

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

БЮЛЛЕТЕНЬ

БОТАНИЧЕСКОГО САДА
САРАТОВСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ВЫПУСК 1

Издательство «СЛОВО»
Саратов 2002

УДК 58
ББК 28.0Я43
Б 33

Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – Саратов: Изд-во «Слово», 2002.- Вып. 1. - 185 с.: ил.

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

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

Редакционная коллегия:

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

УДК 58
ББК 28.0Я43

ISSN 1682-1637
ISBN 5-85571-045-9

© Издательство «Слово», 2002
© Авторы статей, 2002

ФЛОРИСТИКА

УДК 581.9 (470. 44)

НОВЫЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Ю. И. Буланый, О. А. Исаева, Ю. В. Родионова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Настоящая работа является продолжением серии статей, посвященных исследованию современного состояния флоры Саратовской области.

В данной статье содержатся данные, полученные при исследовании флоры некоторых левобережных (Ровенского, Дергачевского, Краснокутского, Марковского и Энгельсского) и ряда правобережных районов области (Хвалынского, Вольского, Екатериновского).

Все собранные гербарные образцы хранятся в Гербарии кафедры биологии, экологии и методики обучения Саратовского государственного университета им. Н.Г.Чернышевского (SARP), дублиеты – в MOSP.

Cynopsis schoenoides (L.) Lam. – Ровенский р-н, с. Таловка, засоленный участок на берегу речки, у воды, 20.09.2001. Для Правобережья (Еленевский и др., 2000) вид отмечен как редкий, что, видимо, связано с приуроченностью к засоленным местообитаниям.

Cyperus fuscus L. – Краснокутский р-н, берег реки Еруслан, 20.09.2001.

Iris sibirica L. – Энгельсский р-н, с. Малая Тополевка, сырой разнотравный луг, 9.07.2001; г. Энгельс, Лесной поселок, на берегу старицы, 15.07.1999; Марковский р-н, с. Ястребовка, заливной луг, 9.09.2001. В Саратовской области известен из приволжских лево- и правобережных районов. Для Правобережья считается редким видом (Еленевский и др., 2000).

Sephalanthera rubra (L.) Rich. – редкий вид, занесен в Красную книгу СССР (1984), Красную книгу РСФСР (1988), и Красную книгу Саратовской области (1996). Встречается в северных и северо-восточных районах Правобережья. По Саратовской области, вероятно, проходит юго-восточная граница ареала.

Atriplex pedunculata L. – Ровенский р-н, с. Таловка, засоленный участок у воды, 20.09.2001. В конспекте флоры Правобережья (Еленевский и др., 2000) вид не отмечен.

Petrosimonia triandra (Pall.) Simonk. – Дергачевский р-н, степь между селом Демьяс и рекой Алтата, 25.08.2001. Вид обыкновенен для южных степей и полупустынь. Единично встречается в южных районах Воронежской и Саратовской областей (Сухоруков, 1999). В Правобережье нашей области в последние десятилетия не собирался.

Delphinium cuneatum Stev. ex DC. – Хвалынский р-н, окр. с. Сосновая Маза, опушка кленовника на юге от села, 15.07.2000; тот же р-н, восточнее с. Болтуновка, опушка кленовника, 14.08.2001; Вольский р-н, 20 км на юго-восток от с.

Куликовка, опушка дубового леса, 9.08.2000; Екатериновский р-н, окр. пос. Екатериновка, заросли кустарников в дубраве, 14.07.2000. Редкий вид.

Myosurus minimus L. – нами встречен довольно обильно в Марковском, Энгельском и Ровенском районах на сырых и заболоченных участках. Для Правобережья отмечается как редкий вид (Еленевский и др., 2000), хотя возможно просматривается в связи с ранней вегетацией.

Ranunculus polyphyllus Waldst. et Kit. ex Willd. – окр. г. Маркса, берег реки Малый Караман, 30.04.2001.

Thlaspi perfoliatum L. – Энгельский р-н, с. Безымянное, лесополоса вдоль трассы, 29.04.2001. Во "Флоре европейской части..." (1979) для Заволжья не отмечен.

Tribulus terrestris L. – Ровенский р-н, с. Таловка, на песке, у поля, 20.09.2001. В литературе приводится для Воронежской, Волгоградской и юга Саратовской областей (Маевский, 1964; Еленевский и др., 2000). По нашей области проходит северная граница ареала вида.

Trinia hispida Hoffm. – Ровенский р-н, между селами Ровное и Новопривольское, оstepненный склон вдоль дороги, 4.05.2001. Южный степной вид. По южным и юго-западным районам области проходит северная граница ареала вида.

Verbena supina L. – Краснокутский р-н, степь за с. Дьяковка, в подсыхающей луже, 20.09.2001. Южный вид, распространенный в степях, на солонцах и песках. По Саратовской области проходит северная граница ареала.

Gentiana pneumonanthe L. – Марковский р-н, с. Ястребовка, широколиственный лес, обильно, 9.09.2001. В лесных массивах Левобережья и Правобережья области встречается нередко.

Salvia glutinosa L. – Хвалынский р-н, окр. г. Хвалынска, Национальный парк, Монастырский родник, 20.07.2000. Очень редкий для области вид (Красная книга ..., 1996). Ранее по достоверным сборам приводился из окрестностей Саратова (Еленевский и др., 2000).

Linaria odora (Bieb.) Fisch. – Краснокутский р-н, с. Усатово, сосновый лес, на песках, 20.09.2001; тот же р-н, на песках за с. Дьяковка, 20.09.2001. Западно-сибирский вид, ареал которого доходит до Крыма. По югу и юго-востоку Саратовской области проходит северо-западная граница ареала вида.

Verbascum thapsus L. – Ровенский р-н, склон у дороги между селами Ровное и Новопривольное, 12.07.2001.

Plantago arenaria Waldst. et Kit. – на песках, на границе Ровенского и Краснокутского районов, 20.09.2001.

Plantago salsa Pall. – Ровенский р-н, с. Таловка, засоленный участок на берегу реки, 20.09.2001. Растение, приуроченное к солончакам, солончаковым лугам, меловым и известняковым обнажениям. В Правобережье встречается редко (Еленевский и др., 2000), видимо, из-за меньшего, чем в Левобережье, засоления почв.

Xanthium spinosum L. – Краснокутский р-н, с. Дьяковка, пересохшая лужа в степи, 20.09.2001; Ровенский р-н, с. Приволжское, сорное у дороги,

12.07.2001; Энгельский р-н, с. Березовка, сорное в массе, 12.07.2001. В «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) не отмечен.

Grindelia squarrosa (Pursh.) Dunal – Дергачевский р-н, степь за с. Натальино, пересохшее русло реки, 25.08.2001. Заносное североамериканское растение, культивируемое на опытных участках; легко дичает. Во многих районах Украины и ряде районов России полностью натурализовалось (Флора., 1994). Распространяющийся по области вид. По данным Е.А.Киреева (2001) неоднократно собирался в окрестностях г.Саратова.

**Tamarix laxa* Willd. – Дергачевский р-н, степь за озером Демьяс, 24.08.2001. Во "Флоре" П.Ф.Маевского (1964) приводится только для Волгоградской обл. Среднеазиатское растение, обитающее на песчаных террасах рек, солончаках. По югу и юго-востоку области проходит северо-западная граница ареала вида.

ЛИТЕРАТУРА

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). – Саратов: Изд-во Сарат. пед. ин-та, 2000. – 102 с.

Киреев Е.А. Некоторые флористические находки в Саратовской области. // Известия Саратовского государственного университета, сер. биологическая, вып. специальный. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2001. – С. 68–71.

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

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

Красная книга СССР. Т. 2. Растения. – М.: Лесная промышленность, 1984. – 480 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. – М.-Л.: Колос, 1964. – 880 с.

Сухоруков А.П. Маревые Средней России. – М.: Диалог-МГУ, 1999. – 35 с.

Флора европейской части СССР. Т. 4. – Л.: Наука, 1979. – 355 с.

Флора европейской части СССР. Т. 7. – СПб.: Наука, 1994. – 319 с.

УДК 581.9 (470. 44)

МАТЕРИАЛЫ К АДВЕНТИВНОЙ ФЛОРЕ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.В. Маевский, М.Х. Бояков, В.М. Трунова, З.Д. Ляшенко

Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

Одной из интересных проблем современной ботаники является изучение спонтанного или преднамеренного расселения новых заносных видов растений.

Нами в течение 1980–2000 годов были собраны в окрестностях городов Саратовской области гербарные образцы некоторых заносных видов, прослежена степень их адаптации к данным условиям обитания.

Главным путем заноса новых видов для региона является деятельность человека, особенно в настоящее время, когда появилась возможность использо-

*Этот вид указывался для Алтайского района во «Флоре Юго-Востока...»

вать привозные семена из других отдаленных регионов. Некоторые виды широко распространены в культуре, откуда выходят на обширные территории.

Нами отмечаются следующие виды:

Celosia argentea L. - вид, не приводимый во «Флоре Средней полосы...» (Маевский, 1964); встречен на свалке городского кладбища г. Саратова в 1981 г.

C. cristata L. - заносное в запустелом парке г. Новоузенска в 1982 и 1983 годах; имеется тенденция к сохранению в пределах данного места обитания.

Amaranthus cruentus L.- многие виды данного рода в настоящее время широко культивируются. Найден в г. Саратове (1982 г.), г. Новоузенске (1984 г.) и в г. Александровом Гае (1983 г.). Все экземпляры давали хорошо развившиеся семена.

A. blitoides S. Wats.- часто становится засорителем орошаемых земель.

A. caudatus L.- уходит из культуры. Нами найдены экземпляры в 1981 г. в г. Саратове, в 1984 г. около библиотеки в г. Александров Гай и в 1987 г. в Саратовском районе у дороги рядом с указателем ОПХ «Пригородное» с. Клещевка.

Polygonum orientale L.- повсеместно культивируемый и дичающий вид, перспективный как декоративное и кормовое растение. Встречен в 1991-2000 гг. в различных районах г. Саратова.

Kochia densiflora (Moq.) Aell. - в настоящее время широко распространен на железнодорожных путях от г. Ртищева до г. Красноармейска.

Galinsoga parviflora Cav., *G. ciliata* (Rafin.) Blake. - встречаются практически во всех районах области, занимая все цветники и возделываемые земли в городской черте. Сборы этих видов начаты с 1980 года.

Helianthus strumosus L. - обнаружено несколько растений около уреза воды станции Увек в 1997 году. В 1998 г. вид находили при въезде на гору по Новоузенской улице г. Саратова.

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray.- по нашим наблюдениям с 1980 по 2001гг. занял практически все увлажненные места кустарниковых зарослей, вытеснив оттуда многие аборигенные виды.

Нами отмечено, что все перечисленные виды в пределах нашей области, особенно в её южных районах, находят оптимальные условия для своего сохранения и размножения.

Дальнейшее изучение адвентивных видов и прогноз их стратегии распространения является одной из актуальных экологических проблем.

ЛИТЕРАТУРА

Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. М.- Л: Кодос, 1964. - 880 с.

О НОВЫХ И РЕДКИХ ВИДАХ ФЛОРЫ ГОРОДА САРАТОВА И ЕГО
ОКРЕСТНОСТЕЙ

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

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Флора городов и их ближайших окрестностей характеризуется повышенным уровнем видового разнообразия. В основе этого лежит несколько причин: во-первых, это связано с приуроченностью городов к стыкам естественных выделов суши различного ранга, где флористическое разнообразие повышено изначально; во-вторых, с тем, что процент вымирания и иммиграции видов здесь сильно сдвинут в сторону преобладания последних (Ильминских, Шмидт, 1994). Высокая динамичность и легкая доступность для исследования делает урбано- и субурбанofлору лучшим объектом для флористического мониторинга и выявления современных динамических процессов во флорах. Все это говорит об особой актуальности детального изучения флор городов и их окрестностей и публикации находок новых и редких для этих территорий видов.

Флора окрестностей г. Саратова отличается высоким уровнем видового разнообразия и насчитывает в своем составе более половины видов сосудистых растений, зарегистрированных в Саратовской области. В 1976-1984 гг. была опубликована работа «Флора окрестностей Саратова» (Иванова и др., 1976, 1983, 1984), обобщающая все литературные данные, начиная с работ К.К. Клауса, и собственные материалы авторов. Позднее в ряде публикаций по флоре Саратовской области указывались новые и уточнялось распространение редких видов для территории окрестностей г. Саратова (Киреев, 1990; Скворцов, 1995; Еленевский и др., 1996; Березуцкий, 1998; Березуцкий, Забалуев, 1999; Березуцкий и др., 2000; Сухоруков, Березуцкий, 2000; Панин, 2000; Худякова и др., 2000). Однако за последние годы практически не появилось ни одной работы, специально посвященной флористическим находкам с этой территории. Этот пробел мы и пытаемся восполнить данной публикацией.

Cynopsis alopecuroides (Pill. et Mitt.) Schrad. Окр. г. Саратова, ст. Князьевка. Песчаный карьер на берегу р. Волги. 21.08.2001 г. М.А. Березуцкий. Отмечена также на берегу пруда в окр. с. Багаевка. Во «Флоре окрестностей Саратова» указывался только для «10-ой Дачной».

Synodon dactylon (L.) Pers. Окр. г. Саратова, между станциями Багаевка и Буркин. Железнодорожная насыпь. 16.08.2001 г. М.А. Березуцкий. Новость для флоры окрестностей г. Саратова. В городе указывался Е.А. Киреевым (2001) для района платформы «Студгородок».

Eragrostis suaveolens A.Beck. ex Claus. Окр. г. Саратова, городской пляж (остров у автомобильного моста). Песок. 21.07.1996 г. М.А. Березуцкий. Этот вид «Красной книги Саратовской области» (1996) довольно обычен на песчаных местообитаниях (особенно антропогенных) в пойме р. Волги в окр. г. Саратова. Во «Флоре окрестностей Саратова» этот вид полевички не приводится,

так же как и *E. minor* Host., обнаруженный нами в районе Комсомольского поселка и с. Пристанное.

Hordeum jubatum L. Этот вид собирался нами в черте г. Саратова несколько раз. 1. Дер. Атамановка, засоленные участки степи. 22.08.2000 г. А.В. Панин; 2. Железнодорожная насыпь в районе студгородка. 16.07.1998 г. И.В. Шилова; 3. Ул. Навашина, вдоль домов, напротив рынка. 5.07.2001 г. И.В. Шилова, А.В. Панин. Новость для флоры окрестностей Саратова. Расселяющийся вид.

Leersia orysooides (L.) Sw. Город Саратов, пос. Увек. Берег р. Волги. 21.08.1996 г. М.А. Березуцкий. Встречается также на берегу р. Волги в окр. пос. Зональный. Не указывался во «Флоре окрестностей Саратова». В области в большом количестве встречается также на левом берегу р. Волги в неглубоких земляных оросительных каналах в окрестностях пос. Анисовка.

Secale sylvestre Host. Город Саратов, район станции Князьевка. Песчаный карьер. 31.07.2000 г. М.А. Березуцкий. Новость для флоры окрестностей г. Саратова. Характерно, что данная популяция вида, занесенного в «Красную книгу Саратовской области» (1996), приурочена к типичному антропогенному местообитанию.

Dichostylis micheliana (L.) Nees. Окр. г. Саратова, ст. Князьевка. Песчаный карьер на берегу р. Волги. 21.08. 2001 г. М.А. Березуцкий. Редкий вид в окр. г. Саратова. В последние годы на исследуемой территории встречается только на антропогенных местообитаниях. Не указывается во «Флоре окрестностей Саратова».

Luzula multiflora (Ehrh.) Lej (incl. *L. pallescens* Sw.). Окр. г. Саратова, между с. Песчаный Умет и с. Злобовка. Осиново-дубовый колок у дороги. 21.06.1999 г. М.А. Березуцкий. Вид не приводится во «Флоре окрестностей Саратова».

Gladiolus tenuis Bieb. Окр. г. Саратова, район с. Злобовка, на территории памятника природы «Злобовский лес», на сухом лугу. 12.06.1998 г. А.В. Панин. Редкий вид, занесенный в «Красную книгу Саратовской области» (1996). Ранее в окрестностях Саратова не отмечался.

Epipactis helleborine (L.) Crantz. Территория Дендрария НИИСХ Юго-Востока, несколько экземпляров под деревьями. 25.06.1997 г. А.В. Панин. Редкий, занесенный в «Красную книгу Саратовской области» (1996), вид орхидных на вторичном местообитании города.

Atrophaxis frutescens (L.) C. Koch. Окр. г. Саратова, между пос. Елшанка дер. Атамановка. Степной склон. 15.10.1999 г. М.А. Березуцкий. В данном местонахождении вид «Красной книги Саратовской области» (1996) представлен крупной популяцией. Местонахождение в районе Бакчеева оврага (Янишевский, 1918), которое, очевидно, приводится во «Флоре окрестностей Саратова», к настоящему времени, по-видимому, утрачено.

A. replicata Lam. Окр. г. Саратова, 3 км южнее дер. Атамановка. Степной склон между дачными участками. 11.09.1999 г. М.А. Березуцкий. Данный вид «Красной книги Саратовской области» (1996) приводится для окрестностей Са-

ратова впервые. Популяция представлена несколькими десятками особей и находится под угрозой уничтожения.

Polygonum salsugineum Bieb. Окр. г. Саратова, между Сокурским шоссе и дер. Атамановка. Засоленное местообитание. 5.09.1997 г. М.А. Березуцкий. Встречается также в районе пос. Зоринский и на Соколовой горе. Во «Флоре окрестностей Саратова» этот вид приводится без конкретного местонахождения.

Chenopodium acerifolium Andrz. Окр. г. Саратова, с. Пристанное, берег р. Волги. Песок у строящегося моста. 22.08.1998 г. М.А. Березуцкий. Во «Флоре окрестностей Саратова» данные по этому виду отсутствуют. А.П. Сухоруков (2000) указывает, что марь клинолистная в Средней России в последнее время встречается редко.

Ch. polyspermum L. Окр. г. Саратова, дер. Атамановка. Эродированный берег р. Елшанка. 12.09.1998 г. М.А. Березуцкий. Встречается также в пойме р. Волги в районе г. Саратова. Во «Флоре окрестностей Саратова» этот вид мари не отмечен, так же как и *Ch. urbicum* L., *Ch. chenopodioides* (L.) Aell., *Ch. glaucum* L., *Ch. opulifolium* Schrad., *Ch. strictum* Roth.

Kochia densiflora (Moq.) Aell. Вид неоднократно собирался нами в г. Саратове вдоль железнодорожных путей. Активно распространяется по области, смешиваясь с близким видом *K. scoraria* (L.) Schrad., который также не отмечен во «Флоре окрестностей Саратова». А. П. Сухоруков считает *K. densiflora* лишь подвидом *K. scoraria* и указывает ее для Поволжья без перечисления конкретных областей. В «Конспекте флоры Саратовской области» (1977 - 1983) и «Растениях Саратовского Правобережья» (Еленевский и др., 2000) данный таксон для области не отмечен.

Spergula arvensis L. 1. Окр. г. Саратова, район с. Юрьевка. Окраина поля. 28.07.2000 г. М.А. Березуцкий. Произрастает вместе с *Scaucalis platycarpus* L.; 2. г. Саратов, поле на окраине пос. Солнечный, в посеве пшеницы. 19.06.2000 г. А.В. Панин.

Alyssum tortuosum Waldst. et Kit. ex Willd. Вид, неоднократно отмечавшийся в окрестностях г. Саратова. Нами собран в черте города, между старообрядческим кладбищем и домами на Лысой горе вместе с другими видами, занесенными в «Красную книгу Саратовской области» (1996) – *Centaurea marschalliana* Spreng., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Ephedra distachya* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr. 18.05.1999 г. А.В. Панин. В окрестностях г. Саратова произрастает именно этот вид бурачка, а не *A. gymnorodum* P. Smirn., как это указывалось ранее (Иванова и др., 1976, 1983, 1984), что подтверждают определения В.И. Дорофеева (LE).

Hesperis ruscotricha Borb. et Degen. 1. Город. Саратов, пос. Северный, на склоне оврага и вдоль домов. 17.06.2001 г. А.В. Панин, И.В. Шилова; 2. Пос. Б.Поливановка, вдоль ручья. 16.06.2000 г. А.В. Панин. Разводится в садах и дичает.

Microthlaspi perfoliatum (L.) F.K. Mey. Город Саратов, Заводской район, станция «Зуборезный». Несколько экземпляров на железнодорожной насыпи.

11.07.2000 г. А.В. Панин. Встречается также в окрестностях пос. Сокол. Новый для флоры города и его окрестностей вид.

Glycyrrhiza glabra L. Город Саратов, Ленинский район, ул. Шехурдина, залежь между домами. 25.06.1998 г. И.В. Шилова. Часто встречается также на полосах отчуждения железных дорог в городе и его окрестностях. Вид занесен в «Красную книгу Саратовской области» (1996). Новость для флоры окрестностей Саратова.

Lotus angustissimus L. Окр. дер. Атамановка, вдоль ручья. 12.09.2000 г. А.В. Панин. Ранее приводился для окр. г. Саратова, но без указания конкретных местонахождений (Иванова и др., 1976, 1983, 1984).

Hyporphaea rhamnoides L. Город Саратов, пос. Северный, на берегу ручья. 17.06.2001 г. И.В. Шилова, А.В. Панин. Встречается также в карьере в окр. дер. Атамановка. Ранее этот вид отмечался только в культуре. Проявляет тенденцию к внедрению в естественные сообщества в пойме р. Волги (окр. с. Трещиха, окр. г. Энгельса), куда, вероятно, заносится птицами.

Acer campestre L. Город Саратов, гора Соколовая, на склонах горы и на плато. Имеются экземпляры выросшие из семян, высаженных здесь когда-то деревьев. 26.09.2000 г. А.В. Панин. Новый для флоры города и его окрестностей вид.

Elatine alsinastrum L. Окр. г. Саратова, между с. Злобовка с. Песчаный Умет. Болотце. 11.06.1999 г. М.А. Березуцкий. Новость для флоры окрестностей Саратова. Произрастает вместе с *Ranunculus polyphullus* Waldst. et Kit. ex Willd.

Nonea lutea (Desr.) DC. Город Саратов, пос. Северный, глинистая осыпь около гаражей на северо-западном склоне. 25.06.2001 г. А.В. Панин, И.В. Шилова. Новость для флоры города и его окрестностей. Встречается также в районе ТЭЦ-5 и пос. Александровка. В районе флоры этот вид отмечается нами только на антропогенных местообитаниях. Приведенная во «Флоре окрестностей Саратова» *Nonea picta* (Bieb.) Fisch. et C.A.Mey., вероятно, отсутствует на исследуемой территории.

Symphytum asperum Lerech. Город Саратов, пос. Северный, вдоль домов по улице 1-я Песочная и по мусорным местам, по склону овражка. 17.06.2001 г. А.В. Панин, И.В. Шилова. Ранее был отмечен для пос. Расково (Киреев, 2001).

Ajuga glabra C. Presl. Окр. г. Саратова, район пос. Александровка. Степной известняковый склон. 11.06.1998 г. М.А. Березуцкий. Новость для флоры окрестностей Саратова.

Sideritis montana L. Окр. г. Саратова, район ТЭЦ-5. Железнодорожная насыпь. 19.07.1996 г. М.А. Березуцкий. В массовом количестве обнаружена также на залежи в районе пос. Александровка. Впервые для области была указана Л.И. Казакевичем (1925) из района разъезда «Грофимовский» (ныне территория города Саратова). «Флора окрестностей Саратова» данный вид не приводит.

Pedicularis dasystachys Schrenk. Окр. г. Саратова, между пос. Латухино и пос. Сторожевка. Степной склон. 22.05.1999 г. М.А. Березуцкий. Редкий вид, занесенный в «Красную книгу Саратовской области» (1996).

P. physocalyx Bunge Окр. г. Саратова, 2 км к северо-западу от микрорайона «6 квартал». Склон балки. 22.05.1999 г. М.А. Березуцкий. Вид приводится для окр. г. Саратова во «Флоре европейской части СССР, Т. 5» (1981), но без конкретного местонахождения. Произрастает также южнее г. Саратова в окр. пос. Власовский.

Veronica multifida L. Окр. г. Саратова, район пос. Александровка. Известняковые обнажения. 11.06.1998 г. М.А. Березуцкий. Во «Флоре окрестностей Саратова» указывается только из двух местонахождений.

Anthemis ruthenica Bieb. Город Саратов, «9-я дачная». Обочина дороги. 4.06. 1997 г. М.А. Березуцкий. Обнаружен также на железнодорожной насыпи станции Буркин. Вид не указан во «Флоре окрестностей Саратова».

Artemisia lerchiana Web. Окр. г. Саратова, между Сокурскм шоссе и дер. Атамановкой. Засоленное местообитание. 6.09.1997 г. М.А. Березуцкий. Во «Флоре окрестностей Саратова» вид пропущен, также как и *A. dracunculul* L., *A. sieversiana* Willd., *A. armeniaca* Lam., *A. vulgaris* L., *A. pontica* L., *A. santonica* L.

Eupatorium cannabinum L. Окр. г. Саратова, район с. Березиина речка. Заброшенный вишневый сад в пойме. 5.08.1996 г. М.А. Березуцкий. Встречается также в районе пос. Князьевка. Редкий вид в окрестностях Саратова.

Inula oculus-christi L. Город Саратов, «9-я дачная», холм со степной растительностью, застроенный коттеджами. Вместе с другими видами Красной книги Саратовской области – *Clausia arctica* (Steph.) Korn.-Tr. и *Ephedra distachya* L. 18.08. 2000 г. И.В. Шилова, А.В. Панин.

Jurinea polyclonos (L.) DC. Г. Саратов, пос. Увек. Песчаные обнажения. 5.08.1996 г. М.А. Березуцкий. Редкий в окр. г. Саратова вид, занесенный в «Красную книгу Саратовской области» (1996). В данном местонахождении встречается как на естественном, так и на антропогенном (склоны карьера) местообитаниях.

Scorzopora parviflora Jacq. Окр. г. Саратова, район дер. Атамановки. Солонцеватый луг. 14.07. 1999 г. М.А. Березуцкий. Во «Флоре окрестностей Саратова» не приводится. Произрастает вместе с *Chartolepis intermedia* Boiss.

Senecio schvetzovii Korsh. Город Саратов, район «1-ой дачной». Степной склон за монастырем. 21.09. 1998 г. М.А. Березуцкий. Новость для флоры окрестностей Саратова.

S. viscosus L. Окр. г. Саратова, район ТЭЦ-5. Железнодорожная насыпь. 2.09.2000 г. М.А. Березуцкий. Встречается также на железнодорожных насыпях в районе платформы «Техстекло» в г. Саратове и в районе пос. Князьевка. А.Г. Еленевский и др. (2000) указывают этот вид только для Ртищевского района.

Tanacetum kytarianum (C.A. Mey) Tzvel. Город Саратов, «9-я дачная», холм со степной растительностью, застроенный коттеджами. 18.08. 2000 г. И.В. Шилова, А.В. Панин. Ранее был указан только для пос. Разбойщина. Определение подтверждено Н.Н. Цвелевым (LE).

Гербарный материал хранится в Гербариях Ботанического сада и кафедры ботаники и экологии Саратовского государственного университета.

ЛИТЕРАТУРА

- Березуцкий М.А. Новые и редкие виды флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1998. - Т. 103, вып. 6. - С. 58 – 59.
- Березуцкий М.А., Забалуев С.А. Новые и редкие виды флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1999. - Т. 104, вып. 2. - С. 58.
- Березуцкий М.А., Мавродев Е.В., Сухоруков А.П. Заметки о новых, редких и критических таксонах флоры Юго-Востока Европы // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2000. - Т. 105, вып. 6.- С. 63-65.
- Еленевский А.Г., Мичурин В.Г., Решетникова Т.Б. и др. Новые и редкие растения Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1996. - Т. 101, вып. 4. -С. 64 – 68.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры).- Саратов.: Изд-во Саратов. пед. ин-та, 2000.- 102 с.
- Иванова Р.Д., Колоскова И.Г., Рябова Т.П. и др. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго – Востока. Саратов, 1976.- Вып. 1. - С. 60 – 69; 1983. - Вып. 2. С. 48 – 62; 1984. - Вып. 3. - С. 29 – 49.
- Ильминских Н.Г., Шмидт В.М. Специфика городской флоры и ее место в системе других флор // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. совещ. СПб, 1994. - С. 261 – 269.
- Казакевич Л.И. Материалы к флоре Аткарского и Саратовского уездов // Известия Саратовского общества естествоиспытателей. 1925. - Т. 1, вып.4. - С. 1 – 24.
- Киреев Е.А. Новые данные о редких растениях Саратовской области //Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Тез. докл. - Ставрополь, 1990. - С. 324 – 325.
- Киреев Е.А. Некоторые флористические находки в Саратовской области //Известия Саратовского государственного университета. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2001.- С. 69-71.
- Конспект флоры Саратовской области /Ред. А.А.Чигуряева.- Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977 – 1983.
- Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные / Ред. В.С.Белов. – Саратов: Детская книга, 1996. 264 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. - М.-Л.: Колос, 1964. - 880 с.
- Панин А.В. Новые материалы к флоре города Саратова и его окрестностей // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России. Материалы Всероссийской научной конференции, посвящ. 100-летию со дня рождения проф. А.Д. Фурсаева (21-24 августа 2000 года).Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000.- С 36-37.
- Скворцов А.К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1995. - Т. 100, вып. 4. - С. 81 – 94.
- Сухоруков А.П. Маревые Средней России.- М.: Диалог-МГУ, 1999. - 35 с.
- Сухоруков А.П., Березуцкий М.А. Материалы к познанию флоры Средней России // Бюллетень МОИП. Отд. Биол. 2000. - Т. 105., вып. 6. – С. 55-70 .

Флора европейской части СССР /Ред. Н.Н.Цвелев. - Л.: Наука, 1981. Т. 5.- 380 с..

Худякова Л.П., Панин А.В., Шилова И.В. Некоторые материалы к флоре Саратовской области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. научн. ст. - Изд-во Сарат. пед. ин-та, 2000.- Вып. 3.- С.40-41.

Янишевский Д.Е. К флоре Саратовского уезда // Сельскохозяйственный вестник Юго – Востока. 1919.- № 3 – 5. - С. 30 – 33.

УДК 581.9 (470. 44)

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ БАЛТАЙСКОГО И БАЗАРНО-КАРАБУЛАКСКОГО РАЙОНОВ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

И.В. Шилова, А.В. Панин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В настоящей статье мы продолжаем публикацию материалов, собранных во время работы экспедиции флористического отряда Ботанического сада Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского в Балтайском и Базарно-Карабулакском районах Саратовской области. Здесь мы приводим ряд видов растений, ранее не отмеченных для этой территории во флористических сводках (Конспект ..., 1977-1983; Еленевский и др., 2000) или являющихся очень редкими на данной территории, представленными единичными находками.

Гербарный материал хранится в Гербарии Ботанического сада Саратовского госуниверситета.

Asarum europaeum L. Базарно-Карабулакский район, окр. с. Алексеевка, по лесистому берегу ручья Серебряный. 6.06.2001 г. И.В. Шилова.

Cardamine impatiens L. Балтайский район, 2-3 км к юго-западу от с. Столыпино, по берегу лесного ручья. 27.06. 2001 г. И.В. Шилова, А.В. Панин. Новость для флоры района.

Cephalaria uralensis (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult. Базарно-Карабулакский район, окр. с. Сухой Карабулак, на склоне с кальцефильной растительностью. 27.08.2000 г. И.В. Шилова, А.В. Панин. На этом же склоне встречена небольшая популяция другого кальцефильного вида – *Scabiosa isetensis* L.

Chimaphila umbellata (L.) W. Barton Балтайский район, окр. с. Столыпино, к западу от села, бор на плакоре. 27.06.2001 г. А.С. Кашин, И.В. Шилова. Редкое в Саратовской области растение, ранее известное всего из двух местонахождений. Занесено в Красную книгу области (1996).

Gentiana cruciata L. Этот вид мы обнаружили в двух точках Балтайского района; на поляне в дубраве в 2-3 км к западу от села Калинино (ныне Столыпино). 19.05.1982 г. И.В. Шилова. и на опушке березняка в 3 км к западу от с. Пилюно. 25.07. 1983 г. И.В. Шилова.

Gymnadenia conopsea (L.) Vg. Базарно-Карабулакский район, влажный луг в березняке в 2 км к западу от пос. Базарный Карабулак. 26.06.1987 г. Из этого

местообитания собиралась И.В. Шиловой совместно с Е.А. Киреевым, в работе которого (Киреев, 1993) сообщались данные об этой находке, но без цитаты гербарной этикетки. В недавно вышедшей монографии А.Г. Еленевского с сотр. (2000) указывается только для с. Белогорного Вольского района.

Linum perenne L. Базарно-Карабулакский район: 1) окр. с. Алексеевка, степные участки, на мергеле. 8.06.1984 г. И.В. Шилова 2) окр. с. Сухой Карабулак, склон юго-западной экспозиции, на карбонатном субстрате. 27.08.2000 г. И.В. Шилова, А.В. Панин

Ortantea lutea (L.) Rauschert Базарно-Карабулакский район, окр. с. Сухой Карабулак, вдоль посадок над оврагом «Кладбищенский», а также на сухих лесных полянах в верховьях этого оврага, в лесу «Брусничный суходол». 7.09.2000 г. И.В. Шилова, А.В. Панин.

Serratula coronata L. Заливной луг в березняке в 2 км к западу от пос. Базарный Карабулак. 26.06.1987 г. И.В. Шилова.

Silene sibirica (L.) Pers. Весьма обычная смолевка саратовской флоры. На исследованной территории, кроме растений типового подвида, встречены экземпляры, принадлежащие к особому подвиду *Silene sibirica* subsp. *kleorovii* Tzvel. Отнесение наших экземпляров к этому таксону подтверждено Н.Н. Целевым (L.E).

Veronica officinalis L. Еще одно местонахождение этого редкого, занесенного в Красную книгу Саратовской области (1996) вида, было обнаружено в Базарно-Карабулакском районе между с. Алексеевка и пос. Базарный Карабулак, на обочине лесной дороги (на вторичном местообитании!) в дубраве. 26.06.2001 г. И.В. Шилова, А.В. Панин.

Viola montana L. (= *V. elatior*) Базарно-Карабулакский район: 1) Разреженный дубовый лес на южном склоне в 1 км к западу от с. Алексеевка 17.07.1984 г. И.В. Шилова; 2) Дубрава на опоке к северо-западу от с. Б.Гусиха. 16.05.1985 г. И.В. Шилова. В Конспекте флоры Саратовской области (1979) приводится сразу под двумя названиями, что осложняет понимание распространения данного таксона на исследуемой территории.

ЛИТЕРАТУРА

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). – Саратов: Изд-во Саратов. пед. ин-та, 2000. – 102 с.

Киреев Е.А. Материалы к флоре Саратовской области // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья. Межвуз. сб. научн. тр.- Саратов: Изд-во Саратов. ун-та.- 1993.- Вып. 7.- С. 66-71.

Конспект флоры Саратовской области. - Саратов. Изд-во Саратов. ун-та., 1977. - Ч. 1. - 80 с.; 1979. - Ч. 2. - 88 с.; 1983. - Ч.3. - 108с.; 1983. - Ч.4. - 64с.

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

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПЕРЕЛЮБСКОГО РАЙОНА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.Б. Решетникова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Исследования флоры и растительности проводились в восточной части Заволжья Саратовской области – в Перелюбском районе. Опубликованные флористические сводки по Саратовской области (Конспект флоры Саратовской области, 1977-1983) недостаточно отражают современное состояние флоры Перелюбского района. Всестороннего анализа флоры района не проводилось. Поэтому были проведены флористические и эколого-фитоценотические изыскания в полевые сезоны 1999-2000 гг., в основном, в окрестностях села Перелюб. Было собрано примерно 400 гербарных образцов и проведены геоботанические описания нескольких ассоциаций в различных типах растительности.

Территория Перелюбского района принадлежит к засушливой степи Южной Низкой Сыртовой равнины по Н.И. Усову (1948). Однако влажный 1999 г. со значительными осадками (506,6 мм) и повышенной средней температурой воздуха и почвы, оказал влияние на характер растительного покрова района исследования.

В результате наших исследований нами в районе отмечаются участки целинных степей, залежей, выгонов, большое число микропонижений с луговой растительностью, водно-прибрежная растительность речных долин, как было отмечено еще Н.И. Усовым (1948), а также обильные группировки сорно-рудеральной растительности.

По А.О. Тарасову (1971, 1977, 1991) Перелюбский район располагается в подзонах разнотравно-типчаково-ковыльных степей на южных черноземах и сизотипчаково-ковыльных степей на темно-каштановых и каштановых почвах, которые представлены следующими зональными группами ассоциаций:

- 1) Острцовая гр. acc. – *Leymeta ramosae*;
- 2) Сизотипчаковая гр. acc. – *Festuceta valesiaccae*;
- 3) Ковыльно-сизотипчаковая гр. acc. – *Stipeta-Festuceta valesiaccae*;
- 4) Ковылково-типчаково-разнотравная гр. acc. – *Stipeta-Festuceta valesiaccae mikroherbeta*.

Под влиянием антропогенного воздействия, особенно чрезмерного выпаса и распашки целинных степей, растительный покров Саратовского Заволжья, в том числе и Перелюбского района, быстро изменяется, что в свою очередь приводит к исчезновению ряда видов растений, характерных для типичных зональных степей, общему обеднению флоры, упрощению структуры фитоценозов. Появление большого количества рудеральных видов во всех группах ассоциаций приводит к снижению продуктивности и стабильности растительного покрова. Большая часть района занята сель-

скохозяйственными угодьями, но многие из них в последние годы остаются не востребованными для посевов культурных растений. В связи с этим на бывших сельскохозяйственных угодьях (так называемых залежах) в районе можно наблюдать восстановление зональной степной растительности, которое проходит часто в несколько этапов (Решетникова, Черепанова, 2000).

Луговая и лесная растительность встречается фрагментарно на небольших площадях в поймах рек, вокруг прудов, на дне балок.

Водная и водно-прибрежная растительность приурочена к малочисленным в районе водоемам, в основном, в долине реки Камелик с притоками.

Интерес представляет сорно-рудеральная растительность района исследования, которая встречается на нарушенных местообитаниях, почти в каждом типе растительности и характеризуется видовым разнообразием. Большая часть сорных видов произрастает на многочисленных выгонах и залежах разного возраста. В районе в последнее время появились адвентивные виды, широко внедряющиеся в любые ценозы, вытесняя порой аборигенные виды. Так, например, Циклахена дурнишниковлистная – *Cyclachaena xanthiifolia*.

Были исследованы разнообразные биотопы окрестностей села Перелюб. В результате флористических изысканий выявлено 276 видов сосудистых растений, относящихся к 191 роду и 54 семействам.

Основу флоры составляют покрытосеменные растения – 275 видов (99,64%), из которых значительная часть, а именно 227 видов (82,25%), принадлежит двудольным растениям. Однодольные составляют 48 видов (17,39%). Незначительное участие во флоре принимают голосеменные – 1 вид (0,36%). Такое соотношение таксонов высшего ранга достаточно типично для флор умеренных областей Голарктики.

При выявлении особенностей флоры в систематической структуре большое значение имеют данные о числе видов, обычно приводимые для 10 ведущих семейств. Ведущие семейства вместе составляют 188 видов (68,11% от общего числа собранных видов). Первое место во флоре занимает Asteraceae (51 вид - 18,49%). Спектр 3 ведущих семейств подтверждает спектр семейств Саратовской области где на втором месте стоит Poaceae (22 вида - 7,94%), а затем Fabaceae (21 вид - 7,61%). Значительное участие видов Poaceae, отражает усиление степного характера флоры. Особенно следует отметить участие видов семейства Brassicaceae (18 видов - 6,52%), Lamiaceae (17 видов - 6,16%) и Rosaceae (17 видов - 6,16%), занимающие соответственно 4, 5 и 6 место. Обилие мезофильных видов этих семейств доказывает разнотравно-злаковый характер различных групп ассоциаций района исследования.

В родовом спектре первое место занимает род *Artemisia*, включающий 7 видов (2,54%). Высокое положение рода связано с влиянием аридных областей, особенно ирано-туранских центров, а также говорит о близком расположении района исследования к полупустынной зоне, характерной для южных районов Заволжья Саратовской области.

Для биоморфологического анализа видов флоры были использованы общепринятые классификации жизненных форм К. Раункиера и И.Г. Серебрякова. Подавляющее большинство видов относится к гемикриптофитам (93 вида – 33,69%), которые принимают участие в сложении различных фитоценозов, особенно степных и луговых. Это такие виды как *Lavatera thuringiaca*, *Limonium gmelinii* subsp. *bungei*, *Gypsophila paniculata*, *Tragopogon podolicus*, *Centaurea adpressa*, *Stipa pennata*, *S. lessingiana*, *Poa angustifolia*, *Koeleria gracilis* и др. Значительное участие во флоре геофитов (80 видов – 28,98%) и гемикриптофитов объясняется зональным характером растительности, с преобладанием многолетних трав. А участие терофитов или однолетников (64 вида – 23,19%) связано с сильным влиянием южных древнесредиземноморских флор и многочисленными нарушенными местообитаниями, обильными в районе исследования. Это виды: *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, *Amaranthus retroflexus*, *Lappula myosotis*, *Lepidium perfoliatum*, *L. ruderale*, *Camelina microcarpa*, *Ceratocarpus arenarius*, *Salsola pestifera*, *Veronica verna*, *Solanum niger*, *Bidens tripartita* и другие.

Во флоре изученной части Перелюбского района выявлено 18 редких видов, занесенных в Красную Книгу Саратовской области (1996), принадлежащих 11 семействам; 6 видов из них занесены в Красную книгу РСФСР (1988) – *Stipa pennata* L., *Iris pumila* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Tulipa schrenkii* Regel., а *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill., *Centaurea talievii* Kleop. - в Красную книгу СССР (1984). Многие эти виды характерны для разнотравно-злаковых целинных степей, подвергающихся значительному антропогенному прессу. Большинство собранных нами редких видов растений произрастают в балке, называемой "Сосна". Произрастание там видов, занесенных в Красные книги, объясняется нахождением этой балки в 9 км от села Перелюб, где нет выпаса и сенокосения. Поэтому нам представляется необходимым взятие под охрану этого уникального участка в качестве ботанического памятника природы.

ЛИТЕРАТУРА

Конспект флоры Саратовской области. - Саратов. Изд-во Саратов. ун-та, 1977. - Ч. 1. - 80 с.; 1979. - Ч. 2. - 88 с.; 1983. - Ч.3. - 108с.; 1983. - Ч.4. - 64с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. - Саратов: Регион. Приволж. изд-во "Детская книга", 1996. - 264 с.

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

Красная книга СССР. Изд. 2-е. - М.: Лесная пром-ть, 1984. - Т. 2. - 480 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. - Саратов: Регион. Приволж. изд-во "Детская книга", 1996. - 264 с.

Решетникова Т.Б., Черепанова Л.А. К вопросу восстановления степной растительности ландшафтов Приерусланских песков и сопредельных территорий // Дрофиные птицы России и сопредельных стран: Сб. науч. тр. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2000. С. 131-140.

Тарасов А.О. Генезис флоры и зональной растительности Южного Заволжья. Дисс... докт. биол. наук. - Саратов, 1971.

Тарасов А.О. Основные географические закономерности растительного покрова Саратовской области. пособие к курсу "Ботаническая география СССР" для студентов биол. ф-тов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977.- 21 с.

Тарасов А.О. Структура растительного покрова Нижнего Поволжья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991.- Т. 96. - Вып. 1. - С. 23-35.

УДК 582.662 + 581. 9 (470. 44)

О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ СОЛЯНОЧНИКА ЛИСТВЕННИЧНОГО (*CAROXYLON LARICINUM* (PALL.) TZVEL.) НА ТЕРРИТОРИИ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.В.Аникин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В ходе осенних экспедиций 2001 года по Советскому району Саратовской области нам удалось расширить список мест находений *Caroxylon laricinum* (Pall.)Tzvel.. Согласно данным по коллекционному материалу, хранящемуся в гербарии Саратовского госуниверситета и любезно предоставленных М.А.Березуцким, ранее были известны места находок из четырех районов области. Единственная находка в Правобережье сделана М.А.Березуцким – Саратовский район, окр. г. Саратова, засоленное местообитание в районе дер. Атамановка (№1 на карте-схеме). В Левобережье вид известен из следующих пунктов: Перелюбский район, окр. с. Перелюб (№3); Озинский район, окр. хутора Марково (№4) и с. Ленинское (№5); Новоузенский район, окр. г. Новоузенска (№6); Александрово-Гайский район, Утиный лиман (№7) и окр. с. Петропавловка (№8). Нами зарегистрировано нахождение соляночника лиственничного в 5 км к Ю-З от пос. Мечётка (№2) в степных западинах южного берега Мечёткинского пруда.

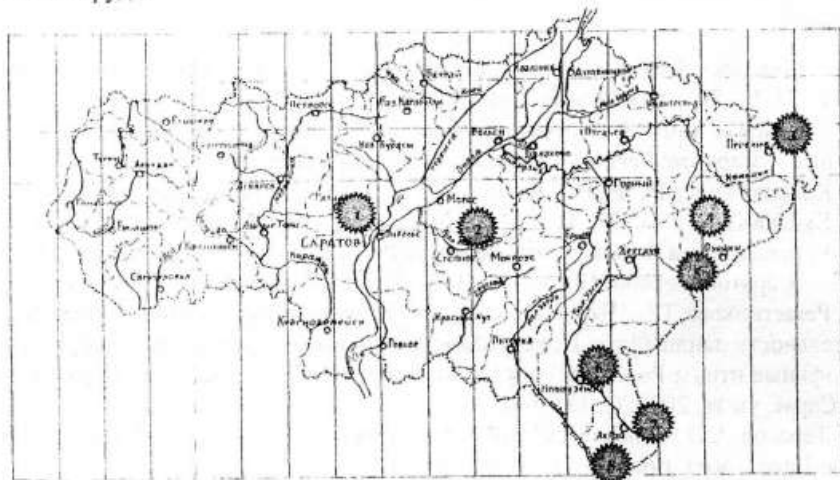


Рис. Карта-схема Саратовской области с местами находок *Caroxylon laricinum* (Pall.) Tzvel.

Особый интерес представляет нахождение на растениях соляночника в окр. г. Саратова чехликов бабочек-олигофагов, кормовой базой которых является только этот вид семейства маревых. Это подтверждает естественный (а не антропогенный) характер местонахождения соляночника листовенничного в Правобережье Саратовской области.

Литературные данные по флоре соседних с Саратовской областей - Тамбовской, Ульяновской и Самарской - (Благовещенский, Раков, 1994; Флора Восточной Европы, 1996; Сухоруков, 1999) свидетельствуют о прохождении северо-западной границы ареала этого вида в Европейской России по Саратовской области.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области // Природа Ульяновской области. Выпуск 2. Ульяновск, 1994.-116с.

Сухоруков А.П. Маревые Средней России. – М.: Диалог-МГУ, 1999.-35с.

Флора Восточной Европы. Том IX. Коллектив авторов. Отв. Ред. Н.Н.Цвелев / Сем. Маревые. Санкт-Петербург, 1996: С. 19-98.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

УДК 634.0.114 (470.44)

КЛАССИФИКАЦИЯ ТИПОВ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЙ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

В.А.Болдырев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Разнообразие лесной растительности в районе исследования определяется, в основном, характером почв, почвообразующих пород и условиями рельефа (Болдырев, 1995). В связи с этим, в основу классификации лесорастительных условий (ЛРУ) были положены почво-грунты, поскольку: 1) зависимость свойств лесной растительности от эдафического фактора в экстремальных климатических условиях особенно велика; 2) в районе исследования леса значительно изменены действием антропогенного фактора, а почва, как известно (Раменский, 1938; Бельгард, 1971; Таргульян, Соколов, 1978; Чертов, 1981 и др.) является более консервативным фактором, чем растительность. Это позволяет во многих случаях восстанавливать бывшие коренные типы леса по свойствам почвы и почвообразующей породы. Кроме того, объективная оценка почвенно-грунтовых условий позволяет получить представление о потенциальной возможности того или иного участка эдафотопа.

Наиболее крупные отличия ЛРУ в районе исследования обуславливает трофность почвы, которая определяется свойствами почвообразующих пород и почв. Совокупность типов ЛРУ на песчаных почвообразующих породах с ареносолями и дерновыми песчаными почвами формируют трофотоп В, на супесях и легких суглинках с регосолями, дерновыми лесными, темно-серыми лесными и серыми ксеролесными почвами – трофотоп С, на опоках и глинистых алевролитах с литосолями бескарбонатными, дерновыми лесными и черноземовидными лесными почвами – трофотоп Si, на известняках с литосолями карбонатными и дерново-карбонатными почвами – трофотоп Са (табл.). Внутри группы типов по трофности различаются две подгруппы: а – менее плодородные почвы, б – более плодородные.

Типология лесорастительных условий нагорных лесов Саратовского Правобережья

Группы типов ЛРУ по увлажнению	Группы типов ЛРУ по тропности		мезотопные (С)					мезоэпитопные (Si)					автопные (Са)	
	Подгруппы типов ЛРУ		В		С		Si		Si		Са			
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Ксеротопные	Ксеротопные, су- хие, 0-1; влажно- степное, 44-52	В а 0-1	В б 0-1	С а 0-1	С б 0-1	Si а 0-1	Si б 0-1	Са а 0-1	Са б 0-1					
	Мезоксеротопные, суховатые, 1; влаж- но-степное, 48-56	В а 1	В б 1	С а 1	С б 1	Si а 1	Si б 1	Са а 1	Са б 1					
Мезотопные	Ксеромезотопные, свежеватые, 1-2; суходугтовое, 52-60	В а 1-2	В б 1-2	С а 1-2	С б 1-2	Si а 1-2	Si б 1-2	Са а 1-2	Са б 1-2					
	Мезотопные, све- жие, 2; свежелуго- вое, 56-64	В а 2	В б 2	С а 2	С б 2	Si а 2	Si б 2	Са а 2	Са б 2					
	Гигромезотопные, влажноватые, 2-3; влажностугтовое, 65- 76	В а 2-3	В б 2-3	С а 2-3	С б 2-3	Si а 2-3	Si б 2-3	Са а 2-3	Са б 2-3					
Гигротопные	Мезогигротопные, влажные, 3; сыр- луговое, 77-88	В а 3	В б 3	С а 3	С б 3	Si а 3	Si б 3	Са а 3	Са б 3					
	Гигротопные, сы- рые, 4; болотно- луговое, 89-93	В а 4	В б 4	С а 4	С б 4	Si а 4	Si б 4	Са а 4	Са б 4					
	Ультрагигротопные, мокрые, 5; болот- ное, 94-103	В а 5	В б 5	С а 5	С б 5	Si а 5	Si б 5	Са а 5	Са б 5					

По влажности выделяются следующие группы типов гигротопов: 1) ксеротопные с двумя подгруппами – сухие и суховатые, мезотопные – с тремя подгруппами – свежаватые, свежие и влажноватые, 3) гигротопные с тремя подгруппами – влажные, сырые и мокрые. Подгруппам типов ЛРУ по увлажнению соответствуют гигротопы А.Л.Бельгарда (1971). Степень увлажнения определена прямым изучением влажности почвы инструментальными методами и по экологическим шкалам Л.Г.Раменского (Раменский и др., 1956).

Тип ЛРУ определяется совокупным взаимодействием трофности и влажности, и находится на пересечении столбцов соответствующих подгруппам типов по трофности и влажности субстрата. Типам ЛРУ даны буквенно-цифровые индексы.

В составе растительности трофотопов В среди лесных растений преобладают олиготрофы со значительной примесью мезотрофов. Индикаторными видами на плакорях являются *Carex supina*, *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia tschernieviana*, *Polygonum arenarium*, *Koeleria sabuletorum*, *Eremogone saxatilis*. В растительном покрове трофотопов С доминируют мезотрофы. Видоиндикаторами на плакорях служат *Carex pilosa*, *Convallaria majalis*, *Anemonoides ranunculoides*, *Viola mirabilis*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Poa nemoralis* и ряд других. Флора трофотопов Si характеризуется равным сочетанием мезо- и эвтрофов. Индикаторными видами на плакорях являются *Convallaria majalis*, *Adiantum podagraria* и некоторые другие. В растительном покрове трофотопов Са наблюдается господство эвтрофов. Видоиндикаторами на плакорях являются *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Pimpinella tragioides* и некоторые другие. Подробные сведения об фитоиндикации почв и почвообразующих пород в районе исследования опубликованы ранее (Болдырев, 1991).

При сравнении трофотопов по набору гигроморф в одинаковых условиях рельефа оказалось, что трофотопы В и Са на одну, а иногда и две ступени «суше», чем трофотопы С и Si. Это связано, в основном, с различиями почвообразующих пород и почв по водно-физическим свойствам.

ЛИТЕРАТУРА

- Бельгард А.Л. Степное лесоведение. - М.: Лесн. пром-сть, 1971. - 336 с.
- Болдырев В.А. Растительность естественных нагорных лесов Саратовского Правобережья как индикатор почвообразующих пород // Флора и растительность Юго-Востока. - Саратов, 1991. - С. 3-7.
- Болдырев В.А. Лесные почвы и растительность южной части Приволжской возвышенности. Автореф. дис. ... д.б.н. - М., 1995. - 34 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. - М.: Сельхозгиз, 1956. - 472 с.
- Таргульян В.О., Соколов И.А. Структурный и функциональный подход к почве: почва – память и почва – момент // Математическое моделирование в экологии. - М.: Наука, 1978. - С. 17-33.
- Чертов О.Г. Экология лесных земель. - Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1981. - 191 с.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ПОЙМЕННО-ОСТРОВНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В.В. Пискунов

Саратовский государственный университет им. П.Г. Чернышевского

Пойма р. Волги относится к ложбинно-островному типу и в нижней трети течения представлена группой островов разного размера, образовавшихся вследствие процессов фуркации речного русла (Маккавеев, Чалов, 1986). На р. Волге уже не осталось участков с естественным режимом, не измененным регулированием. Седьмой, самой нижней ступенью Волжского каскада, является Волгоградское водохранилище, протяженность которого 524 км. Ширина водохранилища составляет в среднем 4-7 км, местами оно сужается до 2,5-3 км или расширяется до 10-14 км (Волга и ее жизнь, 1978). Максимальные глубины отмечаются вдоль западного берега, в восточной же части расположены мелководья с большим количеством островов. Наибольшее их число наблюдается там, где ложе имеет озеровидные расширения, наименьшее - в бывшем русле р. Волги, сохранившем прежние очертания и размеры. Наконец, они полностью отсутствуют в приплотинной части водохранилища. Общая тенденция заключается в уменьшении числа и площади островов с севера на юг. На участке севернее г. Саратова площадь островов достигает 20% акватории, а южнее не превышает 4% (Волков, 1970).

К северу от г. Саратова уровень водохранилища заполнил понижения поймы, а ее повышенные участки с хорошо сохранившейся растительностью остались вдоль правого и левого берегов. К югу от г. Саратова пойма была затоплена, а на месте бывших прирусловых валов и грив остались узкие острова. Ниже г. Камышина под водой оказалась и первая надпойменная терраса долины р. Волги, что привело к снижению высоты берегов.

На участках, где сохранилась пойма, характер переформирования берегов и островов также различен. На самом северном участке, где ширина водохранилища лежит в пределах русла р. Волги, конфигурация и размер островов практически не изменились. Южнее, до линии сс. Усть-Курдюм - Подстепное, острова расчленены на крупные фрагменты. При этом озера внутренних частей поймы соединились, образуя большие затоны, и произошло обособление крупных участков суши от коренного берега. Ниже, до г. Саратова, маленькие острова исчезли, а на месте большого острова осталось множество мелких вытянутых вдоль реки узких полосок суши. Южнее сохранились лишь отдельные участки центральной поймы малой площади и наиболее высокие прирусловые валы.

Растительный покров поймы неоднороден, а структура его весьма динамична. Характерно закономерное чередование сообществ по поперечному профилю поймы, обусловленное изменением режима увлажнения, мощности аллювия, гранулометрического состава почв. Сукцессионные смены направлены в

сторону образования относительно устойчивых сообществ на редко затапливаемых высоких уровнях поймы. Известно два основных пути смен растительности, начальными этапами которых являются зарастание молодого аллювия прирусловых кос и зарастание пойменных водоемов (Растительность..., 1980). Для поймы Нижней Волги такие ряды впервые были составлены С. Конардовым (1888) и Г. И. Лакиным (1895, 1904) и подробно изучены А. Д. Фурсаевым (1934, 1940, 1942). Для древесной растительности ими описаны следующие ряды развития: ивняки → осокорники → вязовые леса → дубовые леса; ивняки → ветляники → вязовые леса → дубовые леса.

Формирование растительности начинается на илистых, песчано-илистых и песчаных отмелях русла реки. Если уровень этих новообразованных элементов поймы не будет быстро расти, то вследствие длительного затопления из смешанных насаждений осокоря, ветлы и тальников останутся только последние. Если уровень растет достаточно быстро, образуются ветловые и осокоревые леса.

Изменения растительных сообществ на низких отмелях и косах происходят следующим образом. Вначале тальники слагаются преимущественно из ивы трехтычинковой (*Salix triandra*). При очень медленном повышении уровня местообитания вслед за осокорем и ветлой она отмирает, а остается только ива корзиночная (*Salix viminalis*), представленная отдельными кустами. Между ними обычно развивается густой травяной покров из характерных видов пониженных мест: костра берегового (*Bromopsis indurata*), осоки острой (*Carex acuta*), бодяка беловойлочного (*Cirsium incanum*), канареечника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea*), к которым часто примешивается тростник (*Phragmites australis*). В тех случаях, когда наблюдается интенсивное отложение песка на прирусловой гриве, возможно образование смешанных ассоциаций ивы корзиночной и ивы трехтычинковой с покровом из вейника наземного (*Calamagrostis epigeios*). Как подчеркивали А. Д. Фурсаев и Е. В. Беляков (1933), тальники могут формироваться и в центральной пойме, если происходит разрушение берега и нарушается целостность травяного покрова. В результате происходит переотложение небольшого количества аллювия, что позволяет поселиться здесь ивнякам. В аналогичных условиях развиваются ивняки и по днищам затапливаемых ложбин центральной поймы. В таких местах на относительно малой площади происходит совмещение ивняковых сообществ с участками долгопоемных лугов и рогозо-тростниковых зарослей, заполняющими ложбину. Здесь кусты ив (*Salix cinerea*, *S. viminalis*, *S. triandra*) перемежаются остроосоковыми и канареечниковыми лугами, среди которых часто встречаются тростниковые массивы. Эти участки с внешней стороны окружены разнотравными лугами или гривами, покрытыми лесом, а с внутренней - часто имеется старичное озеро, заросшее рогозом (*Typha angustifolia*).

Особенностью современного состояния является широкое распространение тростниково-ивняковых ассоциаций (*S. cinerea* + *S. viminalis* + *S. triandra* - *Ph. australis*). Если ранее они встречались только в дельте р. Волги (Фурсаев и др., 1939), то сейчас занимают большие пространства в средней и верхней зоне Волгоградского водохранилища. Как правило, с внутренней стороны береговой

вал зарастает тростником и ивняками; формируются очень густые насаждения, сильно отличающиеся по внешнему виду от чистых ассоциаций каждого из видов.

В прирусловье, на заиленных местообитаниях растущих грив, а также по берегам стариц, растут ветловые леса. Первоначально эти сообщества возникают по заиленным отмелям русла реки. При условии наращивания аллювия и выведения местообитания из продолжительного затопления, ветла, возвышаясь над пологом тальников, затеняет их, что приводит к медленному их отмиранию. Образовавшийся ветловый лес (*Salix alba* - *S. triandra*) постепенно превращается в ветляник ежевичный (*S. alba* - *Rubus caesius*). В его древостое встречается незначительная примесь осокоря (*Populus nigra*) и вяза (*Ulmus laevis*). Травяной покров хорошо развит и представлен густыми зарослями ежевики и многими видами разнотравья: крапивой (*Urtica dioica*), дербенником прутовидным (*Lythrum virgatum*) и др. На участках, лежащих непосредственно у русла, отлагается песок, и формируются гривы и бугры. Здесь со временем происходит изреживание ветловых древостоев. Средневозрастный ветловый лес имеет травяной покров из злаков: вейника наземного, костра безостого (*Bromopsis inermis*), пырея ползучего (*Elytrigia repens*). На повышенных местах на достаточно сформированных почвах развивается вяз, что приводит к образованию вязово-ветловых лесов. Кроме того, ветляники формируются в других генетических зонах поймы: в замкнутых понижениях центральной поймы, на месте бывших озер, вдоль притеррасных речек. Травяной покров в таких лесах состоит из осоки острой, канареечника или разнотравья с большим участием крапивы.

В современных условиях в районе работ появились новые типы насаждений, раньше известные только для дельты (Фурсаев, Беляков 1933; Фурсаев и др., 1939). На первых этапах развития таких лесов под пологом ветлы появляется тростник, заглушающий кустарниковый ярус из ивняков. В результате этого формируется ассоциация *S. alba* - *Ph. australis*. Такие участки, наряду с ивняково-тростниковыми массивами, занимают в настоящее время большие площади у сс. Генеральское и Черебаево, где имеют наибольшее значение в сложении растительного покрова.

Осокоревые леса, по сравнению с ветловыми, занимают более высокие среднепойменные местообитания с опесчаненным аллювием. Осокорники в пойме р. Волги были широко распространены в прошлом (Шингарева-Попова, 1935) и играют видную роль в сложении ее растительного покрова теперь. Осокорь, появившись в виде проростков на прирусловых отмелях, в условиях постепенного подъема суши обгоняет в росте тальники и ветлу, которые в дальнейшем засыхают. Древесный ярус молодых лесов слагается только из осокоря, под пологом которого начинает встречаться вяз и крушина (*Frangula alnus*). В травяном ярусе таких лесов, кроме ежевики, всегда обильно влаголюбивое разнотравье: череда трехраздельная (*Bidens tripartita*), бодяк полевой (*Cirsium arvense*), подмаренник северный (*Galium boreale*), вербейник монетчатый (*Lysimachia nummularia*), будра плющевидная (*Glechoma hederacea*). На повышенных сухих гривах в пределах древесного яруса отчетливо выделяются два полога, к вязу часто примешивается клен американский (*Acer negundo*); подлесок хорошо

развит и составлен крушиной, калиной (*Viburnum opulus*) и по опушкам - боярышником (*Crataegus vulgensis*). В покрове доминируют злаки: полевица побегообразующая (*Agrostis stolonifera*), пырей ползучий, вейник наземный, костер береговой и всегда велико участие хвоща полевого (*Equisetum arvense*).

В дальнейшем развитие пойменных осокорников возможно двумя путями. В приустьевье, на крупных островах, происходит постепенное изреживание осоковых древостоев, в сложении древесного яруса все большую роль начинает играть вяз. В травяном покрове преобладают лугово-степные виды: осока ранняя (*Carex praecox*), мятлик узколистный (*Poa angustifolia*). По мере отмирания осокоря доминирующее положение в древостое занимает вяз. Этот ряд заканчивается исчезновением древесной растительности и образованием закустаренных остепненных лугов. Второй путь развития происходит на участках, идущих вглубь поймы и заключается в появлении во внутреннем приустьевье осоковых насаждений с примесью ясеня (*Fraxilis excelsior*) и клена татарского (*Acer tataricum*). Древесный ярус таких сообществ включает два высотных уровня - верхний слагается из старых единичных экземпляров осокоря, нижний - из вяза, ясеня и дуба (*Quercus robur*); в кустарниковом ярусе, кроме крушины и шиповника (*Rosa majalis*), появляется жестер (*Rhamnus cathartica*) и, как указывалось, клен татарский. Из-за сильного затенения травяной покров в таких переходных сообществах отсутствует или образован хвощем зимующим (*Equisetum hyemale*).

Особенностью современного состояния является широкое распространение на участках, "прижатых" к руслу, клена американского и постепенное усыхание низинных осокорников из-за более длительного их затопления. Доля ветлы при этом возрастает. Травяной покров в таких сообществах представлен редкими экземплярами влаголюбивых трав, а на освещенных полянах формируются ежевичники.

Для центральной поймы свойственен лишь один основной тип древесных сообществ - дубравы. В пойме р. Волги дубовые леса расположены на ровных повышенных участках грив, затапливаемых на непродолжительное время, на сформированных лугово-лесных и дерновых лесных почвах. Они порослевого происхождения и в своем первоначальном появлении дубовый лес проходит стадию дубово-вязового, из которого в дальнейшем исключается вяз. Дубовые леса на изученном отрезке реки укладываются в высотный ряд: дубравы ежевично-хвощевые → дубравы ландышевые → дубравы злаково-осоковые.

Наиболее низкое положение в рельефе занимают ежевично-хвощевые дубравы (*Q. robur*—*E. hyemale* + *R. caesius*). В них еще заметно влияние переходных сообществ, проявляющееся в присутствии вяза и преобладании среди кустарников крушины. Местами сохранились куртины осокоря и ветлы, всегда есть примесь белого тополя (*Populus alba*). Травяной покров очень неоднороден. Сплошное распространение имеет ежевика, велико участие хвоща зимующего. Поляны заняты влаголюбивым разнотравьем: зюзником европейским (*Lycopus europaeus*), тысячелистником иволистным (*Achillea salicifolia*), чистецом болотным (*Stachys palustris*), мятой полевой (*Mentha arvensis*), а глубокие промоины - сорными видами (чередой и бодяками).

Выше по рельефу расположены дубравы ландышевые (*Q. robur* – *Convallaria majalis*), в которых место исчезнувшего вяза занимает высокий густой кустарниковый ярус из клена татарского, жестера, боярышника и местами терна (*Prunus spinosa*). В травяном покрове к ландышу примешиваются ежевика, будра плющевидная, ластовень (*Vincetoxicum hirundinaria*) и кирказон (*Aristolochia clematitis*).

Самые древние грибы заняты злаково-осоковой дубравой (*Q. robur* – *S. praecox* + *P. angustifolia*). Дуб здесь растет группами, между которыми расположены луговые поляны. Под пологом дуба – клен татарский, жестер и особенно густые заросли образует терн. Травяной покров на пониженных участках гривы слагается из таволги вязолистной (*Filipendula ulmaria*), подмаренника мареновидного (*Galium rubioides*) и других представителей мезофильного разнотравья, а повышения покрыты осокой ранней, мятликом узколиственным и полынью понтийской (*Artemisia pontica*).

В настоящее время дубравы расположены на узких гривах, и имеют обрамление из тальников, ветлы, осокоря. При этом, чем ниже гряда, тем шире полоса тальников и ветлово-осокорников. За годы существования водохранилища произошли заметные изменения и во флористическом составе дубрав: возросло участие влаголюбивых видов при прогрессивном снижении растений противоположной группы. На большинстве обследованных островов количество всходов дуба незначительно и их состояние неудовлетворительное. Переувлажнение почвы ведет к необратимым изменениям корневой системы дуба, леса снижают продуктивность и постепенно высыхают.

В условиях Нижнего Поволжья происходит постепенная смена леса лугом на высоких уровнях поймы (Фурсаев, 1934). Поэтому наиболее возвышенные участки в прирусловье и в центральной пойме заняты остепненными лугами, а заливные луга образуются ниже по рельефу на всех участках, свободных от леса; при этом возможно их естественное зарастание древесной растительностью или увеличение их площади при искусственном сведении леса. Важнейшими факторами, определяющими структуру растительности являются: длительность затопления лугов паводковыми водами и наличие или отсутствие на них кустарников. В соответствии с этим их можно разделить на луга низкого (долгопоемные), среднего (среднепоемные) и высокого (малопоемные) уровня. Первые два соответствуют заливным лугам, третий – остепненным. Выделяют также открытые и закустаренные луга (Шенников, 1930; Растительность..., 1980).

Самое низкое положение в рельефе, где вода высыхает только в середине лета, занимают остроосочники. Они распространены по бережьям озер центральной поймы на сильно заболоченных почвах. Травостой таких лугов густой, слагается в основном из осоки острой. Наиболее часто также встречаются: ситняг болотный (*Eleocharis palustris*), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris*), мята полевая, зубровка душистая (*Hierochloa odorata*) и окопник лекарственный (*Symphytum officinale*). По мере перехода на менее влажные местообитания количество видов в разнотравье увеличивается; к осоке начинает примешиваться канареечник, при пологом повышении берега получающий

преимущество в сложении. Канареечниковые луга занимают большие пространства на островах внутри центральной поймы и относительно однородны. Кроме доминирующего злака в состав травостоя входят: шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata*), валериана волжская (*Valeriana wolgensis*), вербейник обыкновенный. Если же подъем берега более крутой, то остроосочники сменяются разнотравными лугами, в основном из представителей примешивающихся к осоке. Как правило, попеременно доминируют: тысячелистник северный (*Achillea septentrionalis*), чистец болотный, зюзник европейский; среди других трав значительное проективное покрытие имеют зюзник возвышенный (*Lycopus exaltatus*), ситняг болотный, дербенник иволистный (*Lytrum salicaria*). По высоте травостой разделяется на три подъяруса - первый слагается из перечисленных видов; ниже - подмаренник мареновидный, а почву прикрывает вербейник монетчатый. Нередко такие луга имеют бурьянистый вид из-за значительной примеси череды и бодяков (*C. arvensis*, *C. incanum*). Луга такого уровня часто закустарены ивняками (*S. cinerea*, *S. viminalis*), а также чередуются с участками, занятыми тростником, и граничат с рогозовыми зарослями.

Луга среднего уровня преимущественно таволгово-подмаренниковые и лисохвостовые. Первые, выделяющиеся на общем фоне лугов своей "разнотравностью" и пестротой сложения, встречаются по пологим берегам озер центральной поймы на слабозаболоченных лугово-дерновых почвах. В их сложении ведущая роль принадлежит травам; кроме доминантов (таволги вязолистной и подмаренника мареновидного) повсеместно встречаются кровохлебка лекарственная (*Sanquisorba officinalis*), василистник желтый (*Thalictum flavum*), девясил британский (*Inula britanica*). Из злаков обычен костер береговой; характерны кусты полыни высокой (*Artemisia procera*), дрока красильного (*Genista tinctoria*) и шиповника. На самых северных отрезках реки по высоким местам в центральной пойме распространены лисохвостовые луга. Их высокий, густой травяной покров слагается из лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*) и других поемных видов средних высот. Местами по узким гривам, уходящим постепенно под воду, к ним примешиваются осоки (*Carex melanostachya*, *C. vulpina*).

В приустьевье наибольшие площади на этом уровне заняты сильно закустаренными вейниково-костровыми лугами (*Salix acutifolia* - *C. epigeios* + *Br. inermis*), которые распространены на участках с дерновой песчаной почвой. Кроме вейника и костра, в них всегда присутствует пырей и много псаммофитов (*Cynanchum acutum*, *Corispermum* sp., *Artemisia scoraria*). В небольших ложбинках, костровые луга сменяются белополевицевыми, а на выровненных повышениях грив мятликово-осоковыми ассоциациями (*P. angustifolia* - *C. praecox*).

Луга высокого уровня остепнены. В центральной пойме на супесчаных почвах формируются полынно-подмаренниковые (*A. pontica* - *Galium verum*) сообщества, переходящие при повышении в полынно-тонконоговые (*Artemisia marschalliana* - *Koeleria sabuletorum*).

До зарегулирования Нижней Волги в северной части долины реки преобладали леса и заливные луга, южнее облесенность снижалась, а большие пло-

щадн были заняты открытыми остепненными центральнопойменными и закус-таренными прирусловыми лугами (Фурсаев, 1942; Карта ..., 1960). После создания водохранилища ситуация резко изменилась - на верхних участках исчезли массивы низинных лугов, место которых заняли ивняково-тростниковые и рогозовые заросли, в связи с этим повысилась роль полностью сохранившихся прирусловых лугов среднего и высокого уровня. Южнее г. Саратова центральная пойма почти полностью затоплена, и на ее месте развиваются сообщества прибрежно-водных растений, луга же верхнего уровня трансформировались в долготерпимые. В прирусловье сохранившиеся песчаные массивы золово-аллювиального происхождения покрыты степной травянистой растительностью. Таким образом, произошло резкое уменьшение массивов заливных лугов центральной поймы при сохранении прирусловых.

Для характеристики прибрежно-водной растительности наибольшее значение имеют ассоциации с участием рогоза (*T. angustifolia*; *T. angustifolia* - *C. acuta*; *T. angustifolia* - *Ph. arundinacea*) и тростника (*Ph. australis*; *Ph. australis* - *C. acuta*; *Ph. australis* - *Ph. arundinacea*; *Ph. australis* - *El. repens* и др.).

Формирование сообществ с участием рогоза происходит на затопленных пониженных частях образующихся островов. По мере подъема суши над меженью под его пологом образуется густой травяной покров из осоки острой, канареечника и влаголюбивого разнотравья. После затопления поймы образовались обширные мелководные участки, расположенные вдали от русла. Рогоз, встречавшийся до этого в значительном количестве только по берегам озер центральной поймы, в новых условиях стал быстро распространяться по мелководьям. В настоящее время по всей затопленной внутренней части поймы возникли обширные заросли рогоза, особенно большие южнее г. Саратова.

Аналогичные изменения происходят и в распространении тростниковых ассоциаций. До создания водохранилища, несмотря на большое их разнообразие, в пределах верхнего участка встречались они редко (Фурсаев и др., 1939). Разрушение поймы привело к расчленению островов и смыву верхних слоев почвы. На низких затопленных новообразованиях начинают формироваться тростниковые заросли. В условиях продолжительного затопления образуются смешанные насаждения тростника и рогоза; по мере подъема суши большее значение в сложении растительного сообщества имеют канареечник и осока острая. Значительные площади заняты также ивняково-тростниковыми и тростниково-рогозовыми зарослями. Таким образом, в настоящее время происходит зарастание открытых акваторий зарослями рогоза и увеличение роли тростниково-рогозовых ассоциаций внутри островов.

В заключении хотелось бы отметить, что разнообразие растительных ассоциаций зависит от размеров острова и положения его относительно русла реки. Небольшие острова, расположенные в русле р. Волги, покрыты на повышенных участках закусстаренными остепненными лугами, а понижения заняты ветлово-осокоревыми лесами и ивняками. В пределах крупного острова наблюдается большее число звеньев в составе типичных для прирусловья растительных ассоциаций, а на выровненных возвышенных участках заметен переход к центральным условиям. Некоторые из крупных островов левобережной поймы

имеют четко выраженные эколого-генетические зоны. Такие острова имеют с внешней стороны прирусловую часть, покрытую ивняками, ветляниками и осокорниками. Внутри центральной поймы четко обособлены два возрастнo-высотных уровня. Самые древние гривы вдоль стариц покрывают дубовые леса. Понижения в этой части заняты лугами, которые весьма разнообразны и изменяются при переходе от долгопоемных к малопоемным местобитаниям. Здесь же имеются значительные площади озер и затонов, по берегам которых развита прибрежно-водная растительность.

Влияние гидрологического режима водохранилища в различной степени проявляется в отдельных эколого-генетических зонах поймы. В связи с этим выделяются зоны сильного, умеренного, слабого подтопления и не затопляемая зона. Наиболее сильные изменения происходят в первых двух, тогда как остальные имеют более или менее стабильное существование (Шляхтин и др., 1994). В зоне сильного подтопления наблюдаются процессы заболачивания почв с постепенной сменой осокоревых и дубовых лесов на ивняки и ветляники. В зоне умеренного и слабого подтопления происходит оглеение нижних горизонтов почв, и появляются более влаголюбивые травянистые растения. Осокорь в этих условиях получает преимущество над дубом, который постепенно высыхает. В не затопляемой зоне состав растительности не меняется.

ЛИТЕРАТУРА

- Волга и ее жизнь. - М: Наука, 1978. - С. 122-140.
- Волков С. А. Микроклиматические характеристики озеровидных расширений Волгоградского водохранилища // Тр. комплексной экспедиции Саратов. ун-та по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов: изд-во Саратов. ун-та, 1970. - Вып. 1. - С. 7-13.
- Карта Терновского района Саратовской области. Масштаб 1:100000. Саратов. Картпредприятие отд. землеустройства Саратов обл, 1960.
- Конардов С. Влияние разлива реки Волги на произрастание и возобновление леса // Лесной журнал. - 1888. -Т. 18. - Вып. 6. - С. 854-872.
- Лакин Г. И. Леса Волжского займища в Терсинском имении княжны Ливен близ Вольска // Сел. хоз-во и лесоводство. 1895. - Ч. 1128. - №3. - С. 55-240.
- Лакин Г. И. Леса Волжского займища // Хозяйственные и экономические очерки и наблюдения. - 1904. - Вып.1. - С. 42-86.
- Маккавеев Н. И., Чалов Р. С. Русловые процессы. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. - С.212-237.
- Растительность Европейской части СССР. - Л.: Наука. Ленингр. отд., 1980. - С. 346-372.
- Фурсаев А. Д. О географической зональности в распределении флоры и растительности поймы Нижней Волги // Уч. зап. Саратов. ун-та, 1934.- Т. 11.- Вып. 2. - С. 3-20.
- Фурсаев А. Д. Материалы к вопросу о сукцессиях лесных ассоциаций в дельте Волги // Тр. Астрах. зап-ка., 1940.- Вып. 3.- С.138-154.

Фурсаев А. Д. К познанию флоры и растительности долины Нижней Волги // Тез. докл. к дис. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук. - Саратов, 1942. - 7с.

Фурсаев А. Д., Беляков Е. В. Ивы поймы р. Волги в пределах Нижне-Волжского края и их значение как дубителей // Тр. по прикладн. ботанике, генетике, селекции. 1933. - Сер. 10. - № 1. - С. 27-46.

Фурсаев А. Д., Басов Н. Г., Беляков Е. В. Сукцессии приморской полосы дельты Волги // Уч. зап. Сарат. ун-та. 1939. - Т. 1. - Сер. биол. - Вып. 2. - С. 10-14.

Шенников А. П. Волжские луга Средневолжской области. - Л., 1930. - 386 с.

Шингарева-Попова Н. С. Пойменные осоковые и ветловые леса // Центр. НИИ лесного хоз-ва. - Л., 1935. - С. 10-18.

Шляхтин Г. В., Беляченко А. В., Каширская Е. В., Завьялов Е. В. Генезис и пространственно-временная структура экотонной верхней зоны Волгоградского водохранилища // Биология, экология, биотехнология и почвоведение. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1994. - С. 76-91.

УДК 581.55 (470.43)

К ИЗУЧЕНИЮ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОКРЕСТНОСТЕЙ ОЗЕРА БАСКУНЧАК

С.И.Гребенюк

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Озеро Баскунчак и его окрестности привлекало внимание многих исследователей. Изучались геологическое строение, геоморфология, почвы, химический состав рапы и солей, затрагивались вопросы происхождения озера и разработки солей и пр. Не обошли своим вниманием этот район и ботаники, однако большее внимание уделялось флоре горы Бол. Богдо (Паллас, 1788; Veskeg, 1872; Пачоский, 1892; Гордягин, 1905; Кольченко, 1975; Голуб, Синякина, 1992 и др.). О растительности окрестностей оз. Баскунчак имеются лишь краткие сведения (Гордягин, 1905; Тугаринов, 1906; Тутковский, 1916; Келлер, 1927). Исключение составляет работа В.С.Арцимовича (1910). В ссылках некоторых авторов на эту работу отмечается поясность растительности в котловине озера, будто бы установленная В.С.Арцимовичем. В частности, Ф.Я.Левина (1964, с.250) пишет: «Довольно подробное описание растительности Баскунчакской котловины принадлежит ... В.С.Арцимовичу (1910)». Согласно его данным, весьма характерными являются 4 пояса, обрамляющие днище оз. Баскунчак. Между тем, В.С.Арцимович пишет о зональности «мокрых солонцов», то есть, солончаков, вдоль течения соленосных ручьёв, впадающих в оз.Баскунчак, и выделяет 4 зоны: солеросовую, сведовую, франкениевую, солончаковопопынную. Он также описывает сарсазановые топи на восточном побережье и отмечает их отличия от «мокрых солонцов» с сарсазаном, приводит списки видов, встречающихся на солонцеватых лугах. Растительность солонцов и бурых почв он не рассматривает.

Наши исследования проводились на побережье озера от посёлка Нижний Баскунчак до горы Бол. Богдо. Такой чёткой поясности растительного покрова, какая характерна для Эльтонской котловины (Ильин, 1937), здесь не наблюдается.

Мокрые солончаки вокруг озера представлены довольно узкой полосой, почти лишённой растительности, или занимают днища широких и плоских балок и догов. На солончаках с близким уровнем грунтовых вод (80-200 см) большей частью развиты сарсазанники, характеризующиеся разреженностью и крайней бедностью видового состава (4-5 видов на 100 кв.м). Круговины сарсазана (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Bieb.) отстоят друг от друга на 2-3 м, по мере удаления от озера растения смыкаются надземными частями, проективное покрытие увеличивается. Из других полукустарничков встречаются единичные особи *Limonium suffruticosum* (L.) O.Kuntze и *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. Однолетники представлены в основном *Salicornia perennans* Willd. и *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv.

Видовой состав сарсазанников на окраинах солончака увеличивается до 10-15 видов. К перечисленным выше видам присоединяются однолетники *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Spergularia salina* L. & C.Presl, *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *Frankenia pulverulenta* L., *Hymenolobus procumbens* (L.) Fourr., *Plantago tenuiflora* Waldst. & Kit и др., из полукустарничков — *Atriplex cana* C.A.Mey. и *Suaeda physophora* Pall.

Почвы под сарсазанниками очень сильно засолены, засоление хлоридно-натриевое.

Растительность солончаков не является однородной на всей исследованной территории. Помимо широко распространённых сарсазанников на солончаках отмечены небольшие по площади участки ассоциаций *Halimione verrucifera* + *Halocnemum strobilaceum*, *Petrosimonia oppositifolia* + *Salicornia perennans*, *Pragmites australis* - *Salicornia perennans*, *Salicornia perennans*. В некоторых балках встречаются гребенщикоповые сообщества из *Tamarix laxa* Willd. и *T.gracilis* Willd. Ближе к посёлку по берегу озера много *Nitraria schoberii* L.

При постепенно и полого поднимающихся склонах можно было бы наблюдать ряд переходных полос от мокрых солончаков к солонцам и далее к зональным типам почв и растительности. Однако западное побережье оз. Баскунчак характеризуется крутыми берегами, в связи с чем на большем протяжении побережья переходные полосы отсутствуют. Вместе с тем здесь хорошо развита овражно-балочная сеть. При наличии в балках пологих склонов сарсазанники обрамляются полосой из *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., которая сменяется полосой из *Artemisia santonica* L. Иногда *Halimione* предшествует *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv.

На пологих восточных, юго-восточных и северо-восточных склонах балок встречаются кокпечники. Наиболее распространены белопопынно-кокпечковые сообщества. Флористический состав их беден, представлен 8-10 видами цветковых растений. Растительный покров разрежен, общее проективное покрытие 30%.

Доминантом является *Atriplex cana* С.А.Мей., содоминантом - *Artemisia lerchiana* Web. Из полукустарничков, кроме названных, отмечены *Artemisia pauciflora* Web., *Camphorosma monspeliaca* L., *Anabasis salsa* (S.A.Mey.) Benth. ex Volkens., из кустарничков - *Atraphaxis spinosa* L. Летне-осенние однолетники представлены *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch., *C. crassa* (Bieb.) Botsch., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., эфемеры - *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach. На почве с обилием сол встречаются лишайники *Parmelia vagans* Nyl., *Aspicilia esculenta* (Pall.) Flag. и мох *Tortula desertorum*.

В состав кокпековой формации входят также биюргуново-кокпековая (*Atriplex cana* - *Anabasis salsa*) и белопопынно-биюргуново-кокпековая (*Atriplex cana* - *Anabasis salsa* + *Artemisia lerchiana*) ассоциации. Флористический состав их богат (20-26 видов), в основном за счёт эфемеров (*Leptaleum filifolium* (Willd.) DC., *Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky, *Lepidium perfoliatum* и др.) и эфемероидов (*Poa bulbosa* L., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. fil. и др.).

Почвы под кокпековыми сообществами - солонцы солончаковые мелкие и средние, с максимумом солей на глубине 30-40 см. Засоление с поверхности - сульфатное, ниже сменяется хлоридно-сульфатным и сульфатно-хлоридным.

Сурановые сообщества не занимают здесь таких больших площадей, как в окрестностях оз. Эльтон. Участки их встречаются на склонах балок и логов. Флористический состав сообществ насчитывает 25-35 видов. Эдификатором сообществ является стержнекорневой полукустарничек сведа вздутоплодная, или суран - *Suaeda physophora* Pall. Из других полукустарничков довольно заметное участие в сложении сообществ принимают *Artemisia lerchiana* Web., *A. pauciflora* Web., *Anabasis salsa* (S.A.Mey.) Benth. ex Volkens. Из эфемероидов наиболее обилён *Poa bulbosa* L., встречаются также *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. fil., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., из гемизэфемероидов - *Prangos odontalgica* (Pall.) Herms & Heyn, *Euphorbia undulata* Bieb. Синузию эфемеров составляют *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach., *E. triticum* (Gaertn.) Nevski, *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh., *Ceratocephalo falcata* (L.) Pers. и др.

Длительновегетирующие однолетники представлены *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. (cop₁), *C. crassa* (Bieb.) Botsch. (sp), *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers., *Ceratocarpus arenarius* L. и некоторые другие.

Растительный покров изреженный, общее проективное покрытие растений 40-50%.

Почва под сурановыми сообществами - солонец солончаковый средний с перемежающимися сульфатным и хлоридно-сульфатным засолением.

На высокой террасе главную роль в ландшафте играют полынные сообщества, на что указывали более ранние исследователи (Гордягин, 1905; Тутковский, 1916). Значительные площади заняты белопопынными сообществами (асс. *Artemisia lerchiana*). В белопопынниках насчитывается 15-20 видов. Травостой очень разрежен и сильно сбит, о чём свидетельствует значительное обилие *Ceratocarpus arenarius* L. Заметное участие в сложении фитоце-

нозов принимает *Poa bulbosa* L. Из полукустарничков, помимо полыни, встречаются *Anabasis aphylla* L., *Kochia prostrata* (L.) Schrad (с обилием $sp-cop_1$). Богаче представлены однолетники, среди которых господствуют маревые и крестоцветные.

В состав белопольной формации западного побережья оз.Баскунчак входят, помимо белопольной ассоциации, прутняково-белопольная (*Artemisia lerchiana* + *Kochia prostrata*), ромашниково-белопольная (*Artemisia lerchiana* – *Tanacetum achilleifolium*), итсегеково-белопольная (*Artemisia lerchiana* + *Anabasis aphylla*). Приурочены они к светло-бурой солонцеватой суглинистой почве.

Среди белопольников встречаются климакоптеро-итсегековые сообщества. Вероятно, они возникли в результате нарушения итсегеково-белопольных фитоценозов. Доминантом этих сообществ является полукустарничек *Anabasis aphylla* L., зелёные особи которого выделяются на буром фоне почвы. Согосподствующий вид – *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. Единично встречаются *Artemisia lerchiana* Web., *A.pauciflora* Web., *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch.Bip., *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevsky и некоторые другие.

На мелких солонцах микропонижений среди белопольных сообществ встречаются чернопольники (асс. *Artemisia pauciflora*). В чернопольниках значительна примесь *Poa bulbosa* L. и *Climacoptera brachiata* (Pall.) Botsch. Единично встречаются *Tanacetum achilleifolium* (Bieb.) Sch.Bip., *Descurainia sophia* Webb ex Prantl и некоторые другие. На поверхности почвы отмечены слоевища *Parmelia vagans* Nyl.

В понижениях среди белопольников встречаются также ромашниково-осоковые (*Carex stenophylla* + *Tanacetum achilleifolium*) сообщества.

Ближе к горе Бол.Богдо на супесчаных почвах к полыни примешивается *Euphorbia seguieriana* Neck. В некоторых местах молочай становится доминантом, а полынь Лерха – содоминантом. Довольно обильно в этих сообществах представлены *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Carex stenophylla* Wahlenb., *Poa bulbosa* L. из однолетников – *Ceratocarpus arenarius* L., единично – *Ephedra distachya* L., *Syrenia montana* (Pall.) Klok., *Achillea micrantha* Willd. и др

Таким образом, растительность изученного участка побережья озера Баскунчак слагается большим числом формаций и ассоциаций. Разнообразие растительных сообществ определяется характером мезо- и микрорельефа, типом почв, степенью их увлажнения и засоления, а также гранулометрическим составом.

ЛИТЕРАТУРА

Арцимович В.С. Мокрые солонцы окрестностей Баскунчакского озера. Опыт ойкологического исследования растительности мокрых солонцов.- Харьков, 1910.- 103 с.

Голуб В.Б., Сияякина В.В. Изменения во флоре сосудистых растений горы Большая Богдо //Бот. журн. – 1992. – Т. 77. - № 12.- С.98-102.

Гордягин А. Поездка в Астраханскую пустыню // Тр. о-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те. – 1905. – Т.39. – Вып. 4. – С. 3-31.

Ильин М.М. Растительность Эльтонской котловины // Изв. Главн.Ботан. сада.- 1927. – Т.26. – Вып. 4.- С.371-419.

Келлер Б.А. Из жизни растений засоленных почв полупустыни // Юбилейный сборник, посвященный И.П.Бородину. – Л.,1927.- С. 46-53.

Кольченко О.Т. Сводный список растений меловых обнажений Северного Прикаспия // Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия.- Л.,1975.- С. 179-199.

Левина Ф.Я. Растительность полупустыни Северного Прикаспия и её кормовое значение. – М.: Л., 1964.- 336 с.

Паллас П.С. Путешествия по разным провинциям Российского государства (1772 и 1773 гг.).- Ч. 3, половина 2-ая.- СПб., 1788. – 480 с.

Пачоский И.К. Флорографические и фитогеографические исследования Калмыцких степей // Зап. Киевск. о-ва естествоиспыт.- 1892. – Т. 12. – Вып. 1.- С.49-195.

Тугаринов А.Я. О растительности окрестностей оз.Баскунчак и Ханской Ставки Астраханской губ.// Тр. СПб о-ва естествоиспыт.-1906. – Т.37. – Вып.1.- С. 4-5.

Тутковский П.А. Отчёт о географической экскурсии со студентами на озёра Баскунчак и Эльтон в 1916 году // Изв. Киевск. у-та. –1916. – № 5 - 6. –С.1-32.

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

Becker A. Reise nach den Salzseen Baskuntschakskoje und Elton nach Schilling, Anton, Astrachan //Bull. Soc. Natur. de Moskou. – 1872. – Bd. 45. – № 3. – S.102-124.

УДК 833.2/3:581.5

НОВЫЕ СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОБЩИХ СТУПЕНЕЙ ПО ШКАЛАМ Л.Г.РАМЕНСКОГО ДЛЯ КОНКРЕТНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ

В.И.Горин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Для характеристики местообитания конкретного растительного сообщества используют данные так называемых общих ступеней шкал анализируемых экологических факторов. Для их определения Л.Г.Раменский с коллегами (Раменский и др., 1956) разработали несколько методов. Среди них наиболее удобным для практической работы считается метод ограничений. Он имеет две модификации: графическую и табличную. Графический способ очень нагляден, но его затруднительно использовать из-за громоздкости. Табличный же, напротив, очень компактен и сравнительно удобен в работе, но "механизм" его работы довольно сложен для восприятия. Все это и послужило поводом для разра-

ботки новых вариантов графической и табличной модификаций метода ограничений.

В основу способов положен принцип, сформулированный И.А. Цаценкиным на примере ряда увлажнения, который гласит: "... характерными для данного местообитания нужно считать такие ступени наивысшего увлажнения суходолюбивых растений, которые совпадают с наименьшим увлажнением влаголюбивых растений" (Цаценкин, 1967, с.24-25). Вторая особенность этих способов состоит в том, что для определения общих, или характерных, ступеней используются данные амплитуд толерантности видов сообщества, которые определяются по ограничительным ступеням класса обилия s.

Для демонстрации работы способов используем тот же список видов (таблица), что и авторы метода ограничений (Раменский, и др., 1956, с.90), добавив в него нужные нам для примера ограничительные ступени класса s.

Описание растительности краткоемного дуга лесостепной зоны

No п/п	Названия видов	Ограничительные ступени класса s по шкале увлажнения
1	<i>Trifolium pratense</i> L.	(53)* - 90
2	<i>Achillea millefolium</i> L.	(37) - 83
3	<i>Koeleria delavignei</i> Czern. ex Domin	(45) - 83
4	<i>Poa pratensis</i> L.	(50) - 99
5	<i>Festuca sulcata</i> Hack.	10 - 66
6	<i>Galium verum</i> L.	(45) - 72
7	<i>Carex praecox</i> Schreb.	(46) - 87
8	<i>Filipendula vulgaris</i> Moench	39 - 82
9	<i>Geranium collinum</i> Steph.	27 - 96
10	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.	34 - 74
11	<i>Tragopogon brevisrostris</i> DC.	29 - 77

Примечание: * - значения ограничительных ступеней в скобках взяты из других ближайших классов обилия.

По данным авторов, общими для этого списка являются 58 - 59 ступени шкалы увлажнения.

Вычисления, выполненные с учетом амплитуды толерантности, показали, что общими для данного сообщества ступенями увлажнения являются 59-60. Это позволяет считать, что внесенные в метод изменения не оказывают существенного влияния на получаемый результат.

При определении общих для конкретного сообщества ступеней шкалы фактора графическим способом на рисунок наносят, в виде прямых линий, амплитуды толерантности видов описания (рис.1).

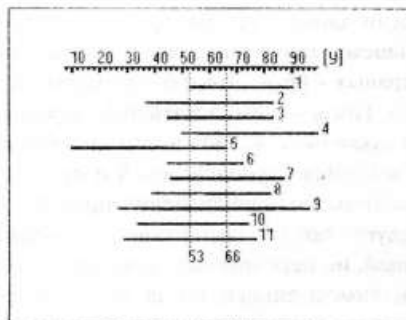


Рис. 1. Схема распределения амплитуд толерантности видов описания по шкале увлажнения. Обозначения: У - шкала увлажнения; 1, 2,... - номера видов, соответствуют номерам видов в таблице; 53 и 66 - границы общих для сообщества ступеней фактора.

Затем, руководствуясь алгоритмом И.А.Цапенкина, проводят поиск характерных ступеней. Как видно из рисунка, определяемые ступени приходятся на участки шкалы увлажнения - общий для наиболее засухоустойчивого вида - 5 (*Festuca sulcata*) и влаголюбивого - 1 (*Trifolium pratense*). Этот фрагмент заключен между 53 и 66 степенями шкалы. Как видим, ограниченный фрагмент шкалы довольно широк. В нашем случае его можно сузить путем вычисления среднего арифметического, которое по этим значениям составляет 59,5. Но нельзя исключать и такой расклад, когда амплитуды толерантности видов, по которым проводят определение общих ступеней, не перекрывают друг друга полностью или частично, а отстоят на некотором расстоянии (рис.2). В этом случае следует считать общим весь ограниченный участок шкалы, так как сужение его до среднего арифметического приведет к ситуации, когда общие ступени будут недостижимы для части видов сообщества.

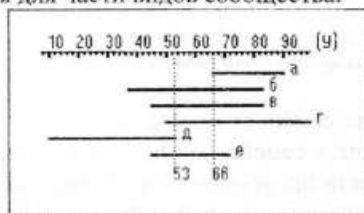


Рис. 2. Случай, когда амплитуды толерантности, по которым определяют общие ступени, не перекрывают друг друга. Обозначения: а, б, в, г, д, е - виды некоего сообщества. Остальные обозначения как на рис. 1.

При определении общих для сообщества ступеней шкалы фактора табличным способом составляется список видов сообщества в любом порядке и для каждого выписываются из справочника значения ограничительных ступеней класса s , то есть, амплитуды толерантности. Дальше, как и в предыдущем случае, среди данных левых границ амплитуд толерантности нужно найти наи-

большее значение, а среди данных правых границ - наименьшее. В нашем случае (см. табл.) наибольшему значению левых границ соответствует 53-я ступень, а наименьшему правых - 66-я. Это и будут границы общих ступеней фактора для данного списка. Прежде чем сужать этот отрезок до среднего арифметического, необходимо проверить возможности выполнения данного действия. Для этого сравнивают значения ступеней левой и правой границ. Если, например, значение левой границы больше значения правой, то вычислять среднее арифметическое не следует, так как амплитуды, по которым ведется определение характерных ступеней, не перекрывают друг друга. Если же обнаруживается ситуация как в приводимом списке, когда значение левой границы меньше значения правой границы, что означает перекрытие амплитуд, то сужение отрезка шкалы с общими ступенями до среднего арифметического допустимо. Среднее значение, по найденным в примере ступеням, составляет 59,5.

В заключении хотелось бы отметить, что алгоритм поиска общих ступеней, используемый в описанном табличном способе, легко реализуется в виде программы для ЭВМ.

ЛИТЕРАТУРА

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

Цаценкин И.А. Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала.- Душанбе: Изд-во Дониш, 1967.- 226 с.

УДК 576.895.2+582.66 (470.41/42/43/44)

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ МОЛЕЙ ЧЕХЛОНОСОК (*LEPIDOPTERA*, *COLEOPHORIDAE*) В СЕМЕЙСТВЕ МАРЕВЫХ (*CHENOPODIACEAE*) НА ТЕРРИТОРИИ РЕГИОНА НИЖНЕЙ ВОЛГИ

В.В.Аникин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Одним из ведущих семейств флоры аридных и субаридных территорий Нижнего Поволжья является семейство Маревые. Особенно возрастает участие в формировании сообществ представителей *Chenopodiaceae* в летне-осенний и осенний периоды вегетации в пустынных и полупустынных биотопах региона.

Значительный прирост разнокачественной биомассы, хотя и на непродолжительный срок (1-2 месяца), в таких регионах обуславливает высокую степень пищевой специализации среди представителей класса насекомых. Из числа семейств отряда *Lepidoptera* в первую очередь необходимо отметить молей чехлоносок – *Coleophoridae*. Изученность биологии этой группы бабочек можно считать значительной лишь для лесных зон Голарктики, суббореальных пустынь на западе Азии и отчасти - для Средиземноморья (Фалькович, 1996), а об особенностях пищевых связей их на остальных территориях говорить пока

трудно. Поэтому наша работа на основе выводного материала с кормовых растений раскрывает особенности биологии внутри этой группы бабочек в регионе Нижнего Поволжья. Материал собирался с 1986 по 2001 гг. на различных участках: на солончаках и солонцах, по берегам соленых рек и озер, в степных биотопах разной степени засоленности и т.п. на территории Калмыкии, Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей. Всего было собрано и выведено 54 вида моли чехлоноски с 33-х видов Маревых, которые представлены в таблице. Выражаю благодарность Е.А.Кирееву за идентификацию растений.

Представители семейства Chenopodiaceae и развивающиеся на них виды Coleophoridae

Наименование таксона растений	Питающие части растений	Наименование вида молей чехлоносок
<i>Chenopodiaceae</i>		
<i>Chenopodioideae</i>		
<i>Chenopodieae</i>		
<i>Chenopodium glaucum</i> L., <i>Ch. hybridum</i> L., <i>Ch. album</i> L., <i>Ch. foliosum</i> Aschers.	Генеративные органы	<i>Ecebalia adpersella</i> , <i>E. saxicolella</i> , <i>E. sternipennella</i> , <i>E. motacillella</i> , <i>E. versurella</i> , <i>E. vestianella</i> <i>E. tyrrhaenica</i> , <i>Carpochena unipunctella</i> , <i>C. squalorella</i> , <i>C. binotapennella</i> , <i>Ionescumia clypeiferella</i>
<i>Chenopodium album</i> L.	Стеблевой галл	<i>Oedicaula serinipennella</i>
<i>Atripliceae</i>		
<i>Atriplex sagittata</i> Borkh., <i>A. verrucifera</i> Bieb.	Листья	<i>Aporiptura ochroflava</i>
<i>Atriplex verrucifera</i> Bieb.	Листья и плоды	<i>Casignetella lebedella</i>
<i>Atriplex sagittata</i> Borkh., <i>A. cana</i> C.A.Mey.	Стеблевой галл	<i>Oedicaula serinipennella</i>
<i>Atriplex hortensis</i> L., <i>A. tatarica</i> L., <i>A. cana</i> C.A.Mey., <i>A. sagittata</i> Borkh.	Генеративные органы	<i>Goniodoma auroguttella</i> , <i>Carpochena unipunctella</i> , <i>C. binotapennella</i> , <i>Ecebalia adpersella</i> , <i>E. atriplicis</i> , <i>E. saxicolella</i> , <i>E. sternipennella</i> , <i>E. motacillella</i> ,

		<i>E. versurella</i> , <i>E. vestianella</i> , <i>E. gaviaepennella</i>
<i>Krascheninnikovia ceratoides</i> (L.) Gueldenst.	Листья	<i>Aporoptura macilenta</i>
	Генеративные органы	<i>Carpochena ceratoidis</i>
<i>Camphorosmeae</i>		
<i>Camphorosma monspeliaca</i> L., <i>C. songorica</i> Bunge	Генеративные органы	<i>Casignetella hungariae</i> , <i>Ecebalia magyarica</i>
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.	Листья и генеративные органы	<i>Casignetella hungariae</i> , <i>Ecebalia magyarica</i>
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrud.	Листья	<i>Aporiptura eurasiatica</i>
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrud., <i>K. laniflora</i> (S.G.Gmel.) Borb., <i>K. scoparia</i> (L.) Schrud.	Генеративные органы	<i>Casignetella deviella</i> , <i>C. hungariae</i> , <i>C. remizella</i> , <i>C. tringella</i> , <i>Ecebalia superlonga</i> , <i>E. magyarica</i> , <i>E. tecta</i> , <i>E. charadryella</i> , <i>E. tornata</i> , <i>E. villosa</i>
<i>Corispermeae</i>		
<i>Corispermum declinatum</i> Steph. Ex Hjin, <i>C. hyssopifolium</i> L., <i>C. orientale</i> Lam.	Генеративные органы	<i>Carpochena trientella</i> , <i>C. asperginella</i>
<i>Salicornioideae</i>		
<i>Halopeplideae</i>		
<i>Kalidium foliatum</i> (Pall.) Moq.	Листья (или заменяющие их листовые влагалища)	<i>Aporiptura dissecta</i> , <i>A. hypoxantha</i>
	Генеративные органы	<i>Ecebalia immersa</i>
<i>Salicornieae</i>		
<i>Halostachys caspia</i> C.A. Mey.	Ассимиляционные побеги	<i>Orthographis micro-notella</i> , <i>Aporiptura dissecta</i>
	Генеративные органы	<i>Casignetella deviella</i> , <i>Ecebalia halostachydis</i>
<i>Halocnemum strobilaceum</i> (Pall.) Bieb.	Ассимиляционные побеги	<i>Orthographis micro-notella</i> , <i>Aporiptura dissecta</i>
	Генеративные органы	<i>Ecebalia halocnemi</i>

<i>Salicornia perennans</i> Willd., <i>S. europaea</i> L.	Генеративные органы	<i>Carpochena salicorniae</i> , <i>Ecebalia atriplicis</i>
<i>Salsoloideae</i>		
<i>Salsoleae</i>		
<i>Ofaiston monandrum</i> (Pall.) Moq.	Генеративные органы	<i>Aporiptura ofaistoni</i>
<i>Salsola tragus</i> L.	Листья	<i>Aporiptura klimeschiella</i>
	Стебель	<i>Symphypoda parthenica</i>
	Генеративные органы	<i>Casignetella devielli</i> , <i>Ecebalia superlonga</i>
<i>Caroxylon laricinum</i> (Pall.) Tzvel.	Генеративные органы	<i>Ecebalia eichleri</i> , <i>E. kargani</i> , <i>E. psammodes</i> , <i>Ionescumia dilabens</i>
<i>Climacoptera bra-</i> <i>chiata</i> (Pall.) Botsch.	Генеративные органы	<i>Carpochena crassa</i>
<i>Anabasis aphylla</i> L., <i>A. salsa</i> (C.A.Mey.) Benth. ex Volkens	Ассимиляционные побе- ги	<i>Tritemachia captiosa</i> , <i>T. teredo</i>
<i>Anabasis aphylla</i> L.	Генеративные органы	<i>Ecebalia anabaseos</i>
<i>Suaedeae</i>		
<i>Suaeda physophora</i> Pall.	Листья	<i>Aporiptura lonchodes</i> , <i>A. physophorae</i>
<i>Suaeda physophora</i> Pall., <i>S. prostrata</i> Pall., <i>S. corniculata</i> (C.A.Mey.) Bunge	Генеративные органы	<i>Casignetella devielli</i> , <i>Ecebalia superlonga</i> , <i>E. adpersella</i> , <i>E. atriplicis</i> , <i>E. aestuariella</i>

Как видно из таблицы, у Маревых все подсемейства освоены чехлоносками. Самое крупное подсемейство *Chenopodioideae* не имеет свойственных только ему родов чехлоносок. Причем, один из монотипичных родов – *Goniodoma* включает представителей развивающихся не только на *Atriplex*, но и растения рода *Limonium* вообще из другого надпорядка *Plumbaginanae*. Из числа видов молей чехлоносок развивающихся на растениях *Chenopodioideae* насчитывается 14 широких олигофагов (все карпофаги), 20 узких олигофагов (из них 3 – филлофага, 12 – карпофага, 3 вида со смешанным питанием, 1 бурильщик стеблей и 1 галлообразователь). Карпофагов в 12 раз больше филлофагов.

Подсемейство *Salicornioideae* характеризуется своеобразием своей фауны олигофагов и включает 5 широких олигофагов (из них 1 филлофаг, 2 карпофага и 2 бурильщика ассимиляционных побегов). Узких олигофагов – 3 (1 филлофаг и 2 карпофага).

Подсемейство *Salsoloideae* содержит большое количество доминантов и субдоминантов растительного покрова аридных участков региона и поэтому обладает чрезвычайно богатой и своеобразной фауной чехлоносок. Из их числа следует выделить таких представителей, как *Tritemachia captiosa*, *T. teredo*, *Aporiptura ofaistoni*. Широких олигофагов всего 3 (из них 2 карпофагов и 1 галлообразователь), зато узких олигофагов намного больше – 14 (3 филлофага, 8 карпофагов, 3 потребителя стеблей и побегов).

Таким образом, показатели пищевых связей чехлоносок в семействе Маревых позволяют констатировать, что помимо мелких родов чехлоносок, свойственных отдельным подсемействам, есть и крупные – общие для всех подсемейств (*Aporiptura*, *Carpochena*) или для двух основных подсемейств (*Ionescumia*). Очень значительна доля родов *Casignetiella* и *Ecebalia* из трибы *Casignetellini*. На видовом уровне связи с фауной потребителей различных подсемейств слабые – *Chenopodioideae* и *Salsoloideae* обладают 5 общими широкими олигофагами и 1 олигофаг указан на представителях *Salsoloideae* и *Salicornioideae*.

Число широких олигофагов – 32, в том числе 4 филлофага, 24 карпофага, 2 вида со смешанным питанием, 1 бурильщик и 1 галлообразователь. Узких олигофагов 22, из них 3 филлофага, 14 карпофагов, 2 вида со смешанным питанием, 2 бурильщика стеблей или побегов, 1 галлообразователь.

Оценка пищевых связей чехлоносок согласуются с представлениями ботаников, что Маревые – одно из древних, но быстро развившихся и процветающих ныне семейств с характерными подсемействами. Длительная совместная эволюция маревых и их потребителей отражена как в таксономическом составе, так и в многоплановости биологических типов чехлоносок.

ЛИТЕРАТУРА

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

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК [502.075+581.55(252.51)] (470.44)

ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ САРАТОВСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

И.В. Шилова, В.И. Горин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Сохранение природных ресурсов возможно только при научном обосновании их рационального использования путем оптимизации отношений человека и природы. Это вызывает насущную потребность срочной инвентаризации состояния растительного покрова.

Современный лесостепной ландшафт в новейшее время подвергается сильному антропогенному воздействию. Это ведет не только к сокращению площади лесов и изменению их структуры, но и к значительному сокращению естественных степных сообществ. Степные участки приурочены к неудобьям и сильно изменены выпасом (Тарасов, 1977).

Нами проведено исследование степных сообществ лесостепной зоны на территории Балтайского и Базарно-Карабулакского районов Саратовской области. После сплошного обследования территории были выделены участки с наиболее сохранившейся растительностью, на которых и сделаны фитоценотические описания по методике, предложенной А.О. Тарасовым и С.И. Гребенюк (1981).

На степных участках исследуемых территорий распространены ассоциации: *Stipa capillata* + *mh*, *Stipa capillata* + *Festuca rupicola*, *Festuca rupicola*, *Festuca rupicola* + *Poa angustifolia*, *Stipa capillata* + *Festuca valesiaca*, *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia* + *Elytrigia repens* + *mh*, *Stipa pennata* + *mh*, *Stipa pennata* + *Helichrysum arenarium*, *Festuca beckeri* + *Koeleria sabuletorum*, *Poa angustifolia*, *Elytrigia repens*.

Всего было сделано 48 описаний степных фитоценозов. В том числе, на теневых склонах описано 17 ценозов, на световых - 26 и 5 - на водоразделе. Малое количество описаний на плакоре связано с распашкой степей, которое привело практически к полному отсутствию здесь естественной растительности.

В результате анализа флоры степных сообществ изучаемого региона обнаружено 20 видов, нуждающихся в охране на территории Саратовской области (Красная книга ..., 1996), в их числе 3 вида Красной книги РСФСР (1988) и 1 вид Красной книги СССР (1984) (см. таблицу).

Перечень охраняемых растений степных сообществ

№ п/п	Таксоны	Регион, в котором таксон подлежит охране
1	<i>Pulsatilla pratensis</i> (L.) Mill.	бывший СССР
2	<i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.	Российская Федерация
3	<i>Stipa dasyphylla</i> (Lindem.) Trautv.	-//-
4	<i>Stipa pennata</i> L.	-//-
5	<i>Adonis vernalis</i> L.	Саратовская область
6	<i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	-//-
7	<i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad. ex Roem. et Schult.	-//-
8	<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng	-//-
9	<i>Dianthus volgicus</i> Juz.	-//-
10	<i>Ephedra distachya</i> L.	-//-
11	<i>Gentiana pneumonanthe</i> L.	-//-
12	<i>Inula oculus-christi</i> L.	-//-
13	<i>Iris aphylla</i> L.	-//-
14	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	-//-
15	<i>Myosotis popovii</i> Dobroc.	-//-
16	<i>Poa transbaicalica</i> Roshev.	-//-
17	<i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	-//-
18	<i>Senecio schwetzwii</i> Korsh.	-//-
19	<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	-//-
20	<i>Viola ambigua</i> Waldst. et Kit.	-//-

Степные ассоциации в различной степени насыщены видами, подлежащими охране. Наибольшее количество видов охраняемых растений встречается в ассоциациях *Festuca rupicola*, *Stipa capillata* + mh, *Stipa capillata* + *Festuca rupicola*, *Stipa capillata* + *Festuca valesiaca*. В них зарегистрировано по 6-9 видов охраняемых растений, по 2-3 вида отмечено в ассоциациях *Bromopsis riparia* + *Elytrigia repens* + mh и *Elytrigia repens*. В остальных ассоциациях встречено по 4-5 видов.

Об уязвимости видов растений судят по комплексу признаков. Такие виды имеют низкую встречаемость и низкое обилие в сообществах, узкую экологическую амплитуду и, как правило, произрастают в сообществах, подвергающихся сильному антропогенному влиянию.

По совокупности таких признаков как: приуроченность к элементу рельефа, гранулометрическому составу почвы, увлажнению экотопа, почвенному богатству, количеству ассоциаций, в которых они отмечены, встречаемости в сообществах, виды охраняемых растений исследованной территории можно объединить в три группы, характеризующиеся разным уровнем экологической пластичности.

Первую группу составляют виды, встречающиеся в большинстве местообитаний и сообществ в довольно высоком обилии. Эта группа состоит из двух видов - *Stipa pennata* и *Thymus marschallianus*.

Вторую группу составляют охраняемые растения, приуроченные к менее разнообразным местообитаниям и небольшому числу ассоциаций, обилие их колеблется в широких пределах. В этой группе насчитывается 6 видов - *Dianthus volgicus*, *Cleistogenes squarrosa*, *Viola ambigua*, *Poa transbaicalica*, *Ephedra distachya*, *Leucanthemum vulgare*.

Третью группу составляют виды строго приуроченные к определенным местообитаниям и встречающиеся лишь в 1-2 (максимум 3) ассоциациях, обилие их мало. Эта совокупность наиболее многочисленная и насчитывает 12 видов - *Adonis vernalis*, *Artemisia armeniaca*, *Gentiana pneumonanthe*, *Inula oculus-christi*, *Myosotis popovii*, *Cephalaria uralensis*, *Hedysarum grandiflorum*, *Iris aphylla*, *Pulsatilla patens*, *Pulsatilla pratensis*, *Senecio schwetzowii*, *Stipa dasyphylla*.

Очевидно, что в настоящее время состояние видов группы с высоким уровнем пластичности не вызывает особых опасений. Виды группы со средним уровнем пластичности на исследованной территории требуют более бережного отношения. Особо строгие меры охраны в исследованном регионе следует применять к видам группы с низким уровнем экологической пластичности, как к наиболее уязвимым, путем сохранения растительных сообществ, в которых они произрастают.

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга РСФСР. Растения / ред. А.Л.Тахтаджян. М.: Росагропромиздат, 1988.- 590 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные / Ред. В.С. Белов. Саратов: Детская книга, 1996.- 264 с.

Красная книга СССР. Т.2. Растения. М.: Лесная пром-ть, 1984.- 480 с.

Тарасов А.О., Гребенюк С.И. Методы изучения растительности // Полевая практика по экологической ботанике. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1981.- С. 65-85.

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

УДК 581.9+502.075 (470.44)

О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ РЕДКИХ И ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ХВАЛЫНСКИЙ»

А.П. Забалуев, Л.А. Серова, М.А. Березуцкий
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Проблема охраны флоры в наши дни очень остра. Уменьшается численность популяций многих видов растений. И основная причина этого - непрерывное сокращение площади естественных сообществ (степных, лесных, луговых, гигрофильных, кальцефильных) и усиливающийся антропогенный пресс

(вытаптывание, распашка, уплотнение почвы машинами, перевыпас, химическое загрязнение, захламление). Для Хвалынского района, кроме того, – разработка мела, что ведет к уничтожению уникальной кальцефильной растительности. В первую очередь повреждаются и уничтожаются растения декоративные, лекарственные, ароматические.

Национальный парк «Хвалынский» – единственный в Нижнем Поволжье. Он создавался как уникальный природно-климатический комплекс с неповторимыми геоморфологическими условиями и со своеобразной уникальной флорой.

Детальное изучение флоры не проводилось в Хвалынском районе с начала прошлого века. В 1925-1928 годах был собран гербарий и составлен список из 903 видов К.Ю. Гроссом. Но в настоящее время полного флористического списка национального парка не существует. В этой связи изучение флоры национального парка «Хвалынский» является весьма актуальным и представляет несомненный интерес.

Ниже приводятся данные о местонахождениях редких и охраняемых видов растений на территории национального парка, обнаруженных в процессе полевых исследований 1998-2001 годов.

Adonis vernalis L. – Адонис весенний

Поляна в березовой роще по дороге на Сосновую Мазу. 4.05.98. Л.А. Серова. Вид, подвергающийся опасности исчезновения. В Саратовской области отмечены популяции в Аткарском, Хвалынском, Вольском и других районах. Произрастает на сухих остепнённых склонах, опушках и полянах лиственных и смешанных лесов, на известняках. Лимитирующие факторы: сбор населением, нарушение мест обитания.

Ajuga glabra C. Presl. – Живучка ложнохиоская (голая)

Южный склон (известняковый) холма к юго-западу от горы Беленькой. 26.06.99. Л.А. Серова. Редкий вид. Отмечен в Хвалынском, Вольском, Красноармейском, Саратовском районах (Хвалынский район – северная граница ареала). Обитает на степных склонах с чернозёмно-карбонатной почвой, меловых обнажениях. Травянистый многолетник, размножение семенное. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

Salvia glutinosa L. – Шалфей клейкий

НП «Хвалынский» Окр. родника «Святой». Дно оврага. 5.08.01. Л.А. Серова. Редкий в Саратовской области вид. Отмечался в Аткарском, Балашовском, Красноармейском, Лысогорском, Саратовском, Татищевском, Хвалынском районах. В последние годы собирался только в окр. г. Саратова (Еленевский и др., 2000). Обитает в тенистых лесах, на влажной почве. Травянистый многолетник. Размножение семенное. Эфинонос, декоративен. Лимитирующие факторы: уничтожение мест обитания.

Astragalus zingeri Korsh. – Астрагал Цингера

Склон холма к юго-западу от горы Беленькой. 4.06.99. Л.А. Серова. Редкий вид. Внесён в Красную книгу РСФСР (уязвимый вид). Эндемик северной части Нижнего Поволжья и Среднего Поволжья. В Саратовской области найдены популяции в Балашовском, Вольском, Хвалынском, Лысогорском, Саратовском

районах. Обитает на известняках, меловых обнажениях, степных склонах, встречается в борах или на песках наддуговых террас. Полукустарник, кальцефил, размножается семенами. Лимитирующие факторы: карьерные разработки мела, выпас скота.

Centaurea marschalliana Spreng. - Василек Маршалла

Меловые обнажения к юго-западу от горы Беленькой. 14.05.00. Л.А. Серова. Редкий вид, приуроченный к специфическим местообитаниям (карбонатным почвам и выходам мела на степных участках). Найдены популяции в Красноармейском, Саратовском, Вольском, Хвальинском районах. Травянистый стержнекорневой многолетник, размножается семенами. Лимитирующие факторы: выпас скота.

Sephalanthera rubra (L.) Rich. – Пыльцеголовник красный

Лес на холме к юго-западу от горы Беленькой. 18.06.99. Л.А. Серова. Редкий лесной вид. Внесён в Красную книгу РСФСР и Красную книгу СССР. Реликт. Встречается редко в хвойных, смешанных и лиственных лесах, и по кустарникам на карбонатной почве в Хвальинском, Вольском и Саратовском районах области. Размножается семенами. Размножение связано с присутствием в почве определённых грибов-симбионтов. Лимитирующие факторы: сбор населением и хозяйственное освоение территории.

Eriopactis atrorubens (Hoffm.ex Bernh.) Bess. – Дремлик тёмно-красный

Лес на северном склоне холма близ горы Беленькой. 26.06.99. Л.А. Серова. Встречается в лесах, преимущественно хвойных, чаще по меловым склонам Базаро-Карабулакского, Вольского, Хвальинского и Красноармейского районов области. Лимитирующие факторы: нарушение мест обитания.

Euphorbia chamaesyce L. – Молочай мелкосмоковник

Район д.о. «Черемшаны – 2». Выгон. 16.08.97. М.А. Березуцкий, С.А. Забалуев. Редкое растение, известное в Саратовской области лишь из 3 местонахождений.

Fritillaria ruthenica Wikstr. – Рябчик русский

Подножие горы Каланчи. 14.05.00. Л.А. Серова, А.П. Забалуев. Редкий вид. Внесён в Красную книгу РСФСР. В Саратовской области отмечается почти во всех Правобережных районах. Произрастает на остепнённых лугах, среди кустарников, на опушках и полянах лиственных лесов, в остепнённых дубравах, по каменистым и меловым склонам. Луковичный многолетник, весенний эфемероид, геофит, размножается луковичками и семенами. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, хозяйственная деятельность.

Globularia punctata Lareug. – Шаровница точечная

Склон холма к юго-западу от горы Беленькой. 4.06.99. Л.А. Серова. Очень редкий вид. Внесён в Красную книгу РСФСР и СССР (уязвимый вид). Реликтовый вид. В Саратовской области обнаружен в Хвальинском и Вольском районах на известняковых и меловых обнажениях. Стержнекорневой травянистый многолетник с семенным размножением. Лимитирующие факторы: выпас скота, сенокосение, хозяйственное освоение земель.

Hedysarum grandiflorum Pall. – Копеечник крупноцветковый

Известняковый склон холма близ горы Беленькой. 23.06.98. Л.А. Серова. Вид занесён в Красную книгу РСФСР (редкий). Отмечены популяции в Правобережье и Левобережье Саратовской области. Произрастает на меловых склонах, известняковых и мергелистых почвах. Травянистый стержнекорневой многолетник. Размножение семенное. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, выпас скота, разработка мела.

Helianthemum rupifragum A.Kerner. – Солнцецвет скалоломный

Северный склон холма к юго-востоку от горы Беленькой. 4.06.99. Л.А. Серова. Редкий вид. Эндемик Средней Европы и Европейской части РФ. Обитает на меловых склонах, преимущественно южной экспозиции в Хвалынском районе. Стелющийся полукустарник, облигатный кальцефил. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, нарушение мест обитания.

Hypopitys monotropa Crantz. – Подъельник обыкновенный

Хвойный лес к северу от горы Беленькой. 6.08.99. Л.А. Серова. Редкий в Саратовской области вид северной флоры. В Саратовской области отмечены популяции в Базарно-Карабулакском, Вольском, Хвалынском, Саратовском, Красноармейском, Духовницком районах. Весь беловатый, травянистый многолетник без хлорофилла. Облигатно-микоризное растение, питается с помощью грибов-симбионтов. Обитает в мезофильных условиях сосновых насаждений, смешанных и лиственных лесов. Лимитирующие факторы: уничтожение местообитаний. В национальном парке встречается в большом количестве в разновозрастных искусственных сосновых насаждениях.

Linum usitanicum Czern. – Лён украинский

Известняковый склон холма западнее города Хвалынска. 14.06.98. Л.А. Серова, А.П. Забалуев. Редкий вид. Обитает по меловым и известковым склонам в Хвалынском, Вольском и Красноармейском районах. Полукустарничек. Декоративен. Лимитирующие факторы: выпас скота, разработка мела.

Matthiola fragrans Bunge – Левкой душистый

Меловые склоны холмов близ горы Беленькой. 4.06.99. Л.А. Серова. Редкий вид. Занесён в Красную книгу РСФСР. Ареал дизъюнктивный. В Саратовской области вид распространен в Хвалынском, Вольском, Красноармейском районах. Травянистый стержнекорневой многолетник, кальцефил, размножается семенами и вегетативно, чаще обитает на обнажениях твёрдого коренного мела, где заходит на подвижные осыпи. Лимитирующие факторы: эрозия склонов в результате выпаса скота и облигатная приуроченность к меловым местообитаниям.

Primula veris L. – Первоцвет весенний

Поляна в березовой роще по дороге на Сосновую Мазу. 8.05.98. Л.А. Серова. Вид с сокращающейся численностью. Произрастает на опушках широколиственных и смешанных лесов, в кустарниках, на сухих лугах в северных и центральных районах Правобережья. Размножение семенное. Лимитирующие факторы: сбор населением лекарственного сырья.

Pulsatilla patens (L.) Mill. – Прострел раскрытый

Березовая роща по дороге на Сосновую Мазу. 4.05.98. Л.А. Серова. Редкий вид с сокращающейся численностью. В Саратовской области ареал вида включает Аткарский, Хвалынский, Татищевский и другие районы. Произрастает в умеренно влажных и довольно сухих степях, в разреженных сосновых лесах, на опушках, песчаных и известняковых склонах. Травянистый многолетник. Лимитирующие факторы: сбор населением, нарушение целостности мест обитания.

Salvia nutans L. – Шалфей поникающий

Подножие холма к юго-западу от горы Беленькой. 23.06.98. Л.А. Серова. Редкий в Саратовской области вид. Отмечается в Аткарском, Балашовском, Хвалынском и некоторых других районах Правобережья. Травянистый стержнекорневой многолетник с семенным размножением. Произрастает на опушках, суходольных лугах, степных склонах, меловых обнажениях. Медоносное, эфиромасличное, декоративное растение. Лимитирующие факторы: сбор на букеты, уничтожение мест обитания, выпас скота.

Tanacetum sclerophyllum (Krasch) Tzvel. – Пижма жестколистная

Подножие северного склона горы Беленькой. 14.06.99. Л.А. Серова. Редкий в Саратовской области вид. Обитает на обнажениях мела и известняка.

ЛИТЕРАТУРА

Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов: Изд-во Саратов. пед. ин-та, 2000. – 102 с.

Красная книга Саратовской области. Растения, грибы, лишайники. Животные. /Ком. охраны окружающей среды и природ. ресурсов Саратов. обл. – Саратов: Регион. Приволж. изд-во «Детская книга», 1996. – 264 с.

Красная книга РСФСР. Растения /Пред. гл. редкол. В.Д. Голованов. М.: Росагропромиздат, - 1988. – 590 с.

Красная книга СССР. Т. 2. Растения /Отв. ред. А.М. Бородин. М.: Лесная промышленность, - 1984. – 480 с.

УДК 581.9 (470.44)

К ПРОБЛЕМЕ РАЙОНИРОВАНИЯ ПРИРОДНЫХ РЕСУРСОВ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.П. Забалуев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Роль природных популяций лекарственных растений, в снабжении лекарственным сырьем фармацевтической промышленности, остается достаточно значительной. Так, в настоящее время около 70 % сырья дают естественные растительные формации, а на культурные плантации приходится только 30%. В этой связи исследования, касающиеся размещения зарослей лекарственных растений, и анализ реальных возможностей эксплуатации этих зарослей приобре-

тают особое значение. Без этих исследований невозможна разработка новых основ перспективного оптимального планирования заготовок лекарственных растений и их охраны не только на местном, но и в ближайшем будущем на федеральном уровне.

В последнее десятилетие исследования ресурсов лекарственных растений проводились нами, в основном, в Правобережье Саратовской области по общепринятым методикам (Борисова, Токарева, Кузнецова, 1982) на конкретных зарослях и ключевых участках. Собранный материал дал основание заключить, что уровень заготовок лекарственного растительного сырья является итогом действия тесно переплетающихся биологических, физико-географических, климатических, организационных и социально-экономических факторов. Общеизвестно, что объем заготовок напрямую зависит от промыслового урожая (эксплуатационного запаса). Но одна и та же величина запаса лекарственного сырья в разных административных районах приводит, как известно, к неодинаковому уровню заготовок, то есть, кроме урожая на него влияют другие факторы (небиологические).

Для перспективного увеличения и стабилизация уровня заготовок и оптимального планирования сбора лекарственных растений, а также создания основы для районирования ресурсов лекарственных растений необходимо провести определенные исследования. В первую очередь они связаны с изучением степени зависимости объема заготовок от ряда факторов и научно обоснованным выяснением самих факторов.

Логично предположить, что объем заготовленного лекарственного сырья или степень освоения ресурсов в целом зависят от способа ведения заготовок, состояния материально-технической базы, доступности массивов (которая в свою очередь определяется густотой транспортной сети), плотностью сельских населенных пунктов, величиной лесной площади и рядом других местных экономических условий.

Использование корреляционного анализа дало возможность вычислить коэффициенты корреляции (R) между эксплуатационным запасом лекарственного сырья, с одной стороны, и рядом возможных факторов, влияющих на уровень заготовки, - с другой. На основе полученных корреляционных коэффициентов сделана попытка установить форму связи и тесноту зависимости между ними, определить факторы, влияющие на заготовку, и на этой основе научно обоснованно выделить районы с различной степенью возможной (реальной) эксплуатации лекарственных растений.

Анализ проводился в территориальном аспекте в трех административных районах Саратовской области: Балашовском, Вольском и Хвалынском. В качестве общего результативного признака был взят средний объем заготовок лекарственного растительного сырья за 10 лет. Сведения о биологических и эксплуатационных запасах лекарственных растений были получены нами в период работы ресурсоведческой экспедиции (Забалуев, 1999). Численные значения основных факторных признаков были взяты по состоянию на 1995 год.

Вычислялись коэффициенты корреляции между уровнем заготовок и такими факторами, как плотность сельских населенных пунктов, долей террито-

рии не занятой сельскохозяйственными культурами, общей плотностью населения, численностью нетрудоспособного населения, протяженностью дорожной сети, площадью лесов в каждом из исследованных районов, количеством молодежных лагерей труда и отдыха и др. (табл.).

Коэффициенты корреляции между среднегодовыми объемами заготовок и некоторыми влияющими на них факторами

Факторы	Районы			Средний по районам
	Балашовский	Вольский	Хвалынский	
Реальные ресурсы лекарственных растений	0.42	0.36	0.28	0.35
Плотность сельских населенных пунктов	0.63	0.38	0.72	0.64
Доля территории не занятой с/х культурами	0.31	0.26	0.38	0.31
Общая плотность населения	0.48	0.56	0.64	0.56
Численность пенсионеров	0.67	0.71	0.49	0.62
Протяженность дорожной сети	0.42	0.38	0.68	0.49
Площадь лесов, %	0.27	0.19	0.11	0.22
Количество лагерей труда и отдыха	0.09	0.09	0.12	0.10

Проведенный анализ показывает, что ни один из названных факторов, взятых отдельно, не оказывает определяющего влияния на уровень заготовок лекарственных растений. Средняя степень зависимости ($R=0,5-0,7$) установлена только между уровнем заготовок и плотностью сельских населенных пунктов. Плотность населения вообще и нетрудоспособного в частности, коррелируют с уровнем заготовки достаточно слабо ($R=0,4-0,6$). Еще меньше влияния на заготовку оказывает плотность дорожной сети, хотя казалось, что именно она в настоящее время определяет доступность к массивам лекарственных растений.

Остальные факторы, такие как реальные ресурсы лекарственных растений, установленные нами в результате ресурсоведческих исследований, доля территории не занятой сельскохозяйственными угодьями, число детских лагерей труда и отдыха, заготовительных пунктов потребкооперации и некоторые другие имеют низкие коэффициенты корреляции и не оказывают существенного влияния на уровень заготовок лекарственного сырья.

Все это говорит о необходимости более глубокого изучения методики выделения факторов, влияющих на реальные объемы заготавливаемого лекарствен-

ного сырья и изучения взаимного влияния самих факторов. В связи с возрастающей потребностью быстро развивающейся отечественной фармацевтической промышленности в естественном растительном сырье, приходится говорить о потребности в новых перспективных исследованиях, которые возникнут на стыке хозяйственно-экономического районирования и ботанико-ресурсоведческой деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

Борисова Н.А., Токарева В.Д., Кузнецова М.А. Изучение ресурсов лекарственного сырья для организации их рационального использования и охраны (методические рекомендации). - Курск, 1982.- 50 с.

Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области.- Саратов, 2000.-150 с.

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.14.051

ВЫРАЩИВАНИЕ ГЛАДИОЛУСОВ НА ИСКУССТВЕННОМ СУБСТРАТЕ

Т.А. Савина, Т.Н. Шакина, Т.Ф. Зайкина

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Гладиолус садовый – одна из ведущих декоративных культур открытого грунта. Родоначальниками современных крупноцветковых гладиолусов являются несколько южноафриканских видов: *Gladiolus floribundus*, *G. cardinalis*, *G. psitacinus*, *G. oppositiflorus*. Эти виды характеризуются крупным (до 12 см. в диаметре) цветком и яркой окраской в бело-малиновой гамме.

Несколько позже в селекционный процесс был включен *G. primulinus* с заболоченных берегов р. Замбези, который положил начало группе примуловидных гибридов. Верхняя доля околоцветника у них напоминает капюшон, а цветки на стебле расположены более рыхло, чем у крупноцветковых гладиолусов. Перечисленные виды произрастают в местах, характеризующихся хорошим увлажнением в период вегетации, солнечным местоположением и рыхлой плодородной почвой. Эти факторы среды остаются ведущими и для успешного выращивания культурных гладиолусов (Декоративные травянистые растения, 1977). Климатические условия Нижнего Поволжья не вполне удовлетворяют этим требованиям, поэтому культивирование гладиолусов здесь сопряжено с рядом трудностей. Температура воздуха и почвы выше 30 градусов оказывает угнетающее воздействие на эти растения, а сухой ветер вызывает преждевременное увядание цветков. В условиях Ботанического сада полив проводится распылителями типа “Роса”. При этом увлажняется воздух, что положительно влияет на растения, однако одновременно сильно уплотняется почва. Гладиолус – культура легко подверженная заболеваниям, а перечисленные эколого-климатические факторы усугубляют эту проблему.

Наша коллекция гладиолусов поражается в основном 3 видами возбудителей: *Pseudomonas marginata*, *Botritis gladiolorum*, *Fusarium oxysporum* f. *gladioli*, которые вызывают заболевание паршой, сердцевинной гнилью и фузариозом. Заражение растений этими болезнями происходит в основном через почву (Вредители и болезни цветочно-декоративных растений, 1982). Поэтому было решено изучить возможность выращивания гладиолусов на искусственном субстрате с использованием минеральных подкормок. В качестве субстрата использовалась смесь опилок и песка, обработанная раствором марганцевокислого калия. Минеральные удобрения вносились в соответствии с расчетами, предложенными Т. Ю. Угаровой (1997). Перед посадкой в субстрат добавляли смесь гипса и борной кислоты (300 г и 3 г на 1 м²) и базовую смесь удобрений в количестве 45 г на м². Состав базовой смеси: аммофос – 1,2 кг, аммиачная се-

литра – 1,9 кг, калийная селитра – 2,5 кг, сульфат магния – 1,0 кг. В течение вегетационного периода базовая смесь вносилась еще 7 раз. В контрольной грядке почва обрабатывалась обычным образом, то есть, проводилась осенняя перекопка с внесением сульфата калия и двойного суперфосфата (20 г и 30 г на м²) и весенняя обработка с внесением 20 г аммиачной селитры на м². Летние подкормки проводились в соответствии с рекомендациями Е. З. Мантровой (1965). В обеих грядках проводились внекорневые подкормки микроэлементами. Перед посадкой все луковицы протравливались фунгицидом и пестицидами. В течение сезона проводилось еще 4 химических обработки. В качестве фунгицида использовался ровраль, для борьбы с вредителями применялись карбофос и Пегас.

На экспериментальном и контрольном участках у растений отмечались декоративные качества и общее состояние, способность к размножению и степень поражения болезнями.

В течение первого года наблюдения велись за 5 сортами различных сроков цветения: Спартак, Золотой Улей, Модру Программ, Дивинити, Балет на льду. У растений фиксировались высота, диаметр цветка, количество цветков на цветоносе, число больных растений. При анализе полученных данных было установлено, что гладиолусы вполне могут развиваться на искусственном субстрате при внесении только минеральных удобрений. У растений формировался нормальный листовой аппарат и генеративные органы. Цветение начиналось в сроки, характерные для данного сорта. В конце вегетации формировалась нормальная замещающая луковица и клубнелпочки. Однако, разные сорта неодинаково реагировали на выращивание в искусственном грунте. Такие сорта, как Золотой Улей и Балет на Льду развивались успешно и по диаметру цветка и количеству цветков на цветоносе превосходили контрольные растения, а Дивинити и Спартак имели лучшие показатели в контрольной грядке. Больные растения встречались и в опытной, и в контрольной грядках, но в опытной - заболевания проявились значительно позже, чем в контрольной.

В следующем сезоне в эксперимент были включены еще 11 сортов: Нью Голд, Малика, Профессор Паролек, Долгожданный Дебют, Крислюкас, Норма, Ревери, Памяти Клас Партизанам, Судьба, Шоколадница, Айсkrim.

Наблюдения, теперь уже за 16 сортами, показали, что большинство из них имеет лучшие морфометрические показатели в контрольной грядке. Коэффициент размножения и диаметр замещающей луковицы были также выше в контроле. Мы считаем, что это может быть связано с внесением недостаточных доз минеральных подкормок. После образования двух листьев рост и развитие растений идет очень быстро и количества удобрений, рекомендованного для других культур, не хватает, чтобы обеспечить потребности гладиолусов.

Что касается болезней, то основной вред гладиолусам в нашем регионе, как и в других, наносит фузариоз. Степень поражения различных сортов этим заболеванием отражена в таблице.

У подавляющего большинства сортов число заболевших фузариозом растений было выше в контрольной грядке. Заболеваемость сердцевинной гнилью

сильнее проявилась на искусственном субстрате. Значительно пострадал от этого недуга только один сорт – Профессор Паролек. У остальных сортов были поражены единичные луковицы. Заболевание паршой чаще встречалось

Заболеваемость гладиолусов фузариозом

Сорт	Искусственный грунт			Контроль		
	Общее кол-во растений	Кол-во больных растений	% больных растений	Общее кол-во растений	Кол-во больных растений	% больных растений
Нью Голд	22	3	13,6	24	4	17,4
Спарган	19	7	36,8	27	12	44,4
Золотой Улей	27	6	22,2	20	5	25,0
Малика	21	3	14,3	21	9	42,8
Профессор. Паролек	18	7	38,9	19	7	36,8
Модру Программ	25	5	20,0	22	8	36,4
Дивинити	12	6	50,0	10	6	60,0
Балет на льду	24	5	20,8	20	5	25,0
Долгожданный Дебют	19	5	26,3	17	5	29,4
Крислюкас	11	0	0	13	3	23,0
Норма	19	5	26,3	22	7	31,8
Ревери	20	4	20,0	29	1	3,4
Паминклас партизанам	21	7	3,3	20	5	25,0
Судьба	17	3	17,6	20	5	25,0
Шоколадница	28	3	10,7	17	8	47,1
Айскрим	28	6	21,4	20	3	15,0

на искусственном грунте. Не было замечено связи между заболеваемостью и продолжительностью культивирования, то есть, ранние и поздние сорта поражались в равной степени.

Таким образом, можно заключить, что выращивание гладиолусов на искусственном субстрате вполне возможно, необходимо только подобрать соответствующие дозы минеральных удобрений. Считаем, что поражение этих растений болезнями требует дальнейшего изучения. Следует внести некоторые изменения в условия эксперимента, например, проводить контроль pH искусственного грунта, так как известно, что на щелочной почве заболеваемость паршой повышается. Также имеет смысл выращивать растения на искусственной почве начиная с клубнелочек, чтобы уменьшить вероятность внесения возбудителей болезней со взрослыми луковицами.

ЛИТЕРАТУРА

- Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. - М.: Наука, 1982.
Декоративные травянистые растения. - Л.: Наука, 1977.- Т. 1. - С. 177-199.
Мантрова Е. З. Удобрение декоративных растений.- М.: Изд-во МГУ, 1965.- С.122-126.
Угарова Т.Ю. Семейное овощеводство на узких грядках. - М.: 1997. - С. 77-110.

УДК 633.933+502.075+633.88+631.53 (470.44)

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН *ASTRAGALUS DASYANTHUS* PALL. ПРИ РАЗНЫХ СПОСОБАХ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ

Л.В. Колесникова, И.В. Шилова

Саратовский государственный университет им. П.Г. Чернышевского

В настоящее время катастрофически увеличивается количество исчезающих видов. Как известно, исчезновение любого вида означает утрату специфического набора генов, совершенно неповторимого и во многих случаях чрезвычайно важного для человечества (Тахтаджян, 1981; Соболевская, 1983).

Многие из редких видов обладают хозяйственно-ценными качествами. Одним из таких видов является *Astragalus dasyanthus* Pall. - астрагал шерстистоцветковый. Трава этого растения применяется при лечении заболеваний печени, сердца, является эффективным мочегонным, отхаркивающим, гемостатическим средством. Используется при лечении нефритов, парадонтоза, токсикозов беременных (Растительные ресурсы..., 1987).

Астрагал шерстистоцветковый - причерноморский вид с разорванным, небольшим по площади ареалом, северо-восточная граница которого проходит по территории Саратовской области (Атлас..., 1976). Астрагал шерстистоцветковый занесен в Красную книгу Саратовской области (1996). Природные запасы этого вида невелики, и фармацевтическая промышленность испытывает острый дефицит в его сырье. Увеличить объем заготовок астрагала шерстистоцветкового, не нанося урон природным популяциям, возможно путем введения его в культуру. До сих пор вопросы его интродукции в Поволжье не изучались.

Астрагал, являясь стержнекорневым многолетником, не имеет приспособлений к вегетативному размножению. В то же время и семенное размножение затруднено, так как для астрагала шерстистоцветкового характерна твердосемянность (Мельникова, 1986). Известно, что ее можно нарушить механическим, температурным и химическим воздействием (Николаева, 1985).

Для выявления наиболее эффективного способа предпосевной обработки семян астрагала шерстистоцветкового нами были заложены разные варианты опытов в соответствии с методикой рекомендованной ВИЛАР (Лекарственное ..., 1984).

Объектом исследования послужили семена, собранные в 1996 году с растений, выращенных в ботаническом саду СГУ.

Семена обрабатывали:

- наждачной бумагой;
- концентрированной серной кислотой (5, 15, 30 и 60 минут);
- кипятком (3 минуты).

После выдержки в кислоте семена тщательно промывались проточной водой. Параллельно был поставлен контроль с необработанными семенами. Все опыты проводились при комнатной температуре. Результаты опытов обрабатывались статистически; вычислялись средняя арифметическая и ее ошибка. Все значения достоверны /уровень значимости 0,01 %/ (Рокицкий, 1973). Результаты опытов приведены в таблице.

Влияние скарификации на прорастание семян *Astragalus dasyanthus*

Вид скарификации	Энергия прорастания, %	Всхожесть, %
наждачная бумага	52±0,48	81±0,95
концентрированная H ₂ SO ₄ , 5 минут	14±0,85	56±0,87
концентрированная H ₂ SO ₄ , 15 минут	18±0,25	60±1,08
концентрированная H ₂ SO ₄ , 30 минут	91±0,41	96±1,94
концентрированная H ₂ SO ₄ , 60 минут	90±0,29	92±1,22
кипяток, 3 минуты	5±0,63	36±0,25
контроль	3±0,41	42±0,71

Как видно из таблицы, максимальные энергия прорастания и всхожесть наблюдались у семян, обработанных концентрированной серной кислотой с экспозицией 30 и 60 минут и наждачной бумагой. Обработка семян концентрированной серной кислотой в течение 5 и 15 минут лишь незначительно повысила их всхожесть.

Для проверки жизнеспособности проростков мы переносили их из чашек Петри в ящики с землей. Частые и дружные всходы появились от проростков, полученных из семян, обработанных наждачной бумагой и кислотой с экспозицией 30 минут. Единичные всходы были отмечены при посадке проростков, полученных из семян, обработанных кислотой в течение 5, 15 и 60 минут. Обработка кипятком в течение 3 минут оказалась губительной для семян астрагала шерстистоцветкового. Вероятно, температурный предел для них ниже, чем предполагалось. Поэтому необходимо либо понизить температуру обработки, либо уменьшить время выдержки в кипятке.

Из изложенного видно, что возделывание астрагала шерстистоцветкового в условиях Саратовской области возможно из семян местной генерации. Наиболее эффективным способом повышения всхожести семян является

обработка их наждачной бумагой и концентрированной серной кислотой в течение 30 минут.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР.- М.: ГУГК, 1976.- 340 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные.- Саратов: Регион. Приволж. изд-во "Детская книга", 1996.-264 с.

Лекарственное растениеводство. Методика исследований при интродукции лекарственных растений.- М.: 1984.- Вып. 3.- 33 с.

Мельникова Т.М. Морфобиологические особенности семян астрагала шерстистоцветкового // Бюллетень ГБС.- М.- 1986.- Вып. 139.- С. 80-84.

Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян.- Л.: Наука, 1985.- 348 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства Hydrangiaceae - Haloragaceae. Л.: Наука, 1987.- 326 с.

Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика.- Минск: Вышешш. школа., 1973.- 320 с.

Соболевская К.А. Интродукция растений в свете проблемы охраны генофонда природной флоры // Всес. конф. по теоретическим основам интродукции растений (Тез. докл.).- М.: 1983.- С.11-12.

Тахтаджян А.Л. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране.-Л.: Наука, 1981.- 264 с.

УДК 581.14+581.4:582.992

ИНТРОДУКЦИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА SAMRANULACEAE JUSS. В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

О.А.Егорова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Введение в культуру устойчивых, красиво цветущих растений занимает важное место в интродукционной работе. Род *Samranula* L. - один из перспективных родов малораспространенных многолетников. Колокольчики неприхотливы и устойчивы в культуре, экономичны в выращивании и декоративны (Ширева, 1986).

Несмотря на обилие видов существующих в природе, в озеленении г.Саратова и других городов Нижнего Поволжья применяются лишь 2-3 вида (в основном двулетние). Поэтому создание коллекции колокольчиков позволит представить многообразие видового состава и выделить наиболее ценные и перспективные виды для культуры в местных условиях.

Интродукционное испытание проводилось с 1997 года на коллекционном участке почвопокровных многолетних декоративных растений Ботанического сада Саратовского госуниверситета.

Целью нашей работы было изучение морфологических и декоративных признаков, фенологии и устойчивости к неблагоприятным климатическим факторам 5 видов колокольчиков различного географического происхождения.

Были изучены одновозрастные особи, выращенные из семян, полученных по делектусам из ботанических садов СНГ и России.

Для выяснения особенностей сезонного ритма развития интродуцированных видов регулярно проводились фенологические наблюдения по методике принятой сессией Совета ботанических садов (Методика..., 1975) и по методике, разработанной И.Н.Бейдеман (1974). Биометрические исследования выполнены в период массового цветения растений. Статистические показатели вычислены по общепринятой методике (Зайцев, 1973). Названия видов дано по С.К.Черепанову (1995). По общепринятой методике изучена всхожесть семян в лабораторных условиях.

Изучаемые виды - корневищные или стержнекорневые полурозеточные гемикриптофиты (Баканова, 1984).

Campanula alliariifolia Willd.- колокольчик чесночницелистный высотой до 38 см, диаметр куста 35 см. Прикорневые листья крупные до 8 см в диаметре. Цветки воронковидно-колокольчатые, палево-белые 3,5 см длиной и 3 см в диаметре, на одном растении до 25 соцветий. Теневынослив.

C. carpatica Jacq. - к. карпатский в цветущем состоянии достигает 40 см, диаметр куста до 45 см. Стебли тонкие восходящие, равномерно облиственные, формируют светло-зеленый подушковидный куст. Соцветие кистевидное, рыхлое до 11 см высотой и 6 см в диаметре. На одном растении развивается до 300 соцветий. Цветки голубые длиной 3 см, диаметром 3,2 см.

C. cochleariifolia Lam.- к. спиральюлистный самый низкий из культивируемых видов. Образует густые компактные заросли высотой до 15 см. Цветы сине-фиолетовые по 1 или по 2, поникающие, до 1,3 см длиной. Страдает от засухи в летний период.

C. glomerata L.- к. сборный. Высокое растение до 90 см. Куст компактный из прямостоячих побегов 42 см в диаметре. Стебли и листья коротко опушенные. Соцветие прерванное, неветвистое, состоящее из плотной верхушечной головки и густых пазушных цветочных пучков (до 8 на одном генеративном побеге). В одном соцветии до 80 цветков, одновременно открыты 17-20. Цветки трубчато-воронковидные, фиолетовые 1,6 см длиной.

C. rotundifolia L. -к. круглолистный. Изящное растение высотой до 50 см, диаметром 56 см. Прикорневые листья образуют розетку высотой 20 см. Цветы голубые, поникающие до 2 см в длину. Соцветие раскидистое метельчатое до 11 см высотой. На одном растении развивается до 400 генеративных побегов.

Из интродуцированных видов самым высоким является *C. glomerata* (90 см), а самым низким - *C. cochleariifolia*. Компактные по габитусу кусты формируют *C. carpatica*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia*. Обилием цветения отличаются *C. carpatica* и *C. rotundifolia* (300 и 400 соцветий соответственно).

Цветовая гамма представлена палево-белой, голубой и фиолетовой окрасками. Все виды зимо- и морозоустойчивы. В летний засушливый период без полива гибнут особи *C. alliariifolia* и *C. cochleariifolia*. При регулярном поливе

(1 раз в неделю) все виды сохраняют декоративность весь вегетационный период.

Вегетация начинается в начале апреля у *C. rotundifolia*, *C. glomerata*, *C. carpatica*. Позже других в конце апреля отрастает *C. alliariifolia* (таблица 1).

Все виды, кроме *C. cochleariifolia*, летнезеленые.

Средние фенодаты колокольчиков за период 1997-2000г.

Виды	Начало отрастания	Начало цветения	Конец цветения	Продолжительность цветения	Созревание семян
<i>C. alliariifolia</i>	29.IV±3	5.VII±6	25.VII±5	20 дн.	VIII-IX
<i>C. carpatica</i>	7.IV±5	13.VI±5	19.VIII±9	64	VIII-IX
<i>C. cochleariifolia</i>	15.IV±8	8.VI±2	12.VII±5	32	-
<i>C. glomerata</i>	6.IV±4	28.V±2	2.VII±4	36	IX
<i>C. rotundifolia</i>	5.IV±4	27.V±3	22.VI±6	26	VIII

В конце мая наступает цветение у *C. glomerata* и *C. rotundifolia*, в начале июня у *C. cochleariifolia* и *C. carpatica*, самое позднее зацветание у *C. alliariifolia*. Общая продолжительность цветения составляет 84 дня.

Необходимо отметить, что при интродукции уже на первый год развития *C. carpatica* и *C. rotundifolia* достигают генеративного состояния, зацветают и дают семена.

Самосев наблюдается у *C. glomerata*, *C. alliariifolia*, *C. rotundifolia*.

В лабораторных условиях всхожесть семян следующая: 100% у *C. glomerata*, *C. rotundifolia*, *C. carpatica*; 80% у *C. alliariifolia*. 100% всхожесть семян достигается у *C. glomerata* на 10 день проращивания, у *C. rotundifolia* на 12 день, у *C. carpatica* на 7 день.

Таким образом анализ полученных результатов позволяет считать, что все 5 видов успешно интродуцированы. Они устойчивы к неблагоприятным климатическим факторам (зимуют без укрытия, заморозкоустойчивы), регулярно цветут и плодоносят. Способность к самосеву имеют *C. rotundifolia* и *C. glomerata*.

Имея различный габитус, различия в окраске цветов и величине цветка все колокольчики являются декоративными.

Наши наблюдения показали, что такие виды как *C. alliariifolia*, *C. carpatica*, *C. glomerata*, *C. rotundifolia* целесообразно размножать семенами.

В связи с возросшим интересом к ландшафтному стилю садов, скверов колокольчики представляют существенный интерес. Выращивание их в ботаническом саду перспективно как для сохранения растений, так и для практического использования.

ЛИТЕРАТУРА

- Бакапова В.В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта.- Киев: Наук.думка, 1984. - С.113-114
- Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ.- Новосибирск : Наука, 1974.- 154 с.
- Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов.-М.: Наука, 1973. - С. 7-76.
- Методика фенологических наблюдений, ГБС АН СССР.-М, 1975. – 33 с.
- Флора СССР.М; Л.:Изд-во АН СССР,1934-1964.
- Ширева Л.К. Интродукция парковых многолетников в Молдавии.- Кишинев:Штиинца, 1986. – 115 с.

МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.14+581.522

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА ЖЕСТЕРА СЛАБИТЕЛЬНОГО (*RHAMNUS CATHARTICA L.*)

М. В. Буланая

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Жестер слабительный – евроазиатский вид. Его ареал охватывает всю Европу, кроме территории севернее 59 с.ш., Западную Сибирь, Кавказ, кроме восточного Закавказья, Казахстан, север Афганистана и Малую Азию (Атлас ареалов., 1983).

Жестер слабительный встречается в степной и на юге лесной зонах Европы, произрастает в сухих и редкостойных, преимущественно широколиственных лесах, в степных колках, где часто образует заросли, растет на открытых, большей частью сухих местах, на склонах холмов и гор, на пустырях, а также на известняках и по берегам рек, не переносит сильного затенения и заболачивания (Деревья и кустарники СССР, 1958; Атлас лекарственных растений, 1962; Деревья и кустарники., 1980). В сложении растительного покрова не играет существенной роли, так как является типичным обитателем опушек, нижних ярусов лесов, ксерофильных редколесий (Жизнь растений, 1981).

Исследования онтогенеза жестера слабительного проводились на левом берегу Волги в пойменной злаково-ландышевой дубраве по общепринятой методике (Ценопопуляции растений, 1988; Диагнозы и ключи., 1989). В первом ярусе исследованного ценоза господствуют дуб обыкновенный и тополь черный. Второй ярус образуют жестер слабительный, клен татарский, вяз шершавый, слива колючая. В травяном покрове доминируют мятлик луговой, ландыш майский, будра плющевидная, отмечены подмаренник настоящий, чина луговая, горошек мышиный, лютик многоцветковый, гравилат городской, вербейник монеточный и др.

В онтогенезе жестера слабительного мы выделили возрастные ряды семенного и вегетативного происхождения, в каждом из которых наблюдается два пути развития – формирование невысокого одноствольного дерева и геоксильного кустарника (рис.).

Многообразие морфологических структур и изменение жизненной формы на разных этапах онтогенеза особей в ценопопуляции, то есть, поливариантность онтогенеза, является одним из механизмов, способствующих устойчивому существованию вида в разных эколого-ценологических условиях.

Онтогенез особей жестера слабительного семенного происхождения

Онтогенез одноствольного дерева. Невысоким одноствольным деревом жестер представлен на открытых местообитаниях по опушкам и в окнах леса в условиях усиленной антропогенной нагрузки.

Проростки жестера – однобогетовые растения до 3-5 см высотой с двумя сидячими широкоовальными семядолями, с выемкой на верхушке. Первые листья очерёдные, листовая пластинка продолговато-овальной формы с неяснозубчатым краем. Продолжительность возрастного состояния «проросток» – от нескольких месяцев до одного года.

Ювенильные особи (табл.) – одноосные, симподиально нарастающие растения высотой 10-25 см с диаметром побега на уровне почвы 0,1-0,2 см. Главный корень до 10 см длиной и диаметром 0,2-0,4 см хорошо выражен. Боковые корни длиной 1,5-4 см и диаметром 0,1 см в количестве 5-8 равномерно распределены по главному. Листья простые, продолговато-яйцевидные, эллиптические, мелкогородчато-пильчатые располагаются спирально. На годичном побеге обычно развивается 4-6, иногда до 10 листьев. Нарастание симподиальное. Продолжительность этого возрастного состояния от 1 года до 8 лет.

Имматурные особи (табл.) характеризуются началом ветвления и появлением боковых осей. Высота особей достигает 25-45(90) см. Диаметр побега на уровне почвы по сравнению с ювенильными особями увеличивается до 0,4 см. Боковые побеги развиваются на высоте 10-60 см от уровня почвы. Ветвление доходит до 2-3(4) порядка. Перевершинивание происходит ежегодно, поэтому ствол и боковые оси нарастают симподиально. На годичном побеге развивается от 8 до 15 листьев. Длина главного корня – 8-13 см, его диаметр – 0,4-0,6 см. Количество боковых корней увеличивается до 10-15, их длина превышает длину главного корня. В этом возрастном состоянии растение пребывает 5-8 лет.

Виргинильные деревья (табл.) характеризуются усиленным ростом симподиально нарастающих стволика и боковых ветвей, отличаются островершинной кроной с максимальным порядком ветвления – 4-5. Островершинная крона образуется в результате лидерства симподиально нарастающего стволика. Крона формируется на высоте 0,2-0,5 м от уровня почвы, ее длина 0,5-1,5 м. Высота виргинильных растений 0,5-2,5 м, На годичном побеге развивается от 15 до 20 листьев. Листовая пластинка становится несколько шире. В этом возрастном состоянии еще ясно выражена система главного корня, длина которого может достигать более 40 см. Наряду с системой главного корня хорошо развита и система придаточных корней. В виргинильном возрастном состоянии растение находится 10-20 лет.

Молодые генеративные особи достигают высоты 1,5-2,5 м, характеризуются округлой кроной. Форма кроны связана с некоторым ослаблением роста стволика и боковых ветвей, но лидерство стволика (главной оси) еще хорошо заметно. Максимальный порядок ветвления 5-6(8). На годичном побеге развивается от 12 до 16 листьев. Цветение и плодоношение не обильное. Соцветия сосредоточены, главным образом, в средней части кроны. Потенциальная семенная продуктивность – 150-180 цветков на особь. Реальная семенная продуктивность не превышает 25-30 плодов на особь. Корневая система поверхностно-якорная. Продолжительность данного возрастного состояния 20-25 лет.

Средневозрастные генеративные растения жестера достигают высоты 3-4 м, отличаются развесистой сплюснуто-округлой кроной диаметром до 1,3 м с

максимальным порядком ветвления 6-7(8). Крона образуется на высоте 0,6-1,5 м от уровня почвы. В кроне появляются отмершие скелетные ветви. Число листьев на годичном побеге уменьшается, их насчитывается от 10 до 12. Цветение и плодоношение обильное. Реальная семенная продуктивность – 340-360 плодов на одном дереве. Продолжительность средневозрастного генеративного состояния 30-35 лет.

Старые генеративные особи достигают высоты 4,5 м, отличаются хорошо выраженными признаками старения. Крона приобретает плоскоокруглую форму с максимальным порядком ветвления – 8-9. Главная ось полностью теряется среди боковых ветвей. В кроне появляется большое количество отмерших скелетных ветвей. Число листьев на годичном побеге уменьшается до 6-10. Листовая пластинка становится широкояйцевидной. Реальная семенная продуктивность резко сокращается и составляет 20-25 плодов на особь.

Онтогенез геоксильного кустарника. В условиях затенения жестер растет как геоксильный кустарник, который начинает формироваться в имматурном возрастном состоянии. В это время кустарник достигает высоты 50 см, представлен главной скелетной осью и 2-3 дочерними осями, в образовании которых участвуют гипогеогенные ксилоризомы. Главная скелетная и каждая дочерняя оси формируют собственную небольшую крону. Корневая система смешанного типа: у материнской оси сохраняется система главного корня, у дочерних осей – придаточная.

В виргинильном возрастном состоянии геоксильный кустарник достигает высоты 1,5-2 м, имеет 3-4 скелетные оси с порядком ветвления 4. У дочерних скелетных осей островершинная крона и придаточная корневая система длиной 0,8-1 м.

Молодой генеративный кустарник состоит из 3-8 стволиков, соединенных только гипогеогенными ксилоризомами. Максимальный порядок ветвления осей 4-5(6). Главная скелетная ось наряду с придаточной корневой системой сохраняет и систему главного корня. Как правило, цветет только материнская ось, но иногда зацветают и дочерние оси второго порядка. Расстояние между скелетными осями в молодом генеративном кустарнике от 10 до 25 см, диаметр такого кустарника 1,5-2,5 м.

Высота средневозрастного генеративного кустарника не превышает 2,5 м. Главная скелетная ось отмирает. Дочерние скелетные оси второго и третьего порядков соединены гипогеогенными ксилоризомами, обильно цветут и плодоносят. Форма кроны округлая, максимальный порядок ветвления 6-7.

У старого генеративного кустарника отмирают главная и дочерние скелетные оси второго и последующих порядков, в центре кроны образуются "лысины". Дочерние оси находятся в различных возрастных состояниях, но преобладают старые генеративные, для которых характерна суховершинность.

Онтогенез особей жестера слабительного вегетативного происхождения

Вегетативные особи жестера мы рассматриваем как самостоятельные физиологические системы, автономно развивающиеся благодаря наличию почек возобновления и придаточной корневой системы. Вследствие этого семенные и

вегетативные особи морфологически подобны, и у них можно выделить одни и те же возрастные группы. Вегетативные особи могут существовать обособлено от материнского организма, но чаще они связаны с ним или друг с другом гипогенными ксилоризомами.

Вегетативные ювенильные особи отличаются от семенных по ряду биометрических показателей (табл.) и типу корневой системы. Они быстрее растут. Высота и диаметр стволика и длина их годовых приростов больше, чем у семенных растений.

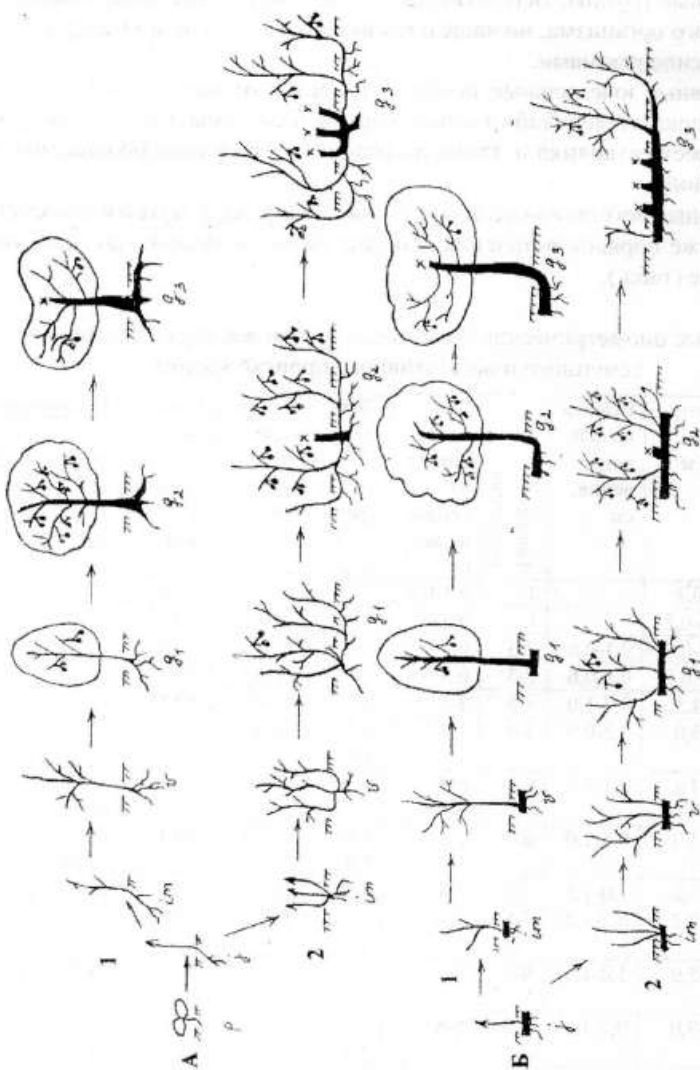
Имматурные вегетативные особи по внешнему виду похожи на семенные, имеют такой же порядок ветвления, близкие размеры высоты, но стволики несколько толще (табл.).

Некоторые биометрические показатели особей жестера слабительного семенного и вегетативного происхождения

Возрастное состояние	Происхождение	Высота растения, м	Высота начала ветвления, см	Порядок ветвления	Диаметр ствола на уровне почвы, см	Диаметр ствола на уровне 1,3 м, см	Длина годового побега, см	К-во листьев на годовом побеге	Продуктивность	
									потенциальная, тыс. шт	семенная, тыс. шт
I	сем	0,1-0,2		1	0,1-0,2		7-12	4-10		
	вег	0,16-0,2		1	0,3-0,5		10-14	7-12		
III	сем	0,25-0,9	0,1-0,6	2-3	0,3-0,4		10-15	9-14		
	вег	0,25-0,9	0,2-0,6	2-3	0,5-0,9		11-15	8-14		
V	сем	1,0-4,5	0,7-1,0	4-6	3-5	2-3	13-15	10-15		
	вег	1,0-3,0	0,2-0,9	4-6	1-3	0,5-1,0	13-16	10-17		
B ₁	сем	1,5-4,5	0,7-1,2	6-7	6-7	3-5	12-14	7-12	0,15-0,18	0,025-0,03
	вег	2,5-4,0	0,5-1,0	6-7	2-5	1,5-2,0	10-14	10-13	0,16-0,18	0,015-0,02
B ₂	сем	4,5-5,0	1,0-1,5	7-8	7-8	3-6	11-13	6-10	1-1,3	0,35-0,36
	вег	3,0-4,2	0,7-1,2	7-8	4-7	1,8-3,2	10-12	9-13	1,2-1,4	0,37-0,4
B ₃	сем	4,5-5,0	1,0-1,5	8-9	7-9	4-6	7-10	6-10	0,18-0,2	0,02-0,025
	вег	3,5-5,0	0,7-1,0	8-9	6-8	3,3-4,5	8-10	7-11	0,15-0,2	0,018-0,025

Средние показатели (высота, порядок ветвления, длина годового побега) у вегетативных виргинильных особей жестера близки к таковым у семенных. Это справедливо и в отношении формы листовой пластинки. Некоторые различия наблюдаются в размерах диаметра стволика.

Сравнение темпов роста семенных и вегетативных особей генеративного периода особых различий не выявило. У вегетативных особей, как и у семенных, начиная с молодого генеративного возрастного состояния, темпы роста снижаются. Минимальный прирост отмечен у старых генеративных особей. Наибольшее количество листьев развивается у виргинильных растений, но по



Варианты онтогенеза жестра слабительного: А – онтогенез особей семенного происхождения, Б – онтогенез особей вегетативного происхождения; 1 – онтогенез одностебельного дерева, 2 – онтогенез геоксильного кустарника

мере их старения число листьев сокращается. У генеративных растений происходит дальнейшее изменение формы листовой пластинки, из яйцевидной она становится широкояйцевидной.

Корневая система вегетативных растений жестера хорошо развита и представлена системой придаточных корней, которая с возрастом из поверхностной становится поверхностно-якорной. По мере старения она увеличивается в размерах.

Таким образом, в исследованных эколого-ценотических условиях жестер слабительный может возобновляться как семенным, так и вегетативным путем с преобладанием последнего. Онтогенезу семенных и вегетативных особей свойственна поливариантность, то есть, формирование одноствольного дерева и геоксильного кустарника семенного или вегетативного происхождения.

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: Просвещение, 1983. – 316 с.

Деревья и кустарники СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. – 841 с.

Деревья и кустарники декоративных городских насаждений Полесья и лесостепи УССР. К.: Наукова думка, 1980. – 236 с.

Диагнозы и ключи возвратных состояний лесных растений: Деревья и кустарники. /А.А.Чистякова, Л.Б.Заугольнова, И.В.Полтинкина и др. Ч. 1. М.: Прометей, 1989. – 106 с.

Жизнь растений. М.: Просвещение, Т. 5(2). -1981. – 512 с.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии) /Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комаров и др. М.: Наука, 1988. – 184 с.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА

УДК 581.331.1 + 575.224.234:

СПЕЦИФИКА СТРУКТУРНЫХ АНОМАЛИЙ ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКОВ У ГАПЛОИДОВ И МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ТАБАКА

Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Один из подходов к исследованию закономерностей, лежащих в основе генетической регуляции развития женского гаметофита у растений заключается в исследовании гаметофитных мутантов – форм с наследственными изменениями в проявлении признаков микро- и/или мегагаметофита. Известны три группы мутаций – генные, хромосомные и геномные (Гершензон, 1983, 1991), каждая из которых характеризуется специфическим спектром нарушений в структурно-функциональной организации мегагаметофита (Еналеева, Тырнов, 2000).

К группе геномных мутаций относятся генетические изменения, выражающиеся в кратном умножении или уменьшении целых хромосомных наборов. В последнем случае речь идет о гаплоидах – особях растений с редуцированным гаметическим числом хромосом. Наличие одинарного набора хромосом вследствие отсутствия конъюгации на стадии профазы I мейоза ведет к значительным нарушениям на последующих мейотических стадиях и формированию спор с недостающими хромосомами. Как правило, такие мегаспоры не способны к дальнейшему развитию, однако иногда из них формируются 3М аномального строения. В связи с этим гаплоидные растения представляют собой уникальный материал, позволяющий выявлять специфику мегагаметогенеза при нехватке генетической информации.

Сходные нарушения мейоза наблюдаются у межвидовых гибридов – аллодиплоидов (Гуляев, Мальченко, 1983). Вследствие негомологичности хромосом родительских форм и отсутствия по этой причине конъюгации на стадии профазы I формируются споры с несбалансированным хромосомным набором, неспособные к нормальному гаметофитогенезу. Учитывая это, аллодиплоиды, так же как и гаплоиды, могут быть использованы в качестве объектов для исследования закономерностей мегагаметофитогенеза при хромосомном дисбалансе в инициальной клетке 3М.

Имеющиеся к настоящему времени литературные данные по эмбриологии гаплоидов (Webber, 1933; Звержанская, 1974; Звержанская, Шишкинская, 1974; Еналеева, Душаева, 1975) и межвидовых гибридов (Лиферова, 1978, 1984; Пахомова, 1973, 1978; Горбуненко, 1991; Молхова, 1972 и др.) основаны на анализе единичных 3М, поэтому сделать заключение о диапазоне варьирования мегагаметогенеза и существовании тенденции (либо ее отсутствии) к

формированию ЗМ определенного типа у этих групп растений не представляется возможным.

Использование экспресс-метода, основанного на приготовлении клеточной суспензии, позволяет проводить массовый анализ ЗМ у видов с tenuinucellатыми семяпочками, что открывает перспективы для получения на обширном материале новой информации об особенностях мегагаметофитогенеза у гаплоидов и межвидовых гибридов.

В настоящей работе представлены результаты исследования гаплоидов *Nicotiana tabacum L.*, полученных разными способами из генетически неоднородного материала, и гибридов *N. tabacum L x N. sylvestris Speng et Comes*.

Материал и методы

В качестве материала использовали:

- МГ-32 - матроклинный гаплоид – член двойни, выявленной при проращивании семян линии БГ-32;

- АГ-145 - андроклинный гаплоид, полученный в культуре изолированных пыльников растения сорта Дюбек 44 а.в.; пыльники в стерильных условиях изолировали на стадии микроспоры и культивировали на среде МС с добавлением агар-агара, 2% сахарозы, ИУК (0,1 мг/л) и кинетина (0,2 мг/л);

- АГ2-141 - гаплоид второго андроклинового цикла, полученный в результате культивирования пыльников реституционного диплоида, который в свою очередь был получен на основе культуры изолированных пыльников линии БГ-141; условия культивирования те же, что и в предыдущем варианте.

Для получения межвидовых гибридов предварительно кастрированные цветки растения линии БГ-6 вручную опыляли пыльцой растения *N. sylvestris*. Из завязавшихся семян на следующий год выращены растения, три из которых использованы для анализа.

Растения произрастали в открытом грунте на экспериментальном участке. Завязи фиксировали ацетоалкоголем (1:3) на 3-4 сутки после распускания цветков.

Препараты для изучения ЗМ готовились с применением метода ферментативной мацерации семяпочек до клеточной суспензии (Еналеева и др., 1972). Количественный учет семяпочек с ЗМ проводился на препаратах просветленных семяпочек (Нетт, 1971) с помощью микроскопа Zetopan с фазово-контрастным устройством. Морфологический анализ ЗМ проводился методом светлого поля в проходящем свете при увеличении 10х63. Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА-4.

При анализе результатов и изготовлении графических иллюстраций использовали программу Excel для Windows.

Результаты

Подсчет семяпочек, в которых произошло развитие ЗМ, показал, что частота этих событий для гаплоидов МГ-32, АГ-145 и АГ2-141 составляет 12%, 5% и 13%. В большинстве семяпочек обнаружены дегенерирующие остатки ме-

гаспор. Частоты развивающихся ЗМ в семяпочках трех межвидовых гибридов составили 78%, 80% и 82%.

Спектры аномальных ЗМ гаплоидов. У трех гаплоидов идентифицировано 104, 61 и 63 структур, из них большинство – 66, 43 и 49 оказались ЗМ аномального строения. Согласно ранее принятой классификации (Еналеева, 2001), в основу которой положено число ядер и наличие либо отсутствие цитокинеза, аномальные ЗМ распределились на 6 основных групп: (1) с числом ядер <8 ценоцитные; (2) с числом ядер <8 клеточные; (3) с числом ядер =8 ценоцитные; (4) с числом ядер =8 клеточные; (5) с числом ядер >8 ценоцитные; (6) с числом ядер >8 клеточные. Наряду с ЗМ у всех трех гаплоидов обнаружены «клеточные комплексы» - образования из нескольких клеток. Количественные соотношения структур каждой группы у исследованных растений представлены в таблице 1.

Значительную часть аномальных ЗМ составили ценоцитные образования – 66,7, 61,1 и 66,7%. Ядра одного и того же ЗМ могли быть одинаковыми, либо значительно варьирующими по размеру, форме и числу ядрышек (Рис. 1 с, и). В некоторых ЗМ ядра сформированы в результате нескольких аномальных митозов, о чем свидетельствует их неправильная форма, множество ядрышек и видимые фрагменты ядерных оболочек (Рис. 1 в-д, т). Согласно приведенным в таблице 2 данным, наиболее многочисленную группу составили двуядерные ЗМ.

Клеточные ЗМ встречались с частотами 26,4, 20,4 и 15,0%; за небольшим исключением, это были ЗМ с уменьшенным, по сравнению с нормой, числом ядер и клеток (Табл. 1.). Двуклеточные ЗМ содержали небольшую одноядерную клетку, расположенную у одного из полюсов и крупную «центральную» клетку с одним, двумя или тремя ядрами. Условно эти типы обозначены как 1(1)0 (Рис. 2 г); 1(2)0 (Рис. 2 б) и 1(3)0^{*)}. Трехклеточные ЗМ представлены типами 2(1)0 и 2(2)0 (Рис. 2 г), четырехклеточные ЗМ были биполярными типа 2(1)1 (Рис. 2 и) или монополярными типа 3(1)0 (Рис. 2 ж). 5-7-яерные ЗМ варьировали по числу, морфологии клеток и их локализации (Рис. 2 д, з, к, м). В одном случае ЗМ содержал 11 ядер (Рис. 2 и). Частоты встречаемости клеточных ЗМ разной структурной организации представлены в таблице 4.

«Клеточные комплексы» состояли из нескольких клеток увеличенного (по сравнению с обычными нупеллярными клетками) размера, при этом число клеток могло достигать 7 (Рис. 3 е). Клетки были одноядерными или с разным числом ядер, одинакового или разного размера (Рис. 3).

Спектры аномальных ЗМ межвидовых гибридов. У трех гибридных растений идентифицировано 98, 93 и 94 структур, из них 89, 87 и 90 оказались ЗМ аномального строения. Основная их часть - 84,7, 85,9 и 86,2% представлена ценоцитными ЗМ, преимущественно с уменьшенным числом ядер (Табл. 1, 2).

*) первая цифра означает число клеток на одном из полюсов; вторая, заключенная в скобки, - число ядер в «центральной» клетке; третья – число клеток на другом полюсе.

Таблица 1. Результаты анализа 3М гаплоидов и гибридов *Nicotiana tabacum* L. x *N. sylvestris* Spreng et Comes.

Вариант	Всего структуртур	Всего 3М		Аномальных 3М с числом ядер:			Многоклеточных ком-плексов			
		аномальных	нормальных	< 8 клеточн. ценоцитн.	= 8 клеточн. ценоцитн.	> 8 клеточн. ценоцитн.	1	2		
									клеточн. ценоцитн.	клеточн. ценоцитн.
Гаплоид 5.32	104	66	6	17	45	0	1	1	2	32
Гаплоид Д-44	61	43	11	10	33	0	0	0	0	7
Гаплоид БГ-5	64	49	11	8	39	1	0	0	1	4
N.t x N.s. #1	98	89	9	4	83	1	0	1	0	0
N.t. x N.s. #2	93	87	5	8	77	0	2	0	0	1
N.t. x N.s. #3	94	90	4	9	80	0	1	0	0	0

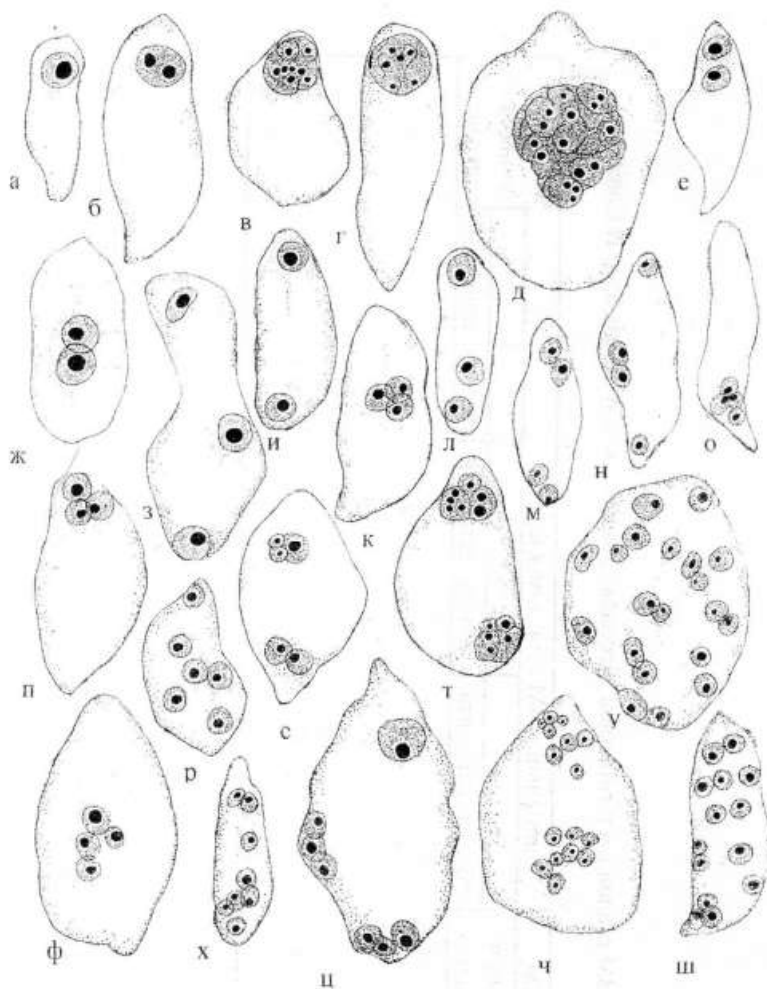


Рис. 1. Аномальные зародышевые мешки ценотической структуры гаплоидов и межвидовых гибридов табака: а-т, ф, ц – с числом ядер <8; б-д, т – с ядрами, образованными в результате аномальных митозов; х – с числом ядер=8; ч – 16-ядерный 3М; ш – с 14 ядрами; у – с 20 ядрами.

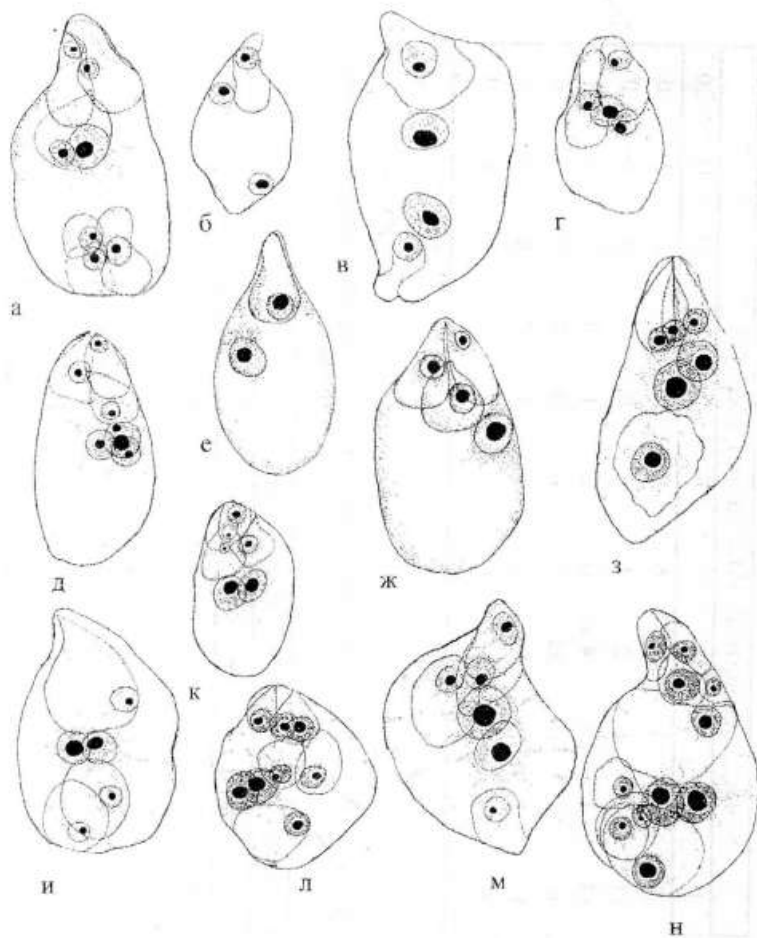


Рис. 2. Клеточные зародышевые мешки гаплоидов и межвидовых гибридов табака: а – нормального строения; б-м – с числом ядер <8; н – 11-ядерный.

Таблица 2. Распределение аномальных ценоцитных ЗМ по числу ядер у гаплоидов и межвидовых гибридов табака

Генотип	Общее число (%) ценоцитных ЗМ	Число ценоцитных ЗМ с числом ядер:												
		1	2	3	4	5	6	7	8	14	16	20		
Гаплоид 5.32	48 (66,7)	6	21	1	9	6	0	2	1	1	1	0	0	0
Гаплоид Д-44	33 (61,1)	11	13	6	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Гаплоид БГ-5	40 (66,7)	13	14	5	4	0	2	1	0	0	0	0	1	0
N.t x N.s. #1	83 (84,7)	9	37	10	24	3	0	0	0	0	0	0	0	0
N.t. x N.s. #2	79 (85,9)	17	31	9	17	1	1	1	1	2	0	0	0	0
N.t. x N.s. #3	81 (86,2)	6	40	10	18	1	3	2	1	0	0	0	0	0

Таблица 3. Распределение аномальных клеточных ЗМ по числу ядер у гаплоидов и межвидовых гибридов табака

Генотип	Общее число (%) клеточных ЗМ	Число клеточных ЗМ с числом ядер:											
		2	3	4	5	6	7	8	10				
Гаплоид 5.32	19 (26,4)	5	2	5	2	3	1	0	1	0	0	0	0
Гаплоид Д-44	11 (20,4)	3	2	4	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Гаплоид БГ-5	9 (15,0)	0	2	3	3	0	0	1	0	0	0	0	0
N.t x N.s. #1	6 (6,1)	1	3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
N.t. x N.s. #2	8 (8,7)	0	6	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
N.t. x N.s. #3	9 (9,2)	2	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0

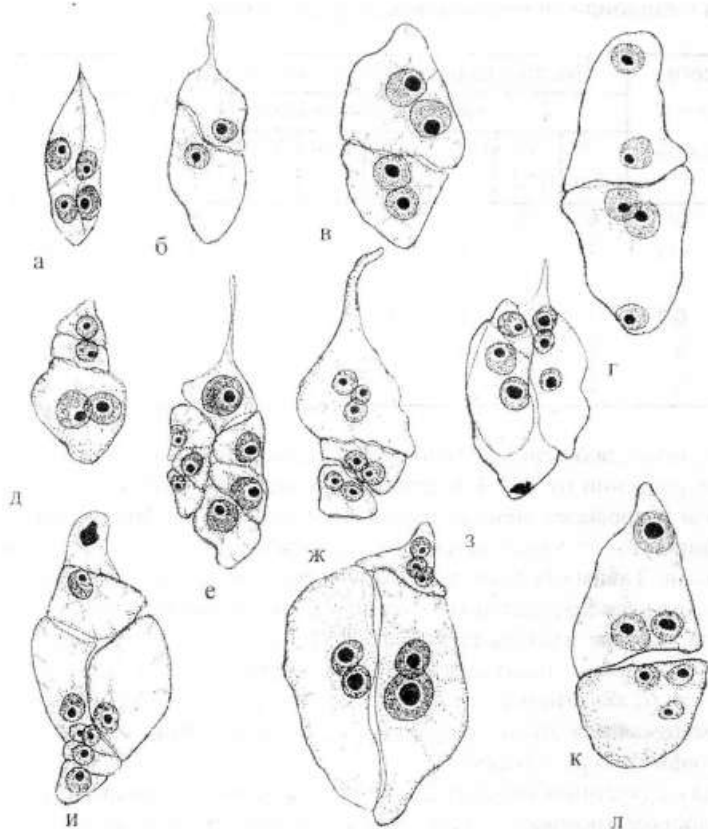


Рис. 3. «Клеточные комплексы», выделенные из семян гаплоидов табака: а, д, ж, з, к – трехклеточные; б-г, л – двухклеточные; е – семиклеточный; и – шестиклеточный.

Клеточные ЗМ встречались с частотами 6,1, 8,7 и 9,6%; в основном это были двухклеточные ЗМ типа 1(1)0 или 1(2)0 (Табл. 4). Один ЗМ оказался одиннадцатиядерным, и в одном случае обнаружен «клеточный комплекс».

Обсуждение

Результаты анализа ЗМ трех гаплоидов разного происхождения дают представление о фенотипическом эффекте в женской генеративной сфере ге-

Таблица 4. Частоты встречаемости клеточных ЗМ разных типов структурной организации у гаплоидов и межвидовых гибридов табака

Вариант	Всего клеточных ЗМ	Число клеточных ЗМ с числом ядер:								
		2 - 4 с распределением ядер:						5-7	8	10
		1(1)0	1(1)1	1(3)0	2(1)0	2(1)1	3(1)0			
1(2)0	1(2)1		2(2)0							
Гаплоид 5.32	19	6	0	3	1	1	1	6	0	1
Гаплоид Д-44	11	3	2	0	3	0	1	2	0	0
Гаплоид БГ-5	9	1	1	0	0	2	5	0	0	0
N.t x N.s. #1	6	4	0	0	0	0	0	0	1	1
N.t. x N.s. #2	8	5	2	1	0	0	0	0	0	0
N.t. x N.s. #3	9	5	1	0	1	0	1	1	0	0

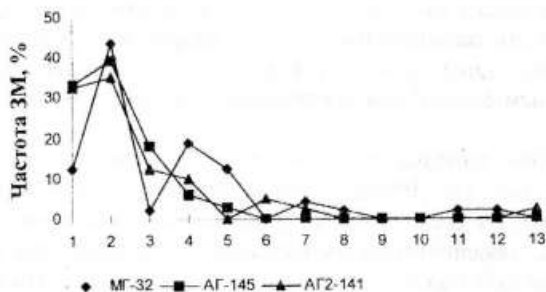
номной мутации, проявляющейся в уменьшении вдвое числа хромосом в соматических клетках растений ($n=24$). Как известно, вследствие унивалентного состояния хромосом в профазе I мейоза, нарушается процесс их сегрегации и в результате формируются споры, а затем – материнская клетка ЗМ с недостающими хромосомами. Таким образом, у гаплоидов на фоне геномной мутации в спорофите проявляются хромосомные мутации – анеуплоидия на этапе мегаспорофитогенеза. Низкая частота семян (5-13%), с развивающимися ЗМ свидетельствует о том, что программа мегаспорофитогенеза в большинстве случаев “не запускается”. Это означает, что для ее запуска в МКЗМ должна содержаться необходимая для этого информация, следовательно, данный процесс имеет гаметофитную регуляцию.

Если в силу случайных обстоятельств формируется инициальная клетка ЗМ с полным набором хромосом, такие факты известны из литературы (Звержанская, Шишкинская, 1974), это ведет к нормальному мегаспорофитогенезу и образованию типичного ЗМ. В случае неполной информации в геноме материнской клетки ЗМ программа дальнейшего развития реализуется неполностью, и в итоге формируется ЗМ аномальной структуры.

Как можно видеть из рисунка 4, самыми многочисленными у всех трех гаплоидов являются 1-2-ядерные ЗМ. Следующей по частоте является группа 3-4-ядерных ЗМ, а ЗМ с большим числом ядер встречаются редко. Клеточные ЗМ у гаплоидов составляют менее 20%. Их распределение (данные по 3 гаплоидам суммированы) в зависимости от числа ядер представлено на рисунке 5. Очевидно, что в большинстве случаев – это 4-ядерные ЗМ, реже встречаются 2-, 3- и 5-ядерные (в равных количествах), ЗМ с большим числом ядер – единичны.

Одно из наиболее интересных цитологических явлений, зарегистрированных нами у гаплоидов, заключается в формировании с высокой частотой «клеточных комплексов». По всей вероятности, в основе этого феномена лежит

Гаплоиды



Гибриды

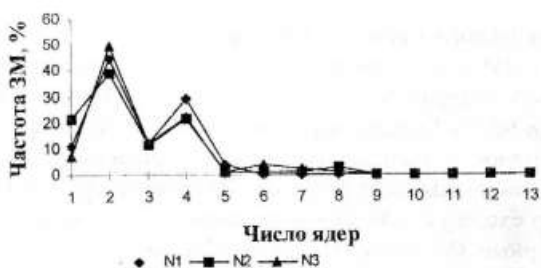


Рис. 4. Распределение ценотических 3М *N. tabacum* и гибридов *N. tabacum* x *N. sylvestris* по числу ядер.

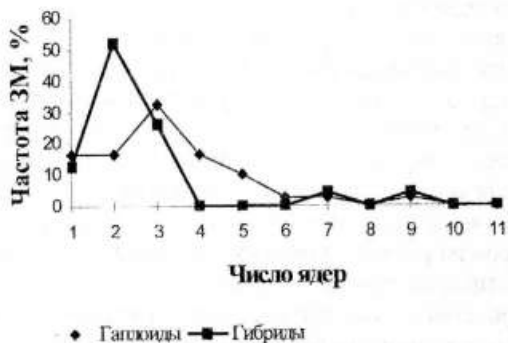


Рис. 5. Распределение клеточных 3М *N. tabacum* и гибридов *N. tabacum* x *N. sylvestris* по числу ядер.

разрастание нескольких клеток нуцеллуса, аналогично образованию многоклеточного археспория, но его развитие блокируется на ранних стадиях. То, что этот реликтовый признак чаще проявляется именно у гаплоидов, возможно, объясняется гемизиготным состоянием генетических систем, контролирующих данный признак.

Поскольку в геноме аллодиплоида *N. tabacum* содержится геном *N. sylvestris* (Костов, 1930, цит. по: Лобашев, 1969), принципиальное отличие 36-хромосомных гибридов от 24-хромосомных гаплоидов заключается в наличии у гибридов 12 хромосом, обеспечивающих возможность конъюгации в мейозе (по крайней мере частичной) половины имеющихся хромосом. Это означает, что в унивалентном состоянии у этих форм преимущественно должны находиться лишь 12 хромосом *N. tomentosiformis*. Следовательно, хромосомный дисбаланс в МКЗМ гибридов должен проявляться в основном в отношении этой группы хромосом.

Результаты цитологического изучения гибридов *N. tabacum* x *N. sylvestris* показали, что развитие ЗМ у них происходило в 78-82% семян, то есть, почти в 20 раз чаще чем у гаплоидов, хотя уровень аномалий у формирующихся ЗМ тот же самый - 90,8-95,7% (у гаплоидов - 82-94,2%). Спектры аномальных ЗМ у гибридов и гаплоидов в значительной степени совпадают. Отличие состоит в большей доле ценоцитных малоядерных ЗМ у гибридов. Распределение этих ЗМ по числу ядер сходно с таковым у гаплоидов. Самыми высокочастотными являются двуядерные ЗМ, затем в порядке убывания следуют: четырехядерные, одно- и трехядерные (почти равновероятно). Пяти-восьмиядерные ЗМ встречаются в единичных случаях, а ЗМ с числом ядер более 8 отсутствуют. Клеточные ЗМ, так же как у гаплоидов - преимущественно с двумя и четырьмя ядрами. Образования типа «клеточных комплексов» для гибридов не характерны (зарегистрирован всего один случай), что свидетельствует в пользу высказанного предположения о роли гемизиготности в индукции данного явления.

В целом, можно заключить, что у гаплоидов *Nicotiana tabacum* и гибридов *N. tabacum* x *N. sylvestris* преимущественно формируются ценоцитные ЗМ с уменьшенным числом ядер. Это означает, что осуществление начальных этапов - разрастание мегаспоры и деление ядра с образованием двуядерного ЗМ происходит сравнительно легко, но затем в большинстве случаев развитие блокируется. По-видимому, для осуществления нескольких митотических циклов и цитокинеза требуется одновременное присутствие в геноме материнской клетки ЗМ генетических факторов из разных хромосом, а у гаплоидов и аллодиплоидов такое сочетание достигается в редких случаях.

Таким образом, представленные данные дают достаточно полное представление о диапазоне структурного разнообразия ЗМ у двух групп растений с геномными мутациями, вызывающими формирование инициальной клетки ЗМ с дефицитом генетической информации. Полученная картина позволяет констатировать существование у этих групп растений четко выраженной тенденции к образованию ЗМ определенных цитологических типов.

ЛИТЕРАТУРА

- Гершензон С.М. Основы современной генетики. - Киев: Наукова думка.- 1983.- 558 с.
- Гершензон С.М. Мутации. - Киев: Наукова думка. 1991.- 111 с.
- Горбуненко О.Б. Развитие семязачатка и зародышевого мешка гибрида *Juglans sieboldina* x *J. regia* // Ботан. исслед., 1991.- №9.- С. 81-87.
- Гуляев Г.В., Мальченко В.В. Словарь терминов по генетике, цитологии, селекции, семеноводству и семеноведению. - М.: Россельхозиздат., 1983.- С. 9-10.
- Еналеева Н.Х., Душаева Н.А. Изучение женского гаметофита у андрогинных гаплоидов табака. // Вопросы ботаники и генетики. - Саратов.- Изд-во Саратов. ун-та, 1975. - Вып. 3. - С. 42-43.
- Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Гаметофитные мутации // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 / Под ред. Т. Б. Батыгиной. СПб: Мир и семья, 2000.- С. 378-384.
- Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Хохлов С.С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика. -1972.- №5. - С. 439-441
- Звержанская Л.С. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у гаплоидов кукурузы линии ВГ-10.// Апомиксис и цитоэмбриология растений. Вып. 2. Изд-во Саратовского ун-та.- 1971. - С. 84-94.
- Звержанская Л.С., Шишкинская Н.А. Мейоз и формирование мужского и женского гаметофитов у гаплоидов// Гаплоидия у покрытосеменных растений. Часть II. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та.- 1974.- С.7-42.
- Лиферова В.В. Развитие женского гаметофита у смородинно-крыжовниковых гибридов первого и второго поколений// Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенезаю Тез. VII Всес. симп. по эмбриол. растений. Ч. 1. Киев: Наукова думка.- 1978.- С. 33-36.
- Лиферова В.В. Отклонения в развитии женского гаметоита у смородинно-крыжовникового гибрида первого поколения// Морфофункциональные аспекты развития женских генеративных структур семенных растений. Телави.- 1984.- С. 34-35.
- Лобашев М.Е. Генетика.Л.: Изд-во Ленинградского ун-та.-1969. - С. 516-517.
- Молдова Е. Проучване на мъжки и женски гаметофити при пшенично-ръжени хибриди// Отдалена хибридизация на растенията. София.- 1972.- С. 67-74.
- Пахомова Н.П. Особенности развития женского гаметофита у некоторых отдаленных гибридов в роде *Ribes*// Половой процесс и эмбриогенез растений.- М.- 1973.- С. 174-175.
- Пахомова Н.П. Особенности развития женского гаметофита у межвидовых гибридов плодовых и ягодных культур// Проблемы гаметогенеза, оплодотворения и эмбриогенезаю Тез. VII Всес. симп. по эмбриол. растений. Ч. 3 Киев: Наукова думка.- 1978.- С. 66-67.

Herr J. M., Jr. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58, N 8. P. 785-790.

Webber I.M. Cytological features of *Nicotiana glutinosa* haploids// Journ Agric. Research.- 1933.- 47, N 11.- P. 845-867.

УДК 581.3 + 581.4:

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФОРМ ТАБАКА С РАННИМ ЗАЦВЕТЕНИЕМ

А.Ю. Колесова, С.Ю. Белашов, Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Табак является одним из наиболее удобных объектов для проведения экспериментальных исследований по эмбриологии и генетике растений. Наличие значительного количества семян в завязи, обильное цветение и успешно применяемые методы экспресс-анализа, основанные на ферментативной мацерации и просветлении семян, позволяют проводить массовый анализ зрелых зародышевых мешков (ЗМ) и наблюдать их развитие. Кроме того, для табака разработаны методы культивирования изолированных завязей и семян в условиях *in vitro*, что дает возможность для проведения опытов по воздействию физических и химических факторов на развитие женского гаметофита.

У большинства сортов и линий *Nicotiana tabacum* L. жизненный цикл составляет 4-5 месяцев, и их массовое цветение обычно начинается через 2 месяца после высадки рассады в открытый грунт, что ограничивает время проведения экспериментов при выращивании растений в поле. В связи с этим представляют интерес формы табака с укороченным жизненным циклом, в частности, недавно выделенные в Исследовательском центре табака университета Северной Каролины (США) формы RF (rapid flowering). Согласно приведенному описанию (McDaniel, 1999), их жизненный цикл составляет около 11 недель, и цветение начинается в среднем через 53-55 дней после посева семян (при выращивании растений в оранжерее). Взрослые растения характеризуются небольшими размерами, что облегчает их содержание в оранжерее и расширяет возможности проведения экспериментальных работ с этой культурой.

Цель настоящей работы заключалась в изучении морфологических и цитозембриологических особенностей RF-форм в условиях Саратова и оценки перспектив их использования в качестве модельных объектов для эмбриогенетических исследований.

Материал и методы

Объектом изучения служили две формы табака RF1 и RF3, семена которых были любезно предоставлены профессором Verne Sisson университета Северной Каролины (США). Для сравнения была использована гомозиготная линия БГ-6, полученная в отделе генетики и цитологии Ботанического сада СГУ. Исследовалось по 5 растений каждого генотипа.

Семена изучаемых форм проращивали в чашках Петри и высаживали в конце марта в ящики в теплице на расстоянии 5x5 см. В начале июня рассада была высажена в открытый грунт.

Измерение растений и подсчет числа листьев проводили в сентябре. Морфологический анализ цветков (по 15 для каждого растения) проводили на вторые сутки после их распускания. Для эмбриологического исследования ЗМ завязи 5 предварительно кастрированных цветков с подвявшими венчиками фиксировали в ацетоалкоголе (1:3), после чего методом ферментативной мацерации (Еналеева и др., 1972) готовили суспензионные препараты. Анализ пыльцы проводили ацетокарминовым методом. При этом подсчитывали количество морфологически нормальных и аномальных (слабоокрашенных и пустых) пыльцевых зерен (ПЗ). Для каждого растения исследовалась выборка из 100 ЗМ и 300 ПЗ из 3 пыльников разных цветков.

Полученные данные обрабатывались статистически; достоверность различий определялась с помощью критерия χ^2 .

Результаты и обсуждение

Морфологическая характеристика растений и цветков. Растения обеих RF-форм зацветали вскоре после высадки рассады в открытый грунт в начале июня. Через месяц после посадки (в начале июля) наступало их массовое цветение. У растений контрольной линии БГ-6 цветение начиналось в конце июля (массовое цветение приходилось на август).

По сравнению с контролем растения RF-форм были значительно ниже по высоте. У RF1-растений высота в среднем составила 93,0 см, у RF3 – 103,8 см (в контроле этот показатель был равен 151,0 см). Число листьев у RF-форм также было меньше, чем у линии БГ-6 (табл. 1).

Несмотря на незначительные размеры, RF-формы обильно цвели. При постоянном обрывании коробочек их цветение продолжалось до октября, при этом за вегетационный период на них формировалось от 1000 до 1500 цветков; на растениях линии БГ-6 образовывалось около 1000 -1300 цветков.

Сравнительный морфометрический анализ цветков выявил статистически достоверные различия между RF-формами и контрольными растениями по ряду параметров (табл. 1). Так, RF1-растения превосходили контроль по длине цветка, в то время как RF3-растения не отличались от контрольных по этому показателю. У обеих RF-форм диаметр цветка и трубочки был меньше, а индекс цветка (отношение длины к диаметру) и длина завязи, напротив, - больше, чем у линии БГ-6. Растения RF3 отличались от контрольных также меньшим диаметром завязи и большим значением индекса завязи, вычисляемым как отношение длины к диаметру. У RF1-формы диаметр завязи был больше, а индекс завязи существенно не отличался от такового в контроле.

Таблица 1. Морфологическая характеристика растений и цветков линии БГ-6 и RF-форм

Форма	Высота растения, см	Количество листьев	Длина цветка, мм	Диаметр цветка, мм	Индекс цветка	Диаметр трубочки, мм	Длина завязи, мм	Диаметр завязи, мм	Индекс завязи
БГ-6	151,0±7,7	25,8±0,7	49,7±0,2	32,6±0,2	1,52±0,02	39,1±0,5	7,30±0,09	4,60±0,17	1,60±0,03
RF1	93,0±5,2*	10,6±0,5*	52,9±0,5*	29,0±0,2*	1,83±0,01*	36,8±0,3*	8,08±0,15*	4,80±0,03*	1,68±0,02***
RF3	103,8±3,7*	15,6±1,3*	49,7±0,3***	29,0±0,1*	1,71±0,01*	34,7±0,2*	8,16±0,09*	4,13±0,04*	2,00±0,02*

* различия между данной формой и линией БГ-6 достоверны на 1%-ном уровне значимости

*** различия не достоверны

Эмбриологическая характеристика. Цитозембриологический анализ показал, что у RF-форм, как и у растений линии БГ-6, формируются в основном нормальные 7-клеточные ЗМ, состоящие из трехклеточного яйцевого аппарата, центральной клетки и 3 антипод. RF-формы практически не отличались от контрольных растений по расположению ядер и клеток в ЗМ (табл. 2).

Яйцевой аппарат в подавляющем большинстве случаев имел типичное строение, то есть, состоял из двух синергид с базально расположенными ядрами и яйцеклетки с апикальным положением ядра (табл. 2).

Ядра центральной клетки (два или одно вторичное) чаще всего (87,5 – 100%) находились в микропиллярной части клетки около яйцевого аппарата, значительно реже – в центре клетки или в халазальной части около антипод. Во многих ЗМ отмечалось слияние полярных ядер. У контрольных растений слияние происходило в среднем в 73,9% ЗМ, у RF1 и RF3-форм - в 60,5 и 40,4% ЗМ соответственно.

Антиподальный аппарат, состоящий, как правило, из трех клеток, варьировал по своей морфологии. В проведенных ранее работах по эмбриологии табака было обнаружено три морфологических типа антиподального аппарата (Еналеева и др., 1986), обозначенных как: 1) “розетка” – все клетки антипод соприкасаются друг с другом; 2) “линейный”, когда клетки располагаются цепочкой вдоль продольной оси ЗМ; 3) “гомологичный яйцевому” – антиподальный комплекс по своей морфологии напоминает яйцевой аппарат. У всех трех изученных форм антиподы наиболее часто располагались по типу “розетка”, лишь в единичных ЗМ встречались “линейные” и “гомологичные яйцевому” типы. В части ЗМ антиподы отсутствовали. Средние частоты встречаемости ЗМ без антипод у RF1 и RF3-форм (14,1 и 16,2% соответственно) были достоверно выше, чем у контрольной линии (7,7%).

Помимо ЗМ нормального строения, у всех растений с небольшой частотой (1-5%) встречались аномальные ЗМ. В основном это были так называемые “субнормальные” ЗМ (Еналеева, 2001) с яйцеклеткоподобной синергидой. Также были обнаружены ЗМ клеточного строения с увеличенным и уменьшенным числом ядер; ЗМ с нормальным числом ядер, равным 7-8, аномально дифференцированные; субнормальные ЗМ с синергидоподобной яйцеклеткой и ценочитный ЗМ с числом ядер меньше 7. У RF1 и RF3-форм средние частоты встречаемости аномальных ЗМ оказались равными 2,4 и 1,6% (в контроле – 4,0%).

Проведенный анализ пыльцы показал, что частота формирования аномальных ПЗ у разных растений варьирует от 4,0 до 8,3% (табл. 3) и в среднем составляет 6,8 и 4,9% у RF1 и RF3-форм, в контроле – 6,2%.

Таблица 2. Результаты анализа ЗМ линии БГ-6 и RF-форм

Форма	№ расте- ния	Количество (%) ЗМ												без антипод ядрами	со слив- шимся поляр- ными ядрами
		с расположением ядер						с формой антиподального							
		синергид		яйцеклетки		центральная клетка		"розет- ка"		"длин- ный"		"гомоло- гичный яйцево- му"			
		апка- льно- базаль- ным гидлах	базаль- ным в 2 синер-	алика- льным	базаль- ным	яйце- вого аппарата	около яйце-	около центре анти-	под	около анти-	под	"гомоло- гичный яйцево- му"	"гомоло- гичный яйцево- му"		
БГ-6	1	1,0	100,0	100,0	0	87,5	8,3	4,2	97,9	2,1	0	0	3,1	79,2	
	2	2,1	99,9	100,0	0	90,7	8,3	1,1	97,9	2,1	0	0	4,1	83,5	
	3	1,0	99,0	100,0	0	97,0	2,0	1,0	97,7	2,3	0	0	14,3	71,4	
	4	3,0	97,0	100,0	0	98,0	2,0	0	99,0	1,0	0	0	8,0	62,0	
	5	2,0	99,0	99,0	1,0	100,0	0,0	0	100,0	0	0	0	9,2	73,5	
Среднее значение		1,8	98,6	99,8	0,2	94,6	4,1	1,3	98,5	1,5	0	0	7,7	73,9	
RF1	1	0	100,0	100,0	0	94,9	5,15	0	97,9	2,1	0	0	26,8	49,5	
	2	0	100,0	100,0	0	100,0	0	0	100,0	0	0	0	22,5	72,5	
	3	2,0	98,0	100,0	0	99,0	1,0	0	100,0	0	0	0	5,0	47,0	
	4	2,0	98,0	100,0	0	99,0	1,0	0	98,0	1,0	1,0	0	8,0	66,0	
	5	2,0	98,0	100,0	0	98,0	2,0	0	99,0	1,0	0	0	8,1	67,7	
Среднее значение		1,2	98,8	100,0	0	98,2	1,8	0	99,0	0,8	0,2	0	14,1	60,5	
RF3	1	0	100,0	100,0	0	99,0	1,0	1	99,0	0	1,0	0	20,2	55,6	
	2	0	100,0	100,0	0	99,0	1,0	0	99,0	0	1,0	0	16,3	33,7	
	3	0	100,0	99,0	1,0	97,0	3,0	0	100,0	0	0	0	16,2	18,2	
	4	2,0	98,0	100,0	0	100,0	0,0	0	99,0	0	1,0	0	17,0	51	
	5	0	100,0	100,0	0	99,0	1,0	0	98,0	1,0	1,0	0	11,1	43,4	
Среднее значение		0,4	99,6	99,8	0,2	98,8	1,2	0,2	99,0	0,2	0,8	0	16,2	40,4	

* в ЗМ с тремя антиподами

Таблица 3. Частота встречаемости аномальных ЗМ и ПЗ у растений линии БГ-6 и RF-форм

Форма	№ растения	Количество (%) аномальных	
		ЗМ	ПЗ
БГ-6	1	4,0	8,0
	2	5,0	7,3
	3	3,0	6,3
	4	3,0	4,0
	5	5,0	5,3
Среднее значение		4,0	6,2
RF1	1	3,0	8,3
	2	2,0	6,3
	3	2,0	7,3
	4	2,0	6,3
	5	3,0	6,0
Среднее значение		2,4	6,8
RF3	1	1,0	4,0
	2	2,0	5,3
	3	2,0	4,7
	4	2,0	5,0
	5	1,0	5,7
Среднее значение		1,6	4,9

В результате проведенного исследования установлено, что все исследованные формы табака характеризуются определенными морфологическими и эмбриологическими особенностями. RF-формы отличались от контрольной линии меньшей высотой растений, морфометрическими параметрами цветка и его отдельных частей.

Особенности в строении ЗМ заключались в более высокой частоте образования ЗМ без антипод и меньшей частоте слияния полярных ядер у RF-форм по сравнению с контролем. Известно, что данные признаки ЗМ в значительной степени зависят от его "возраста", так как слияние полярных ядер происходит на определенном этапе онтогенеза ЗМ, а антиподы зрелого ЗМ могут дегенерировать. В то же время отсутствие антипод в ЗМ может быть связано и с так называемым явлением "депрессии халазального полюса ЗМ" (Романов, 1971), выражающемся в подавлении делений и дегенерации халазальных ядер на этапе формирования ЗМ. В проведенных ранее работах по эмбриологии табака (Еналеева и др., 1986) значительное варьирование количества ЗМ со слившимися полярными ядрами и без антипод, обнаруженное у разных растений, объяснялось "разновозрастностью" завязей. Однако в нашем случае различия между RF-формами и контролем по этим показателям не могут быть связаны лишь с

различиями в возрасте завязей, поскольку у RF-форм при увеличении числа ЗМ без антипод наблюдалось уменьшение количества ЗМ со слившимися полярными ядрами. Наблюдаемые нами различия, по-видимому, обусловлены метаболическими особенностями семяночек изученных форм.

У исследованных растений наблюдались вариации по местоположению ядер и клеток в ЗМ, однако их количественная выраженность у разных форм существенно не различалась.

Частота встречаемости аномалий в строении женского и мужского гаметофитов у всех проанализированных растений была невысокой (соответственно от 1 до 5% и от 4,0 до 8,3%), и полученные значения соответствуют таковым у изученных ранее сортов и линий табака (Еналеева и др., 1986; Еналеева, 2001).

Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что RF-формы характеризуются ранним зацветанием, обильным цветением и значительно меньшими, по сравнению с контрольной линией, размерами растений. Эти показатели в сочетании с высокой константностью в проявлении цитологических признаков женского и мужского гаметофитов позволяют оценить данные формы как перспективный материал для дальнейших исследований в области экспериментальной эмбриологии и генетики растений.

ЛИТЕРАТУРА

Еналеева Н. Х. Спектры аномальных зародышевых мешков у растений *Nicotiana tabacum* L. разных сортов и линий // Известия Саратовского государственного университета. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2001. - Сер. Биол., Вып. спец. - С. 189-195.

Еналеева Н. Х., Лобанова Л. П., Тырнов В. С. Изучение зародышевых мешков реституционных диплоидов табака, полученных из андроклиных гаплоидов в культуре тканей // Апомиксис и цитозембриология растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1986. - Вып. 6. - С. 62-74.

Еналеева Н. Х., Тырнов В. С., Хохлов С. С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем мацерации тканей // Цитология и генетика, 1972. - Т.6. - №5. - С. 439-441.

Романов И. Д. Типы развития зародышевых мешков покрытосеменных растений // Проблемы эмбриологии / Под ред. Зосимовича В. П. - Киев: Наук. думка, 1971. - С. 72-112.

McDaniel C. N. Rapid flowering *Nicotiana tabacum* L. // Sex. Plant Reprod. 1999. - №12. - P.123-124.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЫЛЬЦЫ ЛИНИИ КУКУРУЗЫ, СКЛОННОЙ К ГАПЛОИДНОМУ ПАРТЕНОГЕНЕЗУ

В.В. Титовец, О.В. Сидорова

Саратовский государственный университет им. П.Г. Чернышевского

Наследственная предрасположенность к апомиксису во многих случаях коррелирует с дефектностью пыльцы, и на этом в значительной степени основан антомофологический метод предварительной диагностики апомиктического способа размножения растений (Хохлов и др. 1978; Куприянов, 1989). Как известно, апомиктические виды часто являются полиплоидами (Хохлов, 1967), поэтому нельзя исключать роль именно этого фактора в снижении фертильности пыльцы у апомиктов. Экспериментально полученная линия кукурузы АТ-1 и производная от нее линия АТ-3 характеризуются устойчивым проявлением элементов апомиксиса – партеногенеза и автономного развития эндосперма (Тырнов, Еналеева, 1983; Еналеева, Тырнов, 1994; Титовец и др., 2001; Titovets, 2001), при этом они являются диплоидными. В связи с этим данный материал представляет интерес для выяснения вопроса о взаимосвязи степени дефектности пыльцы (СДП) и партеногенеза у диплоидов. В работе приведены результаты анализа зрелых пыльцевых зерен у растений линии АТ-3, у которой частота возникновения апомиктических зародышей варьирует от 3 до 27% (Титовец и др., 2001), контрольных линий и гибрида АТ-3 с контрольной линией.

Материал и методика

В качестве материала использовали выборки из 10-20 растений разных форм: партеногенетической линии АТ-3, линий Тестер Мангельсдорфа (ТМ) и Пурпурная, у которых партеногенез не зарегистрирован, а также гибрида ТМ x АТ-3. Для каждого растения исследовали смесь пыльцы, полученную путем встряхивания метелки в момент цветения. Пыльцу фиксировали в ацетоалкоголе (1:3), обрабатывали йодистым калием и под микроскопом подсчитывали процент дефектных среди 100 исследованных пыльцевых зерен. Фотографирование проводили с помощью микрофотоаппарата Remika при увеличении 40x10.

Результаты и обсуждение

При микроскопическом анализе пыльцы установлено, что большая часть пыльцевых зерен всех исследованных растений была интенсивно окрашенной (Рис.1а), то есть, нормальной. К числу дефектных нами отнесены пыльцевые зерна недоразвитые, пустые (Рис.1 б), а также частично выполненные, слабоокрашенные с признаками плазмоллиза (Рис.1в).

У растений одной из контрольных линий – Пурпурной – СДП оказалась незначительной и не превышала 6%. У второй контрольной линии ТМ значение СДП варьировало в диапазоне от 0 до 16%. У линии АТ-3 вариации СДП составляли от 1 до 17%, а у гибридов ТМ x АТ-3 – от 0 до 4% (Таблица).

Соотношение растений с разной СДП в исследованных выборках растений четырех вариантов (Рис. 2) показало, что у линий Пурпурной, ТМ и гибрида преобладают формы с пониженной дефектностью пыльцы (от 0 до 3%), а у АТ-3 примерно равновероятно встречаются растения с частотами СДП от 0 до 3%, от 4 до 7%, от 8 до 11% и от 12 до 15%.

Полученные результаты дают основание заключить, что у значительной части растений линии АТ-3 (у 5 из 20 исследованных) количественная

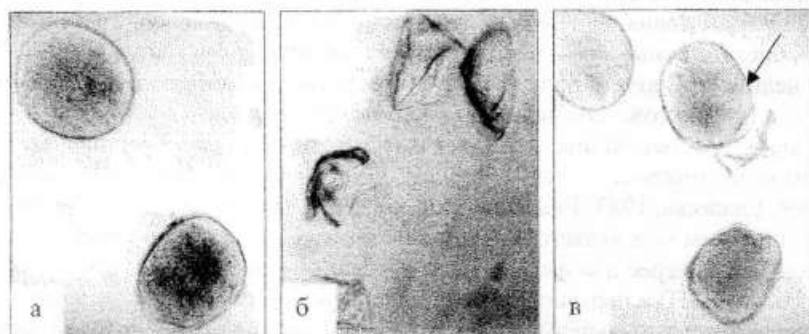


Рис 1. Пыльцевые зерна исследованных форм кукурузы: а – нормальные, б – пустые, в – слабоокрашенное плазмолитизированное (указано стрелкой).

Степень дефектности пыльцы (%) у растений разных вариантов

№ растений	СДП, % у форм			
	Пурпурная	ТМ	АТ-3	ТМхАТ-3
1	2	1	4	0
2	4	9	4	0
3	5	8	12	1
4	2	2	11	1
5	2	0	11	4
6	0	13	4	1
7	2	16	3	0
8	1	2	15	1
9	1	7	10	4
10	1	0	5	1
11	0		14	1
12	3		2	1
13	2		1	1
14	2		4	1
15	0		5	4
16	3		17	1
17	2		15	1
18	1		10	2
19	2		2	1
20	6		10	

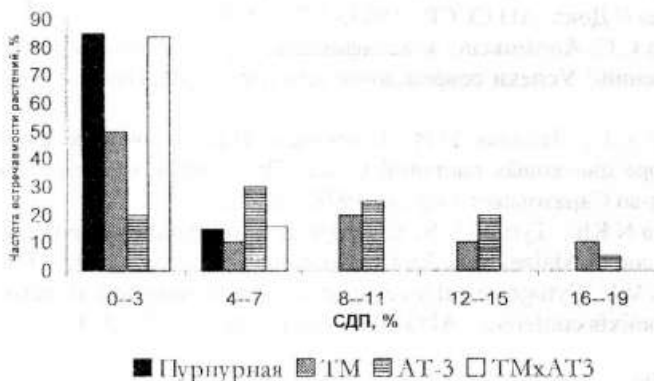


Рис. 2. Распределение растений разных вариантов по степени дефектности пыльцы

выраженность аномальных пыльцевых зерен превышает порог в 11%, что согласно существующим представлениям (Куприянов, Жолобова, 1975; Хохлов и др., 1978) позволяет оценивать пыльцу данных растений как дефектную.

Однако на вопрос о том, обусловлена ли дефектность пыльцы в этом случае проявлением элементов апомиксиса у линии АТ-3, пока не представляется возможным ответить однозначно. Во-первых, близкие результаты получены у контрольной линии ТМ (СДП свыше 11% зарегистрирована у 2 из 10 исследованных растений), а у данной формы ни разу не был обнаружен партеногенез (Еналеева, Тырнов, 1995). Во-вторых, у гибрида ТМ x АТ-3 у всех 20 растений пыльца оказалась высокофертильной и СДП не превышала 4%. Согласно же ранее полученным данным гибриды между ТМ и партеногенетической линией АТ характеризуются проявлением автономного эмбриогенеза в среднем с частотой 8,5% (Еналеева, Тырнов, 1995). Все это не исключает того, что состояние пыльцы и способность к апомиктичному развитию у кукурузы контролируются независимо.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 01-04-49385).

ЛИТЕРАТУРА

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Цитологическое проявление элементов апомиксиса у линии АТ-1 и ее гибридов // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Труды Междунар. симпозиума. Саратов, 1994. - С. 57-59.

Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Изд-во Саратовского ун-та. - 1989. - 160 с.

Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в антморфологическом методе // Апомиксис и цитэмбриология растений. Изд-во Саратовского ун-та. - 1983. - вып. 3. - С. 47-52

Титовец В.В., Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Цитозембриологическое проявление элементов апомиксиса у линии кукурузы АТ-3. 2001 (В печати)

Тырнов В.С., Еналеева Н.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР.- 1983.- 272. - N 3.- С. 722-725.

Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений// Успехи современной генетики. - М.: Наука.- 1967.- Вып.1. - С. 43-105.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Программа, методика, результаты. Саратов. Изд-во Саратовского ун-та.- 1978. - 224 с.

Enaleeva N.Kh., Tyrnov V.S. Cytological investigation of apomixis in AT-1 plants of corn// Maize Genetics Cooperation. Newsletter.- 1997.- 71.- P. 74-75.

Titovets V.V. Cytogenetical investigation of parthenogenetical maize line AT-3// Intern. apomixis conference APO 2001. Como. Italy. 2001.- P. 131.

УДК 575.224.234

МИКСОПЛОИДИЯ В ПОТОМСТВЕ ПОЛИГАПЛОИДА НЕГРИТЯНСКОГО СОРГО

М.И. Цветова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Постоянство числа хромосом – важнейшее свойство высших организмов, обеспечивающее передачу генетической информации в ряду поколений. Вместе с тем у растений как в дифференцированных тканях, так и в меристемах нередко имеются клетки с отклоняющимися числами хромосом. Наличие в меристематических тканях клеток с различными числами хромосом получило название миксоплоидия (Nemes, 1910) и отмечено в корешках, в верхушечных конусах нарастания, среди материнских клеток микроспор у многих культурных и дикорастущих растений (Кунах, 1980).

Безусловно, наибольшее значение имеют изменения чисел хромосом в клетках зародышевого пути, так как при этом возникает отличное от родителей потомство. Разные авторы термином "миксоплоидия" обозначают два разных цитогенетических явления: наличие в тканях растения клеток с числами хромосом, составляющими анеуплоидные ряды, либо клеток разных уровней пloidности. В данной работе были выявлены растения, имеющие ткани с различными, но кратными основному числами хромосом.

В литературе описаны растения, у которых в отдельных клетках или побегах произошло спонтанное удвоение хромосомного набора (Muntzing, Praken, 1041; Prakash et al., 1988; Rao, Nirmala, 1986). Изредка встречаются растения, у которых наблюдаются клетки с редуцированным числом хромосом (Rao, Nirmala, 1986; Малецкий, Малецкая, 1996; Raman, Krishnaswami, 1955).

Мы обнаружили изменения уровня пloidности в потомстве индуцированного колхицинированием аутотетраплоида сорго. К настоящему времени имеются немногочисленные сообщения о цитогенетической нестабильности в меристематических и спорогенных тканях в потомстве тетраплоидов, полученных с применением колхицина (Петрушина, 1975; Щербак, 1982).

При решении селекционных и генетических задач чрезвычайно важно достижение константности потомства, и поэтому нельзя пренебрегать вероятностью получения генетически нестабильного материала. В связи с этим цитогенетически нестабильное потомство выявленного полигаплоида негритянского сорго исследовалось в течение пяти поколений.

Материал и методы

Тетраплоиды у сортообразца Негритянское кремово-бурое к-3366/2 (*Sorghum nigricans* (Ruiz et Pavon) Snowden), были получены в результате обработки апикальных меристем проростков 0,2% —процентным раствором колхицина в течение 24 часов. Из пятого инбредного поколения тетраплоидов (C_5) в 1991 году в период созревания выделено полигаплоидное растение НТ12. В последующих поколениях изучалось его потомство, полученное за счёт самоопыления.

Исследуемые в данной работе растения с изменённым уровнем плоидности, были выделены на основании морфологических особенностей. Тетраплоиды данного сортообразца уступают исходным диплоидам по высоте и имеют укороченную, расширенную плохо озернённую метёлку с более крупными чешуями. В период цветения эти различия между тетраплоидами и диплоидами проявляются достаточно отчётливо, что позволило также обнаружить различия по плоидности между побегами у отдельных растений.

У исследуемых растений брали пыльцу потряхиванием цветущей метёлки над бумажным пакетиком и анализировали смесь пыльцевых зёрен (ПЗ) с цветущей части метёлки. Микроскопический анализ проводили на временных препаратах, окрашенных раствором Люголя; диаметры ПЗ измеряли с помощью окуляр-микрометра.

Подсчёт хромосом проводили в корневых меристемах, зафиксированных в ацето-алкоголе (1:3), окрашенных ацето-гематоксилином после предобработки в растворе монобромнафталина (Цветова, 1997).

Результаты и обсуждение

Полигаплоидное растение НТ 12 отчётливо выделялось среди тетраплоидов высотой и нормально озернённой метёлкой. Цитологический анализ подтвердил его диплоидную конституцию.

147 растений из потомства этого диплоида было изучено в поле. Среди них в период цветения по морфологии выделено 8 тетраплоидов, а также 2 растения, у которых, разные побеги по морфологическим признакам были диплоидными, либо тетраплоидными. На рис. 1 приведено схематическое изображение расположения метёлок разной плоидности на одном из таких химерных растений НСТ 41. У него отличались по плоидности не только различные побеги кущения, но и некоторые боковые метёлки второго порядка отличались по плоидности от несущего их побега первого порядка.

У выделенных растений был проведён анализ пыльцы. Ранее было показано, что диаметр абсолютного большинства ПЗ данного сортообразца лежит в пределах от 41,7 до 54,2 мкм, причём ПЗ, диаметр которых равен или

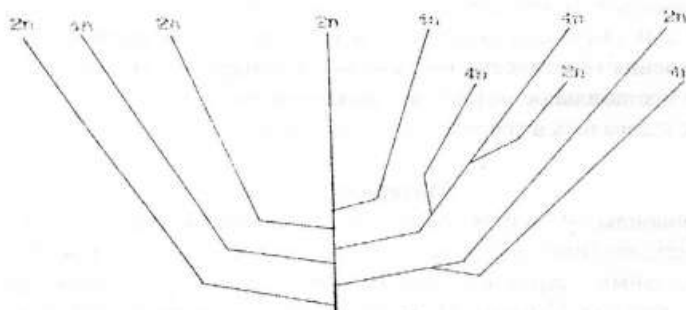


Рис. 1. Схема расположения побегов разной пloidности у химерного растения НСТ 41.

превышает большее из этих значений, встречаются у диплоидов очень редко. При этом, между размерами гаплоидных и диплоидных ПЗ у сорго отсутствует четко выраженная граница, и их диаметры совпадают в пределах 50,1-54,2 мкм (Цветова, 1997).

В исследуемом материале в пыльце метёлок, определённых как диплоидные (за исключением метёлки 8-3) относительное содержание ПЗ с диаметром 50,1 мкм и выше не превышало 10,0%, в то время как для ПЗ фенотипически тетраплоидных метёлок (за исключением метёлок 8-2 и 8-7) 50,1 мкм является нижней границей для диаметра.

Однако в некоторых случаях (метёлки NN 8-2, 8-3, 8-7) пыльца представляла собой смесь «нормальных» и крупных ПЗ (табл.1). У растения НСТ 14 (результаты анализа его пыльцы не вошли в табл. 1) в двух из двенадцати изученных метёлок были отмечены крупные стерильные и фертильные ПЗ, а в трёх - отмечены лишь крупные стерильные ПЗ (фертильные не обнаружены).

Таким образом, результаты анализа пыльцы подтвердили миксоплоидность исследуемых растений, заключение о которой сделали, основываясь на морфологических признаках.

В следующем поколении проведён цитологический анализ, который показал, что потомство диплоидных и тетраплоидных растений было константным, тогда как в потомстве миксоплоидов наблюдалось расщепление по пloidности (табл.2).

Цитологический анализ потомства окончательно подтвердил предположение о том, что различные метёлки растения НСТ 8 имели разную пloidность. У растения НСТ 41 имело место и расщепление по числу хромосом в потомстве одной метёлки (табл.2.). Почти в каждой семье (потомство одной метёлки) выявлены экземпляры с пloidностью, отличающейся от сибсов.

Таблица 1. Распределение пыльцевых зёрен в зависимости от диаметра в пыльце некоторых растений из потомства полигаплоида негритянского сорго

№ растения, метёлки	Плоидность по фенотипу	Диаметр пыльцевых зёрен**							
		37,6	41,7	45,9	50,1	54,4	58,5	62,6	66,8
2-7	2n	4,0	36,0	50,0	6,0	2,0	-	2,0	-
8-1	2n	6,0	40,0	48,0	4,0	2,0	-	-	-
8-3	2n	-	1,0	6,0	31,0	26,0	33,0	2,0	1,0
9-2	2n	10,0	62,0	24,0	4,0	-	-	-	-
10-4	2n	12,0	60,0	20,0	8,0	-	-	-	-
11-4	2n	8,0	40,0	44,0	8,0	-	-	-	-
13-3	2n	8,0	66,0	22,0	4,0	-	-	-	-
1-4	4n	-	-	-	28,0	18,0	42,0	8,0	4,0
8-2	4n	-	18,0	12,0	34,0	28,0	8,0	-	-
8-4	4n	-	-	-	13,9	23,3	46,5	11,6	4,6
8-7	4n	-	-	20,0	40,0	26,0	14,0	-	-
8-8	4n	-	-	-	24,0	30,0	44,0	2,0	-
8-9	4n	-	-	-	2,0	30,0	54,0	12,0	4,0

* В каждом образце измерено 50 - 100 пыльцевых зёрен.

** Принцип разбиения данных о диаметрах ПЗ на классы обусловлен ценой деления использованного в исследовании окуляр-микрометра, равной 8,35 мкм

В трёх следующих поколениях случаев расщепления по плоидности потомства, как отдельных растений, так и отдельных соцветий, обнаружено не было.

Наиболее вероятным механизмом возникновения полигаплоидного растения НТ 12 является партеногенетическое развитие редуцированной яйцеклетки тетраплоидного растения С4. Это явление у индуцированных нами тетраплоидов сорго встречается, по-видимому, редко, так как за несколько лет работы с тетраплоидными аналогами 4х сортов, проанализировав тысячи растений, мы обнаружили реверсию к диплоидному числу хромосом впервые. В литературе описан лишь один случай появления полигаплоида среди "сырых" аллотетраплоидов сорго (Duara, Stebbins, 1952).

Появление тетраплоидов в потомстве, полученном при самоопылении данного диплоидного растения, свидетельствует о наличии у него нередуцированных гамет. Аналогичное явление ранее было отмечено у ржи, где в потомстве полигаплоидов (реверсивных диплоидов по терминологии авторов) выявлены три- и тетраплоиды. В следующем поколении во время микроспорогенеза отмечены различающиеся по плоидности материнские клетки микроспор, что свидетельствует о возникновении миксплоидности на этапах развития, предшествующих мейозу (Машталер, Чеченева, 1975).

Таблица 2. Цитологический анализ потомства миксоплоидных растений НСТ 8 и НСТ 41

N растения, метёлки	Плоидность по фенотипу	Число растений в потомстве	
		2n	4n
8-1	2N	11	-
8-2	4n	-	6
8-3	2n	1	-
8-4	4n	-	1
8-5	2n	20	-
8-8	4n	-	8
8-9	4n	-	3
41-1	2n	4	1
41-2	4n	6	1
41-3	4n	1	8
41-4	4n	-	9
41-5	2n	24	-
41-6	2n	76	1
41-7	2n	72	2

Известно, что генетически различающиеся побеги образуются при возникновении мутаций на I - II этапах органогенеза. Мутационные события на более поздних стадиях онтогенеза ведут к возникновению более мелких секторов мутантных тканей в пределах побега, соцветия, пыльника (Шевченко, Гриних, 1981).

В нашем материале у растений НСТ 8 и НСТ 41 по плоидности различались побеги. В то же время выявлена миксоплоидность и в пределах отдельных метёлок.

Полученные данные указывают на то, что у исследованных растений нарушения в работе митотического аппарата клеток происходили в разные моменты онтогенеза, как и у описанного ранее химерного растения *Pennisetum americanum* (Rao, Nirmala, 1986).

К сожалению, представленные данные не позволяют сделать вывод о причинах возникновения миксоплоидности в исследованном материале. Но можно предположить, что здесь действуют механизмы, аналогичные тем, которые действуют у апомиктических растений, у которых некоторые авторы наблюдали нестабильность уровня плоидности в соматических тканях (Полумордвинова, 1984; Лебедева, 1985; Кашии и др, 2000), тем более, что для сорго свойственен апомиксис в его факультативном проявлении.

ЛИТЕРАТУРА

- Кашин А.С., Залесная С.А., Титовец В.В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботан.журн., 2000. - Т.85. - N 12. - С.13-28.
- Кунах В.А. Геномная изменчивость соматических клеток растений и факторы, регулирующие этот процесс // Цитология и генетика., 1980. -Т 14. - N 1. - С. 73-81.
- Лебедева С.К. Полиплоидия, анеуплоидия и миксоплоидия у мятлика лугового // Научно-техн. Биол. ВИРа., Л.: 1985. - Вып. 155 - С.39-40.
- Малецкий С.И., Малецкая Е.И. Самофертильность и агамоспермия у сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) // Генетика, 1996. - Т.32. - № 12. - С.1643-1650.
- Машталер С.Г., Чеченева Т.Н. Исследование потомства диплоидов ржи в тетраплоидной популяции. // Цитология и генетика, 1975.- Т. 9. - N 4.- С. 353-356.
- Петрушина М.П. Структурные мутации хромосом и общая фертильность у аутополиплоидов сахарной свёклы.// IV Всесоюзное совещание по полиплоидии.- Киев : Наукова Думка.- 1975.- С.94.
- Полумордвинова И.В. Применение методов цитологического и эмбриологического анализа в селекционной работе //Селекция овощных культур. М.: 1984. - С.87-95.
- Цветова М.И. Изучение закономерностей экспериментальной полиплоидии у сорго: автореф. дисс...канд. биол. наук. СПб. ВИР, 1997. - 16 с.
- Шевченко В.В., Гриних Л.И. Химерность у растений. М.: Наука, 1981. - 212 с.
- Щербак С.В. Особенности митоза автотетраплоидов риса// IV съезд ВОГИС. М. - 1982. - Ч.3. - 275 с.
- Duara B.N., Stebbins G.L.Jr. A polyhaploid obtained from a hybrid derivative of *Sorghum halepense* x *S. vulgare* var. *sudanense*.// Genetics.-1952.- 37.- P. 369 - 374.
- Muntzing A., Prakken R. Chromosomal abberations in rye populations// Hereditas. 1941. V.27. № 3/4. P.273-308.
- Nemec B. Das Problem der Befruchtungsvorgange und andere zytologische Fragen. Berlin : Borntraeger, 1910. 216 S.
- Prakash N.S.,I.akshmi N.,Harini I. A note on spontaneous mixoplpid Capsicum // Current Science. 1988. V.57. № 8. P.435-436.
- Raman V.S., Krishnaswami N. A chromosomal chimera in *S. halepense* (Linn.) // Indian J. of Agric.Sci. 1955. V.25. № 1. P.-50-54
- Rao P. N., Nirmala A. Chromosome numerical mosaicism in pearl millet (*Pennisrtum americanum* (L.) Leeke) // Can.J. Genet.Cytol. 1986. V.28. P.203-206

О ВОЗМОЖНОСТИ ОТБОРА НА ПАРТЕНОГЕНЕЗ У КУКУРУЗЫ СРЕДИ БЛИЗНЕЦОВ ПОЛОВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Ю.В.Смолякина

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Полиэмбриония может быть результатом партеногенеза и, следовательно, служить его маркерным признаком (Селиванов, Тырнов, 1976; Селиванов, 1983). Совершенно очевидно, если при гибридизации близнецы будут материнского типа, с наибольшей вероятностью можно предполагать их апомиктическое происхождение. Менее очевидна связь с апомиксисом в случае гибридной природы близнецов, поскольку они несомненно произошли в результате оплодотворения (полового процесса).

После создания партеногенетических линий кукурузы (Тырнов, Еналеева, 1983; Тугнов, 1997) появилась возможность для проведения опытов как бы моделирующих определенные ситуации в системах размножения растений, включая апомиксис.

Материал и методы

Для опытов использовали две линии кукурузы – АТ-1 и АТ-3, обладающих высокой способностью к редуцированному партеногенезу (Тугнов, 1997). Линия АТ-3 является производной от линии АТ-1 и, следовательно, обе они несут общие генетические факторы партеногенеза. Линия АТ-1 имеет пурпуровую окраску, определяемую генами *А В Р L R*. Линия АТ-3 имеет обычные зеленые листья и белые корни. Признаки линии АТ-1 доминантны по отношению к таковым линии АТ-3 и, следовательно, гибрид между этими линиями будет пурпуровым. Таким образом, у гибрида факторы партеногенеза будут в гомозиготном состоянии, а по окраске можно будет судить о гибридном (то есть половом) или партеногенетическом происхождении близнецов.

Полученные близнецы явно гибридного происхождения опыляли пыльцой Зародышевого маркера (ЗМ), несущего ген окраски зародыша - *R* *pnj:cudi*. Он проявляется как доминантный по отношению к окраске зародыша обеих линий - АТ-1 и АТ-3. Поэтому, несмотря на расщепление у гибрида АТ-3 x АТ-1, гибридное или партеногенетическое происхождение близнецов определялось достаточно надежно и просто.

Зерновки проращивали в кюветках на фильтровальной бумаге. Полиэмбрионы и гаплоиды выявляли по общепринятым для кукурузы методам (Хохлов, Тырнов, 1976).

Результаты и обсуждение

В скрещивании АТ-3 x АТ-1 выявлено 42 полиэмбриона. Большая часть близнецовых проростков была представлена диплоидами. Некоторые из них были в сочетании с гаплоидами материнского типа (Таблица). Судя по интенсивной пурпурной окраске большинства диплоидных близнецов, они были гиб-

ридного, а следовательно, полового происхождения. Вместе с тем, среди двоен типов $2n-2n$ и $2n-n$ выявлено по одному диплоидному растению явно матроклинного типа. Они нормально пылили, были самоопылены и в последующих трех поколениях сохраняли фенотип исходной линии АТ-3.

При опылении гибридных близнецов Зародышевым маркером вновь были выявлены диплоидные гибридные близнецы, а также гаплоидные близнецы материнского типа. Диплоиды материнского типа, полученные ранее, дали вновь лишь одно диплоидное матроклинное растение. То есть, тенденций к возрастанию склонности к нередуцированному партеногенезу не отмечено.

Встречаемость близнецов разной плоидности при использовании в скрещиваниях партеногенетических линий кукурузы

Сменной материал	Число полиэмбрионов	Типы полиэмбрионов и их число			
		$2n-2n$	$2n-n$	$n-n$	$n-2n-n$
АТ-3 x АТ-1 F1	42	25	11	4	2
($2n-2n$) x ЗМ	31	20	9	2	0
($2n-n$) x ЗМ	8	5	3	0	0

Происхождение таких матроклинных диплоидов и отсутствие усиления этого признака в их потомстве вероятнее всего связано с тем, что они произошли в результате спонтанной диплоидизации гаплоидов – явления нередко наблюдаемого у разных видов (Давоян, Тырнов 1976).

Интересным фактом является то, что даже гибридное происхождение близнецов может быть следствием партеногенеза. Механизм этого мы видим в следующем. Известно, что в зародышевых мешках изучаемых нами линий могут возникать дополнительные яйцеклетки или яйцеклеткоподобные синергиды (Тырнов, Еналеева, 1983; Еналеева, Тырнов, 1994; Тырнов и др., 2001; Еналеева, Тырнов, 1997). Со временем они выходят из состояния покоя и развиваются в гаплоидный спорофит. До выхода из состояния покоя такие яйцеклетки способны к оплодотворению, в силу чего и возникают близнецы гибридной природы. Из этого следует важный вывод о том, что при отборе на партеногенез не следует пренебрегать близнецами, даже если они явно гибридного происхождения. Это может оказаться особенно целесообразным, когда число исследуемых семян мало, чтобы выявились все типы полиэмбрионов, или когда ведется отбор у гибридов между партено- и непартеногенетическими формами, и частота полиэмбрионии в таком материале относительно низка.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 01-04-49385).

ЛИТЕРАТУРА

Давоян Н.И., Тырнов В.С. Закономерности диплоидизации гаплоидов // Гаплоидия и селекция. - М. Наука. - 1976. - С. 179 – 191.

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С. Цитологическое проявление элементов апомиксиса у линии кукурузы АТ-1 и ее гибридов // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Труды Междунар. симп. Саратов. - 1994. - С. 57 – 59.

Селиванов А.С. Многозародышевость семян и селекция. Саратов. Изд-во Саратовского ун-та, 1983. - 84 с.

Селиванов А.С., Тырнов В.С. Полиэмбриония и гаплоидия // Гаплоидия и селекция. - М. Наука, 1976. - С.77 – 87.

Тырнов В.С., Еналеева Н.Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Докл. АН СССР. 1983. - Т. 272. - №3. - С. 722 – 725.

Хохлов С.С., Тырнов В.С. Методы диагностики гаплоидов // Гаплоидия и селекция. М. Наука, 1976. - С. 14 – 25.

Enaleeva N.Kh., Tyrnov V.S. Cytological manifestation of apomixis in AT-1 plants of corn // MNL. 1997. Vol.71. p.74.

Tyrnov V.S. Producing of parthenogenetic forms of maize // MNL. 1977. Vol.71. p.73 – 74.

Tyrnov V.S., Smolkina Yu.V., Titivets V.V. Estimation of parthenogenesis frequency on the grounds of genetical and embryological data // MNL. 2001. Vol. 75. P. 56 – 57.

УДК 633.11"321":631.524.86 (470.44/47)

ИСТОЧНИКИ УСТОЙЧИВОСТИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ К ГРИБНЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

А.В. Бороздина, А.Е. Дружин, С.Н. Сибикеев, С.А. Воронина
Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

Яровая мягкая пшеница является одной из основных культур в Нижнем Поволжье. Один из путей повышения ее урожайности и качества зерна связан с созданием сортов, устойчивых к фитозаболеваниям - листовой ржавчине, мучнистой росе, пыльной и твердой головне. Эта задача может быть решена путем привлечения генов устойчивости от ее близких и отдаленных родственных видов. Особенно актуальной эта задача стала в последние годы, так как в связи с рядом нарушений технологии возделывания культуры резко возросло распространение таких заболеваний как пыльная (*Ustilago tritici* (Pers.) Jens.) и твердая головня (*Tilletia caries* (DC) Tul.) (Красавина, 1999; Дружин, 2000), спорынья (*Claviceps purpurea* Tul.) и др. (Павлова, 2000).

Резкое увеличение в последние годы посевов озимой пшеницы и появление сортов, как озимых, так и яровых, несущих транслокации с комплексами генов от ближайших сородичей пшеницы, несомненно, повлияло на фитосанитарное состояние региона. Кроме того, негативным фактором является отсутствие или крайне ограниченный набор сортов с комплексной устойчивостью к болезням.

Все это побудило нас провести данные исследования.

Материал и методика

В качестве материала для исследований ежегодно использовали более 900 сортов и линий яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L. – T.a.), полученных в результате внутривидовых, межвидовых и межродовых скрещиваний. Транслокации в интрогрессных линиях яровой мягкой пшеницы были перенесены из следующих видов: твердая пшеница (*Triticum durum* Desf. – T.d.); пырей удлиненный (*Agropyron elongatum* – A.el. – транслокация 7DL-7Le#1L с геном устойчивости к листовй ржавчине Lr 19), пырей промежуточный (*Agropyron intermedium* – A.int.-транслокация на хромосоме 6D мягкой пшеницы с геном LrAg¹ и неидентифицированная транслокация с геном LrAg²), культурная полба (*Triticum dicoccum* Schubl. – T.dc), персидская пшеница (*Triticum persicum* Vav. – T.persic), пшеница Вавилова (*Triticum vavilovii* Jakubz. – T.vav.), рожь посевная (*Secale cereale* var. *vulgare* Körn. – S.c.-транслокация 1BL-1RS с комплексом генов устойчивости к грибным заболеваниям: Lr26, Pm8, Yr9, Sr31).

Исследования проводили в севообороте: 1) черный пар, 2) яровая пшеница, 3) сорго + гречиха на опытном поле отдела генетики на участке общей площадью 3 га. Материал высевали сеялкой СФК-7. Делянки семи-рядковые, размер – 7 м², расстояние между делянками 60 см. В пяти опытах сорта и линии высевали в четырехкратной повторности, в остальных – в двукратной. 60 сортов и линий были высеяны и изучены в ручном посеве. Норма посева 400 семян на 1м². Уход за посевами состоял из рыхления междурядий, прополки и опрыскивания гербицидом 2,4-Д в фазу кущения. Уборку производили в один день комбайном Xere-1256.

Результаты

В годы исследований наблюдались следующие условия вегетации:

1999 г. – с начала июня и до созревания растений знойно-засушливый;

2000 г. – холодный (май) и влажный в первой половине вегетации (май – июнь), жаркий и засушливый во второй половине (июль – август). В период цветения отмечены сильные ливневые дожди;

2001 г. – влажный в первой половине вегетации. Средняя температура воздуха в пределах среднесноголетних значений. В фазу цветения пшеницы отмечалась знойно-засушливая погода.

Результаты неоднократного осмотра всех без исключения делянок яровой пшеницы представлены в таблице.

Наибольшее количество восприимчивых к спорынье генотипов в 2000 году оказалось в группе линий яровой мягкой пшеницы с транслокациями от *A.elongatum*, *T.durum*, и *S. cereale*. Степень поражения этих линий была на порядок выше таковой тех линий, в родословной которых не участвовала рожь – *S. cereale* (Крупнов, Бороздина, 2001).

В 2001 году число пораженных спорыньей интрогрессных линий с комбинациями генного материала от *A.elongatum*, *T.durum* и *S.cereale* оказалось значительным, хотя отмечено явное увеличение количества пораженных ли-

ний, содержащих и другие различные комбинации чужеродного генетического материала (табл.).

Что касается реакции на пыльную головню, то больше всего пораженных линий было в группе растений, не имеющих транслокации. Это явление отмечено как в 2000г., так и в 2001г. В 2001г. явно было меньше пораженных линий, что обусловлено неблагоприятными условиями для заражения в предыдущем году.

Реакция линий и сортов яровой мягкой пшеницы на естественное заражение их спорыньей (Ср), пыльной (Ut) и твердой головней (Вт).

Донор транслокаций	Изучено генотипов											
	2000 г.						2001 г.					
	Всего	Из них устойчивых к:				Всего	Из них устойчивых к:					
		Ср		Ut			Ср		Ut		Вт	
абс		%	абс	%	абс		%	абс	%	абс	%	
T. aestivum (вид-рецидивент)	49	0	0	18	36,7	52	13	25	19	36,5	0	0
T. d.	25	0	0	6	24,0	20	1	5	4	20	6	30
T. dc.	21	0	0	5	23,8	4	1	25	1	25	0	0
A.el.	306	2	0,7	63	20,6	392	61	15,6	35	8,9	15	3,8
A. int.	6	0	0	3	50	17	4	23,5	3	17,6	0	0
S.c.	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
T.d.+A.el.	383	3	0,8	60	15,7	323	53	16,4	34	10,5	10	3,2
T.d.+A.el.+ A.int.	36	0	0	6	16,7	55	7	12,7	4	7,3	2	3,6
T.d.+T.d.c.+ A.el.	4	0	0	0	0	12	4	33,3	0	0	0	0
T.d.+T.persic.	9	0	0	1	11,1	8	1	12,5	1	12,5	0	0
A.el.+A.int.	20	0	0	4	20	16	2	12,5	2	12,5	0	0
T.d.+A.el.+ S.c.	12	1	8,3	0	0	15	4	26,7	1	6,7	0	0
T.vav.+T.dc.+A.e	1	0	0	0	0	6	1	16,7	0	0	0	0
T.d.+A.int.	11	0	0	1	9,1	1	1	100	1	100	0	0
T.vav.+	7	0	0	2	28,6	9	1	11,1	1	11,1	0	0

A.el.												
A.el.+S.c	14	0	0	4	28,6	3	2	66,7	0	0	0	0
T.dc.+T.d.	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T.d.+T.d.c.+S.c.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	907					935						

Анализ полученных данных показал, что устойчивостью к пыльной головне обладают линии, несущие следующие комбинации транслокаций: T.d.+A.el. (Л 2040, Л 164); T.d.+A.el.+A.int (Л 810/94); T.d.+T.persic.(Л589/94); T.d.+A.el.+ S.c. (Л 894/94, Л 255/93). Эта закономерность наблюдалась в оба года исследований.

На естественном инфекционном фоне пыльной головни наиболее сильно поразились линии, содержащие транслокации от *A. elongatum* и *A. intermedium* (>0,3%), хотя в комбинации с другими источниками чужеродной генетической информации они показывали высокий уровень устойчивости (Druzhin and et., 2001).

Анализ изучаемых линий по устойчивости к твердой головне показал, что наибольшее число восприимчивых генотипов отмечено в группах несущих транслокации от *A.elongatum* и *T. durum*, а также комбинаций T.d.+A.el. и T.d.+A.el.+ A.int.

Интересно, что сочетание генного материала от T.d.+A.el. и T.d.+A.el.+ A.int. в генотипе мягкой пшеницы обеспечивает устойчивость к одним заболеваниям, в частности, к пыльной головне, и в то же время обуславливает восприимчивость к другим, например, к твердой головне. Данное явление наблюдается у линии Л894 (Дружин, Воронина, не опубли.) Линии, сочетающие устойчивость к трем изучаемым заболеваниям, встречаются значительно реже. Наибольшее их количество отмечено в группе линий, содержащих комбинацию транслокаций T.d.+T.persic., например, линия Л 589/94.

Все вышеизложенное свидетельствует о том, что довольно трудно сочетать в одном генотипе устойчивость к нескольким заболеваниям, к тому же комбинация в одном генотипе нескольких генов устойчивости может привести к снижению урожайности зерна. Это явление отмечалось ранее (Шехурдин, 1936; Крушов, 1996) при создании сортов яровой пшеницы устойчивых к пыльной головне, хлебному стеблевому пилюльцику, листовой ржавчине.

Авторы выражают благодарность В.А. Крупнову, Т.В. Калининской и Т.Д. Голубевой за помощь в проведении исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Вавилов Н.И. Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. –М.: Наука, 1986. –520с.

Дружин А.Е. Источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к пыльной головне в Нижнем Поволжье. // Автореф. дис. ... канд. биол. наук., 2000 – 22с.

Красавина Е.А. Головня: опасная тенденция сохраняется. // Защита и карантин растений. – 1999. - № 4. – С. 10-11.

Крупнов В.А., Бороздина А.В. Спорынья на яровой пшенице в Нижнем Поволжье. // Агро XXI. – 2001. – С. 8-9.

Крупнов В.А. Проблемы генетики пшениц. // С.-х. биология. – 1996. – С. 150-156.

Павлова В.В. Спорынья – результат плохого хозяйствования. // Агро XXI, 2000, № 7. – С. 4-5.

Шехурдин А.П. Селекция яровой пшеницы на устойчивость к пыльной головне и бурой ржавчине. // Селекция и семеноводство. – 1936. - № 1. – С. 19-24.

Druzhin and et. Influence of the alien chromatin on a defeat of the spring bread wheat loose smut. // Ann. Wheat Newslett. K.S., USA. - 2001. - v. 47. – P.137.

УДК 663.111:575.21

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ОКРАСКИ ЗЕРНА ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Д.П. Соловов, В.А. Крупнов

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства

Во многих регионах нашей страны и, в частности, в Саратовской области в некоторые дождливые годы (1974, 1976, 1978, 1990, 1993 гг. и др.) наблюдается прорастание зерна пшеницы на корню или в валках.

Прорастание зерна является одной из основных причин значительного снижения урожайности зерна и ухудшения его посевных и особенно технологических свойств. К прорастанию на корню склонны многие районированные сорта (Могилевцева, Юферова, 1968; Беркутова, 1970, 1991; Неттевич, 1976; Логинов, Душкин, 1977; Логинов, Душкин, 1979;).

Большинство авторов считает, что на склонность к прорастанию на корню значительно влияет окраска зерна (Пухальский и др., 1986). Различия между краснозерными и белозерными формами обусловлены одним-тремя генами, при этом установлено, что краснозерность является доминантным признаком. Эти гены (R-гены) локализируются в длинных плечах хромосом 3 группы - 3A (R2), 3B (R3), 3D (R1). У белозерных линий все аллели находятся в рецессивном состоянии (rr). R-гены наследуются независимо друг от друга и оказывают кумулятивное действие на окраску зерна (Филипченко, 1979; Генетика культурных растений, 1986). Вместе с тем, встречаются упоминания о значительно большем числе R-генов, как пшеницы, так и чужеродных (McIntosh et al, 1998).

Замечены определенные различия между сортами пшеницы разных регионов по частоте встречаемости R-генов (Пухальский, 1984).

Влияние R-генов на продолжительность покоя объясняют по-разному. По

мнению одних исследователей, гены окраски зерна сцеплены с генами устойчивости к предуборочному прорастанию, а сами не влияют на этот признак (Коваль и др., 1991). Большинство же авторов считает, что R-гены имеют плейотропный эффект и оказывают влияние не только на окраску зерна, но и на продолжительность периода покоя. Накопление пигментов к моменту перехода от молочной к полной спелости блокирует ферментативную систему, способствующую прорастанию зерна, в результате чего прорастания не происходит. Выявлен ряд химических соединений (типа флавоновых), содержащихся в пигментном слое, которые либо сами ингибируют прорастание зерна, либо являются предшественниками таких ингибиторов. Подтверждением этому служит тот факт, что при отсутствии окраски зерно может прорасти в фазе молочной спелости, то есть, до наступления периода покоя.

Имеются данные, что пигментный слой зерновки не только ингибирует соответствующие ферментативные системы, но и препятствует проникновению воды и воздуха в зерновку вследствие плотного размещения пигментных телец под оболочкой. После прохождения определенного периода покоя часть телец разрушается, и целостность пигментного слоя нарушается, что способствует проникновению влаги и воздуха в зерно и его прорастанию (Гуринович, Абрамова, 1970).

Нашей задачей было исследовать количество R-генов в некоторых сортах и перспективных линиях яровой мягкой пшеницы.

Материалом служили сорта и перспективные линии саратовской селекции: красnozерные - Добрыня (Л 1089), Л 503, Л 505, Саратовская 58, Л 2032, Л 2032/Прохоровка, Л 164, Л 540 и белозерные - Белянка (Л 400 Lr), Л 2040, а также красnozерные сорта селекции Ершовской опытной станции - Прохоровка и Ершовская 32.

Материал высевали в несколько сроков для того, чтобы согласовать фазы цветения у сортов и линий с разной продолжительностью периода вегетации.

Посев производился в полевых условиях в грядки шириной 120 см (по 24 семени в ряд на глубину 5 см) и длиной 50 м. Расстояние между рядками - 20 см.

В качестве материнских выбирали растения с крупными колосьями. Кастрацию проводили до момента созревания пыльников. Сначала удаляли недоразвитые колоски в нижней и верхней частях колоса, затем - центральные цветки в оставшихся колосках, потом пинцетом осторожно вынимали пыльники из каждого цветка. Колос закрывали изолятором, на котором указывали дату кастрации. Опыление проводили через два-три дня при помощи пинцета. На изоляторе обозначали комбинацию скрещивания и дату опыления. Через день опыление повторяли.

Изучение потомства F_1 от каждого колоса проводили в зимний период в теплице. Зерна высевали в сосуды с почвой объемом пять литров, по пять - десять семян в каждый. Растения выращивали при колебаниях температуры от 25°C (в теплые дни) до 15°C (в холодные ночи). Используя подсветку ртутными лампами, световой день продлевали до 16 часов. Каждое растение F_1 убирали отдельно.

Расщепление по цвету в F_2 некоторых сортов и линий яровой мягкой пшеницы.

№	Мать		Отец		Растений			χ^2	Расщепление	количество генотипов
	Сорт, линия	Окраска зерна	Сорт, линия	Окраска зерна	Всего	В том числе Красно-зерные	Бело-зерные			
1	Л 2040	бел	Л 2032	кр	163	127	36	0,74	3:1	1
2	Л 2040	бел	Л 540	кр	123	86	37	1,69	3:1	1
3	Белянка	бел	Добрыня	кр	131	104	27	1,35	3:1	1
4	Добрыня	кр	Белянка	бел	113	88	25	0,50	3:1	1
5	Белянка	бел	Л 2032/Прох	кр	98	79	19	1,65	3:1	1
6	Белянка	бел	Л 164	кр	82	68	14	2,75	3:1	1
7	Л 164	кр	Белянка	бел	40	28	12	0,53	3:1	1
8	Беляшка	бел	Л 503	кр	126	97	29	0,27	3:1	1
9	Белянка	бел	Ершов. 32	кр	114	106	8	0,12	15:1	2
10	Белянка	бел	Сар. 58	кр	154	148	6	1,46	15:1	2
11	Белянка	бел	Л 505	кр	120	97	23	2,18	3:1	1
12	Белянка	бел	Прохоровка	кр	184	175	9	0,58	15:1	2

Число степеней свободы = 1

Критический $\chi^2 = 3,84$

Гибриды F₂ выращивались в полевых условиях. Потомство каждого растения анализировалось отдельно.

Определение окраски зерна производилось визуально. В сомнительных случаях зерна обрабатывались 5%-ным раствором NaOH, после чего белые зерна приобретали желтоватую окраску, а красные – темно-коричневую.

Для определения количества генов окраски (R-генов) среди соргов и линий яровой мягкой пшеницы проведено 12 комбинаций скрещиваний (в том числе рецiproкных). Подсчет расщепления по цвету производился в F₂.

Математическая обработка проводилась с использованием пакета прикладных программ "Agros".

Как следует из полученных данных (см. табл.), из 10 изученных сортов и перспективных линий яровой мягкой пшеницы 7 - имеют расщепления 3:1, то есть, содержат один R-ген. Ими оказались: Добрыня, Л 503, Л 505, Л 2032, Л 540, Л 2032, Прохоровка и Л 164. Остальные 3 сорта - Ершовская 32, Саратовская 58 и Прохоровка расщеплялись в соотношении близком к 15:1, следовательно, содержали в своем генотипе 2 R-гена. Значения χ^2 для каждого расщепления подтверждают достоверность сделанных выводов.

ЛИТЕРАТУРА

Беркутова Н.С. Изменчивость структуры зерна некоторых сортов пшеницы. // Научные труды [НИИСХ центральных районов Нечерноземной зоны]. - 1970.-Т.1. - Вып. 25.- С.39-44.

Беркутова Н.С. Методы оценки и формирования качества зерна. М.: Росагропромиздат. - 1991. - 206 с.

Генетика культурных растений: зерновые культуры / ВАСХНИЛ; Под ред. Кобылянского В.Д., Фадсевой Т.С.- Л.: Агропромиздат. Ленингр. Отд-ние, 1986.-264 с.

Гуринович О.И., Абрамова З.В. Особенности анатомического строения периков зерновок пшеницы в связи с продолжительностью периода их послепослеуборочного дозревания. // В кн: Внутривидовая и межвидовая гибридизация картофеля и пшеницы. [Записки Ленинградского СХИ].- Л. -1970.-Т.139.-Вып 1.-С. 99-114.

Коваль С.Ф., Ермакова М.Ф., Попова Р.К. Сравнительное изучение краснозерных и белозерных линий яровой пшеницы. // Изогенные линии культурных растений. Сборник статей по материалам Первого Всесоюзного совещания по использованию изогенных линий в селекционно-генетических экспериментах (Новосибирск, 27-29 марта 1990). Новосибирск: 1991.-С. 140-148.

Логинов Ю.П., Душкин В.М. Семеноводство белозерных сортов пшеницы. // Уральские нивы. - 1979. - №8. - С. 24-25.

Могилевцева Н.А., Юферова А.И. Об изменении стекловидности зерна пшеницы при уборке. // Сборник научных работ [Сибирский НИИСХ]. -1968.- №14.-С. 108-110.

Негтевич Э.Д. Яровая пшеница в нечерноземной зоне. М.: Россельхозиздат. -1976. - 220 с.

Пухальский В.А. Число генов окраски зерна у сортов яровой мягкой пше-

пшеницы (*Triticum aestivum* L.) // Генетика. - 1984. - Т.20 - №3 - С. 457-462.

Пухальский В.А., Максимов И.Л., Черемисова Т.Д. Генетические ресурсы селекции озимой пшеницы на устойчивость к предуборочному прорастанию зерна. // Доклады ВАСХНИИ. - 1986. - №2 - С. 15-17.

Филипченко Ю.А. Генетика мягких пшениц. М.: Наука. - 1979. - 311 с.

McIntosh R.A., Hart G.E., Devos K.M., Gale M.D. and Rogers W.J. Catalogue of Gene Symbol for wheat. // Proceedings of the 9th International wheat Genetics Symposium. - 1998. - №5. P. 15-20.

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.5 : 51.163 : 585.8

К ВОПРОСУ О ВИДЕ И ЕГО СТРУКТУРЕ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ

А.С.Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Вид - качественный этап эволюции, наименьшая неделимая генетически устойчивая система в живой природе с многоуровневой иерархией. Так как истинно генетически устойчивыми системами в синтетической теории эволюции считаются биологические виды, то и под видообразованием чаще всего понимается процесс образования именно таких видов. Биологический вид - совокупность популяций амфимиктичных особей, способных к скрещиванию с образованием плодового потомства, населяющих определённый ареал, обладающих рядом общих морфофизиологических признаков и репродуктивно изолированных от других таких же групп особей (Яблоков, Юсуфов, 1989).

У апомиктов возникают большие сложности с приложением категории вида. Удовлетворительно решить проблему вида у них до последнего времени не удаётся. Реальность вида у апомиктичных растений исследователи чаще всего не признают (Babcock, Stebbins, 1938; Комаров, 1940; Gustafsson, 1946-47; Stebbins, 1950; Тихомиров, 1967; Grant, 1981), либо признают с целым рядом оговорок (Baga et al., 1999). И хотя это касается, прежде всего, облигатных апомиктов, проблема реальности вида не менее остро стоит и в отношении факультативно апомиктичных форм агамных комплексов, у которых видовая проблема может быть решена только частично (Grant, 1981). Распад видовой организации и при факультативном апомиксисе налицо. Так что становящееся всё более очевидным отсутствие в природе облигатно апомиктичных форм не снимает остроты вопроса о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах.

Вместо категории биологического вида в отношении таких групп применяют категорию микровида. При этом микровиды определяются как популяции, принадлежащие преимущественно к унипарентальным группам растений, в общем довольно однородным и лишь незначительно отличающимся одна от другой морфологически (Grant, 1981). Но при таком определении понятия микровида приложение этой категории ко всем апомиктичным формам вряд ли можно считать удовлетворительным или универсальным. Ведь одна из характерных черт, свойственная таким формам, - их разноуровневость. Ранг апомиктичных форм варьирует от локальных микровидов, по размеру действительно не превышающих размеры локальной популяции и слабо морфологически раз-

личающихся, до широко распространённых апомиктических форм, отчётливо обособленных по комплексу морфологических признаков. Этот факт указывает на то, что термином «микровид» в приложении к апомиктам охватывается целый ряд таксономических форм. Поэтому видится необходимым вернуться к попытке Турессона (Turesson, 1926, 1929) разработать систему единиц классификации апомиктических форм, аналогичную системе внутривидовых таксонов различного ранга, разработанной в отношении структуры биологического вида.

Многочисленность и разноуровневость апомиктических форм в агамных комплексах является следствием постоянно идущего в них интенсивного сальтационного (прежде всего, синтезогенетического) формообразования. Интенсификации формо- и видообразовательного процесса у покрытосеменных способствует именно дестабилизация половой системы семенного размножения и установление динамического равновесия амфи- и апомиксиса (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998). Виды с такой равновесной системой размножения обретают способность повышать морфофизиологический уровень и потенциал формообразования, а благодаря гибридогенезу - вовлекать в орбиту формообразовательного процесса виды того же или других родов. Гибридогенез, полиплоидия и иные сальтационные изменения генома и приводят при этом к созданию сложного комплекса форм, носящего название агамного комплекса. При этом формы в агамном комплексе в силу разновременности их возникновения, различной степени морфологической обособленности, а также различной степени приспособленности и жизнеспособности оказываются разноуровневыми. Наиболее морфологически отличные, приспособленные и конкурентоспособные постепенно расширяют свой ареал, превращаясь, таким образом, в хорошо отдифференцированные апомиктические формы с большим ареалом распространения. Переход таких форм на любом этапе становления от равновесного состояния апо-амфимиксиса к облигатному половому воспроизводству означал бы превращение их в настоящие биологические виды.

При этом очевидно, что облигатно половые виды агамных комплексов – несомненно, настоящие биологические виды, но апомиктические – это промежуточные формы, находящиеся в состоянии интенсивного становления и в силу этого генетически неустойчивы. Поэтому, по нашему мнению, они в принципе до конца неопределимы в отношении их числа, границ их ареалов и совокупности диагностирующих признаков. Стабилизация же форм на уровне биологических видов как генетически устойчивых систем возможна только при возврате к облигатно половому воспроизводству, так как высокий уровень панмиксии имеет первостепенное значение для поддержания морфологического единства, а, значит, и единства вида. В противном случае неизбежно происходит увеличение разнообразия форм и распад видовой структуры. Это вынуждает признать, что и морфологическая концепция вида, призванная снять трудности в приложении категории вида ко всем формам живого (Гриценко и др., 1983), не может решить до конца вопрос о реальности вида у апомиктов или об определении видов как таксономических единиц в естественных агамных комплексах. На наш взгляд он в принципе у них не разрешим по причине интенсивно иду-

шего формообразовательного процесса сальтационного характера и, как следствия, неизбежного распада единства структуры вида.

Но увеличение изменчивости сальтационного характера вовсе не означает мгновенности образования форм и видов в окончательном варианте. Как и в отношении аллопатрического видообразования, теория которого на сегодняшний день наиболее полно разработана, в отношении любых иных типов видообразования (в том числе и сальтационного) справедливо представление о многостадийности этого процесса. Различия состоят лишь в длительности протяжения той или иной стадии образования вида и, прежде всего, в скорости прохождения начальных стадий дивергенции. При этом стадийность становления вида выражается в последовательном возрастании ранга таксономической формы. Формообразовательный процесс, суть которого состоит в образовании внутривидовых таксонов различного ранга (Тимофеев-Ресовский и др., 1977), и приводит к образованию новых видов, а внутривидовые таксоны различного ранга есть последовательные стадии видообразования (Майр, 1947; Грант, 1991).

В качестве внутривидовых таксонов у бипарентально размножающихся растений обычно выделяют (в порядке возрастания категории) биотипы, популяции, экотипы и подвиды (рис. 1а). (Яблоков, Юсуфов, 1989).

Под биотипом понимают недолговечные группы особей внутри популяции, объединённые более тесным генетическим родством, то есть, элементарную структуру популяции, внутри которой реально в течение одного поколения происходит обмен генами (Воронцов, 1999).

Под популяцией обычно понимают совокупность особей определённого вида, в течение достаточно длительного времени (большого числа поколений) населяющих определённую территорию, внутри которой практически осуществляется та или иная степень панмиксии, нет замстных изоляционных барьеров и которая отделена от соседних таких же совокупностей особей данного вида той или иной степенью давления тех или иных форм изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). При этом, как следует из приведённых выше определений, ни биотипы, ни популяции не характеризуются морфологическими отличиями друг от друга, если они принадлежат к одному экотипу или подвиду.

Под экотипом понимают таксономическую категорию, применяемую для обозначения хорошо обособленных в экологическом, а иногда и морфологическом отношении групп организмов внутри вида или подвида (Словарь..., 1984). Таким образом, основным критерием выделения экотипа является не морфологическая, а экологическая обособленность.

Под подвидом понимают таксономическую категорию, объединяющую совокупность особей, являющихся частью видовой группы, и представленную географически обособленными популяциями, в которых все или большинство особей отличаются одним или несколькими морфологическими признаками от особей других популяций того же вида (Словарь..., 1984). Обязательным критерием выделения подвида является не только его географическое обособление, но и обособление по одному или нескольким морфологическим признакам.

Но в отношении апомиктических форм в силу свособразия у них формообра-

звательного процесса¹ эта градация на внутривидовые таксоны оказывается неприменимой. Однако и свести всё к понятию «микровида» в силу очевидной разноразмерности апомиктических форм неоправданно. Поэтому видится целесообразным использование для этих форм иной градации на внутривидовые таксономические единицы как стадии образования новых видов. Наряду с категорией микровида мы предлагаем использовать в отношении их дополнительно категории «раса», «форма видовой ранга», «локальный микровид» и «полувид» (агамный вид) (рис. 1б). Часть из этих понятий, такие как форма видовой ранга или полувид, довольно широко используются в зоологической литературе. В приложении к апомиктическим формам, на наш взгляд, они являются промежуточными по рангу между соответствующими таксономическими категориями половых видов. Так, раса занимает промежуточное положение между биотипом и популяцией, локальный микровид – между популяцией и экотипом, микровид – между экотипом и подвидом, полувид – между подвидом и видом.

Под расой у апомиктов мы предлагаем понимать совокупность морфологически неразличимых особей, отличающихся от других либо уровнем пloidности, либо независимостью актов гибридогенеза. По положению эта таксономическая категория выше биотипа, так как в пределах её в течение одного поколения может не происходить реальный обмен генами в силу более слабой, чем у половых форм, выраженности панмиксии, либо обмен генами вообще может не иметь места. Но она не дотягивает и до категории популяции, ибо в отличие от популяций различные расы могут занимать одну и ту же территорию, сливаясь или не сливаясь между собой в ряду большого числа поколений.

В соответствии с вышеприведенным определением, апомиктический микровид занимает положение между экотипом и подвидом. Под апомиктическим микровидом, на наш взгляд, следует понимать хорошо обособленные в экологическом отношении апомиктические формы, представляющие собой популяцию (локальный микровид) или совокупность популяций², отличающуюся от других таких совокупностей одним или несколькими морфологическими признаками. Под полувидом понимают популяции, которые приобрели некоторые, но ещё не все свойства вида; фактически это – пограничные случаи между видами и подвидами (Майр, 1974). У апомиктов полувиды – это, на наш взгляд, географически обособленные апомиктические формы, занимающие большой ареал распространения и хорошо отличающиеся от других полувидов комплексом мор-

¹ Это своеобразие заключается, прежде всего в двух прямо противоположных тенденциях, имеющих место при геметофитном апомиксисе: размывании границ между таксономическими единицами за счёт интенсивного гибридогенеза, - с одной стороны, - и сальтационном возникновении большого числа морфологически в разной степени обособленных друг от друга форм, - с другой

² в силу обязательной факультативности апомиксиса и сохранения за счёт этого, по крайней мере, частичной панмиксии апомикты хоть и слабо, но обязательно интегрированы в популяции. Но так как у апомиктов при этом даже соседние популяции зачастую незначительно, но отличаются морфологически друг от друга, может быть, их оправданнее называть не популяциями, а локальными микровидами

фологических признаков. Синонимичным понятию полувид логично использовать термин «агамный вид» (*agamospecies*), предложенный в своё время Турресоном и широко используемый в современной ботанической литературе, правда, чаще всего только в качестве синонима понятия микровид.

В соответствии с вышеприведёнными определениями мы предлагаем для апомиктичных форм принять следующую градацию (в порядке возрастания) внутривидовых таксонов, находящихся в стадии становления: раса - локальный микровид, - микровид - полувид, или агамный вид.

Характерной особенностью апомиктов является то, что у них, с одной стороны, каждый клон, и уж тем более популяция или микровид в силу низкого потока генов и возможности сохранять в ряду поколений сальтационную изменчивость (морфологическую обособленность разной степени) тяготеют стать формой видového ранга. А, с другой, - за счёт возможности преодоления барьера репродуктивной изоляции любого уровня при гибридизации между формами различной степени родства, апомикты в состоянии дать начало форме видového ранга гибридогенного происхождения. Под формой видového ранга понимаются формы, которые по одним показателям уже являются видами, а по другим - ещё не могут быть названы таковыми (Завадский, 1968).

Зачастую в агамном комплексе полувиды связаны между собой промежуточными формами гибридогенного происхождения, так что границы между ними оказываются сильно размытыми вторичной гибридизацией. Для разрешения этой ситуации в своё время было предложено понятие «сингамеон», под которым понимают комплекс полувидов, связанных между собой гибридизацией (Grant, 1981). Синонимами сингамеона являются понятие «надвид» (Майр, 1974), а также используемые именно в отношении апомиктичных групп растений понятия «компиловид» (Wet de, Harlan, 1970), «видовой комплекс», «сборный вид», или «видовой агрегат» (*species aggregata*) (Шляков, 1989).

В агамном комплексе в рамках одного компиловида или секции, как правило, в большом количестве одновременно встречаются все вышеуказанные внутривидовые таксоны. Кроме того, зачастую имеется более или менее широкий набор промежуточных форм, представляющих собой междвидовые или межсекционные гибридогенные производные с неустойчивым морфотипом. Однако дифференциация на апомиктичные формы различного ранга внутри компиловида охватывает не только морфологический, но и экологический, а зачастую и географический уровни. В противоположность этому, как показывают наши наблюдения на примере *Pilosella*, *Hieracium*, *Chondrilla*, активно гибридизирующие между собой апомиктичные и половые формы относятся к разным компиловидам и секциям, но экологически не обособлены. Зачастую на больших пространствах они вообще не встречаются автономно друг от друга. Так что в агамном комплексе размытыми оказываются границы не только между микровидами, но и между компиловидами или секциями.

(а)

(б)

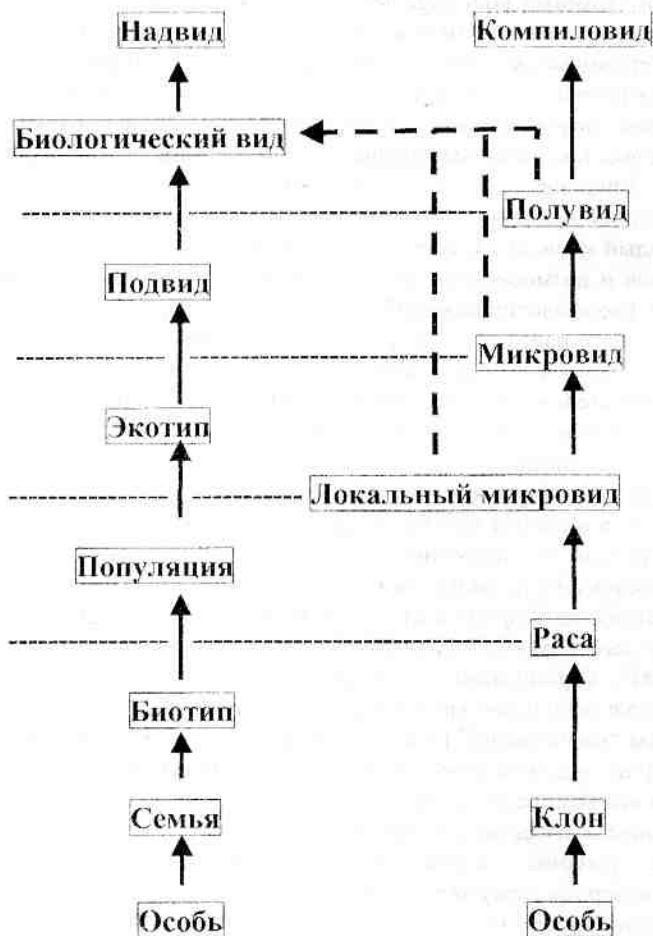


Рис. 1. Схема строения биологического (из А.С. Барапова, 1986; с изменениями цитир по: Яблоков, Юсуфов, 1989) (а) и агамного (б) видов как многоуровневой системы у покрытосеменных. Жирными сплошными стрелками показано направление возрастания ранга внутривидовой категории. Жирной пунктирной стрелкой показано превращение апомиктической формы в биологический вид в случае перехода к облигатно половому воспроизводству. Тонкой пунктирной линией показаны промежуточные уровни между таксономическими категориями биологического вида. Большая часть таксономических категорий агамного вида занимает промежуточное положение по рангу между соответствующими таксономическими категориями биологического вида

Из вышеизложенного следует, что даже при факультативном апомиксисе из-за интенсивного формообразования, разрушающего видовую структуру, настоящие биологические виды не имеют места. Высшей формой видového ранга у них является полувид или агамный вид. Условием трансформации апомиктического полувида в биологический вид является возврат его к облигатно половому воспроизводству.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 00-04-49376), ГНТИ «Фундаментальные исследования высшей школы... Университеты России» (проект № 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронцов Н.Н. Развитие эволюционных идей в биологии. - М.: Издат отдел УНЦ ДО МГУ, Прогресс-Традиция, АБФ, 1999. - 640 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. - М.: Мир, 1991. - 486 с.
- Грищенко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М. Концепция вида и симпатрическое видообразование. - М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. - 192 с.
- Завадский К.М. Вид и видообразование. - Л.: Наука, 1968. - 404 с.
- Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол., 1998. - Т. 59. - № 2. - С. 171-191.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. - Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1993. - 196 с.
- Комаров В.Л. Учение о виде у растений. - Л., 1940. - 212 с.
- Майр Э. Систематика и происхождение видов. - М.: Иностран. лит-ра, 1947. - 504 с.
- Майр Э. Популяции, виды и эволюция. - М.: Мир, 1974. - 460 с.
- Словарь ботанических терминов. - Киев: Наук. думка, 1984. - 308 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. - М., 1977. - 297 с.
- Тихомиров В.Н. Некоторые особенности систематики облигатных апомиктов на примере рода *Alchemilla* L. // Совещание по объёму вида и внутривидовой систематики. - Л., 1967. - С. 60-61.
- Шляков Р.Н. Ястребиночка - *Pilosella* Hill. // Флора Европейской части СССР. - Л., 1989. - Т.8. - С. 300-377.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. - М.: Высш. шк., 1989. - 335 с.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington. 1938. - Carnegie Inst. Publ. N 504. - 199 p.
- Bara I.I., Pavel A., Surugiu C.I. Apomixis, Species and Evolution // Apomixis Newsletter. 1999. N 11. P. 4-5.
- Grant V. Plant speciation. 2nd ed. New York, 1981. 563 p.
- Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt.I-III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Bd. 42, S. 1-68; 1947. Bd. 43. S. 69-370.

Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Turesson G. Studien über *Festuca ovina* L. I. Normalgeschlechtliche, halb- und ganzvivipare Typen nordischer Herkunft // *Hereditas*. 1926. Bd. 8, H. 1-2. S. 161-206.

Turesson G. Zur Natur und Regrenzung der Arteinheiten // *Hereditas*. 1929. Bd. 12, H. 3. S. 323-334.

Wet De J.M.J., Harlan J.R. Apomixis, polyploidy and speciation in *Dichanthium* // *Evolution*. 1970. Vol. 24, № 2. P. 270-277.

УДК 582.5 : 51.163 : 585.8

О МЕХАНИЗМЕ ОБРАЗОВАНИЯ ВИДОВ ПРИ ГАМЕТОФИТНОМ АПОМИКСИСЕ У ЦВЕТКОВЫХ

А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В пределах агамных комплексов формообразование зачастую носит очень сложный сетчатый характер. Апомиктичные популяции одной и той же гибридной комбинации в пределах ареала гибридогенного вида и даже в локальных ценозах возникают многократно и независимо (Bayer, 1987, 1996; Cambbel, Dickinson, 1990; Kellogg, 1990). Много примеров того, что большое число апомиктичных видов одного рода в прошлом возникали при гибридизации различных видов этого же рода. Так, виды одной из секций рода *Strepis* с основным числом хромосом, равным 11, в которой сконцентрированы все агамоспермные виды рода, возникли при гибридизации различных 8-хромосомных и 14-хромосомных половых видов этого же рода (Babcock, Stebbins, 1938). Более того, различные виды одного гибридогенного рода с участием апомиксиса могут возникать и при гибридизации различных видов двух самостоятельных родов. Так, например, происхождение различных видов исключительно высоко апомиктичного рода *Calamagrostis*, как полагают, связано с гибридогенезом между различными видами рода *Agrostis*, - с одной стороны, и *Trisetum*, - с другой (Камелин, 1997). То есть, по крайней мере, на трёх уровнях (внутривидовом, межвидовом и межродовом) при участии агамоспермии возникновение множества гибридогенных форм происходит не в результате единственного акта гибридизации и последующего расщепления форм, а как следствие независимых актов гибридогенеза. Ранг образующихся форм при этом, вероятно, определяется степенью родства гибридизирующих форм, то есть, межвидовая гибридизация приводит к образованию форм видового ранга, межродовая - к образованию форм родового ранга. Вполне вероятно сальтационное возникновение с участием гаметофитного апомиксиса и форм ещё более высокого ранга (семейства, порядка, подкласса или класса), причём единственный шанс воспроизводства их в ряду поколений даёт унипарентальное размножение. Половое же размножение таких гибридных форм представляется в принципе невозможным из-за крайней хромосомной несбалансированности их генома, единичности гибридных особей и их несовместимости с особями родительских форм.

В последнее время стало очевидным и подтверждается молекулярными данными, что и многие, если не большинство, полиплоидных таксонов имеет множественное происхождение (Soltis, Soltis, 1993).

Вопреки мнению о том, что гаметофитный апомиксис в принципе не может вести к образованию новых видов и таксонов надвидового ранга (Stebbins, 1950; Grant, 1981), есть основания считать, что он играет существенную роль в сальтационном видообразовании (Кашин, Куприянов, 1993; Кашин, 1998) или служит этапом для возникновения палеополиплоидных половых видов (Carman, 1997, 2000). Для признания этого достаточно показать возможность возврата апомиктических форм к облигатно половому воспроизводству как условию их трансформации в биологический вид.

Факт неперменной факультативности апомиктов (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Gadella, 1972; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992), да ещё со значительными колебаниями половой и апомиктической компоненты по годам (Кашин и др., 2000) говорит о том, что гаметофитный апомиксис является нестабильной системой семенного размножения. Но как всякая система с неустойчивыми параметрами она должна стремиться к устойчивому состоянию, т.е. к облигатному амфимиксису. Действительно, даже при хромосомной несбалансированности генома у апомиктов зачастую, а при хромосомной сбалансированности – почти всегда, полноценный мейоз реализуется, т.е. он и для них является канализированным путём, в то время как апомейоз – вынужденным отклонением. То же самое справедливо и в отношении реализации у покрытосеменных оплодотворения и партеногенеза.

Основным препятствием на пути к устойчивому состоянию системы семенного размножения является хромосомная несбалансированность генома. В пользу этого говорит то, что: 1) апомиктические формы в природе имеют хромосомно несбалансированные геномы (гибридной природы, нечётного, высокого или нескратного основному числу уровня плоидности) (Рубцова, 1989; Nassar, 1994; Pazy, 1998); 2) вторично половые виды в агамных комплексах – чётные полиплоиды или дигаплоиды; 3) даже в пределах отдельных агамных видов или апомиктических популяций формы и расы чётных уровней плоидности склонны к облигатно половому воспроизводству, нечётных уровней плоидности – к факультативно апомиктическому (Richards, 1970; Nijssen, Sterk, 1984; Morita et al., 1990; Menken et al., 1995; Gadella, 1988, 1991; Nygren, 1981).

Отсутствие облигатно апомиктических форм в природе не может быть объяснено медленно реализующимся преимуществом полового размножения перед апомиксисом при отборе (как у: Maynard Smith, 1978) или сменой форм естественного отбора (как у: Жиров, 1972). Скорее, частота проявления гаметофитного апомиксиса связана с эпигенетическими регуляторными механизмами определения пути семенного воспроизводства в каждом поколении.

Зависимость проявления апомиксиса именно от физиологической регуляции факторами внешней среды (фотопериодом, температурой и т.п.) неоднократно показана (Nygren, 1946; Knox, 1967; Frost, Soost, 1968; Saran, de Wet, 1976; Brix, 1977; McWilliam et al., 1978; Dujardin, Hanna, 1983; Cox, Ford, 1987; Hussey et al., 1991; Gounaris et al., 1991; Peel et al., 1997). На прямую зависи-

мость проявления гаметофитного апомиксиса от фототермальных условий указывает и повышенная встречаемость апомиктов в родах растений с сильной фотопериодической реакцией (Carman, 2000).

Исторически возникновение апомиктов связывают с относительно недалёким прошлым (Stebbins, 1971) и приурочивают к последнему (8-20 тысячелетий назад) или нескольким более ранним ледниковым периодам (Nygren, 1946; Richards, 1973; Kellogg, 1990; Campbell, Dickinson, 1990; Bayer, 1996; Carman, 2000). Причиной относительно массового и множественного перехода отдельных групп покрытосеменных к гаметофитному апомиксису при этом не могли быть мутации. Существование каких-то специфичных генов апо- или диплоспории сомнительно (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Carman, 1997, 2000). Причиной апомейоза, скорее всего, являются физиологические нарушения, явившиеся следствием несогласованного взаимодействия двух родительских геномов в гибридной комбинации (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Carman, 1997, 2000) и выражающиеся в изменении пространственных и временных параметров градиентов физиологически активных веществ и компетентности отдельных клеток в семяпочках (Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994). В результате в районе археспориальных клеток складываются условия, при которых оказывается возможным развитие нового организма с той или иной степенью исключения мейотических делений и (или) процесса оплодотворения. Реализуются же эти условия преимущественно (или исключительно) в случае невозможности нормального течения мейоза, т.е. лишь при значительном нарушении хромосомной сбалансированности генома. Известно, что необходимым условием поддержания регулярности мейоза является правильный синапсис (Pazy, 1998).

Однако из этого следует, что при устранении причины данных физиологических нарушений, то есть, при достижении хромосомно сбалансированного состояния, апомикты в виде отдельных растений или значительного их числа должны спонтанно переходить к облигатно половому воспроизводству. А так как это может происходить множественно и в разных частях ареала родительской апомиктической формы, то нельзя исключить и полного возврата к облигатному амфимиксису как устойчивому состоянию системы семенного воспроизводства с трансформацией агамовида в биологический вид. Зависимость же частоты реализации того или иного пути семенной репродукции от внешних условий указывает на то, что эти условия могут измениться настолько, чтобы быть в состоянии абсолютно исключить возможность реализации апомиксиса. Существенное изменение условий обитания внутри или при расширении ареала апомиктической формы может благоприятствовать такому переходу.

Таким образом, проявление гаметофитного апомиксиса, вероятно, носит системный характер и есть следствие стечения четырёх обстоятельств: 1) условия внешней среды; 2) физиологическое состояние в области мегагаметофита и его окружении; 3) сочетание генетических детерминант, обуславливающее это состояние; 4) хромосомная или геновая несбалансированность генома. Иными словами, даже при эпигенетической обусловленности гаметофитный апомиксис не проявляется фенотипически до тех пор пока геновая или хромосомная

сбалансированность генома не нарушится настолько, что окажется не в состоянии быть восстановленной за счёт репарации и рекомбинации. Чаще всего это нарушение происходит по причине отдалённой гибридизации, крупного трансгенеза, потери части генома, увеличения его за счёт поли- или анеуплоидии.

Всё вышеизложенное позволяет предполагать, что апомиксис - путь преодоления «трудностей» реализации мейоза, возникающих в связи с крупными преобразованиями генома, значительно нарушающими его хромосомную или генную сбалансированность. Эпигенетическая природа апомиксиса неоднозначна. В подтверждение этого достаточно вспомнить, что кроме митотической диплоспории, диплоспории с частично нарушенным мейозом и различных форм апоспории известны ещё и формы апомиксиса с нормальным течением мейоза, но восстановлением нередуцированного числа хромосом за счёт предмейотического или постмейотического эндомитоза (Nogler, 1984).

Но переход на гаметофитный апомиксис как нестабильную систему размножения приводит к тому, что начинают реализовываться с различной частотой все возможные пути семенного воспроизводства во всех возможных комбинациях. Причиной тому служит чрезвычайная зависимость пути реализации семенного воспроизводства от физиологических факторов регуляции. Хромосомно несбалансированные апомикты в ходе многократных прохождений по различным путям семенного воспроизводства в состоянии постепенно хромосомно сбалансировать геном за счёт некротной редукции числа хромосом, генной конверсии, обмена негомологичными участками ДНК, слияния гамет разных уровней плоидности и разной степени родства. При достижении формы такой сбалансированности оказывается возможным возврат к облигатному амфимиксису как устойчивой системе семенного воспроизводства.

Таким образом, факультативный гаметофитный апомиксис, по нашему мнению, является не только механизмом выхода за границы «разрешённой» мейотическим рекомбиногенезом изменчивости, но и механизмом воссоздания хромосомной и генной сбалансированности генома. При этом, восстановление хромосомной и генной сбалансированности генома происходит за счёт половой компоненты, а апомиктическая компонента позволяет воспроизводиться в ряду поколений особям и формам с хромосомно несбалансированными геномами.

Из вышеизложенного следует, что гаметофитный апомиксис реализуется до тех пор, пока не восстановится хромосомная и генная сбалансированность генома. При этом процессы, идущие в системе размножения апомиктических форм, предельно сложны. Если даже часть особей апомиктической формы восстанавливает хромосомную сбалансированность генома, то остальные остаются в состоянии хромосомной несбалансированности генома. Поэтому при изучении таких популяций и форм вычленение апомиктической или амфимиктической составляющей оказывается чрезвычайно сложным или невозможным. Процесс усложняется ещё и вторичным нарушением хромосомной сбалансированности генома за счёт продолжающейся гибридизации или новых раундов полиплоидии, анеуплоидии и т.п.. Форма попадает как бы в порочный круг, из которого по сугубо эндогенным причинам выйти не в состоянии. Вероятно, окончательное «слово» оказывается за устойчивым изменением внешних факторов, де-

лающим невозможным реализацию условий, позволяющих обойти мейоз. Если это происходит, остаётся только та составляющая популяций, которая на тот момент оказывается с хромосомно сбалансированным геномом. Так, по видимому, и возникают биологические виды на базе апомиктических форм.

К нашей точке зрения о причинах перехода половых видов к гаметофитному апомиксису и о возможности возникновения половых видов на основе агамных довольно близка высказанная в последние годы гипотеза об асинхронной экспрессии дублированных генов как причине апомиксиса (Carman, 1987, 2000). В рамках её обосновано, что апомиксис может возникать только в диплоидных гибридах, межрасовых аутополиплоидах и аллополиплоидах (Carman, 2000), т.е. при хромосомно несбалансированных геномах. По мнению автора вторично диплоидизированное состояние, к которому со временем приходит хромосомно несбалансированный геном апомиктов, может приводить к образованию новых палеополлиплоидных половых видов. И хотя в деталях гипотеза J.G. Carman значительно отличается от нашей, конечные выводы в целом сходны. В ней, также как и в наших представлениях, акцент перенесён на эпигенетический механизм детерминации гаметофитного апомиксиса.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 00-04-49376), ГНП «Фундаментальные исследования высшей школы... Университеты России» (№ 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундамент. исследованиям...

ЛИТЕРАТУРА

- Жиров Е.Г. О причинах апомиксиса у Роа. Эволюционные аспекты // Цитология и генетика культурных растений. - Новосибирск, 1972. - С. 343-250.
- Камелин Р.В. Биологическое разнообразие и интродукция растений // Растительные ресурсы, 1997. - Т. 33. - Вып. 3. - С. 1-10.
- Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол., 1998. - Т. 59. - № 2. - С. 171-191.
- Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1993. - 196 с.
- Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. - Л: Наука, 1989. - 154 с.
- Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd.66, H.2. - S.231-240.
- Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1992. - 298 p.
- Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington, 1938. Carnegie Inst. Publ. N 504. - 199 p.
- Bayer R.J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (Asteraceae) // Opera Bot. 1996. Vol. 132. - P. 53-65.
- Brix K. The influence of the daylength on the relationship of sexual and asexual embryo sacs in *Eragrostis curvula* (Schrad.) Nees. // Proc. 6th Congr. South African Genet. Soc. Pretoria, 1977.

Cambel C.S., Dickinson T.A. Apomixis, patterns of morphological variation, and species concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae) // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15, N 1. P. 124-135.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispority, tetraspority, and polyembryony // *Biol. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 61. P. 51-94.

Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // *Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3х томах. Т. 3. Системы репродукции.* Санкт-Петербург, 2000. С. 218-245.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // *Caryologia.* 1954. V. 6, № 1-3. P. 469-479.

Cox T., Ford H. The plastic growth responses of three agamospecies of dandelion to two levels of nutrient // *Ann. Bot.* 1987. Vol. 59. P. 81-91.

Dickinson H.G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* 1994. Vol. 69, № 3. P. 419-442.

Dujardin M., Hanna W.W. Apomictic and sexual pearl millet X *Pennisetum squamulatum* hybrids // *J. Heredity.* 1983. Vol. 74. P. 277-279.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // *Hereditas.* 1977. Vol. 87. P. 107.

Frost H.B., Soost R.K. Seed reproduction development of gametes and embryos // *The Citrus Industry, Vol. II.* Berkeley: University of California Press, 1968. P. 290-324.

Gadella T.W.J. Biosystematic studies in *Hieracium pilosella* L. and some related species of the subgenus *Pilosella* // *Bot. notis.* 1972. Bd. 25, № 4. S. 361-369.

Gadella T.W.J. Some notes on the origin of polyploidy in *Hieracium pilosella* aggr. // *Acta. Bot. Neerl.* 1988. Vol. 37, № 4. P. 515-522.

Gadella W.J. Reproduction, variation and interspecific hybridization in three species of *Hieracium* section *Pilozellina* (Compositae) // *Polish Bot. Stud.* 1991. Vol. 2. P. 85-103.

Gounaris E.K., Sherwood R.T., Gounaris I., Hamilton R.N., Gustine D.L. Inorganic salts modify embryo sac development in sexual and aposporous *Cenchrus ciliaris* // *Sex. Plant Reprod.* 1991. Vol. 4. P. 188-192.

Grant V. *Plant speciation.* 2nd ed. New York, 1981. 563 p.

Hussey M.A., Bashaw E.C., Hignight K.W., Dahmer M.L. Influence of photoperiod on the frequency of sexual embryos sacs in facultative apomictic buffelgrass // *Euphytica.* 1991. Vol. 54. P. 141-145.

Kashin A.S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // *Apomixis Newsletter.* 1992a. № 6. P. 27-29.

Kellogg E.A. Variation and species limits in agamospermous grasses // *Syst. Bot.* 1990. Vol. 15, N 1. P. 112-123.

Knox R.B. Apomixis: seasonal and population differences in a grass // *Science.* 1967. Vol. 157. P. 325-326.

Maynard Smith J. *The Evolution of Sex.* Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978.

McWilliam J.R., Shanker K., Knox R.B. Effect of temperature and photoperiod on growth and reproductive development in *Hyparrhenia hirta* // *Aust. J. Agric. Res.* 1978. Vol. 21. P. 557-569.

Menken S.B.J. Smit E. Den Nijs H.C.M. Genetical population structure in plants - gene flow sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *ruderalia*) // *Evolution*. 1995. Vol. 49. P. 1108-1118.

Morita T., Sterk A.A., Nijs J.C.M. den. The significance of agamosperous triploid pollen donors in the sexual relationships between diploids and triploids in *Taraxacum* (Compositae) // *Plant Species Biol.* 1990. Vol. 5. P. 167-176.

Nassar N.M.A. Development and selection for apomixis in cassava, *Manihot esculenta* Crantz // *Can. J. Plant Sci.* 1994. Vol. 74, № 4. P. 857-858.

Nijs J.C.M. Den, Sterk A.A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sectio *Taraxacum* in France and adjacent parts of Italy and Switzzeland, including some Taxonomic remarks // *Acta Bot. Neerl.* 1984. Vol. 33. P. 1-24.

Nogler G.A. Gametophytic apomixis // *Embryology of Angiosperms*. Berlin e.a., 1984. P. 475-518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // *Hereditas*. 1946. Vol. 32. P. 131-262.

Nygren A. Investigation on North American *Calamagrostis*. I. // *Nord. J. Bot.* 1981. Vol. 1, № 1. P. 25-101.

Pazy B. Diploidization failure and apomixis in *Orobanchaceae* // *Bot. J. Linn. Soc. N I*, 1998, Vol.128, P.99-103.

Peel M.D., Carman J.G., Zhi Wu Liu, Wang R.-C. Meiotic anomalies in hybrids between wheat and apomictic *Elymus rectisetus* (nees in Lehm.) A. Love & Connor // *Crop. Sci.* 1997. Vol. 37. P. 717-723.

Richards A.J. Eutriploid facultativ agamospermy in *Taraxacum* // *New Phytol.* 1970. Vol. 69. P. 761-774.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // *Bot. J. Linn. Soc.* 1973. Vol. 66. P. 189-211.

Saran S, de Wet J.M.J. Environmental control of reproduction in *Dichanthium intermedium* // *J. Cytol. Genet.* 1976. Vol. 11. P. 22-28.

Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum* L. // *Acta biol. crac. Ser. bot.* 1971. V. 14, № 2. P. 139-152.

Soltis D.E., Soltis P.S. Molecular data and the dynamic nature of polyploidy // *Crit. Rev. Pl. Sci.* 1993. Vol. 12. P. 242-273.

Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 643 p.

Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Arnold Press, 1971. 216 p.

Willemse M.T.M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // *Apomixis Newsletter*. 1992. № 5. P. 19-32.

ДИНАМИКА КАРИОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЯДА АПОМИКТИЧНЫХ И ПОЛОВЫХ ВИДОВ ASTERACEAE

Ю.А. Демочко, А.С. Кашин, В.С. Мартынова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Сравнительное исследование кариотипической изменчивости в популяциях апомиктов и родственных им половых видов у вегетирующих растений и их потомства при различных режимах цветения даёт представление о динамике реализации у них различных способов семенного размножения во времени и пространстве. Это может способствовать выявлению роли отдельных экзогенных факторов в определении пути семенной репродукции и механизмов перехода видов на тот или иной способ семенной репродукции. Особенно важно проследить динамику кариотипической изменчивости в одних и тех же локальных популяциях в потомстве отдельных растений на относительно протяжённых отрезках времени, а также выявить географические закономерности изменчивости в зависимости от таксономической принадлежности и способов семенного размножения.

Нами на протяжении ряда лет исследуется кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктичных и половых видов *Pilosella* Базарно-Карабулакского района Саратовской области (Кашин, 2000; Кашин и др, 2000). В данной статье приводятся результаты очередного этапа исследований в этих популяциях. Кроме того расширены экогеографические и таксономические границы исследований.

Материал и методика

Исследовали кариотипическую изменчивость в естественных и экспериментальных популяциях растений видов семейства Asteraceae, различающихся способами семенного размножения (табл. 1). Каждая из экспериментальных популяций создавалась на территории ботанического сада СГУ в 1998 году при перенесении на автономный участок около 100 растений, случайным образом отобранных из соответствующей естественной популяции.

В статье приведены результаты изучения кариотипической изменчивости 2000 года, а по ряду популяций – ещё и у растений, вегетировавших в них в 2001 г. По каждой популяции изучено в среднем около 30 растений, вегетировавших в год исследования, и 50-200 проростков семян по каждому из вариантов режимов цветения. Кариотипическую изменчивость в потомстве, как правило, исследовали по трём вариантам режима цветения: 1) режим свободного цветения; 2) режим цветения в условиях изоляции некастрированных соцветий (режим возможности самоопыления); 3) беспыльцевой режим. Потомство исследовалось у тех же растений, у которых анализировалась кариотипическая изменчивость в вегетирующем состоянии.

Кариотипическую изменчивость в популяциях и в потомстве отдельных растений в связи со способом размножения выявляли путём подсчёта числа хромосом в клетках корневых меристем или меристем надземных побегов на

Таблица 1 Видовая принадлежность растений исследованных популяций

Род	Секция	Вид	Популяция	Размн.
Chondrilla L.	Chondrilla	Ch. juncea L.	94 – опушка широколиственного леса, Б.-Карабулакский р-н 67 – опушка остепнённой дубравы, Краснокутский р-н	аро
Taraxacum Wigg.	Taraxacum	T. officinale Wigg.	92 – дендрарий ботсада СГУ, г. Саратов	аро
	Serotina Soest.	T. serotinum (Waldst. etn Kit.) Poir.	47 – сухой луг, Б.-Карабулакский р-н 65 – участок типчаково-полевой степи, Пугачёвский р-н	sex
	Leptoccephala Soest.	T. bessarabicum (Hornem.) Hand.-Mazz.	95 – пойма реки Еруслан, Краснокутский р-н	sex
Hieracium L.	Umbellata (Fries) Williams	H. umbellatum L.	93 – влажный луг, Б.-Карабулакский р-н 93а – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	аро
Pilosella Tausch.	Echinina (Naeg. et Peter)	P. echinoides (Lumn.) F. Schultz et Sch Bip.	22ф – влажный луг, Карабулакский р-н 33ф – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н	sex
	Pilosella	P. officinarum F. Bip Schultz et Sch	22а – влажный луг, Карабулакский р-н 33а – остепнённый сосновый бор, Б.-Карабулакский р-н 22а(э) – экспериментальная из рас-тений популяции 22а, ботсад СГУ 33а(э) – экспериментальная из рас-тений популяции 33а, ботсад СГУ 97а – сосновый бор, Балтайский р-н	аро
	Praealtina (Gremli) Schljak.	P. praealta (V. ex G.) F. Schultz et Sch. Bip.	22г – влажный луг, Карабулакский р-н	аро
	?	P. x officinarum-vaillantii	22к – влажный луг, Карабулакский р-н	аро

Примечания: sex – половой способ семенного размножения; аро – факультативно апомиктический способ размножения

«давленных» препаратах под микроскопом "Bioval" (Германия) при увеличении 10x1.1x100. В среднем по каждому растению посчитано число хромосом на 3-5

метафазных пластинках. Материал фиксировали в ацетоалкоголе, окрашивали 4% ацетогематоксилином с предварительной обработкой 8-оксихинолином или бромнафталином (Абрамова, 1988).

Результаты и обсуждение

При изучении 3-х естественных и 2-х экспериментальных популяций апомиктического вида *P. officinarum* выявлено, что вегетировавшие в них в год анализа растения существенно рознились по спектру изменчивости и по частоте встречаемости растений различных уровней плоидности (рис. 1). Так, в 2001 году естественная популяция 22а состояла из растений 2х-7х уровней

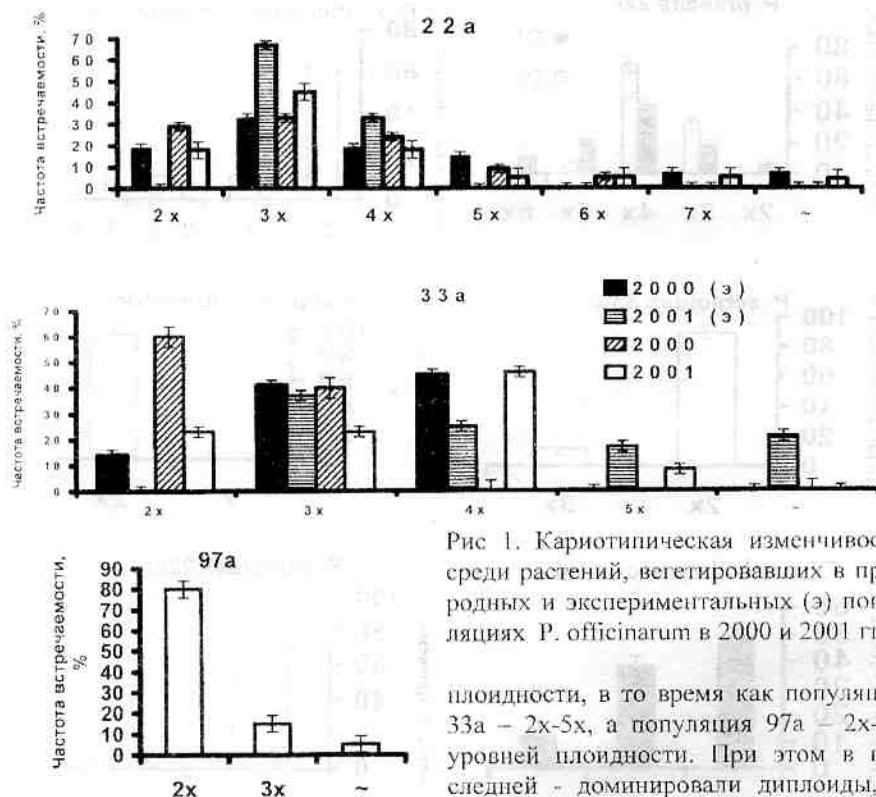


Рис 1. Кариотипическая изменчивость среди растений, вегетировавших в природных и экспериментальных (э) популяциях *P. officinarum* в 2000 и 2001 гг

плоидности, в то время как популяция 33а – 2х-5х, а популяция 97а – 2х-3х уровней плоидности. При этом в последней - доминировали диплоиды, в популяции 22а – триплоиды, в популяции

33а – тетраплоиды. Популяция 22а так же как и в предыдущие годы исследований (Кашин и др., 2000) по частоте встречаемости особей разных уровней плоидности сохраняла большую стабильность, чем 33а, хотя их пространственно разделяет всего около 3.5 км. В ней у вегетирующих растений 2000 и 2001 г. лишь процент диплоидов и триплоидов достоверно различался (~ в 1.5 раза). В то же время в популяции 33а в 2000 г доминировали диплоиды (60.0±3.6 %, почти в 3 раза превосходя процент диплоидов в данной популяции в 2001 г., а в 2001 г. – тетраплоиды (при полном отсутствии таковых в 2000 г.). В этой попу-

ляции имела место ярко выраженная склонность растений популяции в 2000 г. – к более низким, а в 2001 г. – к более высоким уровням плоидности.

Экспериментальные популяции *P. officinarum*, как 22а, так и 33а достоверно отличались по спектру кариотипической изменчивости и по частоте встречаемости вегетирующих растений различных уровней плоидности от соответствующих естественных популяций (рис. 1).

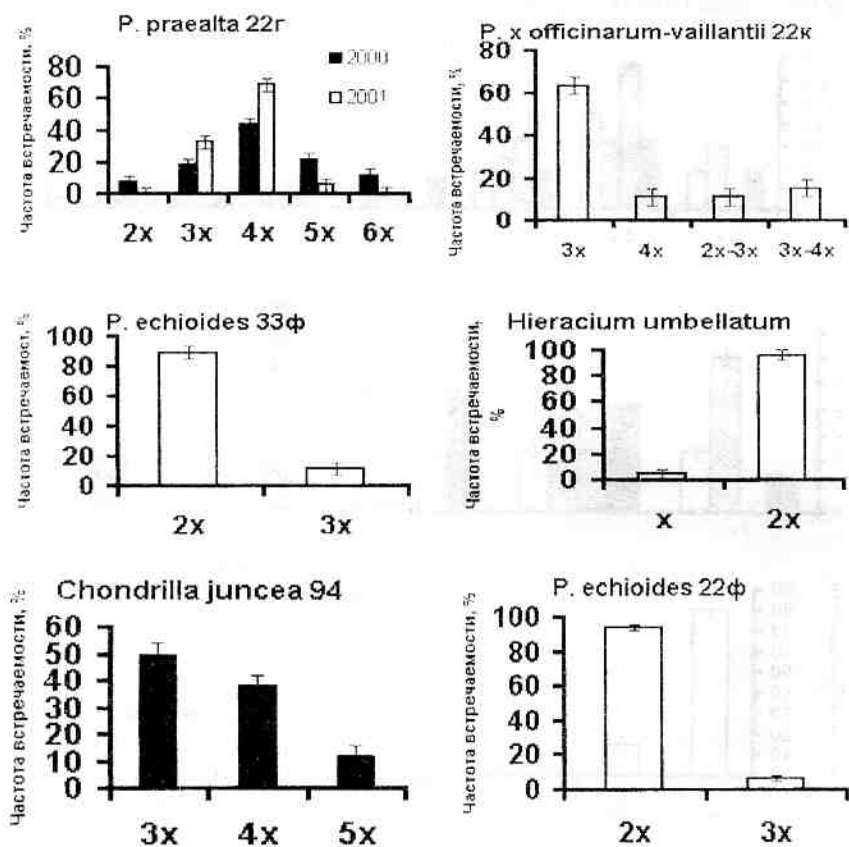


Рис. 2. Кариотипическая изменчивость у растений, вегетирующих в популяциях *Pilosella*, *Chondrilla*, *Taraxacum*, *Hieracium* из различных районов Саратовской области

Спектр кариотипической изменчивости растений, вегетировавших в год исследования, в популяции 22г апомиктического вида *P. praealta* в 2000 г был значительно шире, чем в 2001 г (рис. 2). В 2000 г популяция была представлена преимущественно три- и тетраплоидами, при незначительном проценте пентап-

лоидов, а в 2001 г в ней наблюдали ещё диплоиды и гексаплоиды, да и процент пентаплоидов был значительно выше. В целом в 2001 году популяция на уровне вегетирующих растений имела склонность к более высоким уровням плоидности, чем в 2000 г.

Популяция апомиктической гибридной формы *P. x officinarum-vaiillantii* 22k из этого же биотопа в отношении вегетировавших в ней растений характеризовалась более узким спектром изменчивости (рис. 2), чем при анализе потомства в предыдущие годы исследований (Кашин и др., 2000). В 2000 г в ней доминировали триплоиды и присутствовало лишь небольшое количество тетраплоидов (около 10 %), правда, в довольно большом числе присутствовали миксоплоиды.

Апомиктическая популяция 94 *Ch. juncea* состояла из растений плоидности 3x-5x (преимущественно 3x-4x) (рис.2).

Все популяции исследованных половых видов *P. echioides* (22ф и 33ф) и *H. umbellatum* 93 на уровне вегетировавших в них растений имели в подавляющем большинстве один уровень плоидности (рис. 2). Равно как и в потомстве при свободном цветении в большинстве популяций половых видов (*H. umbellatum* 93; *T. bessarabicum* 95; *T. serotinum* 47 и 65) наблюдали диплоиды с частотой встречаемости 97-100%, в то время как при цветении в режиме возможности самоопыления или при беспыльцевом режиме семена не завязывались, либо частота завязываемости семян (с диплоидными зародышами) не превышала 1 % (табл. 2).

Только популяции 22ф и 33ф половых видов *P. echioides* в условиях свободного цветения при доминировании в потомстве диплоидных растений, на уровне достоверно значимых величин имели триплоиды (9.4-10.2 %), а популяция 33ф – ещё и довольно высокий процент тетраплоидов (17.2 %) (табл. 2). Таким образом, от 10 до 30 % потомков в этих популяциях имели отклоняющийся от диплоидного уровень плоидности, являясь, вероятно, продуктом оплодотворения нередуцированных гамет. Характерно, что в 2001 г в этих популяциях среди вегетировавших растений процент отклоняющихся от диплоидного уровня особей достоверно не отличался от такового среди потомков 2000 г (рис. 2), хотя тетраплоидов среди вегетировавших в 2001 г растений в популяции 33ф не отмечено. В предыдущие годы наблюдений (1997-98) в потомстве при свободном цветении не наблюдали триплоидов, процент же диплоидов и тетраплоидов значительно колебался вплоть до полного отсутствия либо тех, либо других (Кашин и др., 2000).

При изучении кариотипической изменчивости в потомстве при трёх режимах цветения выявлено, что экспериментальные популяции *P. officinarum* по спектру и частоте встречаемости растений различных уровней плоидности были ближе друг к другу, чем к тем популяциям, из которых в них были перенесены растения в 1998 г (рис. 3). Это также говорит в пользу того, что условия обитания играют существеннейшую роль в определении характера кариотипической изменчивости у апомиктов. Сходные условия обитания за три года существования экспериментальных популяций фактически нивелировали контраст, который наблюдается на уровне кариотипической изменчивости в потомстве между соответствующими естественными популяциями. В качестве

фактора, нивелировавшего контраст в динамике кариотипической изменчивости исходных растений в экспериментальных популяциях, мог выступать либо естественный отбор, действовавший на уровне вегетирующих растений в каждом поколении, либо воздействие сходных условий обитания на уровне физиологических механизмов выбора пути семенной репродукции. Тот факт, что потомство (при контроле на уровне проростков) в экспериментальных популяциях по кариотипической изменчивости более сходно, чем вегетирующие в популяциях растения, говорит о том, что фактор, нивелирующий кариотипическую изменчивость, действует при определении пути семенной репродукции в каждом поколении, а не на уровне отбора вегетирующих растений.

Различия в частоте встречаемости растений разных уровней плоидности в естественной популяции *P. officinarum* 33a между вегетировавшими в ней растениями и потомством более контрастны, чем в популяции 22a, характеризующейся более стабильными и менее экстремальными условиями обитания (рис. 3). При этом в 2000 г потомство даже при свободном цветении характеризовалось превалированием растений более низких уровней плоидности, чем вегетировавшие в популяции материнские растения. Вероятно, условия обитания этого года в остепнённом сосновом бору способствовали высокому проценту редукционных делений в мегаспорогенезе у растений вегетировавших в популяции. Интересно, что в условиях самоопыления и при беспыльцевом режиме цветения растения данной популяции вообще не дали потомства. Это может указывать на то, что данная популяция в 2000 году вела себя преимущественно

Таблица 2. Кариотипическая изменчивость в популяциях различных видов в потомстве 2000 г

Вид и режим цветения	Режим цветения	Способ размн.	Частота встречаемости в потомстве, %			
			2x	3x	4x	бесплодие
H umbellatum 93	св.цв.	sex	97.2+1.2	2.8+0.9		
	беспыльц.	sex	0.2+0.1			99.8+0.1
	самоопыл.	sex	0.9+0.4			99.1+0.4
T. officinale 92	беспыльц.	apo	53.1+2.1	46.9+2.1		
T. bessarabicum 95	св.цв.	sex	98.4+1.4	1.6+0.7		
T. serotinum 47	св.цв.	sex	100.0			
T. serotinum 65	св.цв.	sex	100.0			
H umbellatum 93a	беспыльц.	sex				100.0
P. echiooides 33ф	св.цв.	sex	73.4+3.1	9.4+2.8	17.2+2.6	
P. echiooides 22ф	св.цв.	sex	88.1+3.6	10.2+2.9		1.7+1.3

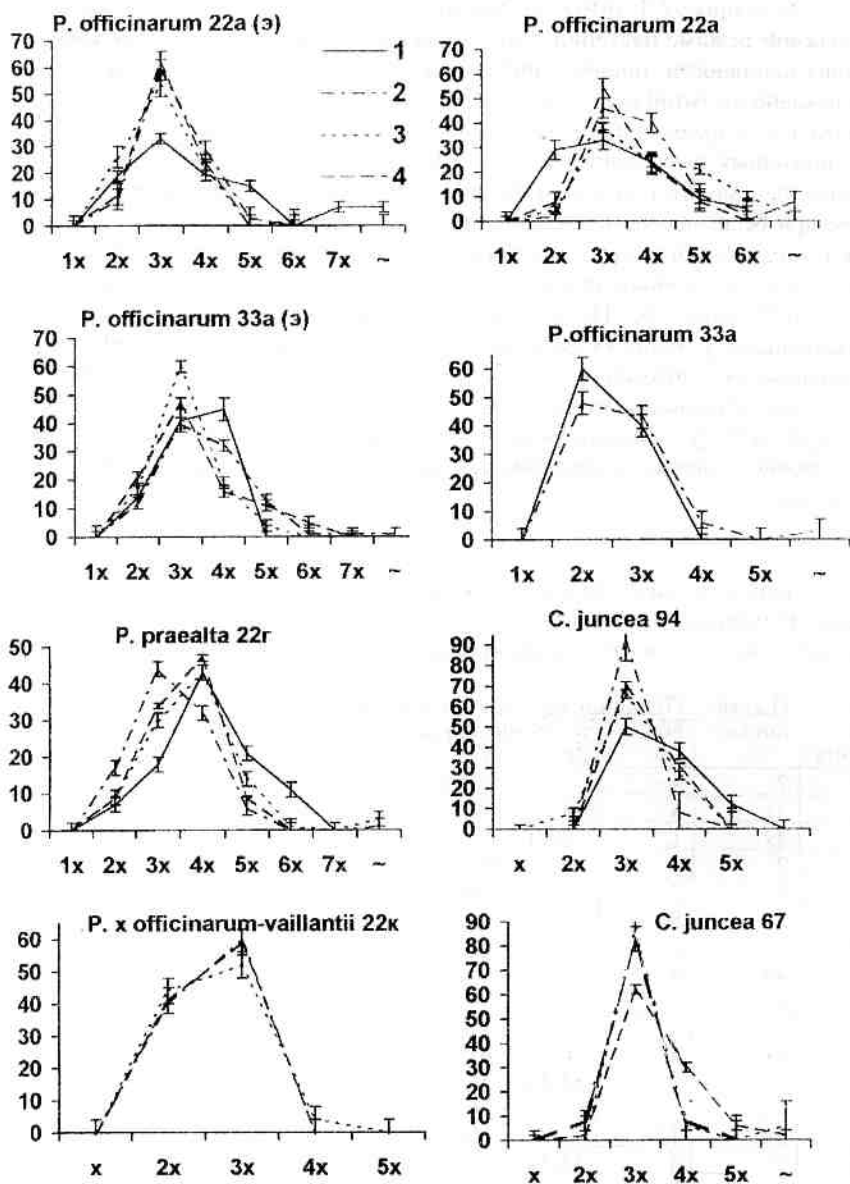


Рис. 3. Картиогиническая изменчивость в популяциях в 2000 г при различных режимах цветения: материнские растения (1) и их потомство при свободном цветении (2); при самоопылении (3); при беспыльцевом режиме (4). По оси ординат - частота встречаемости, %

или исключительно как половая.

Популяция 92 *T. officinale* при анализе потомства, завязавшегося при беспыльцевом режиме цветения, была представлена растениями более чем одного уровня плоидности, причём диплоиды и триплоиды встречались фактически с одинаковой частотой (табл. 2), в т.ч. и в пределах одного соцветия.

Так же как в предыдущие годы наблюдений до 80 % особей, вегетировавших в апомиктичных популяциях в 2000 году давали потомство более чем одного уровня плоидности или имели отличный от родительского уровень плоидности даже при беспыльцевом режиме цветения. Зачастую при этом уровень плоидности потомков был ниже уровня плоидности материнских растений, что хорошо видно из данных, приведённых в табл. 3 по экспериментальной популяции *P. officinarum* 33а. По другим популяциям, как экспериментальным, так и естественным, у видов *Pilosella* имела место сходная картина кариотипической изменчивости в потомстве отдельных растений. Это указывает, с одной стороны, на нестабильность апомиктичной системы размножения, а, с другой, - на высокую частоту редукционных делений при спорогенезе даже при нечётном уровне плоидности материнских растений, вегетировавших в популяции в 2000 году.

Таблица 3. Кариотипическая изменчивость у исходных растений *P. officinarum* популяции 33а и в их потомстве при изолировании некастрированных светлей в 2000 году на экспериментальном участке ботсада СГУ

№ растения	Плоидность	Проанализировано потомков							
		всего, шт	в том числе растений плоидности, %						
			2х	3х	4х	5х	6х	7х	~
3	?	3		100.0					
4	3х	3	66.7	33.3					
5	3х	1	100.0						
7	?	5		60.0	40.0				
8	?	2		100.0					
12	5х	8		50.0	12.5	37.5			
13	4х	8	12.5	62.5	25.0				
14	4х	9		66.7	33.3				
15	3х	3	33.3	66.7					
17	3х	1		100.0					
18	3х	13	38.5	61.5					
19	4х	3	33.3	33.3	33.4				
20	4х	3		66.7	33.3				
21	3х	12		100.0					
23	?	3	33.3	66.7					
24	4х	8		25.0	75.0				
25	3х	3		100.0					
26	?	10	20.0	20.0	50.0	10.0			
27	?	10	50.0	50.0					
33	?	1		100.0					
ИТОГО		109	17.4	59.6	19.3	3.7			

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 00-04-49376), ГНТП «Фундамент. исследования высшей школы... Университеты России» (№ 015.07.01.14) и гранта № Е 00-6.0-42 МО РФ по фундамент. исследованиям...

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л.И. Определение числа хромосом и описание их морфологии в меристеме и пыльцевых зёрнах культурных растений. - Л., 1988. - 61 с.

Кашин А.С. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений агамного комплекса *Pilosella* // Известия Саратовского государственного университета. Отдел биологический. Выпуск специальный. - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2000. - С. 412-429.

Кашин А.С., Залесная С.А., Титовец В.В. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella*. 3. Геномная изменчивость в популяциях и потомстве отдельных растений // Ботан. журн., 2000. - Т.85. - № 12. - С. 13-28.

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.11:[581.823+581.824]+578.686

ВЗАИМОСВЯЗЬ ФОТОРЕЦЕПТОРНЫХ СИСТЕМ В МОРФОГЕНЕЗЕ ПРОРОСТКА ПШЕНИЦЫ

М.Ю. Касаткин, Б.Г. Быховцев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В момент прорастания семян растения свет активизирует целый комплекс фоторецепторных систем. Деятельность данных систем и их локализация определяется условиями прорастания и последующими онтогенетическими изменениями, специфичными для вида растения. Морфогенетическая значимость этих систем определяется степенью дифференциации структур, в которых они находятся, и их способностью воспринимать и реализовывать световую информацию.

Естественно, первичным в фоторецепторной системе морфогенной структуры являются световоспринимающие зоны. Растения каждого класса должны различаться по системам акцептирования, светопроведения и реализации светового потока. У проростков злаков акцептирование световых сигналов опосредуется колеоптилем, в котором различают несколько фоторегуляторных систем, локализованных в различных его частях.

Первичной системой в зоне восприятия является фитохромный комплекс. Оценка распределения этого пигмента в проростке злаков позволяет говорить о наличии, как минимум, двух фоторецепторных сайтов, между которыми отмечается быстрая связь (Madelá, Korciewicz, 1989). Природа данной связи до сих пор остается неопределенной. Тем не менее, известно о четкой коррелятивной связи фоторецепторных систем колеоптиля и зародышевого побега.

Нашими исследованиями установлено, что светопроведение колеоптиля пшеницы имеет тканевую специфичность (Касаткин, Быховцев, 2001; 2001а). Анатомическими исследованиями выявлено наличие трех светопроводящих зон колеоптиля - апикальной, средней и базальной. Их различная анатомическая структура позволяет дифференцировать особенности светового потока колеоптиля на зону поглощения, зону его проведения и зону морфогенетического ответа. При оценке тканевой специфичности светопроводящей части выявлено наличие в ней двух путей распространения света по клеткам проводящего пучка и основной паренхиме.

По проводящему пучку свет достигает колеоптильного узла в месте его входа в проводящую систему зародышевого побега и далее - главной почки побега. Однако, существует другой путь, в котором световой поток, ограниченный по интенсивности света, и измененный по его спектральному составу, поступает на конус нарастания по паренхимным тканям, непосредственно пройдя сквозь ткани коле-

оптиля и зародышевых листьев (Спивак, 1994). Более того, в почве этот путь ограничивается узкой спектральной характеристикой света (Мандоли, Бриггс, 1984). Следовательно, главным запускающим механизмом светозависимых структур главной почки является проводящий пучок колеоптиля (Касаткин, Быховцев, 2001).

В начале прорастания наибольшее светопроведение имеет проводящий пучок как в этиолированных, так и в предварительно освещенных проростках. При этом световой поток может быть дифференцирован световоспринимающими системами главной почки. Наши исследования показывают, что в условиях темноты рост зародышевых листовых структур практически не наблюдается, в то время как рост колеоптиля и эпикотиль происходит в течение всего опыта. Линейный рост колеоптиля осуществляется главным образом за счет растяжения клеток, а не за счет их деления. Косвенным доказательством тому может служить оценка оводненности и светопроведения колеоптилей проростков выращенных на свету и в темноте. Отмечена корреляция между содержанием воды в колеоптиле и светопроведением. Уменьшение светопроведения сопровождается уменьшением процентного содержания воды в проростке.

Оценка линейных размеров и коэффициента пропускания тканей колеоптиля показывает, что уменьшение светопроводимости не всегда означает уменьшение суммарной освещенности базальной части колеоптиля, в которой располагается фоторегуляторная система, контролируемая фитохромом (Hofmann, 1990).

Длина этиолированных колеоптилей была примерно на 1/3 больше, чем у выращенных на свету. Однако расчеты показали, что при падении светового потока на верхушку этиолированного колеоптиля освещенность главной почки будет выше, чем при таком же освещении растений выросших на свету. В этиолированных растениях доля поступившего в узел проростка света при освещении верхушки сначала уменьшалась, а затем, начиная с 72 часов после прорыва семенной оболочки, снова увеличивалась практически до начального значения. Это связано в основном с распространением света по проводящему пучку. У растущих на свету проростков освещенность почки светом в результате прохождения его по тканям колеоптиля все время уменьшалась.

Эти данные подтверждают связь фазовых процессов деления с фазами растяжения клеток колеоптиля. По мере затухания процессов деления интенсивность света в узловой зоне приближается к исходной величине. Следовательно, только структура растянувшихся клеток выполняет функцию светопроведения, тогда как в клетках верхушки колеоптиля не происходит никаких делений и растяжений, что и определяет их способность воспринимать и направленно передавать в светопроводящую зону световой поток.

На свету уменьшение интенсивности света в узловой зоне происходило монотонно вплоть до завершения опыта. Это связано в основном с темпом пигментации хлорофиллоносных клеток.

Таким образом, колеоптиль и эпикотиль проявляют ростовую активность в

темноте, а для заложения примордиев и начала роста зародышевых листьев необходим световой сигнал, световосприятие и проведение которого определяет анатомическая структура coleoptilia. Световой поток проводится с высокой точностью в светочувствительные зоны побега, являясь запускающим механизмом деятельности меристем проростка.

ЛИТЕРАТУРА

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Светопроводимость тканей как фактор регуляции ростовых процессов coleoptilia пшеницы. //Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. - Саратов: ЗАО "Сигма-плюс", 2001.- С. 76-79.

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Организация светопроводящих клеточных структур coleoptilia пшеницы. //Вестник Башкирского университета. - 2001, №2 (II) - С. 76-78.

Мандоли Д., Бригге У. Световоды у растений. //В мире науки.- 1984.- N10.- С. 66-69.

Спивак В.А. Морфогенетическая изменчивость верхушечной почки побега пшеницы и ее зависимость от светового фактора в культуре *in vitro*. //Автореф. дисс...канд. биол. наук - Москва: МГУ, 1994.- 24 с.

Hofmann E., Speth V., Schafer E. Infracellular Localisation of Phytochrome in Oat Coleoptiles by Electron Microscopy: Dependence on Light Pretreatments and the Amount of the Active, Far-Red-Absorbing Form //Planta. 1990. V. 180. P. 372-380.

Madala K., Kopcewicz J. Photoreceptive sites in the photocontrol of oat seedling growth. //Acta soc. bot. pol. 1989. 58, N2. P 229-236.

УДК 581.14+581.143.2

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ВЕГЕТАТИВНЫХ МЕТАМЕРОВ ГЛАВНОГО ПОБЕГА TRITICUM AESTIVUM L.

В.В.Коробко, Н.Л.Яхшиян, С.А.Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Для морфогенеза злаков наиболее существенным, на наш взгляд, является метамерное строение побега и последовательность, в которой формируются элементы каждого метамера. Взаимосвязь метамеров побега и их элементов определяет структурное единство растений (Шафранова, 1980). Одним из проявлений таких взаимосвязей являются донорно-акцепторные отношения как внутри метамеров так и между ними.

В современной физиологии растений одной из актуальных задач становится изучение интеграции функциональных систем, межклеточных взаимодействий в целом растения (Мокроносов, Гавриленко, 1992). В связи с этим представляет интерес исследование межметамерных и межэлементных взаимоотношений внутри метамера в онтогенезе побега пшеницы.

Исследования проводились в полевых условиях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока в 1994, 1995, 2000 и 2001 годах. Объектом исследования являлись растения яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. сортов Саратовская 36, Саратовская 52 и Нададорес, выращиваемые на богаре в пристанционном селекционном севообороте. Отбор проб для морфологических исследований проводился с момента посева зерновок с периодичностью 48 часов до момента цветения.

Морфометрическое изучение органов растения выполнено путем препарирования растений и измерения исследуемых параметров окуляр-микро-метром с использованием МБС-9. Число $n=20$. Абсолютная скорость роста элементов метамеров определялась по формуле $C=L_2 - L_1 / t_2 - t_1$, где L_2 и L_1 - длина исследуемого органа в моменты времени t_2 и t_1 (Williams, 1975).

Анализ донорно-акцепторных отношений в онтогенезе пшеницы проводили на основе определения абсолютно сухой биомассы и линейных параметров частей побега - конуса нарастания, листьев, междоузлий, колоса.

В зрелой зерновке сорта Саратовская 36 зачаточный стебель главного побега состоит из четырех метамеров, состоящих из четырёх листовых зачатков, четырёх зачаточных междоузлий (эпикотиль и меристемы трех будущих укороченных междоузлий) и двух почек боковых побегов. Заложение остальных метамеров побега происходит после всходов одновременно с заложением листовых примордиев. Последовательность роста элементов метамеров главного побега пшеницы представлена на рисунке.

Положение листьев и междоузлий в системе метамеров побега Саратовской 36 определяет особенности их роста. В частности, продолжительность роста элементов метамеров изменяется от нижних метамеров к верхним. Время роста листовой пластинки составляет 28-36 дней, за исключением пластинки восьмого листа, заканчивающего свой рост на 2 дня раньше седьмого. Длительность роста листовых влагалищ последовательно увеличивается от 8 (первый лист) до 26 дней (восьмой лист). Продолжительность роста каждого влагалища метамера на 2-6 дней больше аналогичного значения влагалища нижерасположенного метамера. Данная закономерность характерна и для междоузлий. Рост междоузлий четвертого и пятого метамеров наблюдается в течение 16 и 26 дней, междоузлий шестого и седьмого метамеров - 30-32 дня (рис.).

При изучении ростовых корреляций смежных метамеров, в основе которых лежат донорно-акцепторные взаимоотношения, нами установлено, что растяжение междоузлия вышерасположенного метамера начинается при достижении листовой пластинкой 76-99% от постоянной длины. Исключение составляет колосонесущее междоузлие, растяжение которого соответствует 33% постоянной длины пластинки флагового листа. Как показали предыдущие исследования (Роньжина, Мокронос, 1994), при достижении растущим листом 1/3-1/2 окончательного размера приток веществ прекращается, и лист постепенно переходит к экспорту собственных продуктов фотосинтеза, что сопровождается рядом функциональных преобразований. Наши исследования показали, что достижение листовой пла-

стинкой $1/3 - 1/2$ части окончательного размера соответствует фазе увеличения абсолютной скорости роста влагалищ соответствующего метамера.

На момент завершения роста пластинки первого листа Саратовской 36 все междоузлия, кроме первого, находятся в эмбриональном состоянии. По окончании роста второго листа заканчивается растяжение клеток междоузлия соответствующего метамера и начинается растяжение вышележащего. Примордий третьего метамера разделяется на пластинку и влагалище. При окончании роста третьего листа наблюдается растяжение междоузлия и влагалища четвертого метамера, заканчивается рост собственных междоузлия и влагалища листа. Растяжение пятого-седьмого междоузлий соответствует окончанию роста пятого листа. Междоузлие пятого метамера достигает постоянной длины к моменту окончания роста седьмого листа, шестого - к моменту окончания роста восьмого листа.

Для большинства метамеров побега начало роста междоузлий в длину наблюдается одновременно или позже момента деления листового примордия соответствующего метамера на пластинку и влагалище. Междоузлия третьего и четвертого метамеров начинают свое развитие на 8-10 дней позже или одновременно (в зависимости от условий вегетации) с моментом деления примордия. Междоузлия пятого и шестого метамеров начинают рост одновременно с влагалищем. Рост междоузлий седьмого и восьмого метамеров отмечен на 8-12 дней позже деления примордия (рис.).

Анализ кривых роста междоузлий Саратовской 36 показал, что растяжение междоузлий совпадает с фазой увеличения значений абсолютной скорости роста пластинки листа соответствующего метамера. При этом фаза завершения роста листовой пластинки соответствует фазе увеличения абсолютной скорости роста соответствующего междоузлия. Установлено, что первый максимум кривой скорости роста пластинки совпадает с аналогичным максимумом на кривой скорости роста влагалища нижерасположенного метамера, а второй - с первым максимумом на кривой роста собственного влагалища и предыдущего метамера. В период увеличения скорости роста пластинки до первого максимума наблюдается начало вытягивания влагалища этого метамера.

Наименьшие максимальные значения абсолютной скорости роста отмечены у междоузлий второго и третьего метамеров - 0,14 мм/день. У вышерасположенных междоузлий наблюдалось последующее увеличение значения: для четвертого - 1,1 мм/день, для колосонесущего - 62 мм/день (средние значения за два года исследований). Аналогичная особенность отмечена ранее для сортов Саратовская 29, Лютеценс 758, Диамант, Ленинградка и Харьковская 46 (Захарченко, 2000). Однако, подобная закономерность для пластинок и влагалищ не выявлена. Одним из объяснений данного факта может служить особенности функциональной организации интеркалярных меристем у исследуемых элементов метамера.

Известно, что размеры интеркалярной меристемы междоузлий, расположенной в виде пояса между окончившими рост клетками, увеличиваются от нижних междоузлий к верхним за счет расширения зон недифференцированных клеток

(Федоров, 1980). Исключение составляют междоузлия двух метамеров, расположенных над эпикотилем, где интеркалярный период роста отсутствует. Одновременный рост листовых влагалищ и междоузлий в двух метамерах над эпикотилем можно объяснить отсутствием интеркалярной меристемы.

Смещение периодов роста вышерасположенных междоузлий относительно других частей метамеров, показанное на рис., и последовательное увеличение продолжительности их роста обусловлено увеличением периодов интеркалярного роста.

Незначительные различия по величине донорно-акцепторных отношений в начале онтогенеза побега сортов пшеницы в дальнейшем проявляются более выражено; рубажным в этом плане является развитие четвертого и пятого листьев побега.

Изменение абсолютных значений развития донорных или акцепторных структур, что может наблюдаться в разных условиях вегетации или в результате экспериментального нарушения структур sink и source, отражается на балансе донорно-акцепторных отношений в онтогенезе пшеницы, способствуя созданию другого оптимума этих отношений. Например, в случае удаления пластинки первого листа величина донорной функции достигает менее 5%, тогда как акцепторная функция выше расположенных листьев и конуса нарастания побега резко возрастает. На момент окончания роста второго листа величина значений функций sink и source сравнима с контрольными растениями, однако в последующем величина донорной функции опытных растений может существенно уменьшаться на фоне увеличения акцепторной функции всего побега.

Изменение площади листьев способствует изменению акцепторной функции следующего, ближайшего к source, листа. По данным за 1994 год в момент окончания роста первого листа акцепторная функция второго листа достигала у Саратовской 36 69,3%, тогда как в 1995 году - 93,6%. В дальнейшем может наблюдаться уменьшение или возрастание акцепторной функции листа, смежного с донорным листом. При удалении пластинки первого листа акцепторная функция третьего и последующих листьев последовательно уменьшалась, достигая минимума у шестого и восьмого листьев. Установлено, что уменьшение площади пластинки первого листа оказывает большее угнетающее влияние на акцепторную функцию последующих растущих листьев, чем в случае удаления третьего и четвертого листьев побега пшеницы.

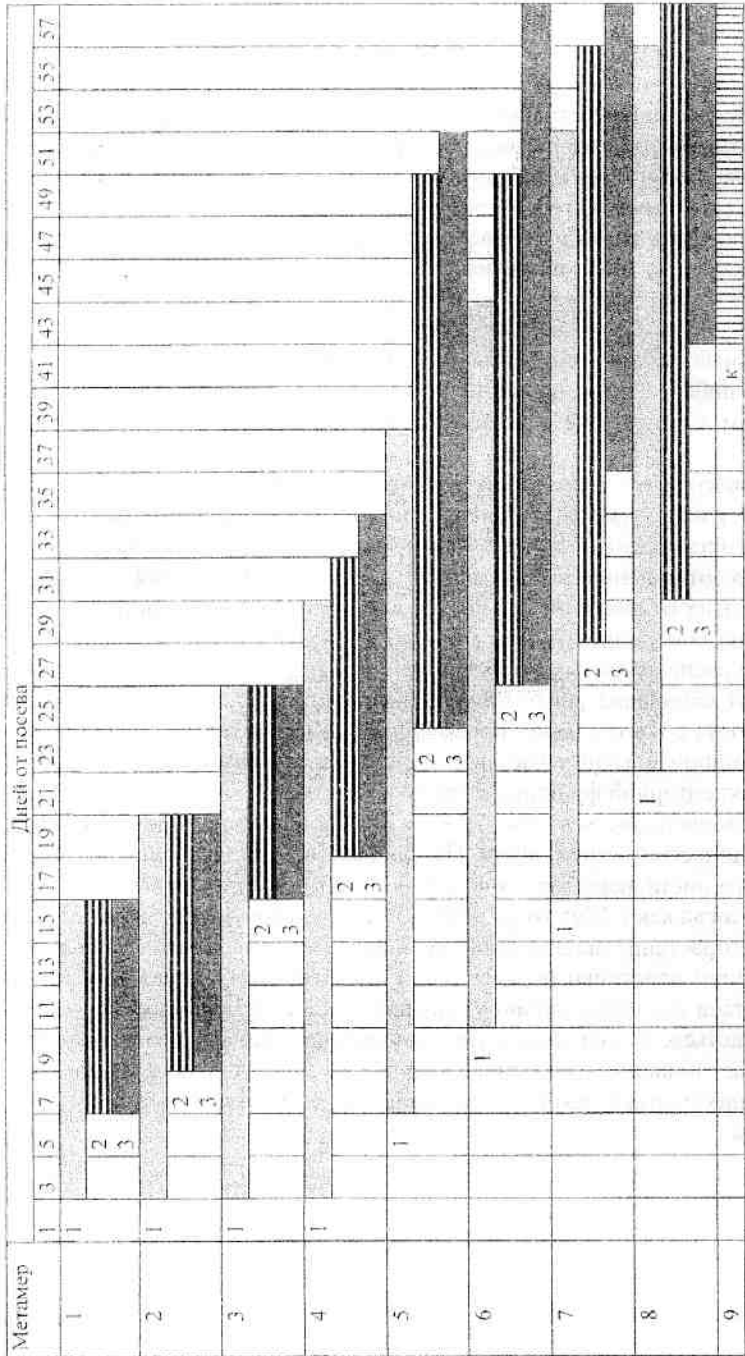


Рис. Сроки и продолжительность роста элементов метамеров яровой пшеницы Саратовская 36 (в среднем за два года). 1- листовая пластинка, 2- листовое влагалище, 3- междоузлие, к- колосоножка.

Наблюдается различие в реакции сортов на изменение площади листьев по балансовой величине донорно-акцепторной функции в онтогенезе побега пшеницы, по акцепторной функции конуса нарастания и генеративной зоны побега, по акцепторной функции следующего за листом-донором растущего листа.

Изменение площади листьев и, следовательно, величины донорно-акцепторных отношений между метамерами растущего побега пшеницы отражается на формировании популяции растений, имеющих разное число листьев на стебле, на развитии листьев (длины пластинки и влагалища, их доли от общей длины листа) и боковых побегов, а также на развитии колоса. При этом, каждому сорту присуща своя норма реакции на уменьшение площади листьев.

Таким образом, в онтогенезе побега пшеницы части метамеров и сами метамеры находятся в постоянных донорно-акцепторных взаимоотношениях, характер которых обуславливает формирование побега. Наблюдения за формированием листьев позволяют судить о росте элементов каждого метамера и морфогенезе побега в целом. Очевидно, различный характер роста пластинки, влагалища и междоузлий побега способствует увеличению пластичности сорта, а динамичный баланс донорно-акцепторных отношений в онтогенезе побега пшеницы является ведущим фактором продуктивности растений при складывающихся агроклиматических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

Захарченко Н.А. Пространственно-временная организация роста надземных вегетативных метамеров главного побега пшеницы: Автореф. ... дисс. канд.биол.наук.- Москва, 2000. - 23 с.

Мокроносков А.Т., Гавриленко В.Ф. Фотосинтез: физиолого-экологические и биохимические аспекты. - М.: МГУ. -1992. - 320 с.

Роньжина Е.С., Мокроносков А.Т. Донорно-акцепторные отношения и участие цитокининов в регуляции транспорта и распределения органических веществ в растениях // Физиология растений. - 1994. - Т.41. - №3. - С. 448-459.

Федоров Н.И. Продуктивность пшеницы. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1980. - 176 с.

Шафранова Л.М. О метамерах и метамерности у растений // Журнал общей биологии. М., 1980. - Т.41. - №3. - С. 437-447.

Williams R. T. The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology. L., N.Y.: Gamb. Univ. Press, 1975. 256 p.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ЛИСТА ПШЕНИЦЫ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

О.В. Францева, Е.В. Гулина, Б.Г. Быховцев, В.А. Спивак

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Фотосинтезирующий лист, находясь в тесном контакте с окружающей средой, должен обладать рядом механизмов, которые позволяли бы ему, оставаясь в функциональном состоянии, противостоять порой очень жесткому воздействию таких факторов как температура, водный дефицит, свет и другие. Организации фотоассимилирующего листа посвящено немало работ, но, как правило, в них либо описываются отдельные стороны проблемы воздействия того или иного фактора (Тихомиров и др., 1991; Книторова, Скобелева, 1999), либо проводится сравнительный анализ состояния листа в сортовом или видовом аспекте (Дорофеев, Градчаннинова, 1971; Можайская, 1997), либо рассматриваются функции отдельных тканей или клеток (Зайцева, Луговцова, 1994; Можайская, 1997; Быховцев, Касаткин, 2001).

Значительно меньше известно о механике функционирующего листа как целостной системы (Раздорский, 1955). Этот вопрос становится особенно актуальным, если учесть, что фотоассимилирующему листу в продукционном процессе принадлежит ведущая роль. Установление такого факта как внешнее изменение площади листовой пластинки с помощью моторных клеток в зависимости от складывающихся условий (Хржановский, 1969), еще не раскрывает всей сложности вопроса о механизмах сокращения площади внутренней поверхности листа и значении данного явления в процессе жизнедеятельности.

С момента возникновения листового примordia вся оптико-биологическая система формирующегося листа строится под действием двух определяющих факторов: внешних - условия освещения, и внутренних - механические нагрузки. При этом архитектоника сформированного листа должна способствовать не только осуществлению функций фотосинтеза и фоторегуляции, но и обладать значительной прочностью и подвижностью, то есть, быть динамичной. Знание сущности изменений, происходящих в структурной организации трофофилла под действием внешних и внутренних факторов в период становления системы, может способствовать выявлению не только потенциальных возможностей работы фотосинтетического аппарата, но и онтогенетических адаптационных механизмов настройки листа.

Целью данной работы являлось изучение особенностей роста листа пшеницы под действием условий освещения и механических нагрузок.

Материал и методы

В качестве объекта исследования использовали первый фотоассимили-

рующий лист проростка мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 36. Опытные растения культивировали в лабораторных условиях на почвенном субстрате - песчаном черноземе. К верхушке первого листа, достигшего после прорыва coleoptилия 1,5 - 2,0 см над уровнем почвы, с помощью зажима и шелковой нити, пропущенной через блок, прикрепляли грузы весом - 25 г (не критическая нагрузка) и 30г (критическая нагрузка). Выращивание осуществляли при трех вариантах освещения: (1) 570 лк непрерывного освещения; (2) 570 лк при 12-часовом световом фотопериоде, источником освещения в обоих вариантах служила лампа ЛБ-40; (3) 20000 лк при 12-часовом фотопериоде, источник освещения - лампа накаливания БЖ-400 Вт. Промеры первого листа пшеницы проводили ежедневно до окончания его роста. Освещенность промеряли на уровне 1,5 см над почвой люксметром марки Ю-116.

Результаты и обсуждение

На основании анализа полученных кривых прироста первого листа пшеницы (Рис.1) установлено, что при культивировании растений в условиях низкого периодического освещения продолжительность роста у первого листа контрольных растений составила более 6 суток, причем пик ростовой активности приходился на начало пятых суток. Так, первый пик ростовой активности в контроле приходился на вторые сутки с момента начала опыта, второй - на третьи, третий (самый мощный) - на шестые. Лист отогнулся на седьмые сутки.

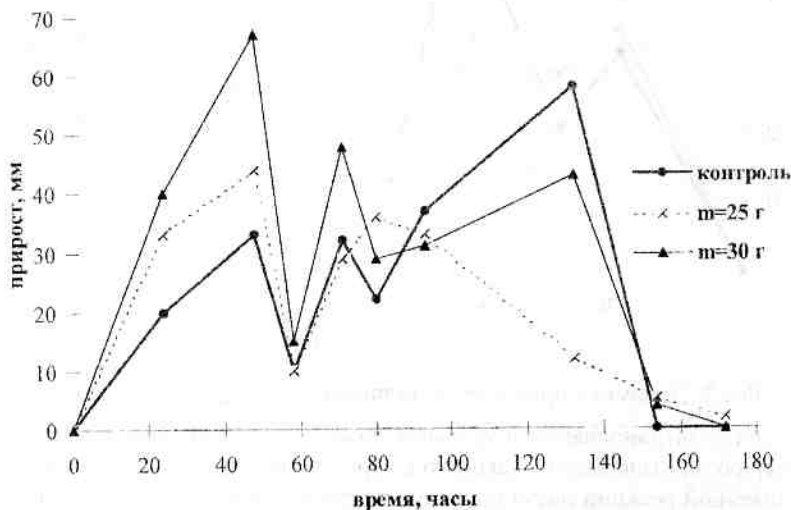


Рис.1. Динамика прироста первого листа пшеницы (освещенность 570 лк)

Особенностью развивающегося листа проростка пшеницы является автоколебательный характер его роста, сохраняющийся независимо от воздействия механических нагрузок. Если нагрузка не критическая, то в отличие от контроля, прирост достигал максимума в конце 2-х суток, затем постепенно снижался. У контрольных же растений прирост усиливался по нарастающей. Использование критической нагрузки на лист приводило к сохранению хода ответной реакции листа на механические нагрузки, но при этом снижался прирост, и кривая роста приобретала двувершинный характер.

В условиях повышенного освещения (20000 лк) сохранялась установленная нами закономерность - трехвершинная кривая прироста у контрольных растений. Однако, в отличие от предыдущего варианта, у листа изменился временной интервал ростовой активности со смещением максимума прироста на вторые сутки (Рис.2). При этом рост листа прекратился на 36 часов раньше, чем в предыдущем опыте.

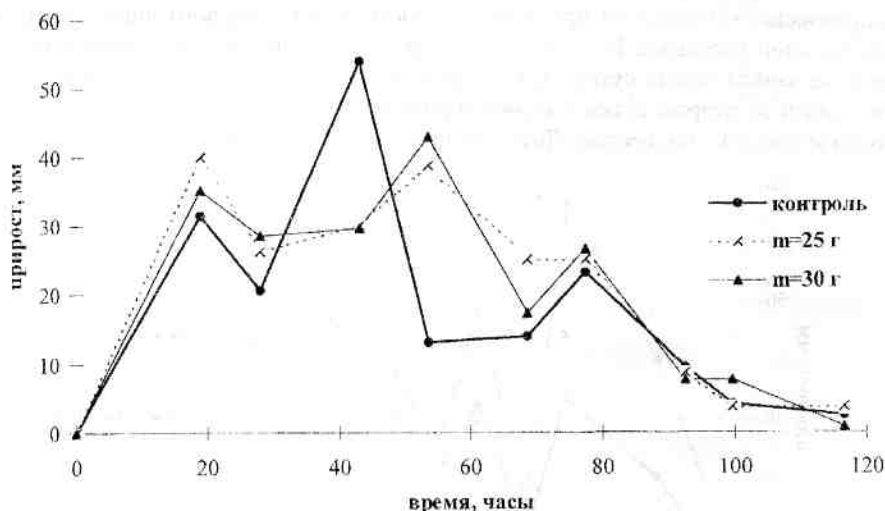


Рис.2. Динамика прироста листа пшеницы (освещенность 20000 лк)

При культивировании в условиях пизкого непрерывного освещения (Рис.3) характер роста отличался от такового в первых двух вариантах. Важной особенностью ответной реакции листа на условия освещения являлось снижение ростовой активности и двувершинный характер прироста, независимо от вариантов опыта. Подобное явление отмечалось лишь в опыте с прерывистым освещением при критической механической нагрузке. Однако, как и в варианте с интенсивным осве-

щением, в этом случае наблюдалось сокращение продолжительности роста первого листа - он завершился на 5-е сутки. В варианте с низким периодическим освещением у контрольных растений в это время отмечался пик ростовой активности. Примечательно, что во всех вариантах опытов независимо от условий освещения длина листа составляла $21 \pm 0,8$ см. Очевидно, что автоколебательная ростовая ответная реакция дифференцирующегося листа обусловлена особенностями прохождения органообразовательных процессов в формирующемся метамере.

На основании проведенного анализа кривых прироста листа под действием механических нагрузок и трех вариантов освещения было установлено, что в условиях низкого периодического освещения в вариантах с нагрузкой происходило увеличение прироста листа, сопровождающееся смещением пика ростовой активности на вторые сутки с момента ее приложения. Причем, прирост листьев, находящихся под нагрузкой 25 г, имел двувершинный вид кривой, в то время как при нагрузке в 30 г сохранялся трехвершинный характер прироста. Пик ростовой активности опытных растений на вторые сутки обусловлен влиянием механических нагрузок - фактора, стимулирующего растяжение клеток. Использование нагрузок, независимо от варианта освещения, усиливало прирост листа, что

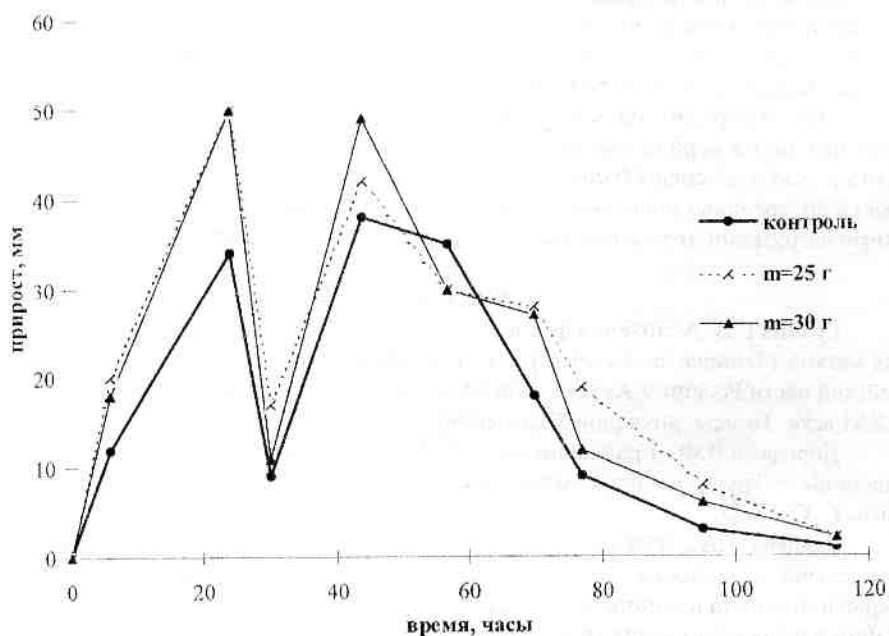


Рис.3. Динамика прироста первого листа пшеницы при непрерывном освещении 570 лк

обеспечивало увеличение его линейных размеров на 25% относительно контроля.

Согласно ранее полученным данным (Францева, Сливак, 2000), в основе данной реакции может лежать либо растяжение клеток мезофилла, что отмечалось при воздействии некритической нагрузки, либо растяжение и деление клеток (при критической нагрузке).

К тому же нами установлено (Гулина, 2001), что листья пшениц различных экотипов, выращенных в полевых условиях в течение двух контрастных по влажности вегетационных периодов, проявляли большую сортоспецифичность прикорневого и стеблевого ярусов в процессе адаптации. Однако для листьев генеративного яруса характерна сходная ответная реакция на климатические условия произрастания независимо от экотипа пшеницы. Очевидно, что данная реакция обусловлена особенностями формирования листьев в онтогенезе растения, и листовая поверхность генеративного яруса развивается в более защищенных условиях, создаваемых прикорневым и вегетативным ярусами. Можно также предположить, что в формировании листьев разных ярусов вклад того или иного механизма будет зависеть от складывающихся условий в период формирования листа.

Как следует из представленных данных, продолжительность освещения, сокращая сроки роста и развития, оказывает более мощное воздействие на ростовые процессы формирующегося листа пшеницы, чем интенсивность освещения. Такая реакция является характерной для пшеницы, поскольку последняя относится к растениям с длинным фотопериодом.

Таким образом, на основании результатов проведенных исследований следует, что лист в период своего роста и развития проявляет высокую чувствительность к факторам среды (особенно к условиям освещения), адаптируя свою внешнюю и внутреннюю поверхность соизмеримо с возникающими в тканях механическими нагрузками, отражаясь на изменениях линейных размеров листьев.

ЛИТЕРАТУРА

Гулина Е.В. Адаптация фотосинтетического аппарата разных сортов пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.) к климатическим условиям Юго-Востока европейской части России // Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI веке. Тезисы докладов, Сыктывкар: 2001. - С. 207.

Дорофеев В.Ф., Градчанинова О.Д. Анатомическое изучение стебля и листа пшеницы // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.-1971.- Т. 44.- Вып. 1.- С. 57-75.

Зайцева Т.А., Луговцова К.А. Формирование структуры и развитие функциональной активности фотосинтетического аппарата в клетках разных зон роста первичного листа пшеницы под влиянием света различного спектрального состава // Физиология и биохимия культурных растений.- 1994.- Т. 26, №5.- С. 444-449.

Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г. Светопроводимость тканей как фактор регуляции ростовых процессов колесонтия пшеницы // Вопросы биологии экологии и

химии и методики обучения: Сборник научных статей.- Саратов: ЗАО «Сигма-плюс», 2001.- Вып.4.- С. 76-79.

Ктиторова И.Н., Скобелева О.В. Изменение упругих свойств клеточных стенок и некоторых параметров водного обмена растений при закислении среды // Физиология растений.- 1999.- Т.46.-№2.- С. 239-245.

Можайская Л.О. Фотосинтетическая активность и структура ассимилирующих органов у разных сортов мягкой пшеницы: Автореф. дис., канд.биол. наук.- Москва, 1997.- 20 с.

Раздорский В.Ф. Архитектоника растений.- М.: Советская наука, 1955.- 431с.

Тихомиров А.А., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Спектральный состав света и продуктивность растений.- Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991.- 168 с.

Францева О.В., Спивак В.А. Образование ячеистых клеток в мезофилле фотосинтезирующего листа пшеницы как адаптационная реакция на ксероморфные условия произрастания. -Саратов, 2000.- 13с.- Деп. в ВИНТИ 11.10.00, N2598-ВОО.

Хржановский В.Г. Основы ботаники с практикумом.- М.: Высшая школа, 1969.- 574 с.

УДК 633.171:(581.132+581.84+581.1.032.3)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЗОСТРУКТУРЫ АССИМИЛИРУЮЩИХ ОРГАНОВ СОРТОВ ПРОСА ПОСЕВНОГО РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ГРУПП В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

Е. И. Жанабекова

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

В современной экологической физиологии несомненно интересным и актуальным остается вопрос о пределах фенотипической изменчивости фотосинтетического аппарата на разных уровнях его организации. А.Т. Мокроносов (1981), изучавший взаимосвязь мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата на сортах картофеля, отмечал, что при изучении адаптивных изменений фотосинтеза большая степень фенотипической изменчивости наблюдается у структур более высокого порядка (мезоструктура листа, растение, ценоз), чем у структур низкого порядка (фотосинтетическая единица, хлоропласт).

В данной работе приведены результаты анализа изменения параметров мезоструктуры у сортов проса посевного (*Panicum miliaceum* L.), относящихся к степной поволжской и лесостепной эколого-географической группе в различные по условиям влагообеспеченности годы с целью выявить пределы варьирования параметров фотосинтетического аппарата на клеточно-тканевом уровне.

Аналогичные работы, проведенные на пшенице (Березина, 1989), показали, что засуха существенно влияет на мезоструктуру флагового листа, увеличивая число

клеток и хлоропластов на единицу площади, то есть, делая его более ксероморфным. Тем не менее, наблюдаемое в неблагоприятных условиях снижение продуктивности происходит не вследствие формирования малоактивных хлоропластов, а в результате уменьшения их численности на растении, что обусловлено замедлением роста (Федосеева, 1978; Кумаков, 1985).

У проса действие засухи проявляется в равном ингибировании ростовых процессов метелки и вегетативных органов. В большей степени при этом тормозится рост средних и, особенно, верхних листьев, что снижает продуктивность растений (Мальчиков и др., 1991). Однако практически не изучено влияние недостатка влаги на структуру ассимиляционного аппарата проса, хотя это необходимо не только для понимания процессов, происходящих в растении под действием засухи и высоких температур, но и для получения сравнительной характеристики засухоустойчивости сортов.

Исследования проводились на полях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока, расположенного в 5-м центральном почвенном районе Саратовской области. В качестве объектов изучались два сорта проса посевного: Мироновское 51 и Ильиновское, относящиеся к лесостепной и степной поволжской эколого-географическим группам соответственно. Сравнились фотосинтезирующие органы верхнего междоузлия: лист и его влагалище, открытый участок соломины и колосковые чешуи, взятые из средней части метелки. Годы, в которые проводились исследования, различались по водному и температурному режиму. 1993 год отличался большим количеством осадков, превышающим среднюю норму за сезон почти в 1,8 раза, а среднемесячные температуры были ниже среднемноголетних. 1995 год, напротив, был острозасушливым. При среднемесячной температуре, превышающей среднегодовую на 3 - 5 °С, количество осадков было меньше почти в 1,5 раза, что не могло не сказаться на росте и развитии растений.

Для оценки влияния засухи на структуру ассимилирующих органов этих сортов рассмотрены относительные изменения параметров мезоструктуры у обоих сортов в засушливом 1995 году по сравнению с благоприятным 1993 годом. Можно отметить, что у обоих сортов количество хлоропластов в клетке-ячейке в изучаемых органах почти не изменилось, тогда как тот же показатель в единице площади органа вырос почти на 15% в листе сорта Мироновское 51 и на 20% в том же органе сорта Ильиновское. Во влагалище листа, солоmine и колосковых чешуях также повысилось содержание хлоропластов в единице площади на 8%, 6% и 10% у Мироновского 51 и на 7%, 9% и 10% у Ильиновского соответственно. В жарком и сухом 1995 году отмечалось возросшее количество клеток-ячеек в единице площади у обоих сортов во всех органах, соответственно увеличилось и содержание хлоропластов в единице поверхности органа. Уплотнение мезофилла в большей степени отмечалось в листовой пластинке сорта Ильиновское. Объемы, как клетки-ячейки, так и крапц-клетки всех органов у того и другого сорта в острозасушливом году уменьшились, однако большой разницы ни между одноименными органами разных сортов, ни между органами одного сорта мы не обнаружили. Заметная разни-

ца обозначилась лишь в содержании хлорофилла в единице поверхности листовой пластинки и колосковых чешуй. У сорта Ильиновского в острозасушливый год этот показатель в листовой пластинке и чешуях метелки значительно вырос, тогда как у Мироновского 51 в листовой пластинке содержание хлорофилла увеличилось незначительно, а в колосковых чешуях - немного снизилось. Вообще, степень изменчивости параметров мезоструктуры соответствующих органов у обоих сортов незначительная. Видимо, имеет место общая направленность фотосинтетической стратегии селекционеров на устойчивость к засухе, а сортовые особенности, очевидно, связаны с другими функциональными системами растения.

По нашим данным, в засушливом 1995 году по сравнению с благоприятным 1993 годом у растений сорта Мироновского 51 увеличилась доля листовой пластинки и колосковых чешуй, а доля листового влагалища и соломины снизилась. У сорта Ильиновского возросла доля листьев с листовыми влагалищами, тогда как вклад соломины и колосковых чешуй снизился. При этом в большей степени площади листовой пластинки и колосковых чешуй снижались в засушливый год у сорта Мироновского 51.

Таким образом, можно сказать, что в различные по водному режиму годы сорта проса, относящиеся к разным эколого-географическим группам, мало различаются по показателям мезоструктуры ассимилирующих органов. Видимо, клеточно-тканевый уровень более консервативен и менее доступен для селекционеров, чем объемные показатели или морфологическая структура растения.

ЛИТЕРАТУРА

Березина О.В. Структурно-функциональная организация фотосинтетического аппарата сортов твердой и мягкой пшеницы в связи с их продуктивностью: Автореф. дис... к-та биол. наук. - Казань: Казанский институт биологии КФАН СССР, 1989. - 26 с.

Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. - М.: Колос, 1985. - 270 с.

Мальчиков П.Н., Ильин В.А., Кумаков В.А. Влияние засухи на ростовые процессы, показатели фотосинтетической деятельности и элементы продуктивности проса // Биологические основы селекции. - Саратов: НИИСХ Ю.-В., 1991. - С. 131-140.

Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. - 196 с.

Федосеева Г. П. Фенотипическая изменчивость мезоструктуры и функциональной активности фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. - Свердловск: УрГУ, 1978. - С.112 - 131.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АССИМИЛЯТОВ КАК ФАКТОР ПРОДУКТИВНОСТИ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ. ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЯ

О.А. Евдокимова, В.А. Кумаков

Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока

В период с 1976 по 2000 гг. на полях селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока проводились опыты, в которых изучались закономерности формирования урожая и физиологические особенности сортов яровой пшеницы. Состав изучавшейся коллекции сортов и набор признаков и показателей менялся по годам, однако было принято за правило почти во всех опытах оценивать главный результат продукционного процесса - накопление общей сухой массы биологического урожая и урожая зерна. Размеры делянок, частота взятия проб также варьировали по годам, но неизменной оставалась выборка при анализе накопления сухой массы: во все годы практиковалась девятикратная полевая повторность, и в каждую пробу брали по 25 растений, то есть, по 225 растений в целом по сорту. Неизменным оставался порядок расчленения растений (Васильчук и др., 2000). Практика показала, что если не ставится задача детального изучения динамики нарастания биомассы, то достаточно ограничиться двумя пробами: в фазе цветения и полной спелости. Данные, полученные именно в эти фазы, оказались наиболее информативными. Многолетние исследования позволили охарактеризовать общий ход и масштабы продукционного процесса (Кумаков и др., 1994), влияние на него условий года, в первую очередь, условий увлажнения, а также выявить особенности накопления и распределения сухой массы у разных сортов и их реакцию на условия выращивания. Удалось решить некоторые методические вопросы, в частности, разработать способы ранжирования сортов по потенциальной продуктивности и засухоустойчивости (Кумаков и др., 2000) и, что может быть наиболее интересно, обсудить некоторые теоретические проблемы фотосинтетической деятельности и донорно-акцепторных отношений между фотосинтетическим аппаратом и потребляющими органами - ростовыми процессами и наливающимся зерном (Кумаков и др., 2001).

В этих исследованиях изучались многие сорта, различающиеся по эколого-географическому происхождению и биологическим особенностям: высокорослые засухоустойчивые сорта саратовской селекции - типичные представители волжского степного экотипа, российские сорта других экотипов, сорта Западной Европы, а также сорта из США и Мексики, в том числе короткостебельные и полукарликовые. Естественно, что в этом наборе мы имели дело с широким варьированием потенциальной продуктивности, засухоустойчивости, продолжительности вегетации, высоты растений и др. Каждый сорт изучался не менее трех лет, при этом некоторые сорта прошли через большинство проводившихся в эти годы опытов.

Подробное обсуждение всех полученных данных содержится в многочисленных публикациях. В данном сообщении дается сжатый обзор итогов этой многолетней работы, связанной с учетом накопления и распределения сухой массы растений.

1. Накопление сухой массы растений от всходов до фазы цветения

Абсолютные размеры сухой массы в условиях Саратова значительно колеблются по годам. Так, минимальная сухая масса, наблюдавшаяся в годы исследований, была вдвое меньше максимальной за те же годы. Что касается сортовых различий, то они, в основном, были связаны с двумя факторами - продолжительностью периода всходы-цветение и селекционной продвинутой сортовых. При прочих равных условиях позднеспелые сорта обладают большей биомассой. В процессе селекции яровой пшеницы в НИИСХ Юго-Востока произошло увеличение общей биомассы и листовой поверхности сортов, особенно значительное в начальный период селекции (Кумаков, 1971). Сорта, районированные на рубеже 60-70-х годов, превосходили по общей биомассе местную Полтавку на 20-25%. В дальнейшем нарастание мощности растений в процессе селекции приостановилось (Кумаков, 1974), но предварительные данные говорят о том, что в последние годы в связи с изменениями климата этот фактор вновь начал играть роль в повышении продуктивности сортов.

Выявилась еще одна важная закономерность. При значительном варьировании общей массы растений по годам степень ее снижения в засушливые годы, по сравнению с благоприятными, оказалась практически одинаковой у разных сортов, следовательно, по этому признаку нельзя судить об их засухоустойчивости.

2. Распределение сухой массы растения в фазе цветения

При анализе распределения сухой массы между органами растения в фазе цветения выявилось, что доля листьев в сухой массе главного побега практически одинакова у разных сортов независимо от их происхождения, морфологии и биологии. Если принять массу побега за 100%, то при равенстве у разных сортов доли листьев, сумма долей соломины и колоса тоже должна быть одинаковой. Исследования показали, что главное различие между сортами состоит в абсолютной и относительной массе колоса. Так, если доля колоса в этой фазе у лучших среднеспелых сортов саратовской селекции составляет около 20%, то у аналогичных по вегетационному периоду полукарликовых сортов она достигает 30% и выше; соответственно, доля соломины у этих сортов окажется меньшей. Увеличение доли колоса в массе побега чаще всего связано с короткостебельностью, но оно может наблюдаться и у высокорослых сортов, если в их родословной участвовали сорта интенсивного типа, созданные в более благоприятных зонах мира. Например, высокорослый сорт Саратовская 46 имеет повышенную долю колоса по сравнению с таковой у других саратовских сортах. Показано, что соотношение между сортами по доле колоса, не меняется по годам. У таких сортов с высокими значениями доли колоса в массе побега, как правило, больше и абсолютная масса колоса при равном вегетационном периоде, и по этому признаку тоже сохраняется ранжирование сортов по годам. Показано, что при благоприятных условиях конечная масса

колоса и масса зерна у разных сортов практически пропорциональны массе их колоса в фазе цветения. На этом основании предложено оценивать потенциальную продуктивность сортов по массе их колоса в фазе цветения. Для краткости эта масса обозначена как «стартовая».

При равенстве долей массы листьев и при значительных различиях в долях массы колоса соотношение колос/лист сильно варьирует по сортам.

Равенство доли массы листьев в массе побега в фазе цветения у разных сортов означает, во-первых, отсутствие различий по чистой продуктивности фотосинтеза, рассчитанной на единицу сухой массы листьев. Из этого вытекает, что различия между сортами по чистой продуктивности или интенсивности фотосинтеза, рассчитанные на единицу листовой поверхности, должны быть тесно связаны с удельной поверхностной плотностью листьев.

Равенство сумм долей колоса и стебля в сухой массе побега в фазе цветения означает, что чем больше доля колоса, тем меньше доля соломины, и наоборот. Из этого следует, что можно добиваться повышения продуктивности колоса как прямым отбором по этому признаку, так и отбором, направленным на уменьшение массы соломины, что, собственно, и произошло в селекции на короткостебельность. Однако масса соломины может быть уменьшена не только за счет ее высоты, но и за счет изменения анатомо-морфологической структуры. Если принять во внимание, что в благоприятные годы масса соломины, например, у высокорослых саратовских сортов в фазе цветения примерно втрое больше, чем масса колоса и достигает 700-800 мг, то даже небольшое ее уменьшение в пользу колоса могло бы существенно повысить его продуктивность. Этот вывод побудил нас в 2000 г. начать работу по изучению особенностей соломины у генотипически различных форм из коллекционного питомника лаборатории селекции яровой мягкой пшеницы НИИСХ Юго-Востока.

3. Прирост сухой массы от цветения до созревания зерна

Прирост сухой массы растений в период от цветения до полной спелости зерна варьирует по годам, причем еще в большей степени, чем ее накопление до цветения, что, очевидно, связано с нарастающим действием засухи в засушливые годы, а в благоприятные - с такими явлениями, как полегание растений и развитие болезней. По этому показателю установлены значительные сортовые различия. Одна из причин разной реакции сортов на внешние факторы после цветения может быть связана с разной засухоустойчивостью сортов. Во все годы максимальным приростом отличались засухоустойчивые сорта саратовской селекции, а минимальным - западноевропейские сорта. Это обстоятельство послужило основой для разработки способа ранжирования сортов по засухоустойчивости по относительному приросту сухой массы после цветения. Речь идет о приросте массы относительно ее величины в фазе цветения. При этом в качестве критерия можно использовать как прирост общей массы побега, так и относительный прирост колоса. Эту последнюю величину мы обозначили как коэффициент реализации колоса. Вероятно, именно относительный прирост колоса может служить наиболее

информативным показателем для селекционеров.

Одно из главных направлений в анализе причин сортовых различий в отношении прироста сухой массы после цветения состоит в оценке степени «ответственности» за снижение в засушливые годы приростов массы, с одной стороны, рабочих органов растения - фотосинтетического аппарата и корней, с другой - самих зерновок в период их формирования и налива.

Сложность этого анализа состоит в том, что если общий прирост массы растения в этот период определяется чистым фотосинтезом, то прирост зерна связан со сложными процессами перераспределения веществ в растении, в силу чего существенный прирост зерна может наблюдаться при существенном угнетении фотосинтетического аппарата (Кумаков и др., 1991).

Контроль за накоплением сухой массы только в фазах цветения и созревания не позволяет полностью охарактеризовать процессы накопления и перераспределения сухой массы во второй половине вегетации. Для этого требуются более частые пробы. Проведение такой работы позволило установить, что накопление запасных веществ в солоmine происходит независимо от условий года, но степень их последующего использования определяется соотношением между запросом со стороны колоса и возможностями фотосинтетического аппарата. Эти соотношения определяются уже к фазе цветения. Если последующие условия благоприятны, то потребности колоса удовлетворяются в полной мере в основном за счет текущего фотосинтеза. Использование вторичных источников веществ для налива зерна резко усиливается при наличии неблагоприятных факторов.

Учет биомассы в фазах цветения и спелости, во-первых, позволяет охарактеризовать степень участия вторичных источников в наливе зерна, во-вторых, - сортовые различия. Оценить поведение растения в данном случае можно путем сопоставления прироста зерна с общим приростом сухой массы. Чем больше разница между этими величинами, тем значительнее участие вторичных источников в наливе зерна.

4. Сухая биомасса в фазе полной спелости и ее распределение

Общая сухая масса растения в полной или восковой спелости является результатом всей совокупности отмеченных выше процессов, то есть, в фазе, когда полностью закончилось накопление и перераспределение сухого вещества в растении. Главным признаком, нуждающемся в специальном анализе в этой фазе, является выход зерна в урожае (уборочный индекс, $K_{хоз}$). Контроль за приростом и распределением сухой массы в фазе полной спелости позволил выяснить основные факторы, влияющие на эту величину. Оказалось, что она положительно связана с долей колоса в сухой массе побега в фазе цветения, с коэффициентом реализации колоса и с соотношением между первичными и вторичными источниками поступления веществ в наливающееся зерно. $K_{хоз}$ повышается, когда возрастает доля реутилизации. Сложность, однако, состоит в том, что перечисленные признаки по-разному зависят от складывающихся условий. Абсолютная масса колоса максимальна в наиболее благоприятные годы, но при этом очень велика вегета-

тивная масса, поэтому доля массы колоса в общей массе побега оказывается низкой. Она существенно возрастает в засушливые годы в связи с тем, что масса соломины в такие годы снижается гораздо больше, чем масса колоса. Что же касается участия вторичных источников в наливе зерна, то оно возрастает при неблагоприятных условиях, причем не только при засухе, но также при полегании и поражении листового аппарата болезнями.

Таким образом, можно заключить, что тщательный учет сухой биомассы за период от всходов до цветения и от цветения до созревания, если он охватывает значительный ряд лет, большое число сортов и отражает характерные для данной зоны колебания погодных условий, позволяет получить обширную информацию о формировании урожая пшеницы, его зависимости от внешних условий, а также выявить сортовые различия, проявляющиеся в ходе продукционного процесса.

ЛИТЕРАТУРА

Васильчук Н.С., Евдокимова О.А., Захарченко Н.А., Кумаков В.А., Поздеев А.И., Чернов В.К., Шер К.Н. Некоторые приемы и методы физиологического изучения сортов зерновых культур в полевых условиях (под общей редакцией В.А. Кумакова). - Саратов, 2000. - 54с.

Кумаков В.А. Эволюция показателей фотосинтетической деятельности яровой пшеницы в процессе селекции и их связь с урожайностью и биологическими особенностями растений. Автореф. дис... д-ра биол. наук. Л.: ВНИИР им. Н. И. Вавилова, 1971. - 52с.

Кумаков В.А. Листовой аппарат как объект для оценки зерновых культур при селекции в условиях недостаточного увлажнения // В сб.: Физиология растений в помощь селекции. - М.: Наука, 1974. - С.213-226.

Кумаков В.А., Березин Б.В., Евдокимова О.А., Игошин А.П., Степанов С.А., Шер К.Н. Продукционный процесс в посевах пшеницы. - Саратов, 1994. - 203с.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А. Биологические аспекты выхода зерна в урожае пшеницы // Вест. РАСХН. 2000. - № 4. - С. 16-17.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А., Буянова М.А. Способы ранжирования генотипов яровой пшеницы по их потенциальной продуктивности и устойчивости к неблагоприятным факторам среды по накоплению и распределению сухой массы растений в период вегетации // С.-х. биология. - 2000. - № 1. - С.108-112.

Кумаков В.А., Евдокимова О.А., Буянова М.А. Распределение сухого вещества между органами в связи с продуктивностью и засухоустойчивостью сортов пшеницы // Физиология растений. 2001. - Т. 48. - № 3. - С.421-426.

Кумаков В.А., Игошин А.П., Игошина Г.Ф., Мазманиди А.Г. Трофическое обеспечение наливающегося зерна яровой пшеницы // С.-х. биология. - 1991. - № 5. - С.3-16.

К ВОПРОСУ О РОЛИ МЕХАНИЧЕСКИХ НАПРЯЖЕНИЙ В РЕГУЛЯЦИИ
ГИСТОГЕННЫХ ПРОЦЕССОВ

С.А.Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Согласно существующим представлениям (Быховцев, 1976; Коломыцев, 1978; Brown, Sax, 1962; Lintilhac, Vesecky, 1984), направленность формообразовательных процессов в органах растений определяется деятельностью меристем или клеток, обладающих потенциальной способностью стать ими.

Как показали проводимые нами исследования, наложение эластичного давящего кольца на стебель тополя вызывает морфологические и анатомические изменения в его структуре, характер которых соответствует некоторым ранее высказанным мнениям о роли механического давления в регуляции роста и дифференциации тканей (Синнот, 1963; Коломыцев, 1969; Дьюкар, 1978; Lintilhac, 1974). Внешним проявлением механического воздействия в эксперименте являлось образование сужения на участке наложения эластичного давящего кольца.

Определение диаметра стебля тополя в зоне давления, ниже и выше этой зоны свидетельствует о значительном его уменьшении под влиянием механического давления (рис.1). Уменьшение диаметра стебля в зоне давления вызывает появление срезающих усилий на границе действия эластичной пленки. В этих участках побега, в соответствии с теорией безмоментного состояния органов растений и распределением согласно этому механических напряжений (Быховцев, 1976), на границе действия эластичной пленки изменяется направленность (вектор) внутренних сил. Морфологически эти изменения проявляются в образовании каллюсовых наплывов.

Несмотря на условность контролирования величины давления эластичной пленки, что зависело от числа её слоев и толщины стебля, отмечались несущественные, на наш взгляд, отклонения от принципиальной морфологической картины этого воздействия: больший или меньший диаметр побега в зоне давления, различные размеры каллюсовых наплывов, изменение соотношения размеров побега выше и ниже зоны давления (рис.1).

Наблюдаемое внешнее выражение воздействия механического давления проявляется и во внутренней, анатомической структуре стебля. Анализ поперечных срезов стебля контрольных и опытных растений выявил резкие различия между ними. Абсолютные величины коры, древесины и сердцевины в зоне давления во всех анализируемых случаях меньше, чем выше и ниже зоны давления; например, в зоне давления размеры коры составляют 450 мкм, в то время как выше и ниже этой зоны её размеры значительно больше - соответственно 549 мкм и 823 мкм. Также существенно отличаются и абсолютные величины развития древесины; в

частности, её размеры в зоне давления составляют 930 мкм, выше и ниже зоны давления - соответственно 1069 мкм и 1173 мкм (рис. 2).

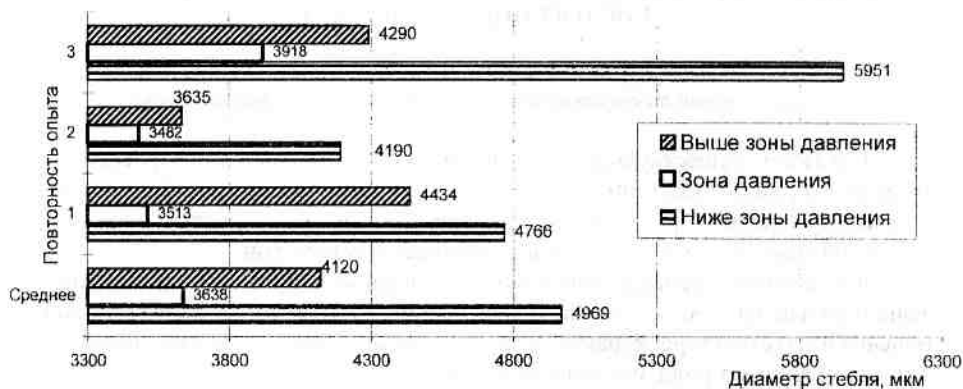


Рис. 1. Изменение диаметра стебля *Populus neriubens* под влиянием механического давления

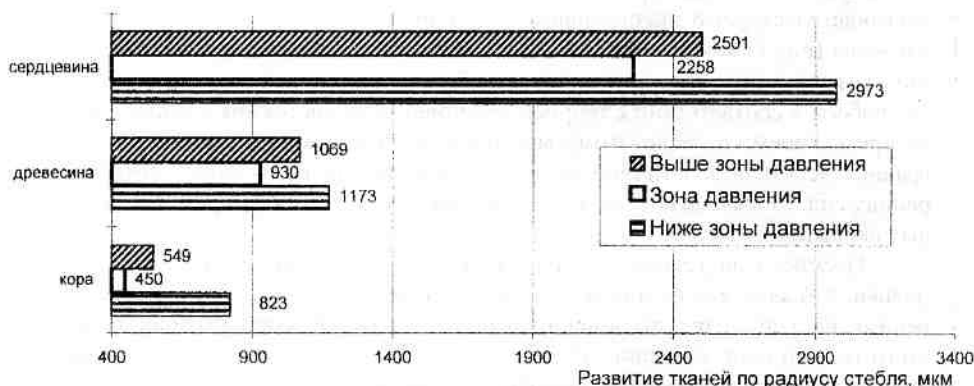


Рис. 2. Радиальные размеры тканей стебля *Populus neriubens*

Наряду с уменьшением абсолютных величин коры и древесины стебля *Populus neriubens* в зоне механического давления, наблюдаются изменения соотносительного развития этих комплексов тканей; определение отношения древесины к коре показало, что в зоне давления происходит существенное увеличение размеров древесины относительно коры. В частности, среднее значение отношения древесина/кора в зоне давления составляет 2,28, выше зоны давления - 2,05, ниже зоны давления - 1,63, т.е. отмечается наименьшее значение относительно первых двух случаев. По повторностям опыта наблюдается такая же закономерность:

большее значение отношения древесина/кора - в зоне давления, меньшее - выше зоны давления, ещё меньше - ниже зоны давления (рис.3).

Под действием механического давления в коровой части стебля тополя отмечается сильная деформация тканевых структур, образующих «волно-образные» изгибы по окружности стебля, следствием которых является различие в толщине коры на отдельных его участках в зоне давления; большая величина коры наблюдается в зоне расположения групп волокон твердого луба. Наиболее существенная деформация характерна для клеток мягкого луба, что определяется, очевидно, меньшим развитием их клеточных стенок. На многих исследуемых участках стебля в зоне давления деформация клеток мягкого луба настолько существенна, что на продольных и поперечных срезах выделение его элементов становится проблематично.

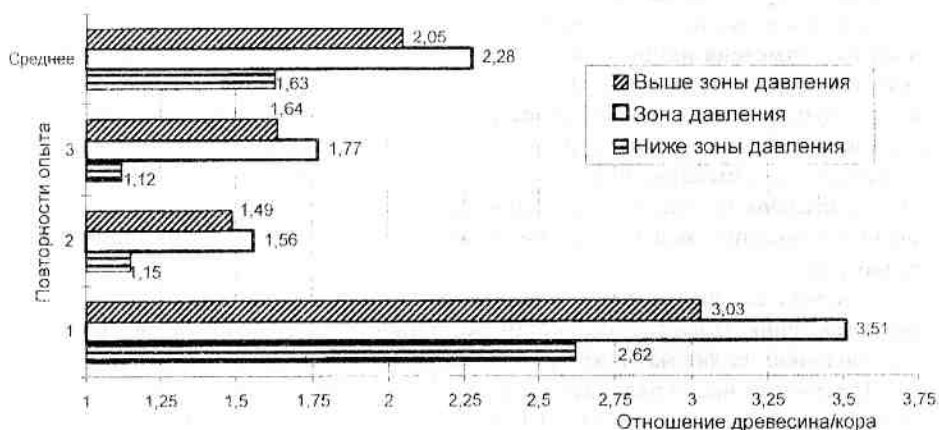


Рис. 3. Отношение радиальных размеров древесины и коры стебля в опытных побегах *Populus nervirubens*

Изменение структуры стебля под воздействием давления связано, прежде всего, с деятельностью образовательных тканей - камбия и феллогена. Эти изменения касаются как пространственной направленности их функции, так и активности формирования отдельных типов тканей.

Изменение пространственной направленности деления клеток камбия можно установить, исследуя участки стебля, находящиеся на границе приложения механического давления. Для этой части стебля наиболее характерно изменение активности межпучкового (лучевого) камбия. В частности, в зоне каллуса из-за деятельности этого камбия образуется значительное количество примерно одинаковых по величине паренхимных клеток, располагающихся на участках лубяных лучей коры стебля. Эти клетки преимущественно и определяют увеличенные размеры стебля в зоне каллуса. Кроме того, на поперечных срезах заметно, что клетки

лубяного луча в зоне давления имеют прямоугольную паренхимную форму, тогда как в зоне каллуса эти же клетки имеют преимущественно шарообразную форму, располагаясь беспорядочно.

Твердый луб в зоне давления представлен меньшим числом слоев. При этом изменился и характер расположения волокон твердого луба, чаще всего это не овальные по форме группы клеток на поперечных срезах, а более округлые и реже расположенные. В местах образования каллюсов на побегах *P. nervigubens* - выше и ниже зоны давления - отмечены зоны скопления склереидных клеток. Примечательно, что образование склереид в каллусе инициируется и в случае поранения побега тополя; в частности, при повреждении побега *Populus nervigubens* градом нами отмечено дифференциация склереид из части клеток каллуса. Подобное явление наблюдалось F.H. Wilbur, I.L. Riobel (1971) в культуре клеток *Pelargonium hortorum* в случае, когда они помещались в конические формы, ограничивающие рост числа клеток; вслед за дифференциацией склереид из типичных клеток каллуса ими отмечена инициация мелких паренхимных клеток с примыкающими к ним клетками, содержащих крахмал. Можно предположить, что наряду с механической функцией, склереидам свойственна и другая функция, имеющая отношение к направленности дифференциации прилегающих к ним клеток.

Некоторые изменения в пространственном положении клеток наблюдаются и в зоне деятельности феллогена. Наиболее существенным проявлением влияния внешнего давления является неоднородность расположения клеток, производных феллогена.

Производные феллогена существенно изменяют свою структуру под влиянием давления. В частности, клетки феллемы в зоне давления имеют более тонкие оболочки, их форма может резко отличаться в зависимости от местоположения. Изменяется число рядов клеток феллемы по радиусу стебля - вместо четырех-пяти клеток в контроле, в зоне давления отмечается один ряд, подстилающий эпидермис. Феллодерма в зоне давления может быть представлена не одним, что наблюдалось у контрольных растений, а двумя и более рядами клеток по радиусу поперечного среза стебля. Большее число рядов феллодермы обычно отмечается в местах перехода от узкого участка коры к более широкому. На границе от зоны давления к выше и ниже расположенным зонам наблюдается увеличение числа производных феллогена - феллемы и феллодермы. Подобная реакция со стороны феллогена на прилагаемое механическое давление отмечается только в том случае, если наложение полиэтиленового кольца на стебель осуществлялось не позднее начала развёртывания листьев. В случае, если полиэтиленовое кольцо накладывается в более поздние сроки, феллоген усиленно продуцирует клетки феллодермы, образующих обширные участки по периметру коры стебля; число слоев феллемы сокращается до 1-2 шт. Таким образом, для феллогена характерна различная реакция на механическое давление в зависимости от состояния побега, что свидетельствует о различном физиологическом статусе феллогена, уровне компетентности в специализации того или иного типа клеток.

В колленхиме коры под влиянием давления клетки удлиняются в тангентальном направлении. Число рядов колленхимы уменьшается, более выражено - в узких участках коры.

Иной тип существенных изменений в строении производных феллогена и состоянии самого феллогена отмечается в зоне стебля, находящейся на границе давления эластичной пленки и каллюса побега. В этой зоне увеличивается число рядов феллемы и феллодермы, что несвойственно, особенно последнее, строению стебля контрольных растений. На продольных срезах стебля было установлено, что первоначально увеличивается число рядов феллодермы, а на большем удалении от давящей пленки увеличивается и число рядов феллемы.

Анализ структуры ксилемных производных камбия показал, что процесс их дифференциации в зоне давления более устойчив и касается только некоторых сторон. Прежде всего это незначительное одревеснение и мелкоклеточность, что можно наблюдать, рассматривая поперечные срезы стебля в поляризованном свете. Зона древесины, прилегающая к камбию, в этом случае дает очень слабый поляризационный эффект - слабое свечение. Однако по выходе из зоны давления - выше и ниже её, клетки ксилемной паренхимы, волокна существенно утолщаются, их клеточные стенки многослойны. Изменяется также характер расположения сосудов - весенний тип расположения сосудов характерен для всех слоев древесины стебля в зоне давления.

В зоне давления отмечена активация деления клеток сердцевины и изменения их физиологического состояния по сравнению с контрольными растениями. Свидетельством этому является увеличение числа клеток с крупным ланцетовидным ядром, с гранулированной, хорошо прокрашиваемой гематоксилином протоплазмой.

Таким образом, при механическом давлении эластичной пленки на стебель побега тополя изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая характером реакции образовательных тканей и их производных на прилагаемое воздействие.

ЛИТЕРАТУРА

Быховцев Б.Г. Образовательные ткани- регуляторы безмоментного состояния органов растения // Математическая теория биологических процессов. - Калининград, 1976. - С.213-215.

Дьюкар Э. Клеточные взаимодействия в развитии животных. - М.: Мир, 1978. - 330 с.

Коломыцев Г.Г. Напряжение тканей в стебле двудольного растения // Бот. журнал. 1969. - Т.54. - №8. - С.13-19.

Коломыцев Г.Г. Динамика роста и формирования. Задачи и материалы исследования // Вестник ЛГУ. - Л., 1978. - №9. - С.46-57.

Синют Э.В. Морфогенез растений. М.: Иностран. лит-ра, 1963. - 603 с.

Brown C.L., Sax K. The influence of pressure on the differentiation of secondary

tissues // Amer. Jour. Bot. 1962. V.49. P.683-691.

Lintilhac P.M. Differentiation, organogenesis and the tectonics of cell wall orientation. 3.Theoretical considerations of cell mechanics// Amer.J.Bot. 1974. Vol.61. P.230-237.

Lintilhac P.M.,Vesecky T.B. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2.The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction // Amer.J.Bot. 1984. Vol.68. P.1222-1230.

Wilbur F.H., Riobel I.L. The role of interaction in the growth and differentiation of Pelargonium hortorum cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation // Bot. gaz. 1971. 132/31. P.193-202.

УДК 501.14:634.11(470.44)

ВЛИЯНИЕ ПОЧВЕННОГО СУБСТРАТА НА УКОРЕНЯЕМОСТЬ ЗЕЛЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ КЛОНОВЫХ ПОДВОЕВ ЯБЛОНИ

Н.А. Спивак, В.А. Спивак

*Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского*

Роль окружающей среды в процессе укоренения зеленых черенков сложно переоценить. Воздушное пространство с определенным уровнем влажности, температурой, газовым составом и освещенностью, а также корнеобитаемая среда или субстрат, имеющий собственный тепловой, газовый, минеральный и водный режимы - все это способно обеспечить и создать необходимые условия для быстрого включения регенерационных ризогенных процессов.

Механический состав и физико-химические свойства субстрата создают среду, в которой осуществляются процессы заживления травмированной поверхности и происходит восстановление корневой системы. В этой связи роль субстрата особенно возрастает. На первом этапе укоренения важными являются факторы, способствующие заживлению раневой поверхности и поддержанию черенка в функционально активном состоянии: плотность, аэрируемость, водоудерживаемая способность субстрата. С образованием каллуса и переходом камбия к ризогенезу ведущими становятся физико-химические свойства субстрата: водоудерживающая способность, рН, ионный и минеральный состав, - обеспечивающие развитие корней.

В условиях жесткопромывного водного режима, при котором происходит быстрое вымывание солей, даже при регулярном внесении подкормок сложно регулировать содержание основных минеральных элементов и рН в субстрате. Однако их уровень в среде может значительно повлиять на конечный результат укоренения зеленых черенков (Вальтер, 1968). Одним из эффективных приемов создания оптимальных условий для культивирования черенков является подбор со-

става почвосмесей и разработка технологии выращивания.

Отсутствие в Саратовской области запасов торфа - основного компонента многих известных субстратов, приводит к необходимости ввоза этого ценного для укоренения материала из других регионов страны. Однако такой материал как лигнин, являющийся отходом местной промышленности, более доступен. Он обладает следующими ценными качествами: слабой кислотностью и сыпучестью, - что должно, по нашему мнению, положительно повлиять на уровень pH в субстрате и поддержание его структурности в процессе активного орошения.

Целью настоящего исследования было изучить влияние компонентов субстратов, в частности лигнина и лесной почвы на укореняемость зеленых черенков клоновых подвоев яблони.

Материал и методы

Объектами исследования являлись не обработанные физиологически активными веществами зеленые черенки четырех клоновых подвоев *Malus L.*, селекции кафедры плодоводства Плодоовощного института им. И.В.Мичурина, среди которых были как районированные клоны - парадизка Будаговского (ПБ-9); 54-118, так и перспективные - 62-396; 57-490.

Опыты проводили на базе Экспериментального хозяйства СГАУ им. Н.И. Вавилова в условиях арочной пленочной теплицы, построенной по проекту кафедры плодоводства Мичуринского плодоовощного института (Потапов, Пчелинцев, 1988) с использованием установки искусственного туманообразования.

В почвенных субстратах использовали лигнин находившийся в течение 3-х лет на открытом грунте. Почвосмеси укладывали на грунт теплицы окруженной дренажной траншеей. Анализ субстратов на содержание основных минеральных элементов и pH проводили по методике Е.В Аринушкиной (1961) и Н.М. Глунцова (1989).

На базе четырех известных компонентов с учетом всех перечисленных особенностей названных материалов составлено 4 варианта субстратов:

- 1) песок : торф (Т:П - 1:1), контроль;
- 2) песок : торф : серая лесная почва (Т:П:ЛП - 1:1:1);
- 3) песок : лигнин (П:ЛП:Л - 1:1:1);
- 4) песок : торф : серая лесная почва : лигнин (П:Т:ЛП:Л - 1:1:1:1), полная смесь.

Результаты и обсуждение

В результате анализов почвенных образцов были проведены исследования изменения pH и концентраций основных элементов в используемых субстратах в течение полного культивационного цикла выращивания подвоев - от посадки зеленых черенков до получения прививочного материала. Так, pH водной вытяжки из субстратов на протяжении всего изучаемого периода значительно колебалась от нейтральной до щелочной в двух смесях - П:Т и П:Т:ЛП (рис.1). Причем, в трехкомпонентной смеси высокое значение pH отмечалось лишь перед посадкой че-

ренков в субстрат.

Как известно (Кренке, 1928; Турецкая, 1956), процессы регенерации растений наиболее успешно проходят в слабо кислых и нейтральных средах. Однако в процессе развития корни подщелачивают почву. Важной особенностью субстратов содержащих лигнин является их более близкие к нейтральному показателю значения pH, что особенно важно в начальный период укоренения.

Анализ содержания макроэлементов (NPK) и, в частности, водорастворимого азота в субстратах выявил, что наибольшее количество этого элемента сохраняется в субстрате П:Т:Л (рис.2).

Примечательно, что полная смесь отличалась самой низкой концентрацией как аммонийного, так и нитратного азота (рис.3, 4). Причем, вариант - полная смесь, по содержанию аммонийного азота после окончания у растений первой волны роста (июль) сравнивался с контролем, который в дальнейшем превосходил его по этому показателю перед наступлением второй волны роста. Низкий уровень нитратного азота в течение семи недель (с конца мая по июль) объясняется его подвижностью и быстрым вымыванием с поливной водой. И только с изменением поливного режима (снижением норм и числа поливов) концентрация нитратного азота возросла к августу. Затем к концу вегетации она вновь понизилась, что было связано как с использованием растениями питательных веществ в осенний период развития, так и вымыванием обильно выпавших осадков.

Таким образом, в период формирования корневой системы черенки имели возможность использовать только аммонийный азот, что является довольно распространенным явлением при культивировании в туманообразующих установках (Крылова, 1985). Кроме того, низкий уровень азота в субстрате содержащем почву есть результат слабой способности удерживать данный элемент и легкой его доступности регенерантам и воде. Субстрат включавший торф обладал явной азотоудерживающей способностью.

Результаты анализа содержания фосфора и калия в субстратах выявили несколько иную динамику накопления их в течение вегетации.

Уровень фосфора в вытяжках был самым низким в активный период регенерации корней (рис.5). При этом вновь подтвердилась важная роль почвы как составляющего компонента субстрата, так как почвосодержащие субстраты во второй период вегетации отличались существенно большей его концентрацией.

Пониженное содержание всех элементов в первые фазы вегетации черенков можно объяснить только избыточным промыванием субстрата поливной водой, поскольку с уменьшением числа поливов наблюдали резкое их накопление.

Изучение динамики содержания водорастворимого калия в субстратах подтвердило данное заключение: вымывание его приходится на первую половину вегетации (рис.6). С переходом на новый поливной режим концентрация калия также возросла.

Итак, наибольшей способностью удерживать элементы питания обладали субстраты содержащие серую лесную почву, а подвижность элементов в них зави-

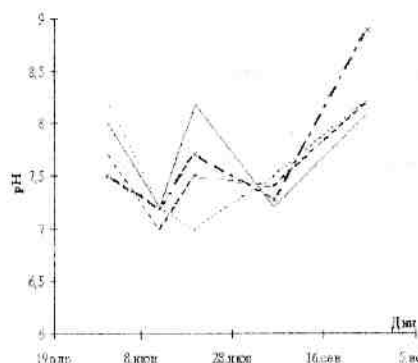


Рис.1. Изменчивость pH водной вытяжки субстратов:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

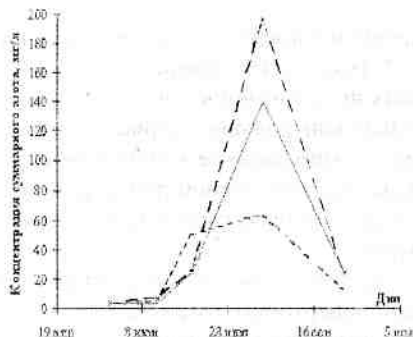


Рис.2. Изменчивость содержания водорастворимого суммарного азота по субстратам:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

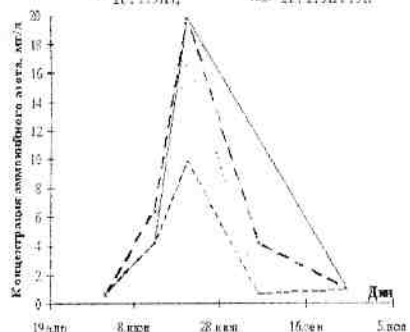


Рис.3. Изменчивость содержания водорастворимого аммонийного азота по субстратам:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

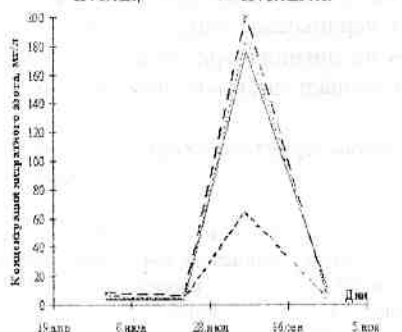


Рис.4. Изменчивость содержания водорастворимого нитратного азота по субстратам:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

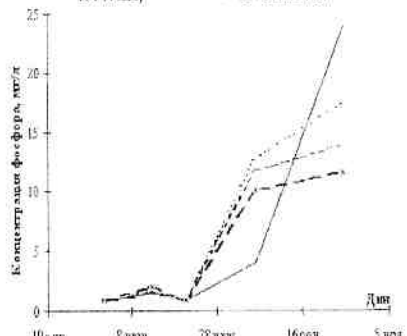


Рис.5. Изменчивость содержания водорастворимого фосфора по субстратам:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

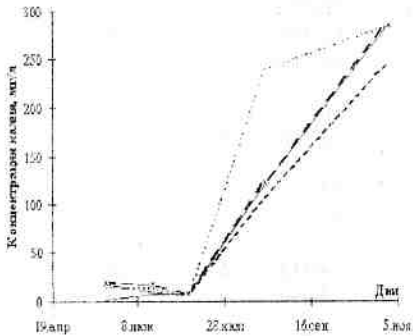


Рис.6. Изменчивость содержания водорастворимого кальция по субстратам:

— П:Т; --- П:ЛП:Л;
 П:Т:ЛП; -·-·- П:Т:ЛП:Л.

села преимущественно от поливного режима.

В результате проведенного анализа состояния укоренившихся черенков клоновых подвоев яблони по окончании вегетации установили (см. табл.), что относительно контрольного варианта, изменения в компонентном составе субстрата оказывали существенное влияние на объем корневой системы. Так, добавление к контрольной смеси лесной почвы в равном объеме приводило к увеличению объема корневой системы карликового подвоя в 1,5 раза у растений относящихся к пятой группе.

Черенки клона 54-118 реагировали на это введение увеличением площади листовой поверхности от 25 до 50%. Развитие же структур черенка среднерослого клона практически не изменялось.

Реакция черенков клонового подвоя на замену торфа лигнином была не однозначна, сказались их наследственная специфичность. Так, у клона ПБ-9 практически не изменился ни один из параметров относительно контроля. В то же время второй карликовый клон оказался наиболее отзывчивым из всех исследуемых клонов на лигнин. При этом, объем корневой системы увеличился почти в 2,5 раза, а площадь листовой поверхности - в 3 раза.

Характеристика укоренившихся зеленых черенков подвоев яблони по окончании вегетации

Испытуемый субстрат штамбика стебля у основания, мм поверхности, см ²	Исследуемые клоны подвоев		Длина побега, см		Диаметр	
	Объем корневой системы, см ³	Укореняемость черенков, %	Площадь листовой поверхности, см ²	Выход подвоя для привив-ки, %	Площадь листовой поверхности, см ²	Диаметр, мм
Т:П (контроль)	54	0,71	10,0	1104	28,2	
50,4						
62-396	54	0,56	10,0	537	30,4	42,2
54-118	44	0,55	7,5	639	21,7	24,4
57-490	39	0,56	10,0	598	10,9	24,6
Т:П:ЛП	56	0,76	11,0	1227,5	47,8	50,2
62-396	50	0,75	10,2	1117,2	45,6	31,1
54-118	59	0,61	16,2	1285,8	50,5	28,9
57-490	45	0,58	10,0	717	17,4	0,5
П:ЛП:Л	52	0,60	10,0	1025	26,1	42,2
62-396	53	0,69	24,0	1501	30,4	31,1
54-118	60	0,64	20,0	2416	63,0	24,4
57-490	55	0,50	5,0	706	19,6	35,6
Т:П:ЛП:Л	42	0,55	10,4	821	58,7	62,2
62-396	56	0,70	11,2	1789	30,4	37,8
54-118	63	0,66	18,5	1159	34,8	24,4
57-490	35	0,58	20,2	1112	23,9	40,0

Полукарлик немного уступал клону 62-396 по объему корневой системы, но опережал его по площади листовой поверхности на 60%. У среднерослого сорта тоже произошли позитивные изменения, судя по результатам полученным на

растениях, отнесенных ко второй группе - увеличились диаметр штамбика, площадь листовой поверхности, уменьшился размер каллусов.

Зеленые черенки среднерослого подвоя, культивируемые на 4-х компонентном субстрате, создавали корневую систему большего объема относительно контроля. Развитие структур у полукарликового клона шло почти на том же уровне, что и в варианте с лигнином. Клон 62-396 оказался чувствительным к произведенным изменениям в составе субстрата, четко отреагировав трехкратным увеличением площади листовой поверхности. И лишь ПБ-9 сохранял значения исследуемых параметров на уровне очень близком к контролю.

На основании полученных результатов, нами был проведен учет укоренившихся растений (табл.), который позволил заключить, что карликовые клоны и полукарлик отзывчивы на изменения в составе смеси субстратов. Причем, на 3-х компонентных смесях высокой ростовой активностью обладали черенки клона 54-118. Замена торфа лигнином для карликовых клонов не являлась удачной, в то время как на полном субстрате ростовая активность у ПБ-9 повышалась. Низкая регенерационная способность черенков клона 57-490, по видимому, связана как с физиологической активностью тканей стеблевой части, которые на момент заготовки черенков не достигли оптимального состояния, отставая в развитии от предыдущих клонов, так и с особенностями типа роста среднерослого подвоя.

В результате сравнения клоновых подвоев по количеству сформированных растений, пригодных для зимней прививки (см. табл.) установили, что карликовые клоны, практически независимо от состава субстрата, всегда имели высокие показатели. Причем, ПБ-9 превосходил 62-396 на 30-70%. Полукарликовый подвой на всех субстратах имел почти один и тот же выход растений пригодных для прививки. А среднерослый клон оказался наиболее требовательным к составу субстрата. Так, добавление лигнина в почвосмесь положительно влияло на формирование корневой системы. При этом количество подвоя данного клона, пригодного для прививки возросло на 40% и более.

Итак, на основании проведенного анализа исследований можно заключить, что лучшими субстратами для испытуемых нами клонов являются Т:ЛП:П и Т:ЛП:П:Л. Лимитирующими факторами успешного укоренения помимо состава субстратов являются физиологическая готовность тканей черенка и температурные условия, складывающиеся в начальный период укоренения.

ЛИТЕРАТУРА

Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. - М.:Изд-во Моск. ун-та, 1961. - 487 с. Вальтер Г. Растительность земного шара. В 3-х томах. - М.: Прогресс, Т.1. - 1968. - 551 с.

Глушцов Н.М. Агрохимическая лаборатория овощевода. - М.: Росагропромиздат, 1989. - 192 с.

Потапов В.А., Пчелинцев А.С. Объемная пленочная теплица // Садоводство и виноградарство. - N3. - 1988. - С. 15-17.

Кренке Н.П. Хирургия растений (травматология). - М.: Новая деревня, 1928. - 658 с.

Турецкая Р.Х. Анатомо-физиологические изменения в черенках некоторых плодово-ягодных растений в процессе укоренения // Физиол. раст. - 1956. - Т.3. - N2. - С. 142-148.

Крылова И.И. Эффективность форм азотных удобрений при зеленом черенковании // Агротехника и сортоизучение плодовых культур. - М.: Изд. НИЗИСНП, 1985. - С. 69-75.

УДК - 633.11: 581.1: 001. 57

ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ МОДЕЛИ ВЕГЕТАТИВНОЙ ПОЧКИ ПШЕНИЦЫ: 1. СТРУКТУРНЫЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АЛГОРИТМЫ

В.А. Спивак, Б.Г. Быховцев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Почка, по определению Шюппа (Schupp, 1938) - это ростовая единица, объединяющая рост собственного конуса нарастания и молодых фитонем (фитомеров) и являющаяся высшей степенью формообразования. Это определение подчеркивает сложность организации верхушки вегетативного побега пшеницы. Известно, что от строения вегетативной почки и хода развития формирующихся в ней структур и элементов во многом зависит будущий облик взрослого растения (Серебрякова, 1971). Таким образом, становится очевидной важность исследования механизмов регуляции развития почки.

Последовательная смена морфогенетических программ, высокая степень развития составляющих структур, их элементов, автономность и самоорганизация почки пшеницы - все это свидетельствует о том, что организму приходится решать сложные задачи. Однако проследить всю последовательность совершающихся событий и выявить их взаимосвязь с процессами, определяющими морфогенез почки на различных уровнях организации - проблема очень сложная.

Успешное решение задач такого рода становится возможным с привлечением методов системного анализа, одним из которых является моделирование (Новосельцев, 1978). Использование принципов и подходов моделирования при изучении вопросов, связанных с регуляцией развития вегетативной почки, позволяет не только преодолеть фрагментарность имеющихся сведений с целью объединения разрозненных фактов в единое целое, но и прогнозировать реакцию составляющих ее структур на изменяющиеся условия среды.

Данная работа представляет собой первый этап на пути к разработке ин-

формационной модели регуляции деятельности образовательных тканей в идеальной вегетативной почке пшеницы.

Для объяснения функционирования структур почки мы использовали известную модель регуляторного контура (Савостьянов, 1971), представленную в упрощенном виде на рис.1. На клеточном уровне этот контур функционирует следующим образом.

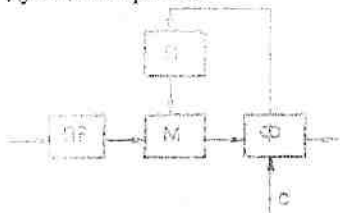


Рис.1 Блок-схема обобщенного регуляторного контура почки. ПР - преобразователь; М - модулятор; П - память; Ф - фенотип; С - стрессор

Продукты метаболизма, представленные соотношением углерод/азот (С/Ν) поступающие в преобразователь (например, митохондрия), кодируются цитоплазматическим комплексом клетки в энергию химических связей, понятных данной системе (например, АТФ, НАДФ и др.), и поступают в модулятор (роль которого выполняют рибосомы), воспринимающий одновременно информацию из памяти (из генома в виде и-РНК). Входной сигнал в соответствии с информацией, поступающей из памяти, изменяется, и в модуляторе устанавливается необходимая размерность совершаемого действия. Качество регулируемого действия фиксируется датчиками управляемого объекта, запечатляясь в структуре фенотипа (элементе метамера).

Управляемый объект - ткани конуса нарастания, а также метамер - подвергается возмущающему воздействию среды (стрессора), в результате чего на нем создается функциональная нагрузка, переводящая систему на новый режим деятельности (например, возрастает потребность в клеточном материале при формировании листового примordia). По каналу обратной связи сигнал об этом поступает в блок памяти, который, изменяя активность функционирующей структуры, вновь вводит систему в заданный режим.

Блок-схема представленного контура лишь в самом общем виде описывает принцип регуляции формообразовательных процессов. Модель же структурных компонентов почки пшеницы, способная адекватно отразить регуляцию осуществляющегося в ней морфогенеза, должна быть более сложной. Помимо "памяти" с набором различных программ она должна обладать способностью выбирать необходимые программы в соответствии с характером среды, то есть, быть самоорганизующейся.

Таким образом, исследование механизмов деятельности меристем почки

прежде всего сводится к выяснению принципов организации и правил функционирования рассматриваемой системы.

Анализ имеющихся литературных и собственных данных позволил нам сформулировать положения, на основе которых может быть построена модель почки пшеницы.

1. Структурная организация главной "закрытой" вегетативной почки пшеницы представлена конусом нарастания и тремя-четырьмя метамерами. "Емкость" почки (число метамеров) - величина постоянная для сорта и отражает состояние в ней метамеров (Серебрякова, 1971).

2. Из многочисленных определений морфогенеза растений (Синнот, 1963; Эзау, 1980) следует, что основой его являются процессы роста и дифференциации, генетически запрограммированное и скоординированное чередование которых приводит к изменению формы структур любого уровня - клеточного, тканевого, органного (рис.2).

3. Конус нарастания в системе почки является уникальным компонентом. При сравнительно простой анатомо-морфологической организации он выполняет важные физиологические функции и представляет собой сложнейший регуляторным контур в цепи метамерных блоков. Конус, поддерживая структурную организацию почки и ритмичность происходящих в ней процессов, через механизм апикального доминирования осуществляет регуляцию роста и дифференциацию метамеров с момента их заложения до выхода из состава почки.

Им выполняется две программы: 1) недетерминированный собственный рост; 2) формирование детерминированного элемента - инициального кольца. В обоих случаях он затрачивает минимум энергии при максимуме эффективности, что также является доказательством его главенствующего положения в апексе.

Среди формирующихся метамеров почки особое место занимает первый - онтогенетически старший, максимально удаленный от конуса нарастания и превосходящий по организации все другие метамеры. От деятельности элементов первого метамера, в частности, развития листового примордия, зависит переход проростка на автотрофный тип питания, а, следовательно, и активность ростовых процессов в почке.

Пространственное положение конуса нарастания и первого метамера в почке позволяет рассматривать их в последовательной цепи блоков как "входных" регуляторных контуров (первичных приемников информации окружающей среды). Расположенные между ними формирующиеся метамеры являются "внутренними". Их деятельность в значительной степени зависит от поступающей информации из "входных" контуров, состава метаболитов и возмущающего воздействия среды - стрессора.

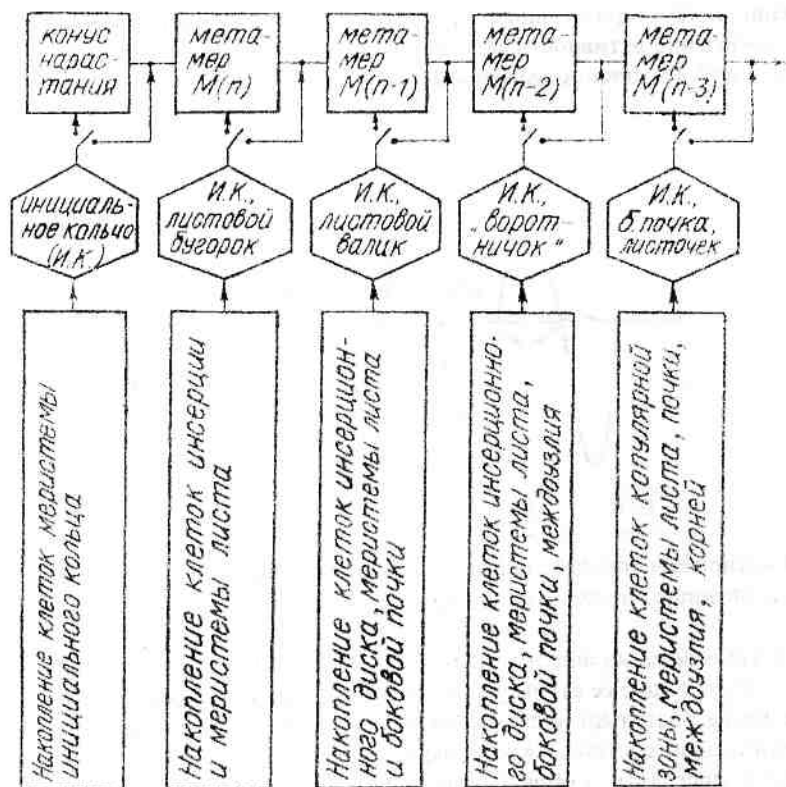


Рис. 2. Блок-схема структурной организации главной вегетативной почки пшеницы.

4. Образовательные ткани почки в течение пластохрона проходят два пика ростовой активности: максимальный и минимальный. "Меристематическая активность и явления дифференциации перекрывают друг друга, поэтому завершение дифференциации в разных системах ткани происходит не одновременно" (Летунов, 1967). Деятельность меристем в конусе практически состоит из одного процесса - роста. В клетках и тканях базального метамера подавляющее преимущество имеет дифференциация. Если принять возникновение инициального кольца за начальный акт дифференциации, усиливающейся в последующих метамерах, а рост - как процесс затухающий по мере дифференциации, то можно представить, как они распределяются в каждом структурном блоке почки. С нашей точки зрения, выражение обоих процессов в виде затухающих синусоидных кривых, направленных навстречу друг другу, наглядно отражает реальную картину их рас-

пределения в структурных блоках почки (рис. 3). Считается (Волотовский, 1992), что распределение активности по волновому принципу является наиболее оптимальным и информационно выгодным.

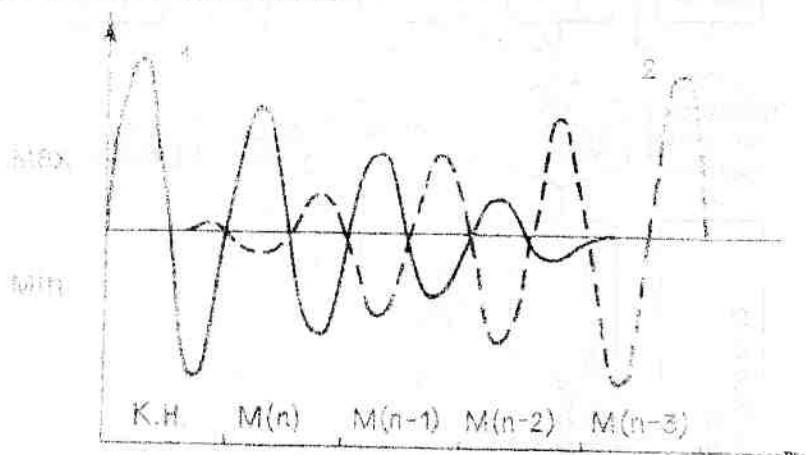


Рис. 3. Соотношение процессов роста (1) и дифференциации (2) в "закрытой" почке побега пшеницы в течение пластохрона

5. На основании анализа онтогенеза вегетативной почки можно предположить, что образующие ее структуры в клеточной "памяти" имеют набор программ, которые последовательно включаются по мере изменения качественного уровня (дифференциации) системы. Конус нарастания выполняет только одну детерминированную программу - образование "инициального кольца" с последующим самовоспроизведением. Теоретически он способен воспроизводить собственную организацию неограниченное число раз, оставаясь при этом функционально неизменным, тогда как число органогенных программ метамеров и продолжительность функционирования их собственных меристем строго детерминированы. В норме число программ реализуемых метамером фиксировано и составляет - 5: формирование листа, узла, почки, междоузлия, корня.

6. Меристематические клетки "инициального кольца" в иерархии развития органогенных зон роста занимают особое место, поскольку являются исходным материалом для образования меристематических локусов будущих органов метамера.

7. В процессе развития метамеров положение органогенных зон строго детерминировано. Особая роль в этом процессе принадлежит ранее заложившимся дифференцирующимся структурам, поскольку возникновение очередного листового примордия на инициальном кольце скоординировано предыдущими структурами, а местоположение последующих органов на формирующемся метамере ориентировано относительно центральной оси самого листового примордия.

8. Анатомический анализ вегетативной почки зародыша пшеницы позволяет заключить, что образование зон меристематической активности - четко скоординированный во времени процесс. Так, инициальное кольцо возникает менее чем за пластохрон, для зоны роста листового примордия требуется один пластохрон, на образование локуса латеральной почки - два, интеркалярной меристемы - три, меристемы корня - четыре.

9. Такое управление находится под влиянием, по крайней мере, двух факторов воздействия, исходящих со стороны цитоплазматических структур, о чем свидетельствуют опыты по пересадке почки на каллусную ткань, и со стороны внешней среды (Синнот, 1963).

10. Роль листового примордия в почке особенно высока, поскольку он является атрагирующим высокоспециализированным органом, осуществляющим сборку, запуск и функционирование фоторегулируемых систем. Более того, с его возникновением включается механизм отсчета времени развития метамера. Процесс дифференциации клеточных структур в листовом примордии наступает раньше где-либо в метамере. У пшеницы возникновение проводящих тканей отмечается уже во втором от апекса примордии (Серебрякова, 1971).

11. Меристематические клетки почки пшеницы обладают компетентностью к световому фактору благодаря наличию в них пигмента - фитохрома. Известно (Волотовский, 1992), что фоторегуляторные механизмы располагаются в специализированных клеточных структурах, поэтому следует допустить, что формирующиеся органы уже вначале своего развития различаются по степени их дифференциации и функциональной активности. Более того, все пигменты следует разделить на универсальные (принадлежащие всем клеткам - фитохром) и специальные (к ним относится хлорофилл и пигменты образующие с ним единый фотосинтетический комплекс, а также антоцианы и др.).

12. Ритмичность ростовых процессов в почке осуществляется последовательным включением программ. Запуск очередной программы возможен по истечении определенного временного интервала, когда переход к недетерминированному развитию органа исключен. Повторные деления в структурах происходят только после перехода системы на новый качественный уровень (Боннер, 1967).

13. Развитие состоит из нескольких серий таких взаимно обусловленных включений меристематических тканей. После каждой серии, очевидно, наступает период компетентности очередных меристем. На этом среда способна оказывать влияние на поведение следующей группы меристематических тканей "посредством длинной цепи индукционных воздействий, приводящей всякий раз вначале к лабильной детерминации" (Ростовцева, 1984). Однако инициальные клетки остаются некомпетентными ко всякого рода факторам до тех пор, пока не завершат начатую программу. В результате перехода клеток к выполнению определенной программы блокируются их "сенсорные" системы, воспринимающие сигналы из внешней среды, что ведет к реализации цели (Савостьянов, 1971).

14. В случае нарушения целостности структуры (в результате поврежде-

ния) образовательные ткани метамера способны перейти к недетерминированному росту, образуя каллусную ткань и обретая эмбриональные свойства. При этом организованный рост тканей в почке приостанавливается до прекращения каллусогенеза и восстановления компетентности клеточных структур к факторам среды. Восприимчивость к факторам среды приводит к заложению в каллусах органогенных меристематических локусов, и с этого момента организованный рост возобновляется.

15. Запуск генетических программ осуществляется специфическими физико-химическими факторами, а ориентация в пространстве создается полярностью, в основе которой лежат прежде всего мембранные процессы. Однако принципы, лежащие в основе образования специфических форм каждого организма и его частей остаются малоизученными. Большинство исследователей принимают три наиболее распространенные, получившие экспериментальное подтверждение теории, составляющие основу морфогенеза: "эффект положения, массы и плоскости деления" (Полевой, 1984).

Таким образом, перечисленные предпосылки к построению модели почки позволили сформулировать некоторые положения о функционировании отдельных блоков регуляторных контуров почки и перейти к исследованию в них информационных связей. Для этого необходимо будет выяснить следующее: какова структура блока и правила функционирования составляющих его элементов.

ЛИТЕРАТУРА

- Боннер Дж. Молекулярная биология развития. - М.: Мир, 1967. - 179 с.
- Вологовский И.Д. Фитохром - регуляторный фоторецептор растений. - Минск: Наука і тэхніка, 1992. - 168 с.
- Легунов Ю.П. О некоторых инженерных достоинствах "биологических" (однородных) схем// Вопросы бионики. - 1967. - С. 197-203.
- Новосельцев В.Н. Теория управления и биосистемы: Анализ сохранительных свойств. - М.: Наука, 1978. - 319 с.
- Полевой В.В. Роль ауксина в регуляции роста и развития растений// Гормональная регуляция онтогенеза растений. - М.: Наука, 1984. - С. 87-100.
- Ростовцева З.П. Рост и дифференциация органов растений (Апикальное нарастание и органогенез). - М.: Изд. Моск. ун-та, 1984. - 153 с.
- Савостьянов Г.А. О моделировании процессов дифференциации идеальной клетки и о дифференциации как адаптационном акте такой клетки// Цитология. - 1971. - Т.ХІІІ, №3. - С.265-277.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. - М.: Наука, 1971. - 360 с.
- Синнот Э. Морфогенез растений. - М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1963. - 604 с.
- Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. - М.: Мир, 1984. - 512 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. - М.: Мир, 1980. -Т.1-2. - 558 с.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БОТАНИКА

УДК 633.37

ПРОБЛЕМЫ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ ДОННИКА БЕЛОГО ОДНОЛЕТНЕГО (*MELILOTUS ALBUS* DESR.) В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

М.П. Худенко, Ю.В. Мунина

Саратовский государственный аграрный институт им. Н.И. Вавилова

Развитие животноводства в стране и обеспечение населения важнейшими продуктами питания (молоком, мясом) существенно сдерживаются нехваткой кормов и несбалансированностью кормовых рационов по протеину. Для устойчивого роста производства животноводческой продукции в регионе Поволжья необходимо резко увеличить производство кормов и повысить их качество. В связи с этим возникла необходимость в дополнительных исследованиях, направленных на решение основных вопросов интенсивного ведения кормопроизводства в нашем регионе (Масалимов, 1977).

Одним из резервов увеличения производства растительного белка является возделывание бобовых трав. Получение устойчивого урожая семян многолетних бобовых трав (люцерны, клевера, эспарцета) проблематично из-за уменьшения численности диких насекомых опылителей: одиночных пчел, шмелей. В этой связи перспективной культурой является донник белый однолетний. Он обладает большими преимуществами: опыляется домашними пчелами, засухоустойчив, превосходно растет на неплодородных, бедных по содержанию органического вещества и азота почвах, легко вводится в любой севооборот, ценен как предшественник и медонос (Артюков, 1973; Вавилов, Посьпанов, 1983).

Донник белый однолетний, как кормовая и почвоулучшающая культура, обладает огромным потенциалом. Однако он медленно внедряется в хозяйствах Саратовской области, так как является новой кормовой культурой для нашего региона, и до настоящего времени не были изучены интенсивные приемы его возделывания: рациональные способы посева, оптимальная густота травостоя, своевременные сроки скашивания, а также применение смешанных посевов.

Цель наших исследований заключалась в изучении особенностей роста и развития, определении оптимальных норм высева донника однолетнего, обеспечивающих максимальную продуктивность зеленой массы в условиях Саратовского Правобережья, глубины заделки семян, а также подборе и научном обосновании компонентов для смешанных посевов.

Экспериментальная часть работы выполнялась в НПО «Саратовсорго» в 2000-2001 годах. В наших опытах, как в 2000, так и в 2001 году лучшая полевая всхожесть наблюдалась при норме высева 3 млн. шт. вех. семян на 1 га, которая составила 70 %. По мере уменьшения нормы высева уменьшалась и полнота

всходов. Невысокая полевая всхожесть донника связана с его твердосемянностью, а также с неблагоприятными погодными условиями, сложившимися в посевной период.

Донник однолетний, в отличие от донника двулетнего, уже в первый год жизни проходит семь фаз роста и развития. Нами отмечались следующие даты наступления фенологических фаз: всходы – 20.V, стеблевание – 30.V, ветвление – 10.VI, бутонизация – 30.VI, цветение – 20.VII, плодоношение – 10.VIII. Изучение динамики нарастания зеленой массы показало, что донник однолетний, как и другие бобовые культуры, в начальный период вегетации имеет замедленные темпы роста. Максимальное нарастание зеленой массы (13 г на 1 растение) наблюдалось в фазу цветения, а затем темпы накопления биомассы снижались.

Наибольшая сохранность растений при определении фактической густоты стояния растений перед уборкой отмечалась у варианта с нормой высева 0,5 млн. всх. семян на 1 га (96 %), а с возрастанием нормы высева сохранность растений уменьшалась.

Большое значение для повышения продуктивности зеленой массы и семян донника имеет установление оптимальной нормы высева. В чистых посевах донника нами изучалось четыре нормы высева: 0,5; 1; 2; 3 млн. шт. всх. семян на 1 га. Наибольшая урожайность зеленой массы была получена при норме высева 3 млн. шт. всх. семян/га, которая составила в 2000 году 34 т/га, а в 2001 – 22,5 т/га. У этого же варианта отмечалась наибольшая продуктивность семян, составившая в среднем за два года 0,65 т/га.

Ввиду того, что семена донника мелкие и семядоли выносятся на поверхность почвы, было необходимо в полевых условиях установить оптимальную глубину заделки его семян. Полевым опытом установлено, что лучше всего семена донника всходили с глубины 2-3 см, что составило 70 % семян. При глубине заделки 5 см мы получили только 16 % всхожести семян, а с глубины 8-10 см донник вообще не взшел.

Как известно, при совместном выращивании различных видов и сортов различных кормовых культур, отличающихся биологическими особенностями, полнее используются факторы жизни, что повышает суммарный урожай и улучшает его качество по сравнению с урожаем этих культур в чистом виде. В качестве компонентов для смешанных посевов донника изучались кукуруза и подсолнечник. Нормы высева последних составляли 75% от общепринятых для зоны. По сбору зеленой массы опытные посевы донника однолетнего не уступали чистым посевам кукурузы, а превосходили их по содержанию протеина на 20%. Донник в чистом виде обеспечил сбор кормовых единиц с 1 га 3,8 т, а в смеси с подсолнечником – 5,9 т.

Оценка продуктивности чистых и смешанных посевов донника по урожаю зеленой массы показала, что наиболее продуктивными были варианты посева донника в смеси с подсолнечником. Так, в более благоприятных условиях 2000 года урожайность данной смеси составила 45 т/га при урожайности донника в чистом виде 31 т/га, а в засушливом 2001 году было получено 36 и 22 т/га соответственно.

Донник белый однолетний несомненно является перспективной кормовой культурой для условий нашего региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюков Н.В. Донник. - М.: Колос, 1973. - 103 с.
Вавилов П.П., Посыпанов Г.С. Бобовые культуры и проблема растительного белка. - М.: Россельхозиздат, 1983. - 247 с.
Масалимов Т.М. Донник. - Уфа: Башкирское кн. изд-во, 1977. - 63 с.

УДК 633.88

КУЛЬТУРА РОМАШКИ АПТЕЧНОЙ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

З.Д. Ляшенко, И.Я. Кудашев, В.В. Маевский, В.М. Трунова
Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

Ромашка аптечная (*Matricaria chamomilla* L.) -- однолетнее пахучее травянистое растение с ветвистым стеблем. В качестве лекарственного сырья используют соцветия, в состав которых входят эфирные масла, содержащие хамазулен. Хамазулен обладает хорошо выраженным противовоспалительным эффектом. В медицине цветочные корзинки ромашки аптечной используют главным образом при спазмах желудка и как противовоспалительное и антисептическое средство. Как лекарственное растение ромашка включена в фармакопее почти всех стран мира (Гиндич, Кузнецова, 1976).

В России эта культура выращивается главным образом в средней полосе Европейской части и в Западной Сибири. Потребность в сырье ромашки аптечной покрывается лишь отчасти, поэтому необходимо расширение площадей ее возделывания в различных районах страны (Лекарственные растения СССР, 1967).

Задачей наших исследований являлась разработка основных элементов технологии выращивания ромашки аптечной применительно к условиям Правобережья Саратовской области. Нами проводилось изучение влияния сроков, способов посева и густоты стояния растений на продуктивность ромашки.

Посев проводили в два срока: подзимний и весенний. Подзимний посев проводили за неделю до наступления постоянных заморозков, весенний -- одновременно с началом полевых работ.

В течение всего периода вегетации ромашки проводили изучение биометрических показателей, темпов накопления вегетативной массы в зависимости от применяемых способов посева и густоты стояния растений. Норма высева равна 3,5 млн. всхожих семян на 1 га.

Являясь засухоустойчивым растением, ромашка аптечная в период появления всходов требует большого количества влаги в верхнем слое почвы, что способствует дружному прорастанию семян, особенно в первые 5-7 дней после посева. Для набухания семян ромашка потребляет воды в 4-5 раз больше собственной массы. Подзимний посев обеспечивает получение дружных всходов,

что приводит к более ранним срокам цветения по сравнению с весенним посевом. Появление ранних всходов предохраняет посевы от угнетения сорняками в начальный период развития растений.

Выполнение комплекса агротехнических мероприятий по борьбе с корневищными и корнеотпрысковыми сорняками и поддержание влажности почвы не ниже 50% от ППВ обеспечило значительное повышение урожайности товарного сырья на узкочередных посевах по сравнению с традиционными широкоочередными посевами. Однако следует отметить преимущество посева с междурядьями 45 см, особенно на засоренных участках.

Для получения высоких урожаев соцветий ромашки необходимо тщательно спланировать участок. Под поздний посев участок следует вспахать за 25 – 30 дней до посева или же размечать ромашку по пару. После вспашки проводят 1-2 культивации с боронованием, чем обеспечивают выровненную поверхность. Норма высева семян зависит от способа посева и находится в пределах 3,5 – 4,0 кг на 1 га. Перед посевом и после посева в обязательном порядке выполняется важный агроприем - прикатывание.

Уход за посевами включает систематическую прополку и рыхление междурядий при широкоочередных способах посева. Эту работу следует проводить на пониженной передаче, так как растения в первый период слабые, и есть вероятность их засыпания.

Уборка цветочных корзинок проводится в фазу начало цветения, когда у 70% соцветий ложноязычковые (белые) цветки находятся в горизонтальном положении. Запоздывание со сбором снижает интенсивность образования новых соцветий, сокращает количество сборов и урожайность сырья. Урожай соцветий составляет 0,82 т/га.

Ромашка аптечная цветет непрерывно, поэтому в начале цветения сбор проводят ежедневно, а позже - с интервалом в несколько дней по мере распускания цветков. Сбор проводится в теплые солнечные дни после схода утренней росы. Период цветения длится 1-2 месяца. В этот же период происходит созревание семян и их осыпание.

Участок ромашки аптечной используют не менее 2-3 лет, так как густой самосев при условии проведения ряда дополнительных агротехнических мероприятий дает хороший урожай.

ЛИТЕРАТУРА

Гиндич Н.Н., Кузнецова И.Г. Ромашка аптечная. Сб. науч. работ, ВИЛАР – Москва, 1976. - С. 92-97

Лекарственные растения СССР: культивируемые и дикорастущие. – М.: Колос, 1967. - С. 14-32

ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТОРОПШИ ПЯТНИСТОЙ (*Silybum marianum*(L.) Gaertn.) В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

Н.В. Николайченко

Саратовский государственный университет им. Н.И. Вавилова

Расторопша пятнистая является ценной лекарственной культурой, используемой при лечении острых и хронических гепатитов, цирроза и токсико-метаболических поражений печени и желчных путей. Лекарственным сырьем являются плоды, собранные в период созревания (Литвиненко В.И. и др., 1992). Из них изготавливают препараты: "Силибор", "Легалон-35" и "Легалон-70", "Карсил", "Силимарин" и его аналог "Силипид". Плоды расторопши в виде настойки входят в состав препарата "Холелетин №1", применяемого для лечения желчекаменной болезни (Балабай, Нистрян, 1988; Зинченко и др, 1989; Задорожный, 1988; Молдован, Флоря, 1992). Из плодов расторопши получают пищевое масло, также обладающее лечебными свойствами.

Расторопша пятнистая широко возделывается в Краснодарском крае, Московской, Ульяновской, Пензенской, Самарской областях. В нашем регионе технология ее выращивания не изучена.

Целью наших исследований было определение оптимальных способов и сроков посева, норм высева и глубины заделки семян расторопши пятнистой в засушливых условиях Саратовского Правобережья.

Исследования проводились в 1998-2000 гг. на опытном поле ОПХ "Саратовсорго". Преобладающий тип почв – чернозем южный среднесильный тяжелоосуглинистый. Погодные условия в годы проведения опытов были типичными для данной почвенно-климатической зоны.

Испытывались рядовой и широкорядный способ посева при нормах высева семян от 100 до 750 тыс.шт/га. Изучались три срока посева, различающиеся среднесуточной температурой почвы на глубине 5 см. При первом сроке, совпадающем со сроком сева ранних зерновых культур, температура составляла 12°C; при втором – 14-16°C; при третьем сроке, совпадающем со сроком посева проса, среднесуточная температура почвы соответствовала 20-22°C.

Известно, что в Саратовской области в отдельные годы наблюдается значительное иссушение верхнего слоя почвы. Поэтому вопрос о максимальной глубине заделки семян является особенно актуальным для нашей зоны и имеет немаловажное значение для получения нормальных по густоте всходов. С этой целью были заложены мелколесные опыты посева на глубину от 1 до 12 см.

Анализ полученных данных показал, что оптимальным способом посева является рядовой - с нормой высева семян 500 тыс.шт/га, обеспечивший получение семян 1,21 т/га ($r=0,9$). Это на 46,3% выше продуктивности при норме высева 100 тыс.шт/га этого же способа посева и на 52,9% выше продуктивности при широкорядном способе посева (70 см) с нормой высева семян 100 тыс.шт/га.

На урожайность расторопши пятнистой оказали влияние и сроки сева. При раннем сроке посева рядовым способом с нормой высева семян 500 тыс.шт/га продуктивность достигла максимального значения - 1,37 т/га, что на 35% и 48,9% выше по сравнению с продуктивностью при среднем и позднем сроках посева.

Глубина заделки семян оказала влияние как на полноту всходов, так и на сохранность растений к уборке. Оптимальной глубиной заделки семян, обеспечивающей высокую полевую всхожесть (79,2-83,3%), является 3-4 см. Уменьшение или увеличение глубины заделки снижает показатель всхожести семян.

Установлено, что высокая эффективность выращивания расторопши пятнистой обеспечивается только на чистых посевах при условии обязательного проведения боронования, так как из-за сильной засоренности посевов ширицей урожай семян расторопши в производственных условиях снижается до 0,05 т/га.

Таким образом, проведенные исследования свидетельствуют о перспективности интродукции и промышленном возделывании расторопши пятнистой в условиях Саратовского Правобережья.

ЛИТЕРАТУРА

Балабай И.В., Нистрян А.К. Растения, которые нас лечат. - Кишинев, 1988. - 351 с.

Зинченко Т.В. и др. Лекарственные растения в гастроэнтерологии. Справочник / Т.В. Зинченко, И.В. Стахив, Т.Я. Мякушко и др. - Киев, 1989. - 210 с.

Задорожный А.М. Справочник по лекарственным растениям / А.М. Задорожный, А.Г. Кошкин, С.Я. Соколов. - М., 1988. - 223 с.

Молдован М.В., Флоря В.Н. // 3 Укр. конф. по мед.ботан.: Тез. Докл. Ч.2/ АН Украины. Центр.ботан.сад. - Киев, 1992. - 137 с.

УДК 633.12 (470.44)

ПРОДУКТИВНОСТЬ СОРТОВ ГРЕЧИХИ ПОСЕВНОЙ В УСЛОВИЯХ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

В.Б. Нарушев, Е.А. Юрченко, Т.М. Мусофинов, А.Г. Субботин
Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова

Гречиха посевная - *Fagopyrum esculentum* Moench - однолетняя полевая культура семейства гречишных (Polygonaceae). Возделывается для получения высокопитательной гречневой крупы, кондитерских изделий, других пищевых продуктов и используется как медонос (Каргальцев и др., 1986).

Почвенно-климатические условия Саратовской области предъявляют специфические требования к используемым в производстве сортам гречихи - они должны отличаться высокой засухоустойчивостью, пластичностью, хорошей отзывчивостью на удобрения и агротехнические приемы, способностью к быстрому и эффективному использованию весенних запасов влаги. Кроме того, они должны обладать необходимыми технологическими показателями качества, то

есть, иметь высокое содержание белка, крупные и выровненные семена, хороший выход крупы при переработке. Возделывание пластичных сортов на больших площадях создаст определенные преимущества в организации семеноводства, формировании однородных по качеству партий товарного зерна, однако такие сорта недостаточно интенсивны по своему типу и не могут полностью использовать благоприятные климатические ресурсы отдельных зон и регионов. Поэтому в производстве наряду с пластичными сортами следует высевать сорта, позднее отвечающие местным требованиям. Для каждого района целесообразно испытывать не менее двух-трех сортов гречихи (Кириенко и др., 1980).

Для определения наиболее адаптированных к местным условиям сортов гречихи посевной нами в течение 1994 – 2001 гг. на опытных участках и в производственных условиях хозяйств Саратовского, Духовницкого, Лысогорского, Калининского, Петровского и других районов Саратовской области проводились полевые опыты по оценке продуктивности наиболее распространенных сортов (Технология возделывания гречихи, 1999). Результаты оказались следующими.

Сорт Аромат (ВНИИ зернобобовых и крупяных культур) показал высокую требовательность к влаге и в связи с этим нестабильную продуктивность. В благоприятных по влагообеспечению 1997 и 1999 годах его урожайность была максимальной (в опыте – до 2,5 т/га), но в засушливые 1998 и 2001 годы показатели резко упали – до 0,2 т/га, и этот сорт уступал по продуктивности всем остальным сортам в 3 – 6 раза.

Сорт Куйбышевская 85 (Куйбышевский НИИСХ) за годы исследований обеспечил наивысшую среднемноголетнюю урожайность – 1,5 т/га. Но как и сорт Аромат, этот сорт нестабилен по годам – от 0,4 т/га в засушливом 2001 году до 2,3 т/га в наиболее благоприятном по погодным условиям 1997 году.

Сорт Казанка (Татарский НИИСХ) отличается высокой засухоустойчивостью. Он дал наивысшую урожайность в засушливых 1998 и 2001 годах. У него отмечается наибольшая стабильность урожайности по годам, но потенциал продуктивности несколько ниже, чем у сортов Аромат и Куйбышевская 85. Среднемноголетняя урожайность составила около 1,4 т/га.

Сорт Богатырь (Орловская опытная станция) отличается засухоустойчивостью и стабильной урожайностью. Но при этом потенциал продуктивности этого старого сорта невысок, что подтверждают среднемноголетние данные урожайности – 1,2 т/га.

В 2001 году проводилось испытание нового сорта Деметра (Татарский НИИСХ). В условиях Саратовского Правобережья он даже в этом засушливом году показал урожайность 0,8 – 1,2 т/га при урожайности всех других сортов на уровне 0,4 – 0,8 т/га.

Обобщая результаты проведенных исследований, можно рекомендовать сорт Казанка для возделывания по всей области, в том числе и в районах Левобережья. Сортам Куйбышевская 85 и Аромат наиболее соответствуют благоприятные условия северного Левобережья, северного и центрального Правобережья области. К условиям всех районов Правобережья адаптирован сорт Де-

метра. Старый сорт Богатырь необходимо постепенно выводить из посевов, заменяя его названными выше более продуктивными новыми сортами.

ЛИТЕРАТУРА

Каргальцев Ю.В., Труцков Ф.М. - Гречиха. - М., 1986. - 18 с.

Кириенко А.И., Самошин М.И. Влияние способов посева и минеральных удобрений на урожай гречихи // В сб.: Вопросы технологии возделывания полевых культур на Юго-востоке и в Западном Казахстане. - Саратов, 1980. - С. 45-53.

Технология возделывания гречихи: Рекомендации / Сост.: А.И. Емеличев, Ю.Ф. Курдюков, Н.В. Михайлин; НИИСХ Юго-Востока. Саратов: изд-во Саратов. гос. агр. ун-та им. Н.И. Вавилова, 1999. - 16 с.

УДК 631.523+582.738 (470. 44)

СЕЛЕКЦИЯ ЛЮЦЕРНЫ В ПОВОЛЖЬЕ

В.А. Найдович, Р.И. Найдович, М.П. Малютков

Ершовская опытная станция орошаемого земледелия НИИСХ Ю.-В.

Люцерна – высокопитательное многолетнее бобовое растение, богатый источник растительного белка сбалансированного по аминокислотному составу, с высоким содержанием каротина, кальция и других важных элементов питания сельскохозяйственных животных. Поэтому как кормовое растение люцерна используется несколько тысячелетий и получила широкое распространение на многих континентах мира (Селекция и семеноводство многолетних трав, 1978).

По сравнению с другими бобовыми травами, люцерна содержит больше перевариваемого протеина в сырой траве, травяной муке, сене и сенаже. Свежая зеленая трава люцерны и правильно приготовленные из нее корма: белково-витаминная травяная мука, гранулы и брикеты, сено, сенная (травяная) сечка, сенаж, силос хорошо поедаются всеми видами скота и птицы (Тарковский, 1974).

Люцерна характеризуется долголетием, многоукосностью, высокой кормовой продуктивностью. Ценность ее не ограничивается одними кормовыми достоинствами. Люцерна является хорошим предшественником для многих культурных растений, очищает почву от возбудителя вилта хлопчатника, используется для рассоления почв, закрепляет почву от губительного действия водной и ветровой эрозии (Гончаров, Лубенец, 1985).

Неоценимое значение люцерны как бобовой культуры в сельском хозяйстве обусловлено биохимической особенностью, позволяющей ей развиваться в симбиозе с клубеньковыми бактериями почвы, связывающими молекулярный азот воздуха (Бурнашева, 1977). Показано, что в корнях и пожнивных остатках люцерны накапливается 100-150 кг азота на 1 га; это равно внесению в почву 4-5 ц азотных минеральных удобрений или 30-40 т навоза на 1 га (Тарковский и др., 1974).

Общими задачами селекции люцерны следует считать: создание высокопродуктивных сортов по урожаю зеленой массы, сена и семян, с высоким содержанием перевариваемого протеина, каротинов, витаминов, незаменимых аминокислот, устойчивых к болезням, отзывчивых на удобрение, плодородие почвы и орошение, с дружным цветением и равномерным созреванием, неосыпаемостью бобов, хорошей поедаемостью животными (Гончаров, Лубенец, 1985).

Основная задача работы лаборатории селекции люцерны Ершовской опытной станции – создание многоукосных, высокоурожайных сортов, обладающих высокими качественными показателями корма и хорошей семенной продуктивностью (Найдович, 1980). Первые опыты были заложены в 1976 г. Главными недостатками основных возделываемых тогда сортов были сравнительно невысокая и нестабильная семенная продуктивность, низкая отзывчивость на орошение и слабая устойчивость к основным болезням (Найдович и др., 2000).

Сорт Зайкевича возделывается на Юго-Востоке с 1938 г. С 1939 г. районирован сорт Краснокутская 4009, относящийся к желтогибридному сортогруппу. В 1973 г. районирована Краснокутская пестрогибридная. Характерная особенность этих сортов – экстенсивность. Требованиям интенсивного земледелия, они отвечают не в полной мере (Унгенфухт и др., 1982).

В настоящее время в селекции люцерны решается сложная задача – обеспечение сочетания высокой урожайности и устойчивости. Для ее выполнения необходимо широкое использование разнообразного материала, содержащего необходимые гены (Рыбалкин, Волошин, 1986).

На Ершовской опытной станции поиск перспективных форм начали с изучения мировой коллекции, и в небольших объемах привлекали местные дикорастущие и одичавшие образцы, собранные на территории Ершовского района Саратовской области. Активно проводили гибридизацию. За все годы изучено более 1500 коллекционных и дикорастущих образцов люцерны, проведены скрещивания по 600 гибридным комбинациям.

Уже первые исследования выявили бесперспективность непосредственного использования желтых и желтогибридных форм. Они отличались высокой адаптивностью, но медленно отрастали весной и после укосов давали мало семян. Быстрорастущие образцы синей люцерны южного происхождения плохо переносили суровые и малоснежные зимы, нередкие в сухой заволжской степи. Наиболее результативными оказались отборы биотипов синегибридной и синей люцерны из образцов, происходящих из Западной Европы, Нечерноземья, Сибири, из регионов с острозасушливым климатом. Преимущественно из этих образцов путем отборов и гибридизации формировали селекционный материал.

Были выявлены и созданы формы с высокой семенной продуктивностью, устойчивые к основным болезням, зимостойкие, с высокой комбинационной способностью (Найдович и др., 2000). За период с 1976 по 2000 гг. на Ершовской опытной станции изучено около 1500 образцов из коллекции ВИР и других научно-исследовательских учреждений.

По урожаю зеленой массы в разные годы выделились номера образцов каталога ВИР: из США - 6 номеров, из европейских стран - 13, из Канады - 2, из Перу - 1, из СССР - 5.

Наиболее высокой семенной продуктивностью отличались 5 образцов из США, 9 - из европейских стран, 2 - из Канады и новые отечественные сорта Надежда и Зарница.

Поражение наземной части растений вызывалось главным образом ложной мучнистой росой (пероноспороз), мучнистой росой (аскохитоз), бурой пятнистостью и ржавчиной. Относительную устойчивость к этой группе болезней проявили 6 образцов из США, 9 - из европейских стран, 4 - из СССР.

В условиях орошения большой вред взрослым растениям и всходам люцерны наносят болезни, вызывающие поражения корней - корневые гнили. Наиболее распространенной из них является фузариозное увядание. Поражались практически все образцы. В полевых условиях слабо поражаются образцы Кинельская 1, Ташкентская 1.

В годы исследований погодные условия были неодинаковые, что не позволило однозначно оценить коллекцию по зимостойкости. Наиболее зимостойкими в этих условиях оказались отечественные сорта из районов Нечерноземья, средней полосы России, Сибири, Юго-Востока: Медведицкая, Камалинская 930, Северная гибридная, Голубая Гурьевская, Марусинская 425, Павловская 7, Краснокутская 4009, отдельные зарубежные образцы из Канады, США, европейских стран (Найдович, 1984).

В процессе совершенствования исходного материала по повышению семенной продуктивности на основании полевых оценок и результатов проведенных отборов выделились 142 коллекционных образца (Найдович, 1986).

За весь период работы по созданию исходного материала для селекции люцерны выявлены и созданы формы, обладающие хозяйственно-полезными признаками и свойствами: высокой урожайностью, устойчивостью к основным болезням (в том числе к микоплазмозу), зимостойкостью, высокой комбинационной способностью (Найдович и др., 2000).

До недавнего времени в Поволжском регионе высевались стародавние сорта Зайкевича, Краснокутская 4009, Краснокутская 3125, Ленинская местная, Валуйская и др. Они, как правило, отличались невысокой семенной продуктивностью, поражались болезнями и быстро выпадали, в особенности, при интенсивном использовании на орошаемых землях.

В последние годы положение изменилось. В конце восьмидесятых-начале девяностых годов районирован ряд новых сортов, созданных на Украине (Надежда, Синская), во ВНИИ кормов (Вега 87), в НИИСХ Юго-Востока (Медия), в Волжском институте орошаемого земледелия (ВНИИОЗ 16).

С 1993 по 2000 г. три сорта созданные на Ершовской опытной станции - Ерусланка, Артемида и Диана внесены в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Характерная особенность сортов Ершовской опытной станции - стабильная семенная продуктивность при довольно высоком ее потенциале. Это подтверждается результатами использования их в производстве. Хозяйства, перешедшие на возделывание ершовских

сортов люцерны практически не испытывают проблем с получением семян (Найдович и др., 2000).

Сорт Ерусланка. Основным методом выведения сорта был многократный индивидуальный отбор из образцов селекции Украинского НИИ орошаемого земледелия, их опыление образцами рабочей коллекции Ершовской опытной станции с последующим объединением потомств наиболее зимостойких растений. Авторами сорта являются Найдович В.А., Надович Р.И., Решетников А.А., (Ершовская ОС), Гасаненко Л.С., Тищенко Е.Д. (КрННННОЗ).

Сорт относится к синегибридной группе сортоформ люцерны изменчивой. Характеризуется следующими морфо-биологическими признаками и свойствами: куст прямостоячий, стебли хорошо ветвистые, облиственность 45-48%, высота растений первого укоса 41-63 см, последующих - 52-64 см. Кисть цилиндрическая средних размеров, окраска венчика сиреневая, светло-синяя, боб с 1-3 завитками спирали. Сорт хорошо отрастает весной и после скашивания, обеспечивает 3-4 укоса за вегетационный период. Урожай зеленой массы в зависимости от условий возделывания составляет 600-900, сухого вещества - 100-140 ц с 1 га, с содержанием протеина 19,8-20,2%. Основным преимуществом сорта Ерусланка перед стандартом (Зайкевича) - более высокая семенная продуктивность и зимостойкость. В стационарном испытании в среднем за три года урожай семян составил 207 кг с 1 га, или на 43 кг больше, чем у стандарта.

Такое превосходство обеспечивается за счет большей густоты продуктивного стеблестоя и, в особенности, за счет большего числа семян в бобе.

Урожай зеленой массы за эти же годы составил у Ерусланки 671,а у Зайкевича - 629 ц с га. Поражаемость аскохитозом - соответственно 18,3 и 17,9%, повреждение бобов семяедами было одинаковым - 24% (Найдович и др., 1996).

Сорт Артемиды. Основным методом создания сорта Артемиды был многократный индивидуальный отбор из образцов коллекции ВИР в сочетании с опылением другими образцами рабочей коллекции опытной станции. Годы создания сорта Артемиды совпали со вспышкой микоплазмоза в Поволжье. Оценки и многократные отборы на естественном и искусственно созданном инфекционном фоне позволили выделить материал, обладающий полевой устойчивостью к этому заболеванию.

Сорт люцерны Артемиды относится к синей группе сортоформ люцерны посевной. Характеризуется следующими морфо-биологическими признаками и свойствами: куст полупрямостоячий, стебли хорошо ветвистые, облиственность 46-55%, высота растений первого укоса 49-74 см, последующих - 57-79 см. Кисть цилиндрическая 2,5-3,5 см длиной. Окраска венчика синяя или пестрая бобы с 2-3 завитками спирали.

Сорт хорошо отрастает весной и после скашивания, обеспечивает 3-4 укоса за вегетационный период. При соблюдении режима орошения урожай зеленой массы превышает 800 ц с 1 га, урожай сухого вещества 110-150 ц с 1 га. Содержание протеина составляет 19,0-20,8%. Основными преимуществами сорта Артемиды перед другими районированными сортами является повышенная устойчивость к заболеванию карликовостью и большая многолетность.

В конкурсном сортоиспытании в среднем за три года урожай семян составил 268 кг с 1 га или на 68 кг больше, чем у стандарта – сорта Зайкевича.

Из болезней люцерны в Поволжье более других проявляются аскохитоз, вызывающий поражение и опадание листьев, фузариоз, приводящий к гибели всего растения в момент всходов или позднее. Особенно вредоносным является микоплазменное заболевание, проявляющееся в виде мелколистности, тонкостебельности, низкорослости. В годы эпифитотий посевы, пораженные карликовостью, погибают нередко во втором году жизни, иногда уже после первого укоса. В среднем за три года поражение аскохитом составило у Артемиды 20%, у Зайкевича 19%, фузариозом – 2,7 и 3,0 балла, карликовостью – 22 и 72%, соответственно.

Сорт Артемиды рекомендуется для областей Поволжья, Центрально-Черноземных областей, Нечерноземья, степных районов юга России при орошении. Но в первую очередь для тех регионов, где люцерна сильно повреждается карликовостью. Агротехника возделывания Артемиды такая же, как и у районированных ранее сортов люцерны (Найдович и др., 1996).

Сорт Диана. Создан с применением методов индивидуального и группового биотипического отборов, из гибридной комбинации от скрещивания западноевропейского сорта Луна и сибирского - Флора. Сорт среднеспелый, относится к сорто типу люцерны синей. По облиственности и содержанию белка в корме не уступает стандарту. Куст полупрямостоячий, окраска венчика от фиолетового до сиреневого. Стебель средней густоты, слабоопушенный, число междоузлий 13-16 см. Высота при уборке на семена - более 100 см, на сено - 60-70 см..

Кисть цилиндрическая, плотная. Бобы крупные, с 2-4 завитками. Сорт среднеспелый, от начала отрастания до первого укоса 45-50 дней, от первого до второго и от второго до третьего укосов - 35-40 дней. От начала отрастания до созревания семян 110-115 дней.

Отличается хорошей зимостойкостью, по устойчивости к основным болезням превосходит стандарт Ерусланку. Интенсивно отрастает весной и после укосов. Отзывчив на высокий агрофон. В среднем за все годы испытаний урожай сухого вещества составил 104 ц, а семян - 232 кг с 1 га. Это больше, чем у стандарта, соответственно на 13 и 40%. Допущен к использованию в производстве с 2000 года по 5 и 8 регионам России.

Применяемые на станции методы селекции позволяют и дальше увеличивать урожайность семян и кормовой массы у создаваемых сортов. Так, по результатам изучения сортообразцов в течение одного трехлетнего цикла (1997-1999) отдельные из них превосходили стандарт (Ерусланку) по урожайности семян более чем вдвое, а по урожайности зеленой массы – на 18%. У этих номеров впервые за трехлетний цикл использования суммарный урожай семян превысил 1 т. Один из этих образцов в ближайшие годы будет передан на государственное сортоиспытание.

Высокий урожай семян перспективных образцов обеспечивается более высокими показателями практически по всем элементам его структуры. Так, у номера 1/94 число кистей на 1 стебель равнялось 12,5 шт., бобов в кисти - 10,1,

семян в бобе 2,04, а у Ерусланки – соответственно 10,2; 9,0; 1,75 (Найдович и др., 2000).

Таким образом, в процессе создания сортов люцерны, адаптированных к условиям Поволжья, изучен большой коллекционный материал, проведены скрещивания и отборы на естественном и искусственных провокационных фонах. Созданы и допущены к использованию в производстве три новых сорта: Ерусланка, Артемида и Диана.

ЛИТЕРАТУРА

- Селекция и семеноводство многолетних трав.-М.: "Колос",1978. – 304 с.
- Тарковский М.И. Люцерна.-М.: "Колос",1974. – 240 с.
- Гончаров П.А.,Лубснец П.А. Биологические аспекты возделывания Люцерны.-Новосибирск, Наука, 1985. – 255 с.
- Буркашева М.А. Вопросы селекции и семеноводства люцерны.-Ташкент, Изд-во "Фан" УзССР, 1977. – 120 с.
- Найдович В.А. Некоторые результаты селекционной работы с люцерной на Ершовской опытной станции // Сб.науч.работ Саратовского СХИ, 1980. – С. 97-102.
- Хорошева Т.М. "Ведьмина метла" люцерны в Поволжье и пути повышения устойчивости растений к болезни: Автореф. дисс....канд. биол. наук.-Санкт-Петербург,1992. – 19 с.
- Найдович В.А.,Найдович Р.И., Решетников А.А. Селекция люцерны для орошения // Сб.науч.тр.НИИСХ Юго-Востока. -Саратов, 2000. - Ч.1. – С. 244-248.
- Унгенфухт В.Ф.,Найдович В.А.,Петрова Ю.В. Результаты изучения сортообразцов люцерны в НИИСХ Юго-Востока.// Селекция полевых культур на Юго-Востоке.-Саратов, 1982. – С. 147-154.
- Рыбалкин П.Н.,Волошин М.И. Состояние и перспективы селекционноселекционных работ с кормовыми культурами в КНИИСХ: Сб.науч.тр.КНИИСХ.- Краснодар, 1986. – С. 3-7.
- Найдович В.А. Селекция люцерны на Ершовской опытной станции за 1975-1982 гг. // Исходный материал и методы селекции люцерны в условиях интенсивного земледелия. – Алма-Ата,1984. – С. 175-179.
- Найдович В.А. Селекционная ценность исходного материала для создания сортов люцерны на орошении: Науч.-техн.биол.ВНИИР им.Н.И.Вавилова.- выпуск 158.Инофонд для селекции кормовых культур.- Л.: 1986. --С. 13-16.

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРИСТИКА	3
<i>Буланый Ю.И., Исаева О.А., Родионова Ю.В.</i> Новые и редкие растения левобережья Саратовской области	3
<i>Маевский В.В., Бояков М.Х., Трунова В.М., Лященко З.Д.</i> Материалы к адвентивной флоре Саратовской области	5
<i>Березуцкий М.А., Панин А.В., Шилова И.В.</i> О новых и редких видах флоры г. Саратова и его окрестностей	7
<i>Шилова И.В., Панин А.В.</i> Новые материалы к флоре Балтайского и Базарно-Карабулакского районов Саратовской области	13
<i>Решетникова Т.Б.</i> Некоторые особенности флоры и растительности Перелюбского района Саратовской области	15
<i>Аникин В.В.</i> О новом местонахождении соляночника листовничного <i>Sarcocodon laricina</i> на территории Саратовской области	18
ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА	20
<i>Болдырев В.А.</i> Классификация типов лесорастительных условий Саратовского Правобережья	20
<i>Пискунов В. В.</i> Растительность пойменно-островных экосистем Волгоградского водохранилища	23
<i>Гребенюк С.И.</i> К изучению растительности окрестностей оз. Баскунчак	31
<i>Горин В.И.</i> Новые способы определения общих ступеней по шкалам Л.Г. Раменского для конкретных фитоценозов	35
<i>Аникин В.В.</i> Пищевые связи молей чехлоносок (<i>Lepidoptera, Coleophoridae</i>) в семействе Маревых (<i>Chenopodiaceae</i>) на территории региона Нижней Волги	38
ОХРАНА РАСТЕНИЙ	43
<i>Шилова И.В., Горин В.И.</i> Охраняемые растения степных сообществ Саратовской лесостепи	43
<i>Забалуев А.П., Серова Л.А., Березуцкий М.А.</i> О местонахождениях редких и охраняемых видов сосудистых растений на территории национального парка «Хвалынский»	45
<i>Забалуев А.П.</i> К проблеме районирования природных ресурсов лекарственных растений Саратовской области	49
ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ	53
<i>Савина Т.Н., Шакина Т.Н., Зайкина Т.Ф.</i> Выращивание гладиолусов на искусственном субстрате	53
<i>Колесникова Л.В., Шилова И.В.</i> Прорастание семян <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall. при разных способах предпосевной обработки	56

<i>Егорова О.А.</i> Интродукция представителей семейства Campanulaceae Juss. в Нижнем Поволжье	58
МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ	62
<i>Буланая М.В.</i> Поливариантность онтогенеза жёстера слабительного (<i>Rhamnus cathartica</i> L.)	62
РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ, ЦИТОЛОГИЯ И ГЕНЕТИКА	68
<i>Еналсева Н.Х.</i> Специфика структурных аномалий зародышевых мешков у гаплоидов и межвидовых гибридов табака	68
<i>Колесова А.Ю., Балашов С.Ю., Еналсева Н.Х.</i> Эмбриологическое и морфологическое исследование форм табака с ранним зацветанием	80
<i>Титовец В.В., Сидорова О.В.</i> Характеристика пыльцы линии кукурузы, склонной к гаплоидному партеногенезу	87
<i>Цветова М.И.</i> Миксоплоидия в потомстве полигаплоида негрятянского сорта	90
<i>Смолякина Ю.В.</i> О возможности отбора на партеногенез у кукурузы среди близнецов полового происхождения	96
<i>Бороздина А.В., Дружин А.Е., Сибикеев С.Н., Воронина С.А.</i> Источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к грибным заболеваниям в Нижнем Поволжье	98
<i>Соловов Д.П., Крупнов В.А.</i> Генетический контроль окраски зерна яровой мягкой пшеницы	102
ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ	107
<i>Кашин А.С.</i> К вопросу о виде и его структуре при гаметофитном апомиксисе	107
<i>Кашин А.С.</i> О механизме образования видов при гаметофитном апомиксисе у цветковых	114
<i>Демочко Ю.А., Кашин А.С., Мартынова В.С.</i> Динамика кариотипической изменчивости в популяциях ряда апомиктических и половых видов <i>Asteraceae</i>	121
ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ	130
<i>Касаткин М.Ю., Быховцев Б.Г.</i> Взаимосвязь фоторецепторных систем в морфогенезе проростка пшеницы	130
<i>Коробко В.В., Яхшиян Н.Л., Степанов С.А.</i> Особенности морфогенеза вегетативных метамеров главного побега <i>Triticum aestivum</i> L.	132
<i>Францева О.В., Гулина Е.В., Быховцев Б.Г., Стивак В.А.</i> Особенности роста листа пшеницы под действием внешних факторов	138
<i>Жанабекова Е.И.</i> Сравнительная характеристика мезоструктуры ассимилирующих органов сортов проса посевного различных эколого-географических групп в условиях засухи	143

<i>Евдокимова О.А., Кузиков В.А.</i> Распределение ассимилятов как фактор продуктивности и засухоустойчивости сортов яровой пшеницы. Итоги исследования.....	146
<i>Степанов С.А.</i> К вопросу о роли механических напряжений в регуляции гистогенных процессов.....	151
<i>Стивак Н.А., Стивак В.А.</i> Влияние почвенного субстрата на укореняемость зеленых на укореняемость зелёных черенков клоновых подвоев яблони	156
<i>Стивак В.А., Быховцев Б.Г.</i> Особенности организации модели вегетативной почки пшеницы: I. Структурные и функциональные алгаритмы	162

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БОТАНИКА

<i>Худенко М.Н., Мулина Ю.В.</i> Проблемы возделывания донника однолетнего (<i>Melilotus albus</i> Desr.) в условиях Саратовского Правобережья	169
<i>Ляшенко З.Д., Кудашев И.Я., Маевский В.В., Трунова В.М.</i> Культура ромашки аптечной в условиях Саратовского Правобережья	171
<i>Николайченко Н.В.</i> Продуктивность расторопши пятнистой (<i>Silybum marianum</i> (L.) Gaertn.) в условиях Саратовского правобережья	173
<i>Нарушев В.Б., Юрченко Е.А., Мусофиров Т.М., Субботин А.Г.</i> Продуктивность сортов гречихи посевной в условиях Саратовской области	174
<i>Найдович В.А., Найдович Р.И., Малютов М.П.</i> Селекция люцерны в Поволжье.....	176

Научное издание

Бюллетень Ботанического сада
Саратовского государственного университета
Выпуск 1

Оригинал-макет изготовлен А.В. Паниным

Н/К

ЛР № 010110 от 6.03.97

Подписано к печати 15.12.2001. Формат 60 x 84 1/16
Отпечатано на ризографе. Усл. печ. л. 10,0 Тираж 500. Заказ 98.

Издательство «Слово». 410601, г. Саратов, ул. Волжская, 28

Отпечатано в ООО "Поставкасервис." 410005, г. Саратов, ул. Танкистов, 37