

## Раздел II. БОТАНИКА, ГЕНЕТИКА, ИНТРОДУКЦИЯ

УДК 634.1+634.7+631.524

### ПРОБЛЕМА ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ: ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

*О.Ю. Васильева*  
*г. Новосибирск*

Пожалуй, ни один биологический термин не вызывал столько дискуссий, столько противоречивых и громоздких определений как интродукция растений. Ее некоторые считают наукой, а сочетание «интродукция и акклиматизация растений» даже являлось специальностью, по которой защищались диссертации. Интродукция считается одним из основных направлений деятельности ботанических садов.

После знакомства с очередной публикацией, в которой излагается новое видение и объем понятий «интродукции» и «акклиматизации» все чаще возникают вопросы: кто мы такие и чем мы занимаемся? А выражаясь языком профессиональным: какую «экологическую нишу» занимают интродукторы в биологии?

Те, кто с пафосом называют интродукцию наукой, вероятно, забывают о том, что наука – это упорядоченная система знаний, которая имеет свои объекты и методы исследований. Объект исследований в данном случае определяется достаточно четко – это растения, вводимые в культуру с различными хозяйственными целями (в качестве лекарственных, пищевых, декоративных). Что же касается традиционно называемых методов интродукции, таких как метод климатических аналогов, эколого-исторический, родовых комплексов, флорогенетический, то их явно недостаточно для проведения полноценных интродукционных исследований по любому объекту.

А если «интродукция и акклиматизация» – это специальность, то можно ли называть специалиста, детально изучающего биоморфологию вводимых им в культуру декоративных геофитов, акклиматизатором?

Объединение в названии одной научной специальности двух этих терминов кажется противоречивым еще и потому, что наиболее официальным является определение: «интродукция – это целеустремленная деятельность человека по введению в культуру в данном естественно-историческом районе ... растений...» [6]. А под акклиматизацией «следует понимать не деятельность человека, а сложный комплекс явлений, происходящих в растениях под действием природных факторов...» [6].

На наш взгляд, не стоит пытаться изобретать что-то заново, достаточно просто вспомнить о том, что данное направление исследований было обосновано в Проблемной записке Совета ботанических садов СССР. И оно является серьезной проблемой, для решения которой (в каждом частном случае) требуется привлечение ботанических, генетических, физиологических и других методов различных биологических наук. В этом случае интродукция становится основой систематики, биоморфологии, анатомии, цитозембриологии и, напротив, в качестве проблемы поднимается над различными разделами биологии, включая в себя фрагменты исследований по многим направлениям.

Пытаясь выделить, обособить интродукцию, мы, зачастую, обедняем ее. Например, можно было бы утверждать, что интродукторы занимаются изучением биологических особенностей и хозяйственно ценных качеств растений в новых условиях произрастания. Однако все чаще в крупных интродукционных работах (особенно в исследованиях по сравнительной морфологии и анатомии) привлекаются для изучения в условиях *ex situ* заведомо недекоративные, низкоурожайные или не содержащие ценных

лекарственных соединений родственные таксоны. Кстати, именно такие работы отличаются наиболее глубокими, теоретически обоснованными выводами.

Лаборатория интродукции декоративных растений Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) проводит исследования в лесостепной зоне Сибири, которая является своеобразным естественным полигоном для изучения адаптационных потенциалов родовых комплексов декоративных растений, а также созданных на их основе гибридных сортовых генофондов.

Проявления адаптационных процессов растений, интродуцируемых в новые, как правило, более суровые условия произрастания, в первую очередь, выражаются в изменениях жизненных форм в онтогенезе, а также особенностях репродуктивной биологии – семенном и вегетативном размножении [2, 4, 11].

Анализ литературных данных показывает, что в собственно анатомо-морфологических и цитозембриологических отечественных и зарубежных исследованиях задействован весьма ограниченный круг традиционных объектов. Собранные интродукторами коллекционные генофонды – родовые комплексы или их фрагменты – значительно расширяют экспериментальную базу.

В целом биологическое обоснование введения в культуру растений, проводимое в нашей лаборатории, включает исследования онтоморфогенеза: сравнение ритмов роста и развития интродуцируемых инорайонных образцов и родственных представителей сибирской флоры; изучение биологии развития генеративных почек, описание становления жизненных форм в онтогенезе полного типа, а для вегетативно размножаемых растений – сокращенного.

Сравнительная анатомия листа (как наиболее пластичного органа) помогает выявить направления адаптации интродуцентов в экстремальных условиях произрастания. Об особенностях подготовки древесных интродуцентов к суровой сибирской зимовке позволяют судить анатомо-гистохимические исследования.

Исследование репродуктивной сферы включает изучение биологии опыления и оплодотворения, оценку потенциальной и реальной семенной продуктивности. Наряду с этим изучаются возможности вегетативного размножения с определением коэффициента размножения.

Таким образом, основной является схема изучения конкретного таксона по большому числу признаков. Наиболее глубоко исследуются представители родов: *Iris* L., *Hemerocallis* L., *Hosta* L., *Gladiolus* L., *Crocus* L., *Chionodoxa* Boiss., *Puschkinia* Adam, *Lilium* L., *Tulipa* L., *Rosa* L., *Tagetes* L., *Campanula* L., *Aquilegia* L., *Anemone* L., *Delphinium* L., *Trollius* L., *Poa* L., *Festuca* L., *Agrostis* L., *Chrysanthemum* L. На примерах некоторых из этих объектов можно проиллюстрировать, как воплощается эта схема.

Становление жизненной формы в онтогенезе и изучение феноритмики интродуцентов в сравнении с родственными видами местной флоры при условии изучения достаточной репрезентативной группы таксонов позволяет сделать обоснованные выводы о направлениях адаптации. Поскольку, по определению И.Г. Серебрякова (1952), жизненная форма это – «внешний вид – габитус организма, несущий характерные черты его образа жизни, сложившегося как исторически, в процессе онтогенеза, так и изменившегося соответственно изменению среды обитания».

Так при биоморфологическом исследовании луковичных и клубнелуковичных растений из сем. *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Hyacinthaceae* и *Melanthiaceae*, представителей средиземноморской, южно-африканской, евро-азиатской и северо-американской флор, Л.Л. Седельниковой (2002) было выделено 5 феноритмотипов: 1) ранневесеннецветущие геоэфмероиды, зимующие в грунте, с летним периодом покоя и подземным развитием в побеге возобновления вегетативных и генеративных органов; геофиты; 2) раннелетнецветущие, зимующие в грунте, с летним периодом покоя; 3) летнеосеннецветущие, незимующие, а также зимующие и незимующие в грунте, у которых генеративные органы развиваются в процессе вегетации, а побег возобновления уходит в зиму

на начальных этапах органогенеза; 4) осеннецветущие с весенней вегетацией; 5) зимне-весеннецветущие. Как оказалось, начало цветения представителей разных феноритмотипов происходит при достоверно различающихся диапазонах сумм положительных температур. В процессе онтоморфогенетического анализа у поликарпических геофитов было выделено три типа моноциклического побега. При изучении морфоструктуры надземных и подземных органов описано десять типов биоморф.

Изучение биологических особенностей перспективного газонного злака *Festuca rubra* позволило Г.А. Зуевой (2001) выявить в онтогенезе данного объекта, представленного большим числом разновидностей и экотипов, следующие адаптивные особенности. Имматурные растения рыхлокустовых и корневищных рыхлокустовых разновидностей *F. rubra* отличались различным сочетанием экстравагинального и интравагинального ветвления. Были найдены корреляционные связи между экстравагинальностью побегов и их начальным подземным развитием, а также интравагинальностью и надземным формированием побегов. Экстравагинальное возобновление, способствующее быстрому разрастанию и захвату территории, считается более примитивным, чем интравагинальное, возникшее в результате ксерофилизации и связанное с более высокой устойчивостью растений.

При интродукции растений в условия резко континентального климата на первый план выходят вопросы зимостойкости, особенно это касается древесных растений. Общеизвестно, что зимостойкость (устойчивость ко всему комплексу неблагоприятных условий зимовки) и морозостойкость (устойчивость к низким отрицательным температурам) во многом определяются ходом физиологических процессов в осенне-зимний переходный период, характеризующим способность растений подготовиться к суровой зимовке в конкретных условиях произрастания. Диагностика зимостойкости по косвенным признакам проводится, как правило, на тканевом уровне.

Механизмы зимостойкости и причины зимних повреждений являются достаточно общими для деревьев и кустарников. Под действием отрицательных температур в растительных клетках образуются разнообразные по форме кристаллы льда, что приводит к разрушению структуры протоплазмы. Образование льда может происходить внутри клетки или в межклетниках в зависимости от физиологического состояния растений и степени проницаемости протоплазмы для воды. Повышение морозоустойчивости растений связано с возрастанием водоудерживающей способности и уменьшением подвижности молекул воды, вследствие чего происходит более монотонное ее вымораживание.

Успешность перезимовки у древесных растений связана с интенсивностью жизнедеятельных процессов в течение периода глубокого и вынужденного покоя и накоплением запасных защитных веществ. При снижении температуры осенью и зимой у растений происходит интенсивный гидролиз крахмала с превращением последнего в жиры и осмотически активные соединения, в первую очередь, различные сахара, которые ослабляют процессы денатурации белковых веществ при замораживании и стабилизируют структуру протоплазмы [14].

В гистохимических исследованиях с целью диагностики зимостойкости видов и сортов роз изучались взаимопревращения углеводов в годичном цикле развития побегов. После летне-осеннего максимального накопления крахмала в предзимье происходит его превращение в свободные сахара. Наиболее полный гидролиз происходит у зимостойких объектов, у слабозимостойких крахмал длительное время фиксируется в различных тканях побега (сердцевинных лучах, перимедуллярной зоне, флоэме), у наименее зимостойких образцов крахмал сохраняется иногда в течение всей зимы.

Кроме накопления и гидролиза крахмала изучалась сезонная динамика липидов, являющихся одними из основных компонентов биологических мембран. Функции липидов (как криопротекторов) состоят в образовании энергетического резерва и создании защитных водоотталкивающих и термоизоляционных покровов у животных и растений.

Так, например, к концу вегетационных периодов у перспективных для использования в качестве подвоев садовых роз у среднезимостойких *Rosa canina* и *R. corymbifera* наиболее насыщены липидами первичная кора, флоэма и камбий, менее – однорядные сердцевинные лучи и сердцевина, а в перимедуллярной зоне содержание жиров было минимальным или они отсутствовали.

Разница между уровнем гидролиза крахмала и накоплением липидов в предзимье позволяет достаточно четко разделить образцы по зимостойкости.

Изучение репродуктивной биологии интродуцентов – также неотъемлемая часть интродукционных исследований. Она не должна ограничиваться только определением потенциальной и реальной семенной продуктивности, а также оценкой полевой и лабораторной всхожести семян. Так, например, систематика политипного, полиморфного рода *Rosa* чрезвычайно сложна. Известно большое число отдаленных, не только межвидовых, но и межсекционных гибридов, возникших в результате спонтанной гибридизации, а также полученных искусственным путем. На современном этапе для разрешения сложных вопросов систематики с целью выделения отдельных видов или, напротив, их объединения, наряду с классическим сравнительно-морфологическим методом, привлекаются результаты кариологических, биохимических исследований, данные сканирующей электронной микроскопии. Такая постановка вопроса становится необходимой и при работе с обширным коллекционным генофондом, представленным не только исходными формами, полученными из естественных местообитаний и различных (первичных, вторичных и т.д.) очагов интродукции, но и гибридными селекционными образцами.

При изучении биологии опыления и оплодотворения интродуцируемых видов роз было выявлено, что при кастрации с дальнейшим опылением чужеродной пыльцой плоды завязывались только у представителей секции *Caninae*. Как оказалось, у *R. corymbifera* способность к автогамии и факультативному апомиксису была присуща в меньшей степени, чем *R. canina*.

На начальном этапе изучения особенностей репродуктивной биологии роз материал для цитологических исследований брали из открытого грунта в период бутонизации видов и форм, поскольку для определения числа хромосом использовалась традиционная методика изучения микроспорогенеза в метафазе редукционного деления [17]. Было выявлено, что изученные образцы *R. canina* и *R. corymbifera* оказались пентаплоидами ( $2n=35$ ), *R. indica* (syn. *R. chinensis*) – диплоид ( $2n=14$ ), *R. chinensis* (бесшипая форма) – триплоид ( $2n=21$ ). Дальнейшие цитологические исследования были направлены на приспособление методик применительно к биологическим особенностям объектов.

Во многих традиционных цитологических методиках [9, 13] для фиксации используются молодые корешки проростков. Это удобно для тех видов растений, семена которых не имеют периода глубокого покоя. У роз проведение подобных исследований осложняется тем, что для семян характерен глубокий комбинированный покой (А2-В3 по классификации М.Г. Николаевой, М.В. Разумовой, В.Н. Гладковой, 1985). А2 обозначает сильное тормозящее действие околоплодника, а В3 – глубокий физиологический механизм торможения.

Наши многолетние полевые и лабораторные опыты по семеноведению показали, что прогнозировать с большой точностью сроки прорастания семян шиповников, проходящих холодную или тепло-холодную стратификацию невозможно. Периоды стратификации весьма длительны (от 7-8 месяцев до двух лет). Повторное проведение цитологических исследований в этом случае практически полностью исключается. Вероятно, этим объясняется отсутствие в литературе данных кариологического анализа в исследованиях, посвященных интродукции и селекции шиповников-подвоев для садовых роз. К тому же количество семян, полученных в результате экспериментов по изучению репродуктивной биологии шиповников в случае самоопыления и факультативного апомиксиса, бывает небольшим. Всхожесть семян после стратификации редко превышает 50%. Поэтому возникает необходимость сохранить каждый проросток.

С целью более удобного получения материала для фиксации проводилась работа с клоновыми подвоями, происходящими от вечнозеленых видов юго-восточной Азии и отличающимися высоким коэффициентом вегетативного размножения. В дальнейшем для кариологического анализа привлекались виды и формы шиповников различного генетического и географического происхождения. Исходный материал для цитологических исследований получали в защищенном грунте, осторожно откапывая часть корневой системы и пинцетом отщипывая сосущие молодые корешки I-го порядка длиной 10-20 мм. Таким образом, экспериментальные растения успешно сохранялись. Из молодых корешков II-го и последующих порядков получались менее удачные препараты [3].

Среди основных объектов, изучаемых нами в качестве подвоев садовых роз, были представлены два вида, чрезвычайно близких, по мнению целого ряда исследователей (Юзепчук, 1941; Хржановский, 1958; Сааков, Риекста, 1973 и др.). Это – *R. canina* и *R. cogymbifera*. Основными отличиями *R. cogymbifera* от *R. canina* считается ее экологическая приуроченность к более увлажненным и затененным местообитаниям, а также опушение листочков и рахиса.

Мы попытались применить для разделения исходного материала данных видов электронномикроскопический метод. В соответствии с данными, представленными в работе И.О. Бузуновой (1986), в качестве основных объектов исследований были выбраны наиболее морфологически консервативные структуры: пыльца и плоды-орешки.

При сравнении электронных микрофотографий пыльцы *R. canina* и *R. cogymbifera* нами было отмечено следующее. Пыльцевые зерна этих видов имели практически одинаковую (с учетом варьирования) форму и размеры. На фотографиях массовых образцов пыльца *R. canina* и *R. cogymbifera* выглядела как средневыравненная по качеству, в отличие от пыльцы стерильной триплоидной формы *R. chinensis* с отчетливо видной разнокачественностью (дефектностью) пыльцы данной формы. Как и ожидалось по результатам оценки фертильности пыльцы, меньшими размерами, но большей выравненностью характеризовалась пыльца *R. multiflora* var. *nana*. Хотя в нашей интродукционной работе не ставились таксономические задачи, мы все же отмечаем, что ультраскульптура пыльцевых зерен различных образцов четырех изученных нами видов недостаточно четко различима по своим морфологическим признакам на электронных микрофотографиях.

Изучение ультраскульптуры перикарпа плодов-орешков дало более обнадеживающие результаты. Опираясь на описания перикарпа роз, данные в работе И.О. Бузуновой (1986), а также терминологию, используемую при описании поверхности семян других таксонов [5], мы охарактеризовали структуру перикарпа *R. canina* как гребневидно-складчатую, *R. cogymbifera* – валикообразную, а *R. multiflora* var. *nana* – пластинчатую с гексагональной формой клеток.

Как видно из вышеизложенного, комплексное изучение биологических особенностей интродуцентов приводит к необходимости задействовать классические и современные методики, используемые в самых разных областях биологии. Полученные выводы, а также выявленные в процессе адаптации в условиях, отличающихся от естественных, различные проявления роста и развития растений могут использоваться ботаниками и генетиками, не специализирующимися в области интродукции.

Таким образом, на основании проведенных в нашей лаборатории многолетних интродукционных экспериментов мы считаем, что основные направления исследований в области интродукции это – онтоморфогенез, сравнительная анатомия и репродуктивная биология.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бузунова, И. О. Новая секция желтолепестных видов рода *Rosa* (Rosaceae) / И. О. Бузунова // Ботанический журнал. – 1986. – Т. 71, № 4. – С. 484-486.

2. Васильева, О. Ю. Интродукция роз в Западной Сибири / О. Ю. Васильева. – Новосибирск : Наука, 1999. – 184 с.
3. Особенности кариологического анализа видов, форм и гибридов роз при интродукции и селекции / О. Ю. Васильева, Е. И. Копаненко, А. А. Красников, Е. А. Куклина // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодородства, виноградарства и виноделия : материалы V междунар. конф., Ялта, 6-10 окт. 1997 г. – Ялта, 1997. – Ч. 1. – С. 82-84.
4. Зуева, Г. А. Дернообразующие злаки в условиях Сибири / Г. А. Зуева. – Новосибирск : Наука, 2001. – 150 с.
5. Ковтонюк, Н. К. Изучение поверхности семян сибирских видов рода *Juncus* (*Juncaceae*) с помощью сканирующего электронного микроскопа / Н. К. Ковтонюк. – М., 1986. – 22 с. – Деп. ВИНТИ 18.11.86, № 78-61-В.
6. Лапин, П. И. О терминах, применяемых в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений / П. И. Лапин // Бюллетень государственного ботанического сада АН СССР. – 1972. – Вып. 83. – С. 10-18.
7. Николаева, М. Г. Справочник по проращиванию покоящихся семян / М. Г. Николаева, М. В. Разумова, В. Н. Гладкова. – Л. : Наука, 1985. – 346 с.
8. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Колос, 1974. – 301 с.
9. Паушева, З. П. Практикум по цитологии растений / З. П. Паушева. – М. : Агропромиздат, 1988. – 271 с.
10. Саков, С. Г. Розы / С. Г. Саков, Д. А. Риекста. – Рига : Зинанне, 1973. – 359 с.
11. Седельникова, Л. Л. Биоморфология геофитов в Западной Сибири / Л. Л. Седельникова. – Новосибирск : Наука, 2002. – 307 с.
12. Серебряков, И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений / И. Г. Серебряков. – М. : Сов. наука, 1952. – 390 с.
13. Смирнов, Ю. А. Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых / Ю. А. Смирнов // Цитология. – 1968. – № 10/12. – С. 1601-1602.
14. Туманов, И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений / И. И. Туманов. – М. : Наука, 1979. – 350 с.
15. Хржановский, В. Г. Розы / В. Г. Хржановский. – М. : Колос, 1958. – 496 с.
16. Юзепчук, С. Ю. Роза (Шиповник) – *Rosa L.* / С. Ю. Юзепчук // Флора СССР : в 30 т. / АН СССР, Ботан. ин-т АН СССР ; гл. ред. Б. К. Комаров. – М. ; Л., 1941. – Т. 10. – С. 431-508.
17. Юрцев, В. Н. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике / В. Н. Юрцев, В. А. Пухальский. – М. : Изд-во ТСХА, 1968. – 112 с.