опыты, выращены в Нижне-Исетском питомнике на сравнительно бедных оподзоленных суглинистых почвах. Гетероауксин вносился в виде 0,001%-ного раствора в количестве 30 *л*, а НРВ — 0,005%-ного раствора в количестве 50 *л* на одно дерево. В вариантах, где ростовые вещества не вносились, деревья поливались водой (50 *л*). В качестве засыпной земли использовали смесь из 20% торфа, 20% перегноя из свалки и 60% грунта, выброшенного из посадочных ям. За опытными растениями вели фенологические наблюдения в течение вегетационного периода, замеряли прирост боковых и верхушечных побегов и листовых пластинок. В конце вегетационного периода измеряли прирост корневой системы в сантиметрах и весовым методом у трех экземпляров.

Таблица

Влияние срока посадки и ростовых веществ на приживаемость и рост черемухи*

Вариант опыта	Весенняя (май)				Осенняя (сентябрь)			
	Приживаемость, %	Прирост, *см*		размеры листовых пластинок, *см*	приживаемость, %	Прирост, *см*		Размеры листовых пластинок, *см*
		побегов	корневых систем			побегов	корневых систем	
Пересадка+вода	70	2,5	8	1,5×2,0	38	1,5	6	1,5×1,8
Пересадка+НРВ	92	5,0	5	2,0×3,0	59	5,0	—	1,6×2,0
Пересадка+гетероауксин	90	5,0	7	2,0×3,5	59	2,0	5	1,5×2,6
Контроль (без пересадки)	—	28,0	—	3,5×9,8	—	—	—	—

* Все измерения в год пересадки.

Результаты опыта по пересадке черемухи Маака в весенний и осенний периоды (табл. 1) без кома земли и без применения ростовых веществ показывают значительный отпад: при весенней пересадке 30%, при осенней — 62%. У погибших растений корни не отрасли. Следует отметить, что погибали в основном те деревья, корневая система которых при первозке к месту посадки недостаточно предохранялась от иссушения, и период между откопкой и посадкой деревьев был свыше

двух часов. В этом случае даже несложное укрытие из мокрого брезента или рогожи и опрыскивание водой заметно повышало приживаемость.

До 20% уменьшало гибель деревьев замачивание и последующий полив корней водным раствором ростовых веществ, при этом лучшие результаты получены в вариантах с применением раствора НРВ, в концентрации 0,005% при норме полива 50 *л* на одно дерево. Применение ростовых веществ способствовало повышению приживаемости и заметно улучшило декоративность растений, у которых отсутствовало усыхание боковых ветвей, а позднее отмечалось более раннее (на три-четыре дня) распускание листьев и увеличение их размеров, а также значительно повышался прирост боковых и верхушечных побегов.

Таблица 2

Влияние различных опытов посадки на прирост черемухи Маака

Вариант опыта	Прирост побегов, *см**		Размеры листовых пластинок, *см**
	верхушечных	боковых	
Размеры кома, *м*:			
0,5×0,5×0,5 . . .	18	8	2,5×7,0
0,8×0,8×0,6 . . .	22	8,5	3,0×8,0
1,0×1,0×0,8 . . .	22	8,5	3,0×8,9
Пересадка без кома земли	погибли		
Контроль (без пересадки)	28	10	3,5×9,8

* Измерения через год после пересадки.

На третий год после пересадки биометрические показатели роста побегов и листьев почти не отличались от контроля.

Весьма положительные данные получены при пересадке деревьев черемухи Маака с комом земли в летний период 1961 г. в облиственном состоянии. Приживаемость во всех вариантах высокая. Ниже приводятся результаты измерений прироста побегов и листовых пластинок, проведенных в начале сентября 1962 г. (табл. 2). На второй год прирост побегов уже равен приросту в контроле. К концу лета у этих деревьев хорошо отрастает корневая система. При этом длина вновь отросших корней в отдельных случаях достигала 70—80 *см*. Только показатели плодоношения уступили контрольным деревьям: цветение было необильным, плоды единичные.

Согласно наблюдениям, разница в показателях роста при разных размерах кома земли, принятого при пересадке (табл 2), оказалась незначительной. Это имеет существенное значение с точки зрения снижения стоимости работ по пересадке деревьев. Как известно, стоимость работ при пересадке резко колеблется в зависимости от величины откапываемого кома, поэтому озеленители всегда ставят перед собой задачу — добиться высокой приживаемости при минимально возможной величине кома.

В зимний период пересадка деревьев проводилась с комом земли при разных температурных режимах и с различными сроками разрыва между откопкой и посадкой дерева:

Период между откопкой и посадкой, *сут*	Приживаемость (%) при температуре				
	-5°	—10°	—15°	—20	—25°
1	100	100	100	68	
3	100	100	100	30	
5	100	100	100	—	

Проведенные наблюдения показывают, что корневая система черемухи Маака отличается высокой морозостойкостью. При воздействии отри-

цательной температуры (—15°) в течение пяти суток растения остались живыми, и лишь в первый год наблюдалось заметное уменьшение прироста побегов и размеров листа. На третий год эти растения полностью приживались, обильно цвели, формировали плоды, листья имели нормальные размеры. В тех вариантах, где для засыпки использовался перегной со старых свалок, показатели роста на третий год были даже выше контрольных.

Из пересаженных при температуре —25° с периодом между откопкой и посадкой до 3 *сут* остались живыми только те деревья, корневая система которых защищалась снегом, а также те, у которых ширина откопочной траншеи была не более 20—25 *см*. Но даже у оставшихся в живых растений наблюдалось частичное обмерзание корневой системы, и в первые два года они имели чахлый вид: мелкие листья и множество усохших побегов, часть из этих деревьев погибла на второй год.

Разницы в приживаемости пересаженных деревьев зимой при разных размерах кома не наблюдали. Это объясняется тем, что корневая система, сформированная при выращивании в питомнике, довольно компактна и за пределы кома земли 0,5×0,5×0,5 *м* выходят лишь отдельные корни; потеря их при пересадке (обрезке) не сказывалась существенным образом на приживаемости.

ВЫВОДЫ

1. Лучшим временем пересадки взрослых деревьев черемухи Маака в условиях г. Свердловска является весенне-летний период (март—сентябрь). В зимних условиях пересадку ее следует производить при температуре до —20°.

2. Деревья черемухи Маака во все периоды года следует пересаживать только с комом земли, размер кома должен быть 0,5×0,5×0,5 или 0,8×0,8×0,6 *м*.

3. При пересадке рекомендуем применять растворы ростовых веществ (НРВ и гетероауксин) в концентрации 0,005 и 0,001% в количестве: НРВ — 50 *л*, гетероауксин — 10 *л* на одно дерево. В летние месяцы полив проводить непосредственно при пересадке, а пересаженные зимой деревья поливать раствором ростовых веществ ранней весной, когда оттает почва.

Г. И. ТАРШИС

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОРНЯКА *ACROPTILON PICRIS*

Одним из наиболее опасных сорняков нашей сорной флоры является горчак розовый *Acroptilon picris*. Это многолетнее корнеотпрысковое растение с сильно развитой корневой системой встречается повсеместно в южных районах СССР от Украины до Сибири. Семенное размножение у горчака розового подавлено, зато сильно развито вегетативное — за счет образования массы корневых отпрысков. Способен горчак и к возобновлению от отрезков корней.

Причины интенсивного распространения горчака на обрабатываемые земли в литературе выяснены недостаточно. Наиболее вероятно предположение Л. И. Казакевича (1926)[1], согласно которому, продвижению

[1] Л. И. Казакевич. Горчак как сорное и ядовитое растение.— Ж. опытной агрономии Юго-Востока, 1926, т. 3, вып. 1.

горчака способствовал сам человек, «небрежной» обработкой почвы, создавая благоприятные условия для его вегетативного размножения. Если в первые годы распашки целины горчак трудно обнаружить, то спустя три-четыре года он появляется и затем так сильно разрастается, образуя куртины, что совершенно вытесняет всю остальную растительность.

В начале этого столетия горчак розовый еще не представлял для сельского хозяйства такой опасности, как в настоящее время. На Украине к 1922 г. северная граница его распространения проходила у Аскания-Нова. Сейчас границы распространения горчака значительно расширились. По данным карантинной инспекции Министерства сельского хозяйства УССР, к 1958 г. площади, засоренные горчаком, на Украине составили около миллиона гектаров. Горчак распространился в Херсонской, Крымской, Запорожской, Николаевской и Одесской областях, он причиняет сельскому хозяйству огромный вред, засоряя поля, огороды, виноградники, бахчи, сады. Все культурные растения, возделываемые на засоренных землях, резко снижают урожай, а иногда и полностью погибают.

Борьба с горчаком розовым проводится путем подрезок при обработке почвы, затенения посевами озимых культур и обработки химическими веществами. Однако сорняк отличается значительной устойчивостью по отношению ко всем этим приемам. Чтобы найти причины устойчивости, а также слабые стороны сорняка, автор этой статьи с 1958 по 1962 г. изучал биологические особенности горчака розового. Исследования проводили на фоне испытывавшихся агротехнических и химических приемов борьбы, благодаря чему удалось выявить их недостатки, определить пути их устранения и разработать более эффективные приемы.

Работа проводилась в условиях экспедиций, организованных Украинским научно-исследовательским институтом физиологии растений в 1958—1960 гг. в районе массового засорения горчаком. Пунктом полевых исследований была ст. Ново-Алексеевка Генического района Херсонской области. Климат района отличается сильной засушливостью, продолжительным безморозным периодом, сравнительно теплой зимой, жарким летом, обилием солнечного света, малым количеством осадков и низкой влажностью воздуха. Среднегодовая температура +10°, среднегодовое количество осадков 343,2 *мм*, а относительная влажность воздуха 75%. Почвы каштановые солонцеватые или каштановые в комплексе с солонцеватыми и пятнами столбчатых солонцов. Отличаются плохими агрофизическими свойствами и низким плодородием.

Засушливость климата усугубляется не только солонцеватостью почвы, но и большим распространением горчака. На куртинах этого сорняка, достигающих в диаметре 25 *м* и более, культуры образуют такой низкий травостой, что издали уже можно определить расположение куртины в посевах по так называемым «блюдцам».

При сплошном засорении горчаком пропадали посевы кукурузы; отмечались гибель бахчи, молодого виноградника и сильное угнетение садов.

Основная масса подземных органов горчака сосредоточена в элювиальном горизонте, то есть там, где располагается и корневая система культурных растений. Но стержневые корни горчака идут значительно глубже, проникают в почву на глубину 6 *м* и более, достигают уровня грунтовых вод.

В элювиальном горизонте находятся подземные стебли — корневища, а также корни — боковые, размножения и стержневые. Стержневые

корни в этом горизонте имеют правильную цилиндрическую форму, а продолжаясь далее в иллювиальный горизонт, становятся плоскими и извилистыми. Иногда, при прохождении через очень плотный горизонт в почве корни горчака настолько сплющиваются, что становятся не толще бумаги, иногда скручиваются в спираль. Часто живые корни распространяются в глубь почвы по трещинам и ходам отмерших корней. Иногда они проходят вниз как бы в футляре, образованном остатками коры отмерших корней. В иллювиальном горизонте и в переходном к подпочве стержневые корни часто раздваиваются, ветви корней некоторое время растут под углом к вертикальному направлению или даже распространяются горизонтально, но затем поворачивают и продолжают расти вертикально вниз, оканчиваясь на глубине лапкой тонких корневых разветвлений. Благодаря такому мощному развитию корневой системы и другим биологическим особенностям горчак прекрасно приспособился к условиям засухи и засоления и стал страшным конкурентом всех культурных растений.

На полях Генической опытной станции и соседнего с ней колхоза «Украина», где испытывались агротехнические и химические приемы борьбы с горчаком, выделялись очаги сорняка, на которых в течение трех лет регулярно проводились раскопки подземных органов. Одновременно раскопки проводили и на контрольных участках, выделенных на тех же полях, но оставленных без обработки, в результате чего горчак на них свободно вегетировал от периода весеннего отрастания и до отмирания надземных стеблей. Исследовали также корневую систему у горчака в «естественных условиях» в лесополосе. Отбор корней приурочивали к моменту наступления очередной фазы роста и развития растения, установленных при наблюдениях за ростом свободнорастущего сорняка.

Годичный цикл развития горчака имеет свои особенности. Обычно интенсивное отрастание начинается ранней весной. В апреле и первой половине мая формируется листовая розетка (фаза розетки). Во второй половине мая наблюдается образование главного стебля и боковых пазушных побегов (фаза стеблеобразования). В начале июня на верхушках главного и боковых побегов образуются бутоны (фаза бутонизации). К этому времени растения достигают 25—40 *см* и имеют форму кустиков. В июле происходит цветение (фаза цветения), а затем и формирование семян. В августе семена созревают (фаза созревания семян). После созревания семян у свободно растущего в поле горчака засыхают листья и надземные стебли. Несколько раньше засыхают стебли у горчака в лесополосах, причем на куртинах с большой плотностью (более 100 стеблей на 1 $м^2$) засыхание отмечается у отдельных экземпляров еще до созревания семян. При раскопках было обнаружено, что в таких случаях от одного подземного стебля часто отходят одновременно и засохшие, и незасохшие надземные стебли, причем на последних созревают семена. По нашему мнению, это своеобразное явление самоизреживания; вызвано оно недостатком влаги с более ранним наступлением почвенной засухи на участках с большей плотностью сорняка. После массовой гибели надземной части, спустя 1,5—2 месяца, у основания засохших стеблей начинают появляться осенние розетки, зеленеющие до глубокой осени. Мы находили зеленые розетки и в декабре.

Техника отбора корней для анализа заключалась в следующем: На очаге выкапывалась траншея глубиной 1,2—1,5 *м*. По ее вертикальным стенкам с помощью ножа и металлической спицы осторожно, начиная от поверхности и до дна траншеи, стержневые корни отделяли от почвы.

В пробу отбирали десять стержневых корней. После извлечения из почвы их тотчас отмывали и обсушивали фильтровальной бумагой.

При подготовке к фиксации мы обычно выделяли следующие три зоны: подземные стебли, за ними наиболее толстая часть стержневого корня (от 0 до 20 *см*) и оставшаяся часть корня (от 20 до 100 *см*).

Мы отказались от практиковавшихся ранее и описанных в литературе способов разделения корней по высоте почвенных горизонтов или на равной длины отрезки, так как установили значительные различия в морфологии, анатомии, биохимическом составе подземных органов, связанные с различием функций. Кроме того, было отмечено, что на участках с различной глубиной вспашки сильно варьировала длина подземных стеблей, в пределах 2—90 *см* и более, что также совершенно исключало возможность разделения по высоте почвенных горизонтов или на отрезки равной длины: в одну пробу могли попасть функционально различные органы, что безусловно привело бы к неправильным результатам и выводам. Как показал опыт нашей работы, разделение подземных стеблей от корней легко может быть произведено даже по внешнему виду органов. Обычно подземные стебли более темного цвета, чем корни. По всей длине подземных стеблей в пазухах видоизмененных листьев — чешуек расположены почки. На корнях чешуй нет. Место сочленения подземных стеблей и корней обычно ярко выражено.

Техника фиксации образцов состояла в следующем. После разделения на зоны корни и подземные стебли измельчали скальпелем и ножницами, полученную массу тщательно перемешивали. В стеклянные пробирки брали навески по 1 *г* и 500 *мг*. Их заливали пятью кубиками кипящего спирта. Пробирки закрывали обратными холодильниками и на 30 *мин* помещали в кипящую водяную баню. После фиксации и охлаждения пробирок обратные холодильники вынимали, пробирки закрывали пробками, парафинировали и хранили в темноте до проведения анализов.

В фиксированном материале содежание углеводов, различных форм азота и фосфора определяли колориметрическим микрометодом с помощью фотометра Пульфриха. Наибольший интерес представляют данные по динамике углеводов в корнях сорняка. В его подземных органах образуются значительные запасы углеводов, особенно инулина и дисахаридов[1]. Накопление их в процессе вегетации протекает неравномерно, прерывается падениями и подъемами, связанными, по нашему мнению, с этапами и фазами роста и развития растения (рис. 1, *а*).

Например, содержание растворимых углеводов значительно уменьшается в период весеннего отрастания горчака, а наиболее интенсивно накапливаются инулин и дисахара после созревания семян. Углеводы накапливаются и осенью, в период вегетации осенних розеток. За зиму запасы их в корнях уменьшаются, по-видимому, они расходуются на дыхание и иные процессы жизнедеятельности подземных органов, так как надземная часть растения отсутствует. Раскопки позволили установить, что в более глубоких зонах корневой системы значительно выше содержание инулина. К весне эта разница несколько сглаживается на фоне общего снижения содержания инулина по всей глубине корневой системы. Но к осени, когда запасы резко возрастают, содержание инулина более интенсивно увеличивается на глубине (рис. 2). С этой способностью горчака розового образовывать большие запасы инулина в глубоких горизонтах корневой системы мы связываем его способность интенсивно отрастать после подрезки на глубину в 1—2 *м*.

---

[1] В подземных органах горчака обнаружены моносахариды, дисахариды, полисахариды, инулин. Крахмала нет.

Сравнение характера превращений веществ у свободнорастущего горчака розового и растений, испытавших на себе действие того или иного способа борьбы, позволило обнаружить значительные нарушения в обмене веществ под влиянием агротехнических приемов или химических веществ. Так, многократная подрезка сорняка в пару не только препятствует накоплению запасов углеводов в подземных органах, но

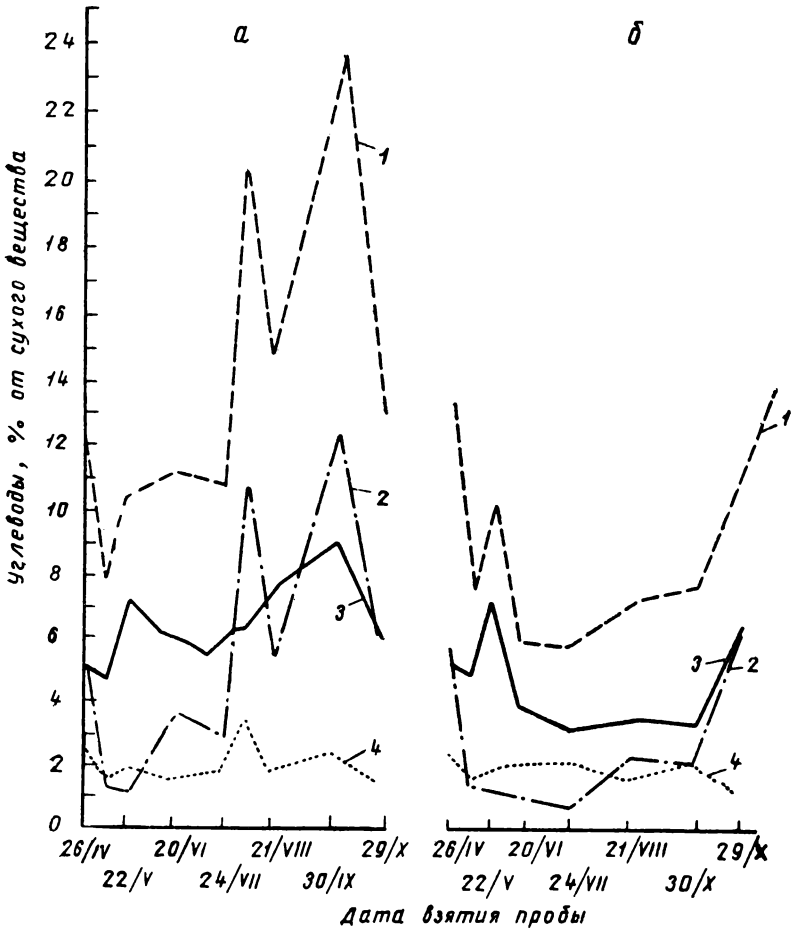


Рис. 1. Динамика углеводов в корнях горчака розового.
а — свободнорастущий; *б* — подрезавшийся в пару; *1* — сумма растворимых углеводов; *2* — дисахариды; *3* — инулин; *4* — миносахариды.

приводит к резкому уменьшению их содержания (см. рис. 1, *б*). Количество дисахаридов падает до нуля, запасы инулина уменьшаются не только в приповерхностных, но и глубоких горизонтах корневой системы. Нарушения в обмене углеводов, азотистых веществ и соединений фосфора, вызванные систематической подрезкой, приводят к сильному истощению сорняка.

На практике после посева озимых по пару фактически прекращается борьба с сорняком, так как исключена возможность его подрезки. Наблюдения показали, что в это время при сравнительно непродолжительном периоде вегетации розеток сорняка во всходах озимых протекает интенсивное увеличение содержания углеводов в корнях горчака, что,

естественно, снижает эффект от проводимой в течение всего лета борьбы с сорняком.

Известно, что горчак розовый — светолюбивое растение. Как показали наши наблюдения, при росте в условиях затенения под покровом озимых культур происходят значительные изменения и в морфологии

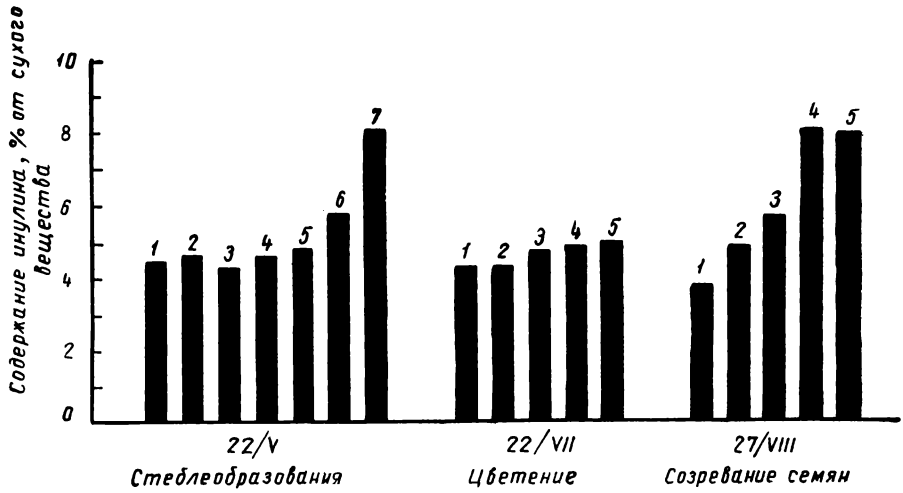


Рис. 2. Содержание инулина в подземных органах горчака розового.
1 — стебли подземные; *2* — *7* — корни, *см*: *2* — 0,20, *3* — 20—100, *4* — 100—150, *5* — 150—200, *6* — 200—250, *7* — 250—300.

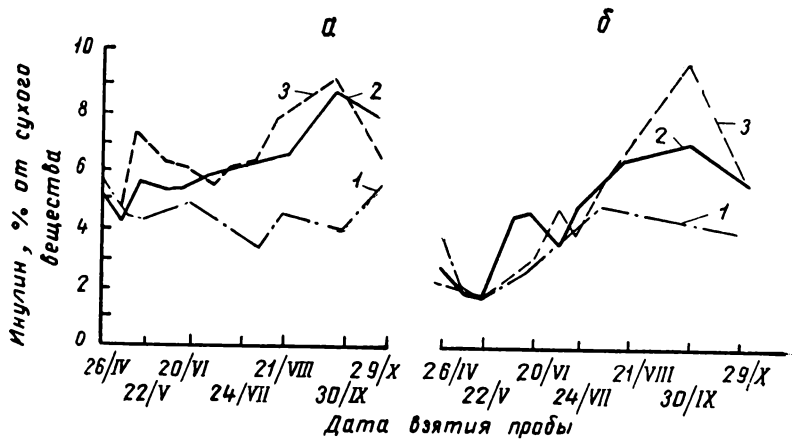


Рис. 3. Динамика инулина в подземных органах горчака розового.
а — свободнорастущий; *б* — затенявшийся озимой пшеницей; *1* — стебли подземные; *2*, *3* — корни, *см*: *2* — 0—20, *3* — 20—100.

растения, и в характере превращения веществ. Если сравнить горчак в посевах озимых и на открытых местообитаниях, то можно обнаружить, что под покровом озимых у горчака в несколько раз увеличиваются пластинки листьев, он вытягивается, почти не ветвится, образует мало бутонов и семян. У него замедляется процесс накопления инулина в корнях, снижается содержание азота и фосфора. Повышение солнечной инсоляции после уборки пшеницы сопровождается резким и интенсивным увеличением запасов пластических веществ в подземных органах сорняка (рис. 3, *б*).

Обычно после уборки озимых на полях горчак продолжает зеленеть в стерне около месяца. За этот период запасы пластических веществ в корнях сорняка не только достигают уровня содержания этих веществ у растений, все время вегетирующих на открытых площадках, но и превышают его. Как свидетельствуют результаты опытов, при уничтожении надземной части сорняка, одновременно с уборкой озимых, такого увеличения содержания пластических веществ не происходит.

Был проведен анализ динамики пластических веществ в подземных органах горчака на протяжении трех вегетационных периодов в условиях борьбы с ним в звене севооборота пар — озимь — пар. Система приемов борьбы складывалась из многократных подрезок при обработках почвы и его затенения в посевах озимой пшеницы. Результатом

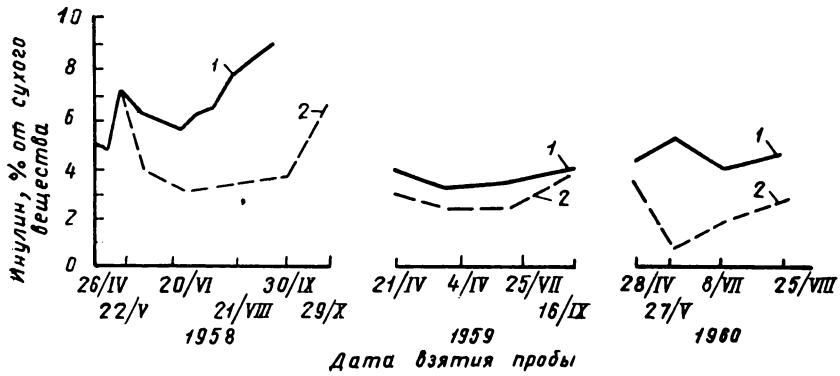


Рис. 4. Динамика инулина в корнях горчака розового в звене севооборота пар — озимь — пар по данным трехлетних наблюдений.
1 — свободнорастущий; *2* — подрезавшийся в пару.

было прогрессирующее из года в год падение содержания запасных веществ в подземных органах сорняка и, по сравнению с иными способами, наиболее быстрое истощение и гибель сорняка (рис. 4). И это, несмотря на зеленение сорняка во всходах озимой пшеницы по пару и в стерне, остающейся после скашивания пшеницы на протяжении месяца.

Полученные результаты дали основание рекомендовать агротехникам применить в эти два периода химические способы борьбы. Например, опрыскивать горчак малыми дозами 2,4 Д. Такие опрыскивания действовали на сорняк подобно подрезке, препятствуя накоплению пластических веществ в подземных органах. Из многочисленных химических веществ, испытанных для уничтожения горчака розового, наиболее эффективными оказались фумиганты, например кубовые остатки дихлорэтана, метиленхлорида. При внесении в почву этих веществ происходило почти полное обезвоживание корней, резко уменьшалось содержание растворимых углеводов и других веществ в зоне корней, контактирующих с парами веществ. В результате наступала гибель сорняка.

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что динамика пластических веществ в подземных органах горчака носит вполне закономерный характер, и изучение нарушений биохимических процессов, вызванных приемами борьбы с ним, может быть использовано как критерий оценки этих приемов, а также служить четким ориентиром для разработки более рациональных способов борьбы.

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

НАУЧНЫЕ КОНФЕРЕНЦИИ И ЭКСКУРСИИ

П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

ДЕСЯТЫЙ МЕЖДУНАРОДНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ КОНГРЕСС И ЭКСКУРСИИ СОВЕТСКИХ БОТАНИКОВ В НАУЧНЫЕ УЧРЕЖДЕНИЯ ВЕЛИКОБРИТАНИИ

Международные конгрессы — форумы ботаников земного шара — проводятся в последнее время более или менее регулярно, обычно через пять лет[1]. Специалисты, работающие в различных отраслях сильно разветвившейся ботаники, в странах, подчас очень удаленных друг от друга, имеют возможность встретиться на конгрессах, обсудить проблемы, представляющие общий интерес, обменяться идеями и научной информацией. Иногда такие конгрессы принимают важные решения (например, по вопросам номенклатуры растений), которым следует большинство ботаников. В работе конгрессов, как в зеркале, отражается современное состояние науки. Перед участниками раскрывается широкая панорама современной ботаники в ее непрерывном движении, развитии. Особенно ярко выступают «точки роста» — новые, прогрессивные направления. Становятся более ясными и недостатки, слабые стороны, отставания на тех или иных участках рубежей познания. В нашу эпоху все большей и большей дифференциации научных знаний международные конференции, охватывающие самый широкий круг вопросов, не только служат средством взаимной информации на самом высоком уровне, но и представляют заманчивую возможность обобщения, синтеза научных данных, возрождения ботаники как единой, целостной науки. Поэтому каждый новый конгресс ожидается с вниманием и интересом. Итоги работы конгрессов затем тщательно изучаются. Научный резонанс таких международных форумов огромен, он ощущается на протяжении многих последующих лет.

Очередной, X Международный ботанический конгресс происходил в Великобритании, в шотландском городе Эдинбурге в период с 3 по 12 августа 1964 г. Основную подготовительную работу осуществляли британские ботаники. Для этого был создан и успешно работал исполнительный комитет, возглавлявшийся директором ботанического сада в Кью профессором Джорджем Тейлором (George Taylor). Президентом конгресса был известный палеоботаник, автор книги «История флоры Британских островов», профессор Херри Годвин (Harry Godwin), почетным секретарем — Гарольд Флетчер (Harold Fletcher).

[1] Съезд ботаников разных стран в форме «Международного конгресса по садоводству и ботанике» был впервые проведен в 1864 г. в Брюсселе. Первый собственно ботанический конгресс состоялся в 1900 г. в Париже.

Участие советских ботаников в работе конгресса подготовил специально созданный оранизационный комитет во главе с проф. Б. А. Тихомировым. В Эдинбург выезжала группа ботаников в составе 19 человек: Б. В. Вартапетян, П. Б. Виппер, П. А. Генкель, П. Л. Горчаковский, Т. А. Кезели, О. Н. Кулаева, А. Л. Курсанов, А. А. Ничипорович, М. П. Петров, Т. А. Работнов, Л. Е. Родин, И. Д. Романов, В. Б. Сочава, С. В. Тагаева, Б. А. Тихомиров, А. А. Федоров, М. К. Хохряков, Н. В. Цицин и Э. Л. Штина. Возглавлял делегацию академик А. Л. Курсанов. Все советские участники выступали на конгрессе с докладами и сообщениями.

После торжественной церемонии открытия конгресс приступил к осуществлению своей программы. Основная работа происходила на симпозиумах и в секциях. Всеобщее внимание привлекли симпозиумы на темы: «Субклеточные структуры и функции», «Превращение энергии в процессе фотосинтеза», «Морфогенез цветка», «Циркуляция вещества и энергии в экосистемах», «Структура растительных сообществ и биологические взаимоотношения компонентов», «Влияние человека на растительность тропиков», «История растительности в свете данных пыльцевого анализа», «Четвертичное оледенение и эволюция умеренной флоры северного полушария», «Ординация и классификация растительности», «Картирование растительности», «Ботанические исследования в аридных и субаридных районах».

Работали следующие секции: цитологии и генетики, тонких структур и цитохимии, физиологии клетки, общей физиологии, палеоботаники, морфологии и морфогенеза, общей систематики, таксономии и эволюции, фитоценологии и фитогеографии, экспериментальной экологии, микологии, фитопатологии и прикладной ботаники.

Для участников конгресса известные ученые прочитали несколько лекций, в том числе Г. Вальтер (H. Walter) выступил с лекцией на тему «Роль экологии в исследовании тропических и субтропических районов».

Конгресс привлек около 3000 участников из 69 стран мира. Этот международный форум убедительно показал значение ботаники, изыскивающей пути рационального использования растительных ресурсов земного шара в интересах человечества. Он еще раз ярко продемонстрировал, что для прогресса науки в целом необходимо ее гармоничное развитие, планомерное ведение исследований во всех областях, а не только в «модных» направлениях.

Собравшиеся на конгрессе специалисты отметили необходимость широкого участия ботаников в осуществлении международной биологической программы, направленной на выявление продуктивности основных типов сообществ растений и животных в разных ландшафтных зонах, на изучение циркуляции вещества и энергии в экосистемах (биогеоценозах).

Следующий, XI Международный ботанический конгресс решено провести в 1969 г. в г. Сиэтле (США).

Перед открытием конгресса советские ботаники имели возможность посетить ряд научных учреждений и музеев. Из них наибольший интерес представляют Ротамстедская экспериментальная станция, Королевский ботанический сад в Кью и музей Чарлза Дарвина в Дауне.

Ротамстедская экспериментальная станция. Находится в пос. Харпендере, Хертфордшир, в 40 *км* к северу от Лондона. Станция была основана в 1843 г., когда Джон Беннет Лоуз (John Bennet Lawes), уже до этого в течение ряда лет экспериментировавший на своей ферме, принял на работу Дж. Гилберта (J. H. Gilbert). Дж. Лоуз работал с ним вплоть до своей смерти, последовавшей в 1900 г. В 1843 г. Лоуз и

Гилберт начали серию экспериментов по изучению питания растений. Эти эксперименты продолжаются до настоящего времени, причем их результаты уже использованы в практике сельского хозяйства Англии. Работу на экспериментальной ферме финансировал ее основатель Дж. Лоуз, сначала непосредственно, а затем из ежегодных отчислений от выделенного им для этих целей капитала (сметы утверждались, а расходы контролировались специальной комиссией). С 1911 г., когда стали очевидными теоретические и практические результаты работы станции, начался приток пожертвований. В настоящее время станция получает финансовую поддержку от Министерства земледелия Великобритании.

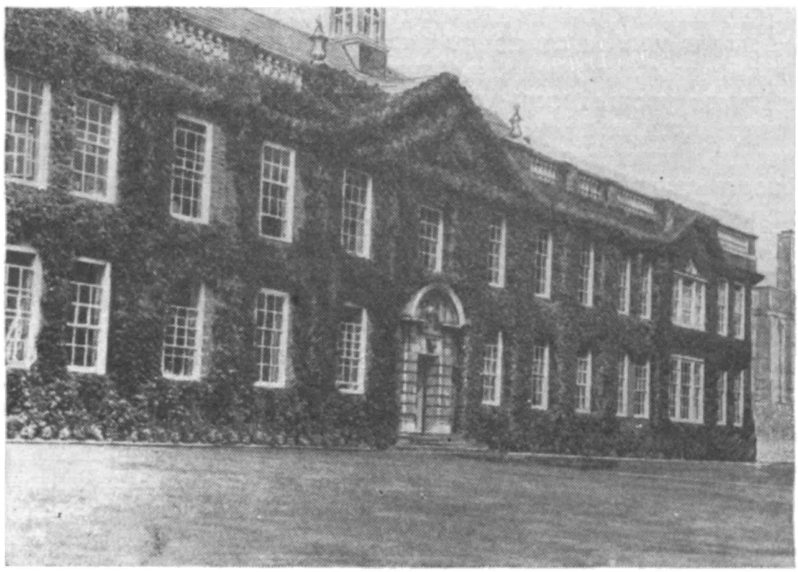


Рис. 1. Главное здание Ротамстедской экспериментальной станции.

Очень интересна серия классических экспериментов, где на делянках получают урожай зерновых непрерывно с 1843 г. Эти опыты наглядно иллюстрируют влияние удобрений на урожайность сельскохозяйственных культур.

В середине прошлого столетия, когда станция только развертывала свою работу, господствовала теория минерального питания растений Юстуса Либиха (выдвинута в 1840 г.). Согласно этой теории, для питания растений необходимы четыре элемента — фосфор, калий, натрий и магний. Теория Либиха способствовала широкому внедрению минеральных удобрений в земледелие. Внесение в почву минерального азота Ю. Либих не считал необходимым, так как полагал, что растения получают достаточно азота в виде аммиака, содержащегося в воздухе и попадающего в почву вместе с дождевой водой.

Среди экспонатов станции центральное место занимают опыты по применению удобрений для посевов пшеницы. Опыты производились на на 17 делянках площадью 0,2 *га* каждая. Контрольная делянка не получала никаких удобрений с 1839 г., она характеризует естественную продуктивность почвы. Первый зарегистрированный урожай в 1844 г. был равен 410 *кг*. Средний урожай за первые 8 лет был 500 *кг*, а в течение

последующих 70 лет урожайность постепенно снижалась приблизительно на 25 *кг* за каждое десятилетие. За весь период наблюдаемый максимальный урожай был отмечен в 1845 г.—645 *кг*, а минимальный в 1904 г.— 125 *кг*. На других делянках вносились те или иные удобрения. На делянке, удобряемой навозом, средний урожай с 1852 по 1925 г. был равен 970 *кг* (это превосходит на 10% средний урожай, полученный в Англии за соответствующий период с применением севооборота). В опыте, где вносились с минеральным удобрением фосфор, калий, натрий и магний (четыре компонента, необходимые и достаточные, по Ю. Либиху) урожай лишь немного превышал контрольный. На делянках же, где наряду с этими четырьмя элементами вносился азот в виде сульфата аммония (в разной дозировке и в разные сроки), урожай был значительно выше. Одна из делянок демонстрирует влияние на урожайность пшеницы удобрения почвы нитратом натрия. В случае удобрения почвы сульфатом аммония, без других минеральных солей, урожай все же превышает урожайность пшеницы на делянке, получающей лишь четыре минеральных компонента, необходимых по Ю. Либиху. Имеется также много других вариантов, иллюстрирующих влияние удобрений на урожайность сельскохозяйственных культур в зависимости от состава, количества удобрений и сроков их внесения в почву.

Особый интерес для геоботаника представляет опыт, поставленный на заброшенном участке пашни (Broadbalk Wilderness). Сотрудники станции решили выяснить, что произойдет с посевом пшеницы, если прекратить всякое вмешательство человека, не собирать урожай, не применять никакой агротехники. Для этого участок площадью 0,4 *га*, на котором ранее в течение 38 лет ежегодно собирали урожай пшеницы, был отгорожен в 1882 г. колючей проволокой, причем последний урожай не был снят. Ни люди, ни скот на участок не допускались; сюда лишь залетали птицы. Через четыре года сорняки вытеснили пшеницу. За ограждением можно было заметить лишь немного чахлых экземпляров этой культуры, но в течение следующих двух лет и они исчезли. Затем на участке стали появляться кустарники и всходы деревьев. Тогда участок разделили пополам: одну половину оставили нетронутой, другую периодически расчищали от кустарников и подроста деревьев. Впоследствии часть расчищаемой площади отвели под пастбища для овец.

По истечении 82 лет облик заброшенного пшеничного поля коренным образом изменился. На заповедном участке сформировался лес из дуба обыкновенного (*Quercus robur*), ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior*), явора (*Acer pseudoplatanus*), клена полевого (*Acer campestre*) с боярышником (*Crataegus oxyacantha*) в подлеске. В тенистых местах растет плющ (*Hedera helix*), а на прогалинах — пролеска (*Mercurialis perennis*), ежевика кустарниковая (*Rubus fruticosa*), фиалки. Таким образом, на месте заброшеного пшеничного поля спонтанно сформировалась растительность, близкая к характерному для этой территории климаксовому типу широколиственных лесов.

Безлесие соседнего участка поддерживается искусственно, путем периодической расчистки его от кустарников и древесного подроста; в противном случае и он бы покрылся лесом. Из кустарников здесь поселяются боярышник (*Crataegus oxyacantha*), роза собачья (*Rosa canina*), ежевика кустарниковая (*Rubus fruticosus*). Древесные всходы представлены, главным образом, дубом и кленом полевым (*Acer campestre*). Травянистая растительность довольно разнообразна.

Часть расчищаемой площади, отведенная под пастбища для овец, быстро покрылась мелкотравной луговой растительностью; в дальнейшем расчистка здесь не потребовалась. Этот опыт очень наглядно де-

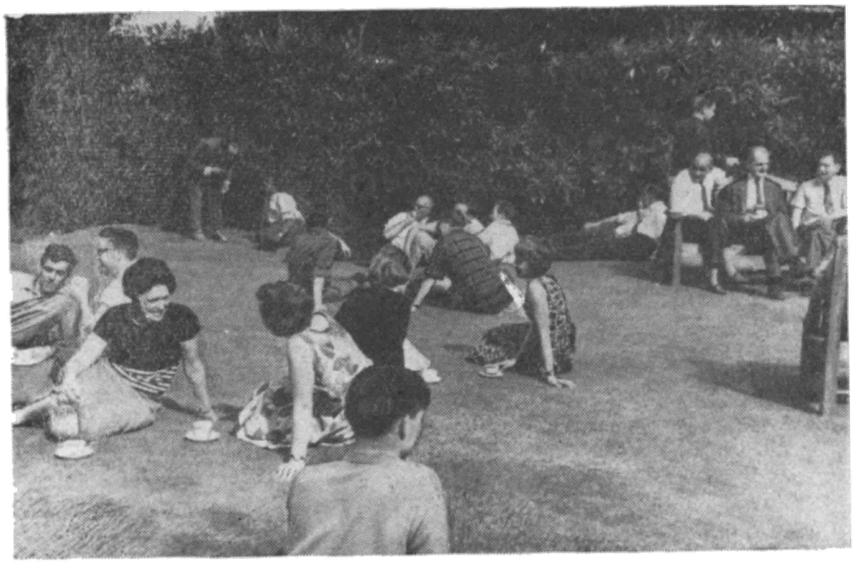


Рис. 2. Традиционный ежедневный «чай» (tea) сотрудников станции на лужайке. Здесь в непринужденной форме обсуждаются и научные проблемы, и текущие дела.

монстрирует как естественные тенденции формирования растительных сообществ, так и могущественное влияние хозяйственной деятельности человека на растительный покров.

Работы Ротамстедской станции убедительно показывают значение длительных экспериментов для физиологии растений, геоботаники и агрономии. Станция является своего рода сельскохозяйственным музеем. Здесь проводятся также разнообразные новые исследования в области питания растений, применения удобрений, борьбы с сорняками, болезнями и вредителями сельскохозяйственных культур.

Ботанический сад в Кью (Kew Gardens). Расположен близ г. Лондона (в 13 *км* от центра). Это крупнейшее в Англии ботаническое научно-исследовательское учреждение находится в ведении Министерства сельского хозяйства, рыбной ловли и пищевых продуктов. Основной задачей сада считается точное научное определение растений и любого растительного материала (семена, древесина и т. п.), для чего здесь собраны коллекции живых или мертвых (засушенных, законсервированных) растений из всех уголков земного шара, ведется научно-исследовательская работа в области систематики растений и ряда близких к ней дисциплин.

Сад посылал своих сотрудников в Индию, Австралию, Африку, Центральную и Южную Америку и во многие другие места земного шара для сбора гербария и живых растений.

Кроме того, сад служит центром распространения растительного материала — семян, черенков, саженцев для введения в культуру как в Европе, так и за ее пределами. Наиболее знаменательными считаются отправки в 1861 г. хинного дерева (*Cinchona officinalis*) в Индию и в 1877 г.— каучуконосной гевеи (*Hevea brasiliensis*) в Малайю.

Вот уже в течение 200 лет здесь готовят квалифицированных садоводов для многих стран мира. Сад открыт для посетителей и таким образом содействует распространению научных знаний в области ботаники, цветоводства и садоводства.

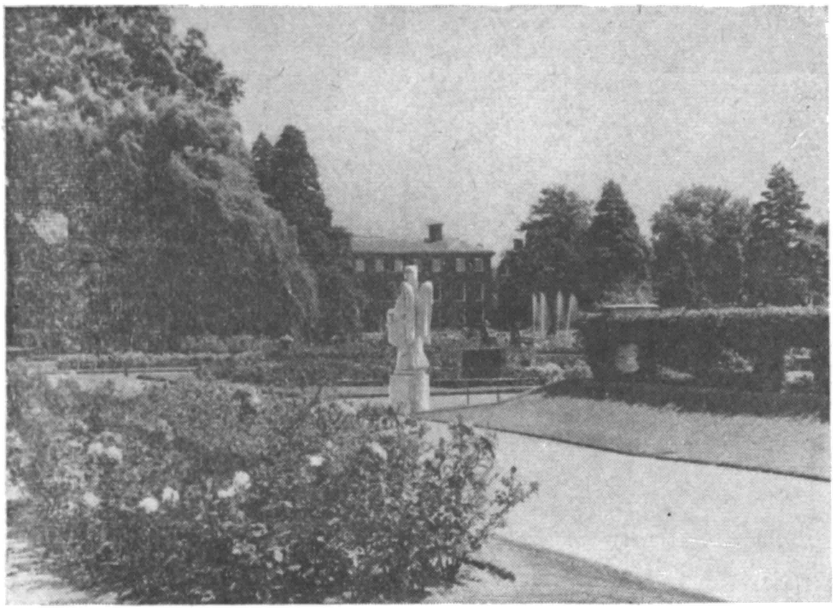


Рис. 3. Один из уголков ботанического сада в Кью. На заднем плане — здание гербария.

Возник сад на базе двух имений (Ричмонд Лодж и Кью Хаус), принадлежащих королевской фамилии. В 1759 г. Августа, вдовствующая принцесса Уэльская, положила начало небольшой коллекции живых растений в Кью. Во время царствования короля Георга III, вступившего на престол в 1760 г., имения Кью и Ричмонд были соединены, и здесь был создан парк. Неофициальным директором его был Джозеф Банкс, главным садовником — Вильям Эйтон. Архитектурное оформление, произведенное Вильямом Чэмберсом, включало оранжерею, пагоду и разрушенную арку. В 1841 г. по королевскому указу сад стал общенациональным. Первым директором стал известный ботаник Вильям Дж. Хукер, расширивший площадь сада до 80 *га*, основавший гербарий с библиотекой и отдел прикладной ботаники с музеем. Впоследствии площадь сада неоднократно расширялась за счет передачи ему соседних земельных участков. Теперь она равна примерно 120 *га*.

Ботанический сад в его современном виде включает коллекции живых растений, музеи прикладной ботаники, гербарий с библиотекой и лабораторию Джорделла.

Первоначальное подразделение территории сада на Ричмонд и Кью оставило свой след в размещении коллекций живых растений. На месте бывшего имения Ричмонд расположен участок леса с арборетумом, где представлены основные роды и виды хвойных и лиственных деревьев и кустарников, могущих произрастать в условиях местного климата в открытом грунте. Особое место здесь занимают коллекции рододендронов, азалий и бамбуков. Ландшафты парка оживляет искусственное озеро, созданное на месте старого гравийного карьера. На островах гнездятся водоплавающие птицы. По берегам озера посажены ивы и ольха. В парке много аллей из бука, конского каштана, настоящего каштана, дуба, вяза, есть группы рододендронов и других кустарников. Хвойные размещены группами. Имеется также участок с

альпийскими растениями, орошаемый ручейком. На скалистом субстрате высажены суккуленты. Повсюду большую площадь занимают газоны.

Оранжереи располагаются в основном на месте бывшего имения Кью. В них сосредоточены богатейшие коллекции папоротников, орхидных, ароидных, пальм, кактусов и других суккулентов, бегоний, пеларгоний, рододендронов, камелий, теплолюбивых хвойных, насекомоядных растений, водных растений (особенно интересны культивируемые в теплом бассейне виды *Victoria*), возделываемых растений тропической и субтропической зон. В коллекциях открытого грунта представлены декоративные растения — ирисы, гладиолусы, розы и другие, а также наиболее интересные водные, скальные и альпийские растения. Большая экспозиция дает представление о разнообразии в системе растительного мира: виды размещены здесь по семействам в систематическом порядке. Коллекции живых растений представлены 45 000 видов и разновидностей.

В главном музее сосредоточены экспозиции полезных растений и растительных продуктов. Здесь же имеется специальная выставка, отражающая историю ботанического сада в Кью. В лесном музее представлены образцы древесин из разных стран мира, особенно тех пород, которые импортируются или используются в строительстве или промышленности Соединенного королевства; показано разнообразие применения древесины и продуктов ее переработки. В галерее Марианны Норт экспонировано более 800 олеографий растений и их цветов, выполненных этой художницей в прошлом столетии во время ее путешествий (в течение 13 лет, с 1872 и 1885 г.) по многим странам земного шара.

Гербарий и библиотека располагаются в одном здании, включающем основной корпус с тремя пристроенными к нему крыльями. Строительство еще одного крыла начинается в 1965 г. Гербарий был основан в 1853 г., в него влились обширные гербарии Джорджа Бентама в 1854 г. и Вильяма Хукера — в 1866 г. В течение последующих ста с лишним лет коллекции неизменно пополнялись и теперь они прекрасно отображают растительный мир всего земного шара. Коллекции состоят почти из 7 млн. гербарных листов засушенных растений; явнобрачные расположены в основном по системе Бентама и Хукера, изложенной в их сочинении «Genera Plantarum». В пределах семейств роды расположены преимущественно по крупным географическим районам. В здании гербария над первым этажом возвышаются две светлых галереи. Электрическое освещение введено недавно. Шкафы с засушенными растениями деревянные. Кроме того, имеется около 25 000 стеклянных сосудов с законсервированными цветами и плодами (такие коллекции особенно ценны для орхидных, цветы которых сильно изменяются при сушке), а также много образцов сухих плодов и семян в картонных и металлических коробках.

Обширные коллекции гербария использовались и используются для составления многочисленных флор, списков растений, монографий, критических обзоров, а также для сравнения и определения образцов растений, поступающих из разных стран. Полностью или частично на основе этих коллекций написаны флоры Вест-Индии, островов Фиджи, Новой Зеландии, Австралии, Малайского полуострова, Гонконга, Индии, Бирмы, Пакистана, Цейлона, южной и тропической Африки. Сейчас сотрудники гербария заняты составлением или подготовкой для переиздания флор западной тропической Африки, тропической восточной Африки, Кипра, Ирана.

Широкой известностью пользуются издания Ботанического сада.

Бюллетень «Kew Bulletin» теперь заключает вместе с приложениями 90 томов. Ботанический журнал «Botanical Magazine» — самое старое ботаническое издание не только в Англии, а вероятно, во всем мире (основан в 1787 г.), редактируется и подготавливается в основном в Кью с 1891 г. Издано 174 тома, в том числе 10 000 таблиц с изображениями растений. Альбом «Icones Plantarum» основан в 1841 г. Издано 36 томов, содержащих 3 600 черно-белых изображений растений и описание новых и редких растений гербария. Указатель «Index Kewensis» содержит списки видовых и родовых названий вновь описываемых цветковых растений с указанием места, откуда они описаны и полными библиографическими данными. Вышедшие 14 томов заключают примерно 850 000 родовых и видовых наименований. Другой указатель «Index Londoniensis» — служит как бы дополнением к предыдущему. В вышедших шести томах перечислены все изображения цветковых растений и папоротников, когда-либо публиковавшиеся в научной литературе, начиная с 1753 г.; приведены точные библиографические данные. Очередной том, охватывающий период с 1936 по 1960 г., готов к печати.

Библиотека сада основана в 1853 г. на базе подаренной доктором Бромфилдом коллекции книг. Уже в следующем 1854 г. она пополнилась влившейся в нее библиотекой Дж. Бентама, а в 1866 г.— библиотекой Вильяма Дж. Хукера. Впоследствии библиотека непрерывно пополнялась и теперь считается одним из наиболее полных книгохранилищ по ботанике и особенно по таксономии растений. Здесь хранится около 80 000 томов и 120 000 оттисков, много редких и ценных изданий. Особенно богата библиотека литературой долиннеевского периода, монографиями и флорами разных стран. В ней представлено более 14 000 наименований периодических и серийных изданий по ботанике. В архиве библиотеки хранится более 250 000 писем, полевых дневников и рукописей от середины XVIII в. до наших дней. Кроме того, здесь хранится коллекция, содержащая более 150 000 изображений растений — картин, фотографий и гравюр. Коллекция карт насчитывает около 7000 листов, интересна также коллекция портретов примерно 500 ботаников.

Рис. 4. Дом-музей Чарлза Дарвина в Дауне.

Рис. 5. Каменная плита, положенная Дарвином на поверхность почвы в саду для выяснения роющей деятельности дождевых червей.

При саде имеется лаборатория Джорделла, основанная в 1876 г. В ней ведется научно-исследовательская работа в области цитологии, генетики, анатомии растений и некоторых аспектов физиологии растений, имеющих значение для садоводства.

Силами сотрудников трех основных отделов (экспозиция живых растений, гербарий и лаборатория Джорделла) в ботаническом саду ведется подготовка специалистов в области цветоводства и декоративного садоводства. Для прохождения стажировки сюда приезжают начинающие ботаники из многих стран мира.

Музей Дарвина. Находится в графстве Кент, в 60—70 *км* к востоку от Лондона. Автострада проходит по слабо всхолмленной местности. Квадраты полей, разделенные живыми изгородями, чередуются с дубовыми рощицами и лугами, где мирно пасутся коровы и овцы. На фоне этого агрикультурного пейзажа мелькают небольшие поселки. Один из них, казалось бы, ничем не отличающийся от соседних, хорошо известен биологам всего мира. Этот поселок называется Даун; здесь в течение сорока лет (1842—1882 гг.) жил и работал известный естествоиспытатель Чарлз Дарвин.

Чарлз Дарвин поселился в Дауне спустя несколько лет после возвращения из кругосветного путешествия, совершенного на корабле «Бигль». Он обрабатывал здесь собранные коллекции и материалы, приводил их в систему, обосновал и развил идею эволюции органического мира, возникшую еще во время кругосветного путешествия. Именно в Дауне эта идея оформилась в стройное учение, легшее в основу современной биологии. Здесь Дарвин написал свои основные научные труды. Теперь дом Дарвина превращен в музей. Сюда съезжаются экскурсанты не только из Англии, но и из многих других стран.

Нас встречает ученый хранитель музея в фартуке, мокром от росы, с садовыми ножницами в руках. Он оторвался от своих работ в саду, чтобы принять советских ботаников (мы приехали в один из нерабочих дней — Bank holiday, когда музеи закрыты).

В доме-музее собраны многочисленные документы, рассказывающие о жизни и творческой деятельности Дарвина, истории создания знаменитой книги «Происхождение видов», о том перевороте в науке, который произвело это сочинение великого естествоиспытателя и мыслителя. Среди экспонатов музея одно из наиболее почетных мест занимает том «Капитала» с дарственной надписью Карла Маркса.

С шутливой улыбкой наш гид говорит, что Дарвин, несмотря на его гениальность, совершил по крайней мере две ошибки. Во-первых, он полагал, что музыка улучшает рост растений (не потому ли с такой настойчивостью преподавали музыку его сыну?). Во-вторых, был уверен, что если положить на поверхность почвы каменную глыбу, то через десять лет в результате роющей деятельности дождевых червей она окажется захороненной. И вот результаты эксперимента, произведенного Дарвином: положенная им в парке каменная плита до сих пор лежит на поверхности!

Посещение музея дает возможность почувствовать атмосферу творческого труда, царившего в Дауне в период создания эволюционного учения, лучше понять характерные черты Дарвина как ученого и человека: скрупулезную точность в работе, объективность, скромность, честность, научную смелость. Экскурсанты проникаются еще большим уважением к яркой личности и таланту Дарвина, бросившего вызов утвердившимся концепциям и догмам, совершившего подлинный переворот в естествознании.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР

ЗАПИСКИ СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

ВЫП. 4 ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКИ 1966

ЮБИЛЕИ. ИСТОРИЯ НАУКИ

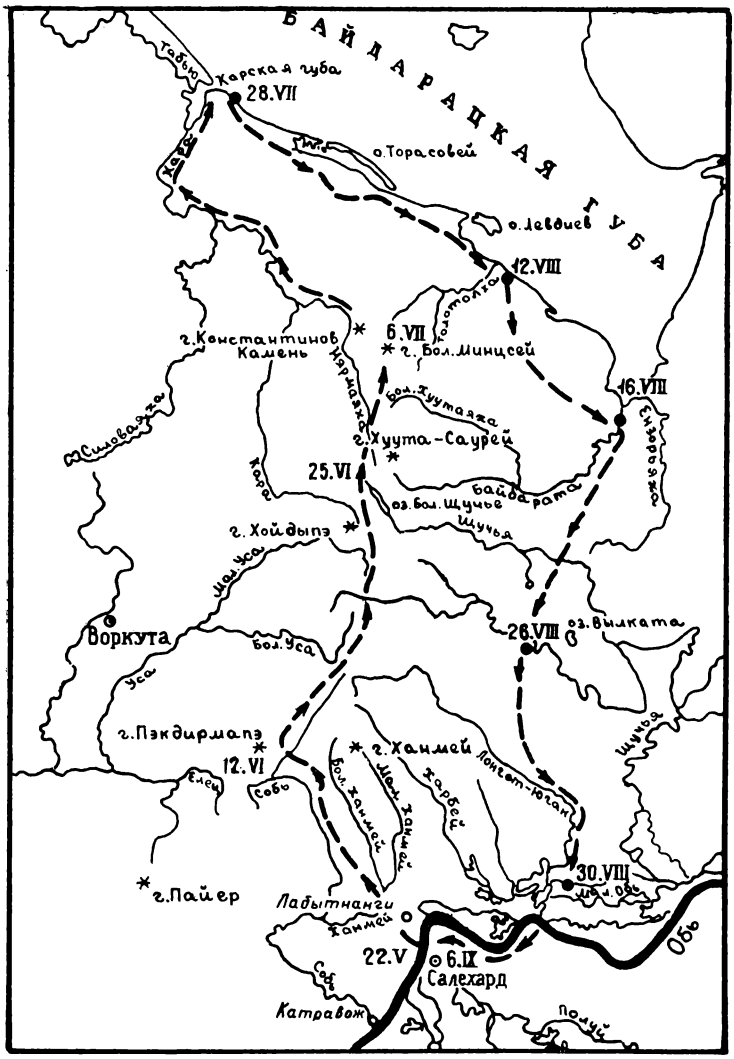
П. Л. ГОРЧАКОВСКИЙ

В. Н. СУКАЧЕВ И ЕГО БОТАНИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НА УРАЛЕ (К 85-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

7 июня 1965 г. выдающемуся советскому ботанику, лесоведу, одному из основоположников биогеоценологии Владимиру Николаевичу Сукачеву исполнилось 85 лет.

На протяжении ряда периодов своей яркой многогранной деятельности В. Н. Сукачев был связан с Уралом, внес существенный вклад в познание его флоры и растительности и оказал известное влияние на развитие ботанических исследований этой горной страны.

Первое знакомство В. Н. Сукачева с природой, флорой и растительностью Урала относится еще к 1909 г., когда он участвовал в экспедиции, направленной императорской Академией наук и Русским географическим обществом на Полярный Урал, р. Кару, к Байдарацкой губе и на р. Щучью для всестороннего естественноисторического исследования этой области. Экспедиция была организована в основном на средства братьев Н. Г. и Г. Г. Кузнецовых. Чаеторговцы Кузнецовы, жившие большей частью в Париже, во время одного из приездов в Петербург обратились через придворного врача М. Г. Мамуровского к геологу академику Ф. Н. Чернышеву с предложением израсходовать часть имеющихся в их распоряжении свободных средств на какое-нибудь полезное для науки дело. Обсуждение этого предложения в русском географическом обществе, а затем и в Академии наук привело к идее использовать выделяемые средства для организации научной экспедиции в малоизученные районы Крайнего Севера — на Полярный Урал и в Карскую тундру. Эта идея была осуществлена в 1909 г. Начальником экспедиции, по рекомендации Ф. Н. Чернышева, был назначен геолог Олег Оскарович Баклунд, сын Оскара Баклунда — шведского ученого, привлеченного в девяностых годах XIX в. царским правительством для работы в качестве директора Пулковской обсерватории. О. Баклунд, окончивший Петербургский университет, работал в Геологическом музее, участвовал вместе с геологом И. П. Толмачевым в экспедиции на р. Пясину. Кроме руководства экспедицией на Полярный Урал, на О. О. Баклунда возлагались геологические изыскания. Ведение ботанических исследований было поручено В. Н. Сукачеву, тогда ассистенту кафедры ботаники Лесного института в Петербурге. В составе экспедиции, кроме того, входили топограф Н. А. Григорьев, зоолог Ф. А. Зайцев, ученый агроном из г. Тюмени Д. Я. Вардроппер, геолог-коллектор студент горного института В. Г. Мухин, коллектор этнографических предметов студент Московского университета Д. Г. Янович. Первую



Маршрут и даты завершения основных этапов экспедиции под начальством О. О. Баклунда на Полярный Урал и прилегающие равнинные районы в 1909 г. Ботанические исследования во время экспедиции вел В. Н. Сукачев. На карте маршрут показан *штриховой линией со стрелками.*

часть маршрута (до горы Минисей) вместе с экспедицией проделали Н. Г. и Г. Г. Кузнецовы. Экспедиция поставила своей задачей комплексное изучение крайней северной оконечности Уральских гор и низменности, примыкающей к ней с востока.

Прибыв на пароходе в г. Обдорск (ныне г. Салехард), участники экспедиции 22 мая 1909 г. (по старому стилю) выехали на оленях к истокам р. Ханема, левого притока р. Соби (см. рисунок). Выйдя на водораздел севернее горы Пай-Ер, они отправились на север вдоль Уральского хребта, достигли оз. Щучьего, горы Хуута-Саурей, подножия горы Минисей (6 июля старого стиля), а затем вышли к устью р. Кары. Далее экспедиция следовала на юго-восток вдоль побережья Байдарацкой

губы, а потом на юг, вдоль подножия гор Полярного Урала, пересекла реки Щучью и Лонгот-Юган, вышла к р. Малой Оби и, наконец, 9 сентября 1909 г. вернулась в Обдорск.

Работа экспедиции протекала в трудных условиях горных и равнинных тундр. Научные сведения об этом районе были крайне скудны. В 1771 г. из Обдорска к Уральским горам проехал спутник П. С. Палласа В. Зуев, побывавший также в устье р. Пыдераты (Байдараты). А. Г. Шренк, путешествуя в 1837 г. по тундрам европейской России, достиг Полярного Урала и поднялся на гору Неть-Ю (под 68° с. ш.). Участник североуральской экспедиции Русского географического общества астроном М. Ковальский посетил в 1848 г. истоки р. Щучьей, бассейны рек Кары и Пыдераты (Байдараты). И наконец, в 1876 г. между истоками рек Усы и Щучьей пересек Уральский хребет П. Крузенштерн, давший описание и карту небольшого участка хребта. Результаты всех этих исследований еще очень слабо освещали природные условия Полярного Урала и его восточных предгорий.

Экспедиция под начальством О. О. Баклунда получила ценные геологические, ботанические и зоологические материалы, пролившие свет на природные условия исследованной территории. Были собраны также ненецкие предметы культа — деревянные идолы, найденные у подножия горы Минисей и в других местах. О. О. Баклунд, изучая геологическое строение и рельеф местности, отметил нагорные террасы на вершинах гор Полярного Урала, обнаружил следы четвертичного оледенения. Топограф Н. А. Григорьев на основании мензульной съемки составил карту исследованного района в масштабе 2 версты в одном дюйме (1 : 84 000) с горизонталями через 10 сажен. Предварительные результаты экспедиции были освещены в отчетах О. О. Баклунда (1910, 1911). Несмотря на большую ценность собранных материалов, все они не могли быть своевременно обработаны — этому помешала разразившаяся вскоре мировая война [1].

В. Н. Сукачев собрал большой гербарий. Эта коллекция, переданная в Ботанический сад (ныне Ботанический институт Академии наук СССР), была впоследствии обработана рядом специалистов. Ценные сведения о распространении многих растений на Полярном Урале по материалам гербария В. Н. Сукачева затем использовали авторы многих научных трудов по флоре СССР Западной Сибири и Арктики. Благодаря сборам В. Н. Сукачева, названия некоторых пунктов Полярного Урала, (Хуута-Саурей, гора Минисей и др.) стали хорошо известны ботаникам; для ряда растений эти местонахождения можно рассматривать как классические (locus classicus). Кроме того, В. Н. Сукачев, уже тогда увлекавшийся болотоведением и четвертичной историей флоры и растительности, изучил строение нескольких погребенных торфяников в Карской тундре на участке между реками Байдаратой и Обью, описал их строение и взял образцы торфа для анализа. Эти материалы после обработки легли в основу статьи об изменении климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время (Сукачев, 1922). В торфе были найдены остатки древесных стволов и пней, шишки лиственницы и ели,

[1] Вскоре после возвращения из уральской экспедиции О. О. Баклунд ездил в Южную Америку, где изучал петрографию и геологическое строение Анд. После этого он перешел на работу в одно из геологических учреждений Швеции. Судьбе было угодно, чтобы спутники по скитаниям в зауральских тундрах В. Н. Сукачев и О. О. Баклунд вновь встретились через четыре десятилетия уже в Швеции. В 1950 г., когда В. Н. Сукачев, возглавлявший делегацию советских ботаников на VIII Международном ботаническом конгрессе, находился в г. Упсале, к нему в гостиницу зашел О. О. Баклунд, узнавший о его приезде из газет. Человек прогрессивных взглядов, О. О. Баклунд интересовался Советским Союзом, развитием науки в нашей стране.

плодики и прицветные чешуйки берез, а также ветви пихты. Это привело В. Н. Сукачева к заключению, что в послеледниковое время в тундре был период более теплого климата, когда крайний предел распространения древесных растений продвигался значительно севернее современного. Пыльцевой анализ погребенных торфяников в Карской тундре был выполнен под руководством В. Н. Сукачева А. А. Егоровой (1930), опубликовавшей по этому вопросу специальную статью.

На обратном пути их уральской экспедиции, во время кратковременной стоянки парохода у с. Демьянского на р. Иртыше, В. Н. изучил береговое обнажение и собрал погребенные остатки тундровых растений. Впоследствии эти остатки были тщательно исследованы, а результаты обработки опубликованы (Сукачев, 1938). В то время это была первая находка тундровых растений в южной части сибирской тайги.

Заинтересовавшись во время экспедиции вопросом о причинах возникновения оголенных глинистых пятен в некоторых типах тундр, В. Н. выдвинул гипотезу пятнообразования (Сукачев, 1911). Он писал, что пятнообразование — неминуемое следствие замерзания почвы в присутствии вечной мерзлоты. Когда верхние горизонты почвы начинают сковываться морозом, полужидкий плывучий слой, характерный для большинства тундровых почв, оказывается заключенным между двумя замерзающими слоями. По мере дальнейшего замерзания почвы уровень вечной мерзлоты поднимается, а наружный мерзлый слой утолщается. Полужидкий горизонт испытывает давление этих увеличивающихся мерзлых слоев, что усиливается еще и тем, что сам плывун при температуре ниже 4° С расширяется. Выходом из этого напряженного состояния может быть прорыв замерзшего поверхностного слоя почвы и излияние плывуна на поверхность. Эта гипотеза получила признание многих специалистов (Говорухин, 1960).

О результатах исследований растительности Полярного Урала, тундр побережья Карского моря и низовий р. Оби В. Н. Сукачев сделал доклад на заседании Русского географического общества. Этот доклад получил высокую оценку Г. И. Танфильева, присутствовавшего на заседании.

Второй раз, уже на более длительный срок, В. Н. Сукачеву пришлось попасть на Урал в 1941 г. Вскоре после начала Великой Отечественной войны, вместе с группой профессоров и преподавателей Ленинградской лесотехнической академии (в том числе М. Е. Ткаченко, С. И. Ваниным) В. Н. Сукачев был эвакуирован в г. Свердловск. Здесь он возглавил кафедру биологических наук в Уральском лесотехническом институте, читал лекции по курсам ботаники, дендрологии и дарвинизма. Одновременно развернул на Среднем Урале и в прилегающих районах Западно-Сибирской низменности большие работы по изучению залежей сапропеля, использованию сапропеля для нужд народного хозяйства и обороны страны. Проводил он также типологическое исследование уральских лесов. Вместе с сотрудниками В. Н. Сукачев изучил в 1942 и 1943 гг. сапропелевые отложения Горбуновского и Гальянского торфяников близ г. Нижнего Тагила, озер Малый Шарташ, Вздохня (Сухореченское), Карасье по Сибирскому тракту, Карасье по Московскому тракту, Песчаное, Щучье и Вашты близ г. Свердловска, Арамашевское и Белое близ г. Режа. Кроме того, в Уфалейском и Кыштымском районах Челябинской области были изучены сапропели озер Большой и Малый Каган, Казагалы, Малый Глубострак, Душное, Большой Баик, Темное, Татыш, Сабанай, Сугуль, Караси, Аракуль и др. Микроскопические анализы образцов сапропелей выполняла Г. И. Поплавская при участии В. Н. Сукачева. Результаты этих исследований обобщены в из-

вестной статье об истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена, написанной В. Н. совместно с супругой Г. И. Поплавской (Сукачев и Поплавская, 1946).

На основании многочисленных пыльцевых диаграмм В. Н. выделил следующие стадии изменения растительного покрова Среднего Урала в голоцене: 1) лесотундры, 2) елово-лиственничных лесов (продолжительностью 3000 лет), 3) березовых и березово-сосновых лесов (8000 лет) и 4) сосновых лесов (9000 лет). В противоположность распространенному взгляду, что в перигляциальной зоне существовали сухие континентальные («холодные») степи и лесостепи, В. Н. не нашел никаких указаний, подтверждающих этот взгляд.

Работа В. Н. Сукачева по истории растительности Среднего Урала в послеледниковое время может служить образцом тщательно выполненного микропалеоботанического исследования. Впервые в нашей стране в ней широко использован пыльцевой анализ сапропелевых отложений, открывающий большие возможности более точной датировки отдельных этапов развития растительного покрова, позволяющий выяснить состав растительности, характерной для голоцена, включая самые ранние его этапы. Подготовленная В. Н. статья о типах лесов Среднего Урала осталась, к сожалению, неопубликованной.

В. Н. Сукачев находился в г. Свердловске до конца 1943 г. Затем, после избрания академиком, он выехал в Москву, где приступил к организации первого в системе Академии наук СССР Института леса. В послевоенные годы В. Н. сохранил тесную связь с многими сотрудниками Уральского лесотехнического института, других вузов и научных учреждений Урала, живо интересуется их научной работой, публикуемыми статьями оказывает большую помощь консультацией, советами.

8 июня 1965 г. Президиум Верховного Совета СССР за выдающиеся заслуги в развитии биологической науки и в связи с восьмидесятипятилетием со дня рождения присвоил В. Н. Сукачеву почетное звание Героя Социалистического Труда с вручением ему ордена Ленина и золотой медали «Серп и Молот». Уральские ботаники, с большой радостью встретившие этот акт признания высоких заслуг юбиляра, от всего сердца желают Владимиру Николаевичу Сукачеву хорошего здоровья и новых успехов в его научной и общественной деятельности.

Институт биологии
Уральского филиала АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Баклунд О. О. Экспедиция братьев Кузнецовых на Полярный Урал летом 1909 г.— Изв. Русск. геогр. о-ва, 1910, т. 45, вып. 1—5.

Баклунд О. О. Общий обзор деятельности экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал летом 1909 г.— Зап. имп. Академии наук, 1911, серия 8, т. 28, № 1.

Говорухин В. С. Пятнистые тундры и пликативные почвы Севера (к 50-летию теории пятнистых тундр В. Н. Сукачева).— Землеведение, т. 5. М., Изд-во МГУ, 1960.

Егорова А. А. Некоторые данные пыльцевого анализа Карской тундры.— Бюлл. комиссии по изучению четвертичного периода АН СССР, вып. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1930.

Сукачев В. Н. К вопросу о влиянии мерзлоты на почву.— Изв. АН, 1911, серия 6, т. 5, № 1.

Сукачев В. Н. К вопросу об изменении климата и растительности Сибири в послетретичное время.— Метеорол. вестн., 1922, т. 32. № 1—4.

Сукачев В. Н. История растительности СССР во время плейстоцена.— Растительность СССР, т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1938.

Сукачев В. Н. и Поплавская Г. И. Очерк истории озер и растительности Среднего Урала в течение голоцена по данным изучения сапропелевых отложений.— Бюлл. Комиссии по изучению четвертичного периода, № 8. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1946.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 2
А. Т. Мокроносов. Некоторые вопросы методики применения изотопа углерода-14 для изучения фотосинтеза 3
И. К. Киршин, Л. В. Баева. О значении ауксинов в коррелятивном угнетении побегообразования у злаков 15
З. Г. Ильиных. Использование различных форм азота при синтезе аминокислот в листьях картофеля различного возраста 29
П. Л. Горчаковский, Н. П. Ромахина. Северные форпосты степной растительности на предгорьях Урала (в пределах Красноуфимской лесостепи) 37
В. И. Маковский. О возрасте торфяников и формировании лесной растительности в подзоне северной тайги (междуречья Лозьвы и Пелыма) . . . 53
М. М. Сторожева. О положении южной границы северотаежной подзоны на восточном склоне Уральского хребта 65
П. В. Лебедев, Н. С. Мельник, Г. П. Серая, Т. С. Чибрик, М. С. Бабец. Морфогенез побеговых луговых злаков и условия внешней среды . . . 75
Л. И. Вигоров. Закономерности формообразования при скрещивании диких и культурных пшениц 87
С. А. Мамаев. Распределение деревьев сосны обыкновенной по половым типам и особенности их плодоношения 101
С. Г. Шиятов. Время рассеивания семян лиственницы сибирской в северо-западной части ареала и роль этого фактора во взаимоотношении леса и тундры 109
В. С. Николаевский. Анатомо-морфологическое строение листьев древесных растений в связи с их газоустойчивостью 115
Н. А. Коновалов, В. Д. Луганская. К экологии лиственницы Сукачева в условиях южной тайги Среднего Урала 121
Краткие сообщения 127
Н. С. Спиридонова. Аскорбиновая кислота в филогенезе растений . . . . —
Н. Н. Дементьева. Влияние бора и молибдена на прорастание пыльцы цикламена *(Cyclamen persicum)* 129
Г. П. Серая. Морфогенез удлиненных побегов полевицы белой в зависимости от интенсивности света 131
Е. Я. Ильина. Ярусное изменение морфолого-анатомической структуры листьев люцерны синегибридной 137
Б. А. Вакар. Заметка о пшенице рода *Haynatricum* Zhuk, и о течении у нее мейозиса 143
Г. В. Зуева. Сравнительное изучение мейоза у пшенично-ржаных амфиплоидов 31АД-72 и АД-129 146
Т. П. Главацкая. Микроспорогенез и развитие пыльцевого зерна у 56- и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов 149
А. М. Волкова. К флоре лишайников высокогорной части хребта Таганай . . 154
А. В. Сирко. О микрофлоре полуостровов озера Медвежьего (Курганская область) 157
Л. К. Кузнецова. К микрофлоре восточного склона Полярного Урала . . 162
Т. С. Чибрик, М. С. Бабец. Особенности морфогенеза побегов костра безостого *(Bromus inermis)* в зависимости от влажности почвы 166
Е. А. Пугач. К методике биометрических исследований генеративных органов у лиственницы Сукачева 172
Г. Е. Комин. Возобновление под пологом девственных заболоченных сосняков и элементы климата 175
Г. Г. Каменский. К характеристике лесных ресурсов бассейна реки Камы . 178
Н. М. Соколова. Пересадка взрослых деревьев черемухи Маака 181
Г. И. Таршис. Биологические особенности сорняка *Acroptilon picris* 183
Научные конференции и экскурсии 191
П. Л. Горчаковский. Десятый международный ботанический конгресс и экскурсии советских ботаников в научные учреждения Великобритании . —
Юбилеи. История науки 201
П. Л. Горчаковский. В. Н. Сукачев и его ботанические исследования на Урале (к 85-летию со дня рождения) . . . . . —

ЗАПИСКИ
СВЕРДЛОВСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ
ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Выпуск четвертый

Вопросы
физиологии растений и геоботаники

Редактор изд-ва *М. С. Эбергардт*
Технический редактор *Н. В. Семенова.* Корректор *Н. В. Семенова.*

РИСО УФАН № 47/1(3) НС 22212 Подписано к печати 1/IX 1966 г.
Формат 70×108¹/₁₆. Печ. л. 13. Уч.-изд. л. 16.
Заказ 155. Тираж 1000 экз. Цена 1 р. 18 к.

Типография издательства «Уральский рабочий», г. Свердловск, проспект Ленина, 49.