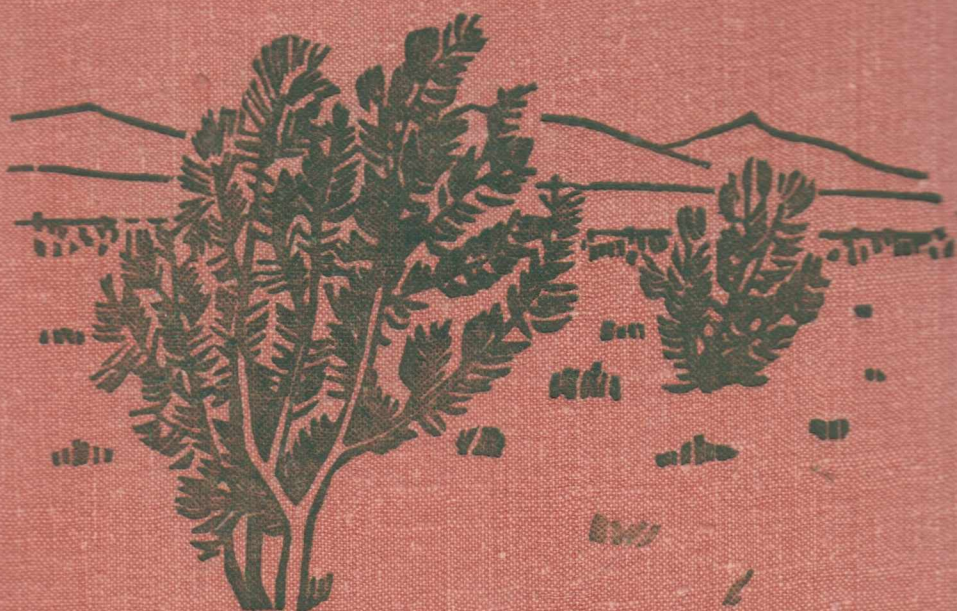


633.2
A-284



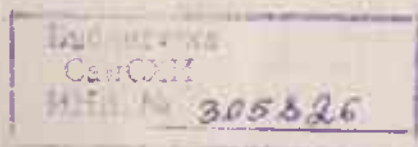
305296

АДАПТАЦИЯ
КОРМОВЫХ
РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ
АРИДНОЙ
ЗОНЫ
УЗБЕКИСТАНА

АКАДЕМИЯ НАУК УЗБЕКСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ

АДАПТАЦИЯ
КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ
АРИДНОЙ ЗОНЫ
УЗБЕКИСТАНА

Ответственный редактор: акад. АН УзССР Д. К. САИДОВ



ТАШКЕНТ
ИЗДАТЕЛЬСТВО «ФАН» УЗБЕКСКОЙ ССР

1982

Глава 1. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПУСТЫННЫХ И ПОЛУПУСТЫННЫХ РАЙОНОВ УЗБЕКИСТАНА

Пустынная и полупустынная зоны Узбекистана расположены в южной части умеренного пояса, характеризующегося засушливостью, обилием тепла, света, резко выраженной континентальностью. В целом климат этой зоны благоприятен для сельского хозяйства, в том числе для отгонного животноводства. Здесь традиционно круглогодичное содержание животных на пастбищном корму, чему способствуют малоснежная и мягкая зима, биологические особенности основных растений, а также то, что дождевая масса сохраняется до зимы и даже в зимний период.

ПУСТЫННАЯ ЗОНА

Относится к западной равнинной провинции, отложения которой наиболее малые (четвертичные, палеогеновые). Внутри провинции по геологическому строению, палеогеографии, климатическим, гидрологическим особенностям и растительному покрову выделяют следующие округа: Устюртский, Нижнеамударьянский, Кызылкумский. Особое положение занимают островные горы Кызылкума с типичным обликом для возвышенностей аридных областей (Пославская, 1971).

Устюртский округ. Расположен на приподнятом плато, являющемся частью западноазиатской платформы. Географическое положение и равнинность территории способствуют свободному вторжению северных воздушных масс, определяют повышенную континентальность климата и своеобразное для Средней Азии внутригодовое распределение осадков: в летнее время выпадает до 20% годового количества. Зимние температуры наиболее низкие для пустынной зоны: средний январь — 8,5—6°, абсолютный минимум — 38—32°. Поэтому вегетационные зимы наблюдаются только на юге плато. Лето жаркое, максимальная температура до 45°.

Равнины в основном серо-бурые пустынные почвы, неоднородные по морфологическим признакам, физическим свойствам, химическому составу, с преобладанием засоления легкорастворимыми солями. В сочетании с серо-бурыми почвами встречаются takyры, солончаки и пустынные песчаные почвы. Таким образом, почвенный покров сложен комплексом многих почвенных разностей, которым соответствуют свои растительные сообщества. Распреде-

ние растительности обусловлено и характером микрорельефа, определяющим формирование мозаичной структуры сообщества, создавая определенный рисунок (Коровин, Гранитов, 1949).

Доминирующее положение в растительном покрове Устюрта занимают сообщества галофитов, главным образом виды семейства *Chenopodiaceae* (*Anabasis salsa*, *Salsola arbuscula*, *S. orientalis*, *S. arbusculiformis*, *Anabasis eriopoda*, *Halocnemum strobilaceum*), монодоминантные или полидоминантные (с галофитами) сообщества полыни (*Artemisia terrae-albae*).

Видовой состав растительных сообществ небогат — 2—10 видов. Кроме названных выше доминантов и субдоминантов, наиболее распространены *Leptaleum filifolium*, *Tetrasme recurvata*, *Strigosella intermedia*, *Streptoloma desertorum*, *Eremopyrum orientale*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Ceratocarpus utriculosus*, *Halimocnemis longifolia*, *Climacoptera lanata* (Момотов, 1973 б). Для растительного покрова характерна разреженность, обусловленная обожженными такыровидными участками.

Самое распространенное растение на Устюрте — биюргун. Чистые биюргуновые сообщества в сочетании с небольшими участками полынных, кейреуковых, боялышевых сообществ нередко занимают несколько тысяч гектаров. Они приурочены к солончаковым, корково-солонцеватым, серо-бурым почвам. Широко распространены, но встречаются небольшими участками полынно-биюргуновые и биюргуново-полынные комплексы, характерны на слабосолончаковых разностях серо-бурых почв. К скелетным почвам приурочены кейреуково-полынные сообщества (Коровин, Гранитов, 1949).

Второе место по занимаемой площади принадлежит полынникам, приуроченным к незасоленным почвам. Чаще всего это западины, куда стекают атмосферные осадки и наносятся песчано-пылеватые частицы. Чистые заросли полыни встречаются редко и незначительными участками, в основном в карстовых воронках. Шире распространены биюргуново-полынные сообщества, также небольшими участками в сочетании с чистыми биюргунниками.

На некоторых участках прослеживается экологический ряд сообществ, от биюргуновых к полынным.

Кейреуково-полынные группировки приурочены к пологим склонам больших западин и плакорным участкам, где в почве отмечается примесь хряща. На плакорных участках растительный покров не имеет выраженного комплексного характера, наблюдается лишь взаимное захождение полынных, биюргуновых и кейреуковых сообществ.

Полынные сообщества в значительной степени повышают кормовые качества угодий за счет высокой питательной ценности и хорошей поедаемости полыни в условиях Устюрта во все сезоны года.

Сообщества боялышевой (*Salsola arbusculiformis*, реже *S. arbuscula*) формации хорошо выделяются на фоне низкорос-

лых биюргунников, занимающие пониженные участки рельефа со слабо солонцеватыми серо-бурыми почвами. Флористический состав их беднее, чем биюргуновых сообществ: *Atraphaxis spinosa*, *Convolvulus fruticosus*, *Stipa richteriana*, *Scorzonera pusilla*, *Rheum tataricum*, *Eremopyrum hirsutum*, *Pachypterygium multicaule*.

Наряду с чисто боялышевыми сообществами, характерны полынно-боялышевые, как переходные к полынным, с которыми боялышники сочетаются.

К числу основных эдификаторов растительного покрова Устюрта относится и кейреук (*Salsola orientalis*). В качестве доминанта он встречается редко и занимает небольшие площади, чаще это полынно-кейреуковые сообщества, входящие в состав комплексов с полынными, биюргуновыми сообществами и занимающие повышенные элементы рельефа.

Пастбища Устюрта низкоурожайны, почти лишены весенней растительности. Эфемеры появляются только в благоприятные в климатическом отношении годы. Наибольшую ценность не только по урожайности и питательности кормов, но и по поедаемости, представляют полынные и боялышевые пастбища. Биюргунники, несмотря на слабую поедаемость биюргуна, представляют интерес с точки зрения значительного кормозапаса. Многие исследователи высказываются за более полное использование биюргуновых пастбищ.

Нижнеамударьинский округ. Представлен аллювиальной равниной (не более 100 м абс. выс.). На ее фоне выделяются невысокие возвышенности, сложенные песчано-глинистыми отложениями мелового палеогенового возраста. Наиболее крупные из них: Крантау, Кушкантау, Кызылджар, Кубетау, Парлытау, Джумуртау. Здесь сформированы серо-бурые почвы, большей частью открытые золотыми песками мелкогрядового и мелкобугристого рельефа.

Аллювиальная равнина изрезана многочисленными руслами действующих и отмерших протоков, в литологическом отношении неоднородна. Она сложена песчаными и глинистыми слоями, чередующимися в вертикальном и горизонтальном направлениях. На поверхности равнины развиты: русловые фации из песка и супеси, местами развешенные; прирусловые отложения из переслаивающихся легких грунтов (суглинков, супесей и песка); озерные отложения из глины и суглинков; междорусловые понижения, сложенные прослойками глины и суглинков с блюдцеобразными углублениями, занятыми солончаками.

Здесь встречаются как гидроморфные (пойменно-аллювиальные, болотно-луговые аллювиальные, чаще засоленные луговые, лугово-такрыные солончаковатые и солончаки типичные), так и автоморфные почвы (такрыные и такры солончаковатые и солонцеватые).

По климатическим условиям Нижнеамударьинский округ относится к северной области пустынной зоны. Характерны жаркое

лето, холодная зима, малое количество осадков (около 100 мм в год). Среднегодовая температура повышается от Аральского моря (10°) к Турткулю (12,4°).

Растительный покров Нижнеамударьинского округа очень однороден в связи с разнообразием почвогрунтовых условий, динамичен благодаря постоянным изменениям речного стока, давления грунтовых вод и почвенного засоления.

На приусловных отложениях на луговых аллювиальных, лугово-тамырных и тамырных почвах встречаются древесные (*Populus euphratica*, *P. pruinosa*) тамыры, площади которых за последние два десятилетия значительно сократились. Их место заняли разреженные юлгуновые (*Tamarix pentandra*) сообщества ксеро-галофильным разнотравьем (*Karelinia caspica*, *Limonium otolepis*, *Aeluropus litoralis*, *Alhagi pseudalhagi*).

В сохранившихся тамырных тамырах состав сообществ изменился. Исчезли веерниковые и тростниковые тамырники, где сохранились солончаково-тамырные, большую площадь заняли галофитно-разнотравно-тамырные разреженные сообщества. Образовавшиеся прогалины и просеки заняли разнотравные группировки (*Alhagi pseudalhagi*, *Karelinia caspica*, *Aeluropus litoralis*) с юлгуном (*Tamarix pentandra*).

Из древесных тамыров исчезли ива и лох. На месте лоховых сообществ возникли галофильные ажрековые луга (*Aeluropus litoralis*).

Большое место среди естественной тамырной растительности занимают юлгуновые сообщества (*Tamarix pentandra*, *T. elongata*, *T. laxa*). Они приурочены к приусловным валам, междуречным и озерным понижениям на лугово-тамырных и тамырных почвах в разной степени солончаковых и солончаковатых, легких тяжелых по механическому составу. Большей частью они оплодотворены, то есть сильно разрежены, преобладают ксерофилы (*Lycium ruthenicum*, *Anabasis aphylla*, *Capparis spinosa*) и галофильные виды (*Climacoptera turcomanica*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Suaeda microsperma*, *Atriplex tatarica*).

Типично тамырные юлгунники представлены янтарно-ажреково-юлгуновыми (*Tamarix pentandra*, *Aeluropus litoralis*, *Alhagi pseudalhagi*) и янтарно-юлгуновыми сообществами на лугово-тамырных почвах вблизи русла реки и высохших озер. На солончаках, приуроченных к депрессиям рельефа или засоленным залежам, характерны сообщества формации юлгуна цветущего (*Tamarix hispida*), солянково-юлгуновые (*Tamarix hispida*, *Cyperus chenopodioides*, *Ch. glaucum*, *Atriplex tatarica*, *A. sibirica*) и карабараково-юлгуновые (*Tamarix hispida*—*Halostachys belangeriana*).

Площадь зарослей тростника, занимающих в прошлом большой массив приаральской равнины, сократилась почти в 3 раза. В местах активного соленакпления сообщества тростника с

нились карабараковыми (*Halostachys belangeriana*), юлгуновыми (*Tamarix hispida*) или голыми солончаками, которые, по мере частичного рассоления, постепенно зарастают галофильными видами. Массивы тростниковых зарослей появились на обмелевших водоемах и по берегу искусственных водоемов.

Широко распространенные в прошлом рогозовые (*Typha angustifolia*) и тростниково-рогозовые сообщества в приморской части дельты сменились чисто тростниковыми или галофильными сообществами.

Естественные сообщества тугаев часто сочетаются с производными: янтарными, акбашевыми (*Karelinia caspica*), солодковыми (*Glycyrrhiza glabra*), ажрековыми (*Adurcypus litoralis*), юлгуновыми, формирующимися на залежах или на месте уничтоженных древесных тугаев.

Древесные и кустарниковые тугаи в Нижнеамударьинском округе занимают небольшую площадь и взяты под охрану. Для животноводства представляют интерес тростниковые и солодковые сенокосы, площади которых продолжают сокращаться в связи с песушением дельты и освоением территории под поливное земледелие.

Как пастбища используются массивы останцовых возвышенностей с серо-бурыми почвами, местами значительно припесчаненными. Растительный покров комплексный. Сообщества псаммофильной растительности — черкезово-илаково-джузгуновой (*Calligonum caput-medusae*, *Carex physodes*, *Salsola richteri*), илаково-пшынно-белосаксауловой (*Haloxylon persicum*, *Artemisia diffusa*, *Carex physodes*) на песчаных буграх сочетаются с пшынно-биюргуновой (*Anabasis salsa*, *Artemisia terrae-albae*) в понижениях на щебнистой поверхности.

В настоящее время в пастбищный массив превратился бывший Карабаильский архипелаг Аральского моря. В прошлом эта территории состояла из множества песчаных островов, разделенных мелководными проливами. В 60-е годы в связи с сокращением акватории Арала бухты и проливы стали мелеть и пересыхать, оставляя после себя солончаки или сильно засоленные песчаные и глинистые грунты с обильными раковинами. Архипелаг приобрел сложный комплексный рельеф, в котором сочетаются песчаные бугры с джузгуново-белосаксауловыми (*Haloxylon persicum*, *Calligonum densum*, *C. caput-medusae*), черкезово-джузгуновыми, черкезово-белосаксауловыми сообществами и понижениями, занятыми карабараково-юлгуновыми (*Tamarix hispida*, *Halostachys belangeriana*), ажреково-юлгуновыми, солеросово-юлгуновыми, сарсазановыми растительными группировками большей частью разреженными или пухлыми солончаками. Тростниковые и рогозовые заросли, ранее окружавшие острова, исчезли (Бахиев и др., 1977). Сейчас эти пастбища доступны для использования под выпас, главным образом в осенне-зимний сезон.

Кызылкумский округ. Занимает большую часть равнинной территории Узбекистана с высотными отметками 100—300 м над ур. м. В морфологическом и генетическом отношении рельеф неоднороден. Выделяются четыре типа геоморфологических элементов: кызылкумское плато, перевейные аллювиальные равнины, островные или останцевые горы.

Основную площадь занимает кызылкумское плато, сложенное отложениями позднекайнозойского возраста. Коренные отложения перевейны и почти вся поверхность плато покрыта золовыми песками разной мощности. Большая часть песков в той или иной степени закреплена растительностью. Песчаный субстрат отличается наиболее благоприятным водным режимом, обусловленным физическими свойствами почв.

Благоприятный водный режим песков обеспечивает длительный период вегетации растений. Отрицательный фактор для растительности — подвижность песка, особенно на вершинах бугров.

Песчаная среда обусловила формирование особой экологической группы растений-псаммофитов, неоднородных по форме роста — от деревьев до однолетних травянистых растений.

Древесная песчаная растительность объединяет сообщества белосаксауловой (*Haloxylon persicum*), черкезовой (*Salsola richteri*), куянсуековой (*Ammodendron conolyi*) и смешанно-саксауловой (*Haloxylon persicum*, *H. aphyllum*) формаций. Они занимают большую часть территории закрепленных, реже полужакрепленных песков разной мощности.

Кроме доминирующих видов, среди древесной песчаной растительности часто встречаются древовидные кандымы (*Calligonum eriobodum*, *C. caput-medusae*), крупные кустарники (*Calligonum microcarpum*, *C. setosum*, *C. leucocladum*), мелкие кустарники кызылча (*Ephedra strobilacea*), синрген (*Astragalus villosissimus*, *A. unifolialatus*), боялыш (*Salsola arbuscula*), образующие нередко смешанные древесно-кустарниковые ассоциации. Для маломощных песков характерны полукустарнички партек (*Convolvulus divaricatus*, *C. korolkovii*), мавзоля (*Mausalea eriocarpa*), джусан (*Artemisia diffusa*, *A. terrae-albae*), чорон (*Aellenia subaphylla*), актен (*Acantophyllum borszczovii*, *A. elatius*) и травы эфемеронды — илак (*Carex physodes*), конгурбаиш (*Poa bulbosa*), каврак (*Ferula assa-foetida*), певень (*Rheum turkestanicum*), однолетние длительновегетирующие растения (*Tithymalus densus*, *Agriophyllum latifolium*, *A. minus*, *Corispermum lehmannianum*, *Salsola paulsenii*, *S. sclerantha*), эфемеры (*Eremopyrum distans*, *E. orientale*, *E. buonapartis*, *Senecio subdentatus*, *Malcolmia grandiflora*, *M. africana*, *Isatis violascens*, *I. minima*, *Spirorrhynchus sabulosus*, *Tetracme recurvata*, *Streptoloma desertorum*, *Schismus arabicus*, *Matricaria lamellata*) и др.

Древесная песчаная растительность объединяет около 60 основных ассоциаций, представляющих ту или иную стадию сукцессионных рядов. Смена стадий обусловлена преимущественно

процессами образования эолового рельефа. Естественный ход смены растительных сообществ происходит при постоянном воздействии антропогенного фактора, нарушающего его закономерности образования на том или ином этапе серии короткопроизводных сообществ.

По устойчивости различают коренные, длительнопроизводные, короткопроизводные сообщества. К естественной смене на песках относится белосаксауловый ряд, в который входят следующие ассоциации: селищно-кустарничково-белосаксауловая (*Haloxylon persicum*, *Calligonum* sp. sp., *Salsola richteri*, *Ammodendron conolyii*, *Aristida pennata*, *A. karelinii*) — илаково-джузгуново-белосаксауловая — илаково-полынная (*Artemisia diffusa*, *A. terra-albae*) — белосаксауловая — илаково-полынная. Параллельно формируются и другие ряды, в которых вместе с полынью (реже без нее) принимают участие и другие полукустарнички (*Convolvulus hamadae*), кустарнички (*Astragalus villosissimus*, *Salsola arbuscula*), являющиеся типичными элементами плакорной растительности пустыни. Эти ряды характерны для маломощных песков с близкорасположенными коренными породами. Полукустарничковые и кустарничковые стадии развития песчаной растительности можно отнести к фактически полным при естественном зарастании и закреплении песчаного субстрата.

Сообщества черкезовой формации большей частью образуют ряд производных серий там, где саксаул уничтожен. На полузакрепленных бугристых и барханных песках формируется ряд селищно-джузгуново-черкезовых сообществ, на полузакрепленных мелкобугристых — партековых, сипрейных и полынных черкезников.

Коренные черкезовые сообщества с участием фреатофитов (*Halimodendron halodendron*, *Tamarix pentandra*, *Alhagi pseudalhagi*) связаны с зарастанием современных интритоазисных песков.

К серии производных относится ассоциация куянуековой формации, приуроченные к разбитым пескам вблизи колодцев.

К слабозакрепленным и разбитым пескам приурочены сообщества джузгуновой формации. В Кызылкуме, главным образом в его северном районе, по мнению многих ботаников, джузгунники — производные сообщества, которые образуются после уничтожения белого саксаула (Мельникова, 1973). Преобладают илаково-джузгуновая, илаково-полынно-джузгуновая, илаково-полынно-боялышево-джузгуновая (*Calligonum microcarpum*, *Salsola arbuscula*, *Artemisia terra-albae*) и ряд ассоциаций на разбитых песках: селищно-куянуеково-джузгуновая, селищно-джузгуновая, илаково-черкезово-джузгуновая.

Полукустарничковую псаммофильную растительность составляют сообщества формации видов полыни (*Artemisia diffusa*, *A. terra-albae*), тепискена (*Ceratoides eversmanniana*), кызбалтыра (*Ammodendron lehmannii*). Полынь часто выступает в роли суб-

эдификатора древесных и кустарниковых сообществ, образуя синузии на северных склонах песчаных гряд и бугров. В межбугровых пылевато-песчаных понижениях она нередко становится эдификатором сообществ с участием типичных псаммофитов (илак-джузгуи, белый саксаул). Подобные сообщества можно отнести к связующему или переходному звену от псаммофильной растительности к илакорной полукустарничковой (Курочкина, 1978).

Самые распространенные ассоциации полынной формации илаково-полынная, эфемерово-илаково-полынная, мятликово-полынная местами с участием псаммофильных кустарников (Мелиникова, 1973).

Формация терескена распространена менее широко. Ее ассоциации (илаково-полынно-терескеновая, ковыльно-терескеновая, сингренено-боялышево-терескеновая) приурочены к маломощным пескам подгорных равнин останцовых гор.

Довольно широко распространены сообщества кызбалтырово-формации, целиком относящиеся к производным. Они формируются там, где уничтожены кустарники или древесные псаммофиты вблизи колодцев.

Травянистая псаммофильная растительность занимает небольшую площадь в песчаной пустыне и, как правило, является производной. Основные формации: селиновая (*Aristida pennata*, *A. karelinii*), илаковая (*Carex physodes*), эфемеровая (*Bromus tectorum*, *Egophyllum buonapartii*, *E. orientale*).

Для равнинной части Юго-Западного Кызылкума характерна частая смена засоления, гипсированности, опесчаненности почвенного покрова, что обуславливает пестроту растительности. Участки псаммофильной растительности на мелкобугристых песках перемежаются массивами гипсофильной растительности на щелочистых серо-бурых почвах с преобладанием сообществ полынь-туранской, участием боялыша (*Salsola arbuscula*), чорона (*Aellenia subaphylla*), сингрена (*Astragalus villosissimus*), партея (*Convolvulus hamadae*). На плотных солонцеватых почвах типичны однолетнесолянковые туранополынники (*Artemisia turanica*, *Gamanthus gamocarpus*, *Halimocnemis longifolia*), на опесчаненных — характерны сообщества полыни раскидистой, боялыша с участием псаммофитов (*Calligonum microcarpum*, *C. leucocladum*, *Ephedrostachys*, *Carex physodes*) или галогипсофитов (*Astragalus ulmi*, *foliolatus*, *Convolvulus hamadae*, *C. divaricatus*).

Песчаная пустыня относится к важнейшим пастбищным угодьям для каракульских овец. Существенная особенность пастбищ на песках — сравнительная устойчивость урожая и их круглогодичное использование. Урожайность естественных кормов травянисто-кустарниковых пастбищ невелика — 2—4 ц/га.

Останцовые горы — особый тип рельефа Кызылкума. Основные из них: Букантау, Тамдытау, Ауминзатау, Кульджуктау, Сутануыздаг и небольшие островные кряжи Шейхджелли, Джуму

тау, Зенгибаба и др. Рельеф типичный горный: крутые обнаженные скалистые склоны, узкие и глубокие сухие долины при высоте 600—700 м над ур. м. Останцы сложены палеозойскими отложениями, распространены сланцы, мрамор, песчаники, конгломераты. Вершины иногда выровнены. У подножья простирается продолговатая равнина, перекрытая слоистыми отложениями из щебня, галечника, песка, сунеси и суглинки, местами усеяна обломочным материалом, спускаемым кратковременными селевыми потоками. Почвенный покров неоднороден: сочетаются серо-бурые почвы, примитивные сероземы и каменистые разности этих почв.

Растительный покров по флористическому и фитоценотическому отношению более разнообразен, чем на равнине. Преобладают полные и солончковые ассоциации, но встречаются сообщества, не свойственные пустынной зоне, для которых характерны *Amygdalus spinosissima*, *Rhamnus coriacea*, *Cotoneaster racemiflora*, *Atraphaxis spinosa*, *Ephedra equisetina*, *Lagochilus intermedius*, *Dianthus tetalepis*. Пустынно-горные сообщества привязаны к каменистым склонам и русловым понижениям (Закиров, 1973).

По занимаемой площади на останцах преобладает растительность, характерная для серо-бурых почв. Это прежде всего полынники (*Artemisia terrae-albae*) с участием *Salsola arbuscula*, *S. orientalis*, *Salicornia subaphylla*, *Carex physodes*, *Poa bulbosa*, занимающие подгорные равнины; сообщества белообоялышевой (*Salsola arbuscula*) и гасбиюргуновой (*Nanophyton eripaceum*) формаций на подгорной равнине и каменистых склонах; кейреуковой (*Salsola orientalis*) на солончаковатых разностях почв; тытровой (*Salsola vermiculata*) на третиномеловых поверхностях останцовых покатостей. Здесь же отмечены примитивные светлые сероземы с умеренно-полынной растительностью (Момотов, 1973 б).

Растительность останцовых гор используется как осенне-зимние пастбища, продуктивность от 1,0 до 4,0 ц/га в зависимости от степени разреженности и количества поедаемых растений.

ПОЛУПУСТЫННАЯ ЗОНА

Охватывает шлейфы подгорных равнин, примыкающие к горам, предгорья с выраженным адырным рельефом и низкие горные гряды, исчезающие в пустыню (Писталитау, Балыктытау, Каратау, на юге — Бахмастбель, Белесенок, Актау и др.). Высотные границы этой зоны — 300—900 м над ур. м., — совпадают с зоной распространения сероземов.

Подгорные равнины, включая шлейфы гор, конусы выносов рек, выложенные депрессии и впадины, предгорья с пологоволнистым мезорельефом по сложению неодинаковы: лессовые, пролювиально-аллювиальные, галечниковые, мелкоземисто-щебнистые. Низкие горы, гряды, возвышенности сложены коренными породами, перекрытыми грубоскелетными отложениями.

Все предгорья плохо обводнены. Изредка пересекаются малыми водными саями, в большинстве случаев пересыхающими летом.

Сероземные почвы содержат гумуса больше (1—2%), чем пустынные, лучше и более глубоко увлажнены, следовательно более выщелочены. Этим объясняется их меньшая карбонатность. Материнские почвообразующие породы сероземов — мелкоземистые (лессовые) и грубоскелетные отложения.

На территории Узбекистана различают три подтипа сероземов: светлые, типичные и темные.

Светлые сероземы занимают подгорные равнины в диапазоне от 150 до 300—500 (700) м, по климатическим условиям и засолению воднорастворимыми солями ближе стоят к пустынной равнине, чем к горам. Но среди них есть и незасоленные разности со специфической эфемероидной растительностью.

Типичные сероземы распространены в холмистой части предгорий в 500—800 м над ур. м. От светлых сероземов они отличаются более темным цветом гумусового горизонта и более глубоким залеганием соленосных и гипсоносных отложений. Реже встречаются засоленные разности, чаще — маломощные суглинистые щебнистые почвы.

Темные сероземы расположены в зоне, которая по климатическим условиям и растительности ближе к горам, т. е. к гумидной зоне, поэтому на их характеристике мы останавливаться будем.

По геологическим и геоморфологическим особенностям ады Узбекистана относятся к горно-предгорной геоморфологической провинции, в которой выделяются Североузбекистанский, Ферганский, Зарафшанский и Южноузбекистанский округа, тесно связанные с тем или иным хребтом (Пославская, 1971).

Североузбекистанский округ. Расположен в обширной Ташкентско-Голодностепской депрессии. Северо-восточная часть имеет всхолмленный рельеф и сложена лессовидными породами типичными сероземами, ее называют лессовой Приташкентской равниной. Она состоит из чередующихся широких террасовидных долин и сухих слабых холмистых водоразделов, в основном с восновных под орошаемое земледелие.

Юго-западная часть Ташкентско-Голодностепской депрессии аллювиально-пролювиальная равнина, сложенная лессовидными суглинками. Почвы — светлые сероземы, в депрессиях в разной степени засоленные. Незасоленные почвы почти полностью заняты под орошаемое земледелие, в прошлом были заняты сообществами эфемерово-эфемероидных ассоциаций, местами с обильным участием *Psoralea drupacea*, *Ferula assa-foetida*, *Artemisia diffusa*. Засоленные понижения заняты комплексом кейреуково-кейреуково-полынных (*Artemisia ferganensis*, *Salsola orientalis*) солянково-эфемерово-полынных (*Artemisia diffusa*, *Poa bulbosa*, *Vulpia myuros*, *Aphanopleura capillifolia*, *Climacoptera longisilosa*) сообществ.

На юге равнина Голодной степи переходит в шлейфы Туркестанского хребта, целиком освоенные под богарные культуры. Равнинный рельеф сменяется всхолмленным. Здесь распространены богарные посевы, сочетающиеся с эфемеровыми, эфемерово-фломисовыми (*Phlomis thapsoides*), фломисово-эфемерово-полынными (*Artemisia sogdiana*) сообществами, используемыми как пастбища.

Ферганский округ. Предгорья и шлейфы окружающих Ферганскую котловину Кураминского, Чаткальского, Ферганского и Алайского хребтов

Ферганские адыры сложены толщей неогеновых отложений, гипсированными песчаниками, мергелями, мергелистыми глинами, конгломератами и мелкоземисто-галечниковыми отложениями. На части территории галечники и конгломераты перекрыты лессовидными суглинками. Чусч-Панская адырная гряда и шлейфы Кураминских гор лессового покрова не имеют.

В условиях сухого климата поверхность, слабо закрепленная растительностью, подвержена интенсивной водной эрозии. Наиболее интенсивная эрозия наблюдается там, где адыры покрыты лессовидными породами. В результате гипсоносные породы нередко обнажены или подходят близко к поверхности. Здесь формируются солончаковые и гипсированные сероземы с характерной галофитнософитной растительностью.

Большая часть адыров Ферганского округа освоена под поливное и богарное земледелие. Не освоенные участки в значительной степени хрящеватые, галечниковые, эродированные, с выходами коренных пород на поверхность, с близкой к пустынной растительностью.

На подгорной равнине со светлыми сероземами на грубоскелетных солончаковатых почвах преобладают сообщества кейреуково-полынной (*Artemisia sogdiana*, *Salsola orientalis*) ассоциации, местами с участием однолетних злаков (*Salsola turkestanica*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Ceratocarpus ulricylosus*); на суглинисто-хрящеватых почвах — эфемерово-полынной (*Artemisia sogdiana*, *Bromus tectorum*, *Strigosella africana*, *Ziziphora tenuior*); на каменисто-щебнистых гипсированных разностях почвы — чопоново-анабазисово-полынной (*Artemisia sogdiana*, *Anabasis turkestanica*, *Halothamnus subaphyllus*).

Для типичных сероземов характерны сообщества эремузово-полынной (*Artemisia sogdiana*, *Eremurus turkestanicus*) ассоциации с редкими кустарничками (*Atraphaxis pyrifolia*, *Spirea hypaeifolia*, *Cerasus erythrocarpa*), зарослями перовский (*Perovskia scrophulariifolia*). На выходах пестроцветных пород заметно участие гипсофитов (*Artemisia glanduligera*, *Reaumuria turkestanica*, *Zygophyllum atriplicoides* и др.).

Зарафшанский округ. К горной полупустыне относятся подгорные равнины и нижние части склонов хребтов Нуратау, Койташ, Актау, Мальгузар, Зарафшанского, а также целиком хребты Кара-

ау, Писталитау, Балыктытау, Зирабулак. Рельеф низкогорный, глубина вертикального расчленения небольшая. Разреженная растительность, резкие формы рельефа при малой абсолютной и относительной высоте сближают их с низкогорьями пустынной зоны. Межгорная слабоволнистая равнинная депрессия — Нуратинская впадина, заполнена толщей щебнистого пролювия и покрыта лесовидными суглинками. Зарафшанская депрессия выполнена мощной толщей четвертичных отложений, образующих серию террас. Все они освоены под поливное земледелие.

Не окультурены неудобные по рельефу участки со смытыми мелкоземисто-щебнистыми или каменистыми почвами, подстилаемыми грубоскелетными пролювиальными отложениями, нередко на крутых склонах. Здесь преобладают полыньники (*Artemisia diffusa*, *A. sogdiana*, *A. tenuisecta*), сообщества которых сменяют друг друга по вертикали. На светлых сероземах характерны сообщества полыни раскидистой с эфемерами и мятликом луковичным, на типичных — сообщества полыни согдийской и на мелкоземисто-щебнистых почвах — эфемероидные сообщества (*Carex pachystylis*, *Poa bulbosa*) местами с участием *Phlomis thapsoides*. На каменисто-щебнистых крутых склонах низких хребтов и на пологих участках встречаются эфемеровые полыньники с миндалем колючейшим и ирисом джунгарским.

На мелкоземистых сероземах небольшими массивами встречаются сообщества фломисово-эфемерово-эфемероидной растительности с участием полыни по водоразделам, где почвы менее мощные и щебневатые.

Южноузбекистанский округ. Сложного орографического строения. Морфология и генезис рельефа резко дифференцированы по геоморфологическим единицам.

Предгорный рельеф осевых хребтов (западная оконечность Гиссарского хребта с отрогами Яккабагским, Байсунским, Сурхантау, Чакчар, Кугитанг и др.) приурочен главным образом к районам развития верхнеюрских известняков и нижнемеловых соленосных и гипсоносных толщ. Почвы — типичные и темные сероземы. К передовым хребтам относятся невысокие гряды до 1500 м высоты (Бахматбель, Джетымкаляс, Белесенык, Хаудаг, Актау и др.). Рельеф сложный: многочисленные отдельные возвышенности, крутые каменистые склоны и густая сеть эрозионных ложбин — узких ущелий. Почвы — преимущественно типичные сероземы, местами солонцеватые и гипсированные.

Основные пространства равнин, образуемые Китабо-Шахришабской, Сурхандарьинской, Пашхурской котловинами с аллювиально-пролювиальными лесовидными отложениями, характеризуются мягкими формами рельефа; почвы — светлые и типичные сероземы.

Межгорные равнинные впадины со светлыми сероземами на лессах и эфемерово-эфемероидной растительностью полностью освоены под поливное земледелие. Под богару освоены участки

темных сероземов с крупнотравно-эфемероидной растительностью (*Phlomis thapsoides*, *Psoralea drupacea*). Неокультуренными остались крутые склоны с выходами коренных пород, щебнистые участки с крупнотравно-эфемеровой, кылтыковой, эгилпсовой растительностью и однолетнесолянково-эфемеровыми сообществами (*Salsola sclerantha*) на солончаковатых разностях почв, используемые как пастбищные угодия. На типичных сероземах смытых, мелкоземисто-щебнистых, подстилаемых грубоскелетными, местами гипсированными отложениями низких гор и адырных гряд развиты сообщества полыни согдийской. Это эфемероидные осочково-крупнотравные (*Phlomis thapsoides*, *Ph. bucharica*, *Psoralea drupacea*), эфемерно-однолетнесолянковые (*Salsola sclerantha*, *Girgensohnia oppositiflora*, *Ceratocarpus utriculosus*) полыньники, которые и пониженных местах сочетаются с эфемерово-эфемероидными, эгилпсовыми (*Argilops triuncialis*, *A. squarrosa*) сообществами на выходах каменных пород — с миндалевыми (*Amygdalus spinosissima*), на гипсированных разностях почв — с сообществами нагорных гинсофитов (*Zygophyllum gontscharovii*, *Salvia bucharica*, *Matthiola integrifolia*, *Atriplex moneta*).

На крутых каменных склонах невысоких гряд доминируют сообщества миндали колючейшего, на пестроцветных гипсоносных отложениях — разреженные солянково-мятликовые (*Poa bulbosa*, *Anabasis turkestanica*, *Salsola sclerantha*), эгилпсово-полынные сообщества и сочетания с открытыми фитоценозами нагорных гинсофитов (*Salsola arbuscula*, *Astragalus oldenburgii*, *Calligonum junceum*, *Zygophyllum gontscharovii*) и участками, лишенными растительности.

Таким образом, полупустынные пастбища Узбекистана занимают разрозненные, сравнительно небольшие участки, в основном неудобные для освоения под земледелие. Это преимущественно полыньники с хорошо развитым весенним травостоем. Хозяйственное значение их определяется удовлетворительной производительностью (2—4 ц/га) и близостью к населенным пунктам и местам зимнего содержания животных. В некоторых районах полыньники малопродуктивны (до 0,5 ц/га), необходимы мероприятия по их улучшению.

Глава II. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Биолого-морфологические, анатомические особенности, репродуктивный процесс, физиологию и биохимию растений изучали в естественных условиях Юго-Западного Кызылкума, на различных фитомелноративных участках и посевах коллекционного питомника Кызылкумской пустынной станции, на Устюрте (Каракалпакская АССР), Нуратинской полупустынной станции, в Нившанском районе (Кашкадарьинская область), на Келесском массиве (Ташкентская область) и в посевах на Ферганских адырах. Некоторые опыты ставили в вегетационных сосудах на экспериментальном участке Института ботаники АН УзССР (Ташкент).

Биолого-морфологические особенности растений изучали в основные периоды онтогенеза, сезонное развитие растений — в природе и в условиях культуры на богаре.

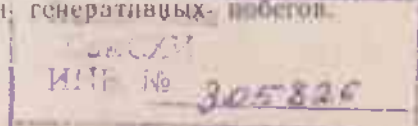
В латентном периоде проводили описание семян и плодов, определяли лабораторную и полевую всхожесть, оптимальную температуру и энергию прорастания.

В виргинильном периоде проростки изучали у двудольных — до появления первых настоящих листьев, у злаков — до отмирания coleoptilia, ювенильное состояние растений — до формирования боковых побегов или кушения у злаков; имматурное — от появления первых боковых побегов до достижения размеров взрослого растения; взрослые виргинильные растения — до вступления в генеративный период.

У проростков отмечали даты и характер прорастания (надземный, подземный), размер гипокотыля, размер, форму и длительность функционирования семядолей.

На следующих возрастных этапах в надземной части отмечали: тип ветвления побегов, направление роста, размеры побегов I и последующих порядков, их расположение, форму и величину листьев на главной и боковых ветвях, наличие или отсутствие верхушечных почек на побегах; в подземной части — структуру корневой системы, приросты корней, направление их роста, сохранение главного корня, появление придаточных корней.

В генеративном периоде кроме перечисленных выше признаков учитывали величину годичных приростов, количество, длину вегетативных и генеративных побегов.



У деревьев в ходе большого жизненного цикла устанавливали возрастные изменения роста главной оси и боковых ветвей. У кустарников, кроме того, выявляли время пробуждения спящих почек в основании материнской оси и прослеживали формирование из них осей возобновления, вплоть до образования новых парциальных кустов. У полукустарников и полукустарничков, кроме названных выше показателей, отмечали степень ежегодного отмирания годовичных побегов, величину остающейся части побега, а также высоту многолетней части — резиды (над поверхностью почвы).

Фиксировали продолжительность и смену возрастных состояний растений в зависимости от условий произрастания. Корневую систему изучали методом сплошной раскопки в каждом возрастном состоянии.

При изучении возрастных состояний 1—2 раза в месяц для сравнительно морфологического анализа отбирали 5—10 особей. У них измеряли длину побегов I и последующих порядков от основания до терминальной почки; подсчитывали число боковых побегов разных порядков и отмечали их местоположение на побеге I порядка, число узлов и длину междоузлий, число листьев разных формаций (нижние, средние, верховые), отмечали их морфологические особенности и жизненное состояние, число цветков на основном и боковом побегах.

Один раз в месяц в 70° спирте фиксировали образцы для детального изучения почек и побегов возобновления. В каждом образце были побеги прошлого, текущего года и почки. При их анализе определяли время появления органов возобновления, число зачатков листьев, время появления соцветий и цветков.

Сезонное развитие изучали на 10 маркированных растениях каждого возрастного состояния и, кроме того, на глаз устанавливали процент растений в той или иной фазе на всей площадке. Отмечали время наступления и продолжительность следующих фаз: отрастание вегетативных и цветущих побегов, бутонизацию, цветение, плодоношение, созревание семян, обсеменение, отмирание побегов и листьев, осеннее отрастание.

Анатомическое строение вегетативных органов исследовали по фазам онтогенеза от зародыша до взрослого состояния. Начальные этапы развития проростков изучали в лабораторных условиях. Зародыши извлекали из плодов после 30 мин замачивания в теплой воде. Плоды проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной дистиллированной водой, при 18, 20°C. За начало прорастания принимали появление корешка из покровов. У 1—10-дневных проростков измеряли длину, ширину, толщину семядолей, гипокотыля, корешка и фиксировали их в 50° спирте. Поперечные срезы готовили опасной бритвой с середины и основания семядолей, через семядольную трубку, основание, середину гипокотыля, основание корня. Через почечку проростка делали продольные срезы. Препараты окрашивали метиленовой

силью и гематоксилином по Делафилдусу с последующим закреплением в глицерин-желатину. На препаратах учитывали степень дифференциации проводящих элементов.

В естественных условиях обитания и в посевах в фазах бутонизации и цветения фиксировали стеблевые листья с 5—10 узлов от основания побегов I и II порядков у растений первого года вегетации и с годовичных побегов взрослых растений. Брало по 3—5 листьев с 3 растений каждого вида, срезы готовили с верхней части, середины и основания листа. Количественный учет анатомических признаков проводили в средней части листа по 10 измерениям с каждого препарата. Среднее выводили из 90 измерений, которые проводили винтовым окуляр-микрометром МОВ—15; рисунки сделаны с помощью РА—6.

При изучении формирования структуры осевых органов описывали морфологические признаки растений в посевах через каждые 10—15 дней после появления всходов с целью выявления связи дифференциации тканей с органогенезом. Учитывали высоту растений, число и длину листьев, междоузлий, высоту закладки побегов II и последующих порядков в I-й год вегетации, характер цветения, длину годовичных побегов на 10 растениях каждой возрастной группы одного вида. После морфологического описания фиксировали осевые органы: основание корня, корневую шейку, основание, среднюю, вершину побегов I и II порядков, а также годовичные побеги в размягчающей смеси из спирта, глицерина и воды в равных соотношениях. Поперечные и продольные срезы осевых органов делали опасной бритвой, окрашивали сафранином и гематоксилином по Делафилдусу, закрепляли в глицерин-желатину. Флороглюцином с соляной кислотой выявляли степень одревеснения осевых органов.

Вегетативные почки в естественных условиях обитания собирали в начале вегетации через 5—7 дней, затем один раз в месяц с апреля по ноябрь. С 1—3-го узлов от основания каждого годовичного побега брали 15—20 почек, фиксировали в 70° спирте или ацеталкоголе (1:3), готовили микротомные срезы 15—20 мкм толщины и окрашивали гематоксилином по Эрлиху. Морфологический анализ строения почек проводили под лупой или при малом увеличении под микроскопом.

Развитие мужской и женской генеративной сферы изучали на живом и фиксированном в ацеталкоголе материале, обработанном по общепринятой цитозембриологической методике. Микротомные срезы 15—18 мкм толщины окрашивали гематоксилином по Эрлиху.

Морфологические особенности пыльцы исследовали с помощью анисинфуксина, выплненность проверяли реакцией на пероксидазу (Шардаков, 1940) и ацетокармином, качество пыльцы — прорастиванием на искусственной среде (Транковский, 1930) жизнеспособность зрелой пыльцы — прорастиванием на оптимальной питательной среде после хранения в пакетах, а также

в эксикаторе над хлористым кальцием и в холодильнике при 2, 3°. Пыльцу анализировали ежедневно в течение 15 дней.

Строение зрелой семяпочки устанавливали, раскрывая живую завязь под бинокулярной лупой, зарисовывали ее положение, после чего семяпочку извлекали из завязи, отрезали семяножку и фиксировали в ацеталкоголе для изучения развития женского гаметофита.

Оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша изучали на завязях, фиксированных через 0,5; 1, 2, 3, 5, 10, 16, 18, 20, 24, 28, 30, 48 ч после опыления и далее с мая до ноября 2 раза в месяц.

Гистохимические реакции для выявления накопления в зрелой пыльце сахаров, крахмала, пероксидазы, жира, гестероауксина, сульфидрильных соединений, аскорбиновой кислоты, азота аминокислот, белков, каротина проводили по методике Е. А. Бритикова (1954).

Отмечали продолжительность бутонизации, цветения, плодообразования, способ цветения и опыления цветка, изменение его окраски, поведение тычинок, рыльца. Суточную ритмику цветения изучали каждые 2 ч с 7 до 19 ч на модельных растениях, обрывая распустившиеся цветки; одновременно отмечали температуру, относительную влажность воздуха и силу ветра. Сезонную ритмику цветения определяли по методике А. И. Пономарева (1960).

Образовавшиеся бутоны, цветки и плоды учитывали на этикетированных модельных растениях; завязываемость от самоопыления и перекрестного опыления — в опытах с изоляцией бутонов, цветков и целых побегов. Качество развивающихся и зрелых семян, т. е. наличие в них зародыша, определяли через месяц после цветения, затем на этих же побегах — в июле, августе и октябре.

Число бутонов, цветков, качество пыльцы, плодообразование изучали на 3, 4, 5, 8, 10 и 15-летних растениях.

Фотосинтез характеризуется по его потенциальной, не ограниченной факторами среды, и наблюдаемой в природе интенсивности. Эти показатели используются не только в качестве индикации физиологического состояния растений, но и в селекции при отборе высокоустойчивых и продуктивных растений для фитомелиорации пустынных пастбищ.

Потенциальную интенсивность фотосинтеза (фотосинтетическую способность) определяли манометрическим (Семихатова, Чулановская, 1965) и радиометрическим (Залеский и др., 1955) методами.

Манометрические измерения фотосинтеза проводили на аппарате Варбурга с осветительным устройством, которое располагали над срезанными листьями, при температуре ванны 30°C, концентрации углекислоты в воздушном пространстве манометрического сосуда, создаваемой буфером Варбурга № 9 0,5 М,

равной 1,5% и интенсивности освещения в зависимости от вида около 30–60 тыс. лк. Интенсивность фотосинтеза регистрировали через 15 мин при общей экспозиции 1 ч, повторность определений шестикратная (Захарьянц и др., 1971б).

Потенциальную величину фотосинтеза в естественных условиях определяли изотопным методом у неотчлененных от растений листьев. В замкнутой системе создавали концентрацию углекислоты 1% и добавляли $^{14}\text{CO}_2$ так, чтобы удельная активность смеси составляла 0,2 мкКюри на 1 л CO_2 . Экспозиция — 10 мин, повторность двухкратная.

Наблюдаемую величину интенсивности фотосинтеза в естественных условиях определяли методом тока воздуха с объемным титрованием щелочи. В качестве поглотителя CO_2 использовали систему Рихтера со 100 мл барита. Длительность опыта 10 мин. Скорость тока воздуха за 10 мин через камеру при помощи дзуспираторов составляла около 30 л. Углекислоту улавливали двумя поглотителями Рихтера, соединенными листовой камерой. Интенсивность фотосинтеза выражали в мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$. Определения фотосинтеза сопровождали регистрацией метеоусловий.

Зависимость фотосинтеза от света, температуры и углекислоты изучали манометрическим методом. Световое насыщение фотосинтеза определяли при постоянной температуре 30°C и концентрации углекислоты примерно 1,5%. Путем смены ламп накаливания в осветителе аппарата Варбурга от 15 до 500 свечей изменяли интенсивность освещения от 400 до 30 тыс. лк. Более высокие интенсивности — до 70 тыс. лк и выше получали при помощи 2–4 зеркальных ламп по 500 свечей каждая.

Зависимость фотосинтеза от температуры определяли при постоянной концентрации углекислоты 1,5% и интенсивности освещения 30 тыс. лк в интервале положительных температур 10–45°C через каждые 5°; зависимость фотосинтеза от концентрации углекислоты — при постоянной температуре 30°C, освещении 30 тыс. лк и концентрации CO_2 около 0,01–5,5%.

Изменения фотосинтеза в течение дня устанавливали в естественных условиях 5 раз через каждые 2–3 ч. Вегетационные изменения фотосинтеза в лабораторных условиях определяли манометрическим методом, в естественных условиях — в токе атмосферного воздуха (титрометрически).

Влияние водного фактора на фотосинтез изучали у растений выращенных в вегетационных сосудах при разном режиме влажности почвы, манометрическим методом. Влияние последствий высокой температуры на фотосинтез исследовали у растений, выращенных в вегетационных сосудах при разном режиме влажности почвы. К терморегулирующей части ультратермостата через резиновый шланг присоединяли камеру из плексигласа с двумя стенками. В воздушной части камеры устанавливали нужную температуру (30–50°C через каждые 5°). При заданной температуре в камере в течение 1 ч выдерживали надземную час

эфемеров, корни которых погружали в стакан с водой во избежание потери воды, и веточки многолетников, не отчлененные от растения. Затем объекты вынимали из камеры, отчленяли листья или ассимилирующие побеги и определяли интенсивность фотосинтеза. Контролем служили растения, не подвергавшиеся тепловому воздействию.

Фотосинтетическую продуктивность определяли 1—2 раза в месяц (в зависимости от ритмики развития) в течение вегетационного периода; пробы брали с 10 среднестебельных растений. Площадь листьев учитывали по соотношению 1 г листьев известной площади и средней массы листьев одного куста; сухую биомассу определяли песочным методом; интенсивность фотосинтеза в лаборатории — манометрическим методом, в естественных условиях — титриметрическим методом на приборе Чатского — Славина и модификации Л. Т. Кариушкина (Пичипорович и др., 1964); интенсивность дыхания листьев, бутонов, цветков и плодов — на аппарате Варбурга, корней и стеблей — методом Бойсен — Пенсена.

Хлорофиллы ($a+b$) и сумму каротиноидов определяли в естественных условиях в листьях растений в фазу цветения по методу Т. Н. Голубова и В. М. Терентьева (1950) в спиртовых вытяжках с последующим измерением на фотоэлектроколориметре (ФЭК-56м, кювета 10 мм, за красным светофильтром — хлорофиллы, за синим — каротиноиды). Данные приведены на единицу сырого и сухого вещества. У растений, выращенных в вегетационных сосудах, пигменты определяли в ацетоновых вытяжках; хлорофиллы a , b и сумму каротиноидов измеряли на спектрофотометре СФД-2, содержание пигментов пересчитывали по формуле Веттшайна (Клинович, Ходоренко, 1964) и по формуле, приведенной А. А. Шляком (1968) для 100% ацетона.

Прочность хлорофилла-белково-липидного комплекса определяли по методу Т. Г. Масловой (1958); хлорофиллы извлекали петролевым эфиром. Показателем прочности связи хлорофилла с липопротеинами служило количество извлеченного хлорофилла по отношению к общему содержанию хлорофилла. Для денатурации белка и отрыва хлорофилла от белка листья на 1 мин помещали в кипящий фосфатный буфер (рН 10).

В вегетационных опытах исследовали влияние дефицита влаги в почве на содержание зеленых, желтых пигментов и прочность хлорофилла белково-липидного комплекса по фазам вегетации растений.

Дыхание характеризовали по интенсивности дыхания, дыхательной способности, критической температуре дыхания (Семихатова, 1968).

Интенсивность дыхания — поглощение кислорода при температуре, близкой к естественной. Этот показатель применяется для характеристики суточных, сезонных или возрастных измене-

ний дыхания, при оценке дыхательного процесса как фактора продуктивности растений.

Дыхательная способность — интенсивность поглощения кислорода при постоянной, обычно близкой к оптимальной температуре и при постоянных и оптимальных всех остальных условиях. Этот показатель, удобный для сопоставления растений, применяется также для характеристики дыхания по фазам развития, суточных изменений дыхания и при исследовании последствий температуры на дыхание.

Критическая температура дыхания — температура, вызывающая резкое, более чем на 30% подавление дыхания при воздействии температуры в течение 1 ч (Семихатова, Денько, 1960). Этот показатель используется для характеристики прямого действия температуры на дыхание растений.

Дыхание ассимилирующих побегов у саксаула, а также листьев, бутонов, цветков, плодов у всех исследуемых растений определяли манометрическим методом на аппарате Варбурга (Семихатова, Чулановская, 1965) с 3—4 параллельными пробами в 3-кратной повторности: показания манометра снимали каждые 15 мин в течение 1,5—2 ч. Дыхание корней и стеблей измеряли по методу Байсен—Пенсена (Баславская, Трубецкова, 1964).

Зависимость дыхания от температуры изучали при прямом воздействии этого фактора (критическая температура) и его последствий. Критическую температуру устанавливали, измеряя дыхание в интервале температур 25—55°C. Последствие высокой температуры на дыхание определяли на веточках, срезаемых со среднего яруса куста одинаково развитых растений. Ветки выдерживали 2 ч в специальной камере из плексигласа с «водяно-раббитской». В воздушной части камеры устанавливали нужную температуру (40, 45, 47, 50, 52, 55°), накачивая воду из ультра-термостата в «рубашку». Чтобы растения в течение экспозиции не теряли воду, их черешками погружали в воду. Контроле служили растения, помещенные черешками в воду, но сохранявшиеся при комнатной температуре (20—25°C). После экспозиции у опытных и контрольных растений определяли дыхание и влажность.

При характеристике последствий температуры на дыхание растений обращали внимание на температуру, приводящую к подавлению дыхания на 50% (Семихатова, 1968).

Изучали содержание воды в ассимиляционных побегах, водоудерживающую способность, водный дефицит листьев полного насыщения, осмотическое давление клеточного сока, осмотическую силу и интенсивность транспирации листьев.

Содержание воды (% сырой массы) в листьях и ассимиляционных побегах определяли гравиметрическим методом 5—13 дней (с 7 до 20 ч) в 4—5-кратной повторности. Пробы высушивали при 105°C до постоянной массы.

Водоудерживающую способность ассимиляционных побегов

определяли по методу А. А. Ничипоровича (1926) после 3-часовой экспозиции (% первоначальной массы).

Водный дефицит листьев изучали методом Catsky (1960) в 7, 13, 19 ч в 3-кратной повторности. Дефицит влаги (ВД) в листьях вычисляли по формуле:

$$ВД = \frac{\text{масса после насыщения} - \text{масса до насыщения} \times 100}{\text{масса после насыщения} - \text{сухая масса}}$$

Осмотическое давление клеточного сока определяли методом сравнения плотности растворов по Н. А. Гусеву (1960) в 7, 13, 19 ч; сосущую силу листьев — по методу струек В. С. Шардакова (1938, 1953) в 13 ч; интенсивность транспирации — методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950) 7—13 раз в день (с 7 до 19 ч) в 4—5-кратной повторности. Определения сопровождалось измерением температуры и относительной влажности воздуха психрометром Асмана.

Для более полной характеристики влагообеспеченности растений кроме фактической определяли потенциальную транспирацию (Судницин, Муромцев, 1974), выражая величины в мг/г сухой массы в 1 ч, а также относительную — вычислением по формуле И. И. Судницина (1975).

Все показатели водного режима определяли 1—2 раза в месяц в течение всего вегетационного периода.

Изучали обмен углеводов, азотсодержащих веществ, фосфорорганических соединений и минеральных элементов.

Углеводы анализировали дифференцированно по схеме Кизеля с некоторыми изменениями (Захарьянц, 1955). Для идентификации растворимых форм углеводов использовали метод одномерной распределительной хроматографии на бумаге (Завадская, Горбачева, Мамушина, 1962).

На первом этапе анализы углеводы дифференцировали как моносахариды, дисахариды типа легко гидролизуемой сахарозы, сахара сильного гидролиза, декстрины, крахмал, гемицеллюлозы и клетчатка; на втором этапе сахара дифференцировали с помощью бумажной хроматографии. При исследовании влияния дефицита влаги в почве на обмен углеводов гемицеллюлозный комплекс разделяли на отдельные компоненты (Ошанина, 1975).

Пробы листьев, а также годичных, многолетних стеблей, корней брали не менее чем с 10 растений примерно одного возраста в одной и той же фазе развития. Листья или ассимилирующие побеги обрывали с веток разной ориентации среднего яруса куста, кроме того, выкапывали растения целиком. В лаборатории собранный материал дифференцировали на указанные выше части, тщательно перемешивали и две параллельные навески средней пробы по 5 г фиксировали 82° кипящим этанолом.

Материал собирали и фиксировали в 9—11 ч в фазы отрастания, бутонизации, цветения и плодоношения.

Азотсодержащие вещества (различные формы азота) определяли в тонко измельченном материале, зафиксированном сухим жаром (в термостате при температуре 100° в течение 10 мин) и высушенном до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре. Общий азот определяли по Кьельдалю, белковый — по Барнштейну — Штутцеру, аминный — по Суверкалову, амидный и аммиачный — по методике, приведенной в руководстве А. Н. Белозерского и Н. И. Проскурякова (1951). Свободные аминокислоты и амиды анализировали в свежесобранном материале, зафиксированном горячим этанолом. Использован метод одномерной нисходящей распределительной хроматографии на бумаге.

Пробы растительного материала брали так же, как для анализа углеводов.

Фосфорорганические соединения фракционировали на кислоторастворимые и кислотонерастворимые соединения и их компоненты в свежем материале по В. Г. Конареву (1959) и Н. В. Ниловой (1964). При этом минерализацию фосфорных соединений проводили 57% хлорной кислотой; нуклеотиды дифференцировали на лабильную и стабильную формы фосфора; фосфор 3-фосфоглицериновой кислоты и фитин учитывали вместе; минерализованный фосфор определяли по методике Вейль — Малербе и Гриспа (Никулина, 1965); пукленовые кислоты — по методу Шмидта и Танхаузера (Schmidt, Thannhauser, 1945) на спектрофотометре (Spectromot 204).

Содержание азота и зольных элементов определяли в надземной части растений в период максимальной биологической продуктивности вида с 3 модельных кустов разного возраста. Надземную часть дифференцировали на многолетние, годичные побеги, высушивали до воздушно-сухого состояния и измельчали.

Сумму минеральных веществ (зола) определяли методом сухого озоления в муфельной печи при 400—450°C, общий азот — методом Кьельдаля. Зольные элементы анализировали по методике, приведенной в руководстве А. В. Петербургского (1954). «Методах агрохимических, агрофизических и микробиологических исследований» (1963) и по Л. Е. Родину, Н. П. Ремезову, Н. И. Базилевич (1968). В водной вытяжке определяли хлор (титрованием азотно-кислого серебра), в солянокислой — все остальные элементы: содержание серы — осаждением хлористым барием (весовым методом), кремния — трилоновым методом, натрия и калия — на пламенном фотометре, фосфора — фотоколориметрическим способом (метод Дениже в модификации Цинцалле), железа и марганца — осаждением в соляно-кислой вытяжке полуторных окислов аммиаком и дальнейшим фотоколориметрированием. Содержание алюминия вычисляли по разности после осаждения полуторных окислов аммиака.

Кормовая характеристика растений приведена по процентному составу сырого протеина, белка, сырого жира, сырой золы, сырой клетчатки, мг% витаминов и безазотистых веществ (Ха-

загаева, 1971), а также по аминокислотному составу белков (или свободных аминокислот) и фракциям углеводов.

При учете количества растений и их массы в естественных сообществах применяли трансектный метод. Для крупнотравных, полукустарничковых, полукустарниковых сообществ размер трансекты составлял 50×4 м, для крупнокустарниковых и деревянистых — 100×4 м. Мелкотравье учитывали на площадках $2 \times 2,5$ м в 6-кратной повторности скашиванием на высоте 1—1,5 см от поверхности почвы. Укос разбирали по видам, взвешивали, после высушивания определяли абсолютно сухую массу.

Продуктивность деревьев, кустарников, полукустарников и крупных трав устанавливали на 3 мелких, средних и крупных экземплярах модельных растений. Надземную массу дифференцировали на годичные, многолетние побеги и ветошь, взвешивали в сыром виде, высушивали в термостате при температуре 105°C (по 3 навески для каждой пробы) и определяли абсолютно сухую массу. Пробы брали весной каждые 10 дней, летом и осенью — один раз в месяц.

Подземную массу определяли по методу Н. А. Качинского (1925). Образцы почв отбирали через 10 см на глубину проникновения корней на площадках $0,25 \text{ м}^2$ (50×50 см). Корни из каждого горизонта дифференцировали на фракции по толщине (тонкие — менее 1 мм, средние — от 1 до 2 мм, крупные — от 2 до 10 мм и более), взвешивали в сыром и абсолютно сухом состоянии. Динамику нарастания корней у доминантных видов изучали с помощью установки стекла размером $1 \times 1,5$ м на стенке траншеи. Прирост корней учитывали в июне и октябре.

Урожайность кормовой массы и семян в агрофитоценозах при рядковом посеве определяли отчуждением годичных побегов и сбором семян с двух погонных метров в 5-кратной повторности на учетных площадках, заложенных в разных участках поля. Исходя из количества рядков на данном поле, проводили пересчет урожайности на 1 га. Урожайность растений в междурядьях учитывали на 5—10 площадках в 1 м^2 . Травянистые растения скашивали на высоте 2—3 см от поверхности почвы. Динамику урожайности за сезон определяли ежемесячным скашиванием, максимальную урожайность — скашиванием в период полного развития годичных побегов.

Глава III. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ ФИТОМЕЛИОРАЦИИ

Разработка научных основ фитомелиорации пастбищ — важнейшая задача ботанической науки. Исследования по богарному кормопроизводству в аридной зоне Узбекистана начались в 30-е годы. На первом этапе (30—50 годы) были составлены пастбищно-геоботанические карты, учтен кормозапас, определены емкость, сезонность, разработаны рациональные пути использования пастбищ. Работы проводились в основном биологическим факультетом САГУ (ныне ТашГУ им. В. И. Ленина) под руководством Е. П. Коровина и И. И. Гранитова.

Второй этап связан с постановкой стационарных исследований. Уже в 1936 г. сотрудники САГУ провели первые опыты по улучшению пустынных пастбищ путем посевов и подсевов дикорастущих и культурных кормовых растений в Южном Кызылкуме на стационаре Аяк-Агитма. Эти работы с 1946 г. были продолжены сотрудниками Узбекского научно-исследовательского института животноводства Минсельхоза УзССР. В результате впервые выявлена возможность посева и подсева некоторых дикорастущих кормовых растений на выбитых пастбищах (Кейзер, 1953).

Однако оставались неясными методы подбора фитомелиорантов, роль распахки в устранении конкуренции трав, улучшения водного режима почвы, межвидовые отношения растений в агрофитоценозах и другие вопросы.

С 1949 г. более широкие фитомелиоративные исследования в пустынной и полупустынной зонах Узбекистана были развернуты в Институте ботаники АН УзССР. Сотрудники лаборатории экспериментальной ботаники (ныне экологии растений) под руководством В. А. Бурыгина в совхозе «Кызылча» на подгорной субгорной равнине к северу от Нуратинского хребта в течение 10 лет проводили экспериментальные посевы кормовых растений. Это позволило наметить пути и методы возделывания кормовых растений и полукустарников в условиях Южного Кызылкума. Было доказано, что для посева кормовых растений в аридной зоне следует подбирать виды из аборигенной флоры как наиболее адаптированные к местным условиям. Кроме того, для полупустынной зоны мотивированы преимущества коренной фитомелиорации, т. е. посев по распахке, по сравнению с подсевами (по

бороздам) в естественный растительный покров (Бурыгин, Закиров и др., 1956). Результаты этих исследований легли в основу дальнейших работ по фитомелиорации в пустынной и полупустынной (адырной) зонах.

В 50-х годах на Нурагинской полупустынной станции Института ботаники АН УзССР начаты работы по созданию искусственных пастбищ. Они доведены до производственного внедрения в совхозах им. Эргаша Джумаи Бульбулоглы, им. Ленина, «Газган» (Самаркандская обл.), «Нинган» (Кашкадарьинская обл.) и др. В Юго-Западном Кызылкуме на Кызылкумской пустынной станции Института ботаники АН УзССР созданы коллекции пустынных растений, над которыми проводятся комплексные структурно-функциональные исследования. Изучаются биогеоценозы гипсовой пустыни и разрабатываются пути и методы их фитомелиорации.

Крайне важно в хозяйственном отношении превращение адырных земель в сенокосно-пастбищные угодья. С этой целью проводятся исследования в Ташкентской области (Келесский пастбищный массив) и на Ферганских адырах.

Большой вклад в проблему пастбищной фитомелиорации в Узбекистане внес Всесоюзный научно-исследовательский институт каракулеводства. Дано экологическое обоснование возможности создания искусственных фитоценозов из кустарников и полукустарников на каракулеводческих пастбищах (Шамсутдинов, 1975). При этом широко использовался опыт фитомелиоративных работ в Туркмении (Нечаева, Приходько, 1966; Мухаммедов, 1979), а также исследования СредазНИИЛХ по созданию саксауловых полос.

В результате многолетних исследований большого коллектива ученых разработаны научные основы и методы создания искусственных пастбищ в пустынной и полупустынной зонах. Они базируются на данных биоэкологических и структурно-физиологических исследований растений, используемых при фитомелиорации, с учетом климатических факторов, химизма и водно-физических свойств почв.

Аридные территории Узбекистана в экологическом отношении неоднородны, поэтому решения фитомелиоративной проблемы различны.

В аридной зоне Средней Азии применяются две системы улучшения пастбищ: коренное и поверхностное. При коренном улучшении уничтожают естественную растительность и высевают растения с более высокой кормовой продуктивностью. При поверхностном рядом приемов (расчистка кустарников, внесение удобрений, посев кормовых растений и т. д.) повышается производительность и качество естественных пастбищ (Нечаева и др., 1959; Кожахметов, 1970; Темирбаев и др., 1972; Мухаммедов, 1979; Нечаева и др., 1980; Рыжов, Хасанов, 1982).

В пустынях наиболее часто применяют метод полосной коренной фитомелиорации, т. е. создание искусственных пастбищ на распаханых полосах. Этот метод Б. А. Быков и С. А. Бездарев (1968) называли системой полукоренного улучшения. Однако, как и создание пастбищных агрофитоценозов на больших сплошных массивах, мы его относим к методам коренного улучшения пастбищ.

Аридные пастбища Узбекистана по комплексу физико-географических особенностей могут быть разделены на пустынные и полупустынные.

В экстрааридных условиях пустыни нередко решающее значение приобретают свойства почв, их механический состав и химизм. Растения приурочены к определенным почвам, различающимся в пределах одного типа по механическому составу, количественному и качественному составу солей. Яркую картину в этом отношении представляет растительный покров Устюрта, здесь каждый вид-эдикфактор приурочен к определенным почвам (Коровин, Гранитов, 1949; Шувалов, 1949; Момотов, 1953). В пределах зонального типа гипсоносных серо-бурых почв, характерного для гипсовых пустынь, бюргун (*Anabasis salsa*) растет на солончаковых и солонцеватых разностях, полынь (*Artemisia terrae-albae*) — на слабосолонцеватых, боялыш (*Salsola arbusculiformis*) — на промытых незасоленных. В Кызылкуме полыни туранская (*Artemisia turanica*) и раскидистая (*A. diffusa*) предпочитают легкие по механическому составу супесчаные и песчаные незасоленные и слабозасоленные разности, кейреук (*Salsola orientalis*) — слабозасоленные гипсоносные разности, тасбиюргун (*Nanophyton erinaceum*) и тытр (*Salsola gemmascens*) — солонцевато-солончаковатые суглинистые гипсоносные разности подгорных равнин останцового низкогогорья, а также глинистые такырные почвы аллювиальных и древнеаллювиальных равнин.

Важнейшей особенностью адаптации растений к почвенным условиям следует считать специфическую способность поглощать из почвы воду и содержащиеся в ней питательные вещества. Многие анатомо-морфологические и физиологические свойства наземной сферы и корней направлены на обеспечение именно этого важнейшего для растительного организма процесса. Доказательством служит выработавшаяся в процессе длительной эволюции способность одних растений обитать на глинистых почвах и неспособность расти на песке, равно как отсутствие адаптивных свойств псаммофитов к обитанию на глинистых почвах. Разница этих контрастных условий местообитаний заключается в состоянии почвенного раствора, доступности воды растениям. Особое место в этом аспекте занимают псаммофильные растения, произрастающие на песках, где большое значение имеет механический состав песка, количественное содержание в нем пылеватых частиц и солей. В песчаных почвах вода легко доступна растениям

и поглощается до 0,8—1%, в глинистых засоленных почвах даже при содержании 4—5% она может быть недоступной растениям. На закрепленных песчаных массивах наиболее эффективны полосы из саксаула черного и черкеза Палецкого, слабо закрепленные пески нуждаются в закреплении сплошным посевом саксаула белого, кандымов, черкеза и других пескоукрепляющих видов.

В некоторых пределах растения способны обитать в нетипичных для них почвенных условиях, но при этом происходит снижение продуктивности и некоторые изменения в ходе сезонного развития и роста. Например, оптимальные условия обитания черного саксаула (*Haloxylon aphyllum*), в которых он достигает размеров дерева, — режим почвенного увлажнения с неглубоко залегающими грунтовыми водами. На гипсоносных серо-бурых почвах Кызылкума и Устюрта при глубоком залегании грунтовых вод черный саксаул как в природных популяциях, так и в посевах образует многоствольные кусты 150—250 см высоты, растения плодоносят, остаются зелеными до наступления морозов (конец ноября — начало декабря). Значительно хуже он развивается на глинистых такырных почвах аллювиальных и древне-аллювиальных равнин, растения достигают всего 50—120 см высоты, очень рано, в сентябре — октябре, начинают буреть, вегетация прекращается.

Широко распространены в гипсовых пустынях виды полыни из подрода *Seriphidium*, которые характеризуются различной адаптацией к почвенным условиям. Так, белоземельная полынь (*Artemisia terrae-albae*) произрастает на глинистых серо-бурых почвах Устюрта, тогда как туранская (*A. turanica*) и раскидистая (*A. diffusa*) в Кызылкуме растут на более легких по механическому составу суглинистых и супесчаных серо-бурых почвах.

Почва, ее механический и солевой состав, а также водно-физические свойства играют решающую роль в жизни растений экстрааридных пустынь (Кызылкума, Устюрта), поэтому при разработке методов коренной фитомелиорации необходимо учитывать соответствующий прием предпосевной обработки почвы, особенно в тех случаях, когда в культуру вводятся интродуцированные растения.

Наиболее сложных приемов предпосевной обработки требуют почвы гипсовой пустыни. Количество атмосферных осадков здесь 77—120 мм в год, в осенне-зимне-весенний период почва промерзает на сравнительно небольшую глубину — до 40—60 см. Но чаще увлажняются верхние горизонты — до 20—25 см. Зимой они промерзают, в них наиболее активно проходят процессы выветривания и обмена веществ, что в совокупности приводит к формированию оглищенного горизонта с большим по сравнению с другими горизонтами содержанием глинистых частиц и насыщению органико-минерального комплекса катионами натрия, обуславливающими солонцеватость. Почвы с оглищенными солонцеватыми

горизонтами характеризуются неблагоприятными агрофизическими свойствами: слабой водопроницаемостью во влажном состоянии, большой плотностью при высыхании и образованием корки на поверхности пахоты. В легких по механическому составу песчаных, супесчаных и суглинистых почвах влага более доступна растениям, чем в глинистых. К тяжелым по механическому составу следует отнести также такырные почвы и такыры, развитые на аллювиальных и дельтовых отложениях сухих русел древних дельт, занимающих сравнительно небольшие площади в гипсо-ной пустыне.

В связи со сказанным выше, выбор фитомелиорантов, как и предпосевная обработка почв, должен проводиться с учетом конкретной почвенной разности. На гипсоносных почвах в регионах, расположенных близ песчаных массивов, хороший мелниоративный эффект дает нарезка пескозащитных полос. Если песчаных массивов близ участка, предназначенного для коренной фитомелиорации, нет, то перспективно создание влагозащитных борозд, обеспечивающих влагозарядку и промывку верхних горизонтов почвы от легкорастворимых солей в результате поверхностного стока атмосферных осадков. Этот метод применим на Устюрте, где нет слабозакрепленных песчаных массивов.

На солонцеватых гипсоносных почвах, а также на почвах с ярко выраженным оглиненным горизонтом целесообразно применять глубокую отвальную пахоту, закрепляющую эти горизонты почвы. При этом на поверхность полагается гипс подпахотного горизонта, препятствующий образованию корки.

Иные приемы необходимы для фитомелиорации ластбищ полупустынной зоны (подгорные равнины и предгорья — адыры).

В результате многовекового интенсивного хозяйственного использования растительности адырской зоны ее производительность в настоящее время значительно ниже потенциально возможной. В связи с этим главным принципом фитомелиоративных мероприятий является повышение степени использования потенциальных возможностей среды путем замены малопродуктивной и сорной растительности более высокопродуктивной и хозяйственно ценной, то есть проведением коренной фитомелиорации.

Методы и приемы коренной фитомелиорации базируются на максимальном учете адаптивных признаков растений и растительных сообществ. Во-первых, подбор фитомелиорантов проводится по биологическому и экологическому соответствию доминантам и субдоминантам естественных растительных сообществ при более высоких хозяйственных качествах. Во-вторых, выбор компонентов для смешанных посевов и структура посевов определяются с учетом их конкурентных отношений.

Исходную информацию для правильного подбора видов и определения структуры агрофитоценоза дают естественные сообщества, для которых характерна тесная корреляция эколого-биологических особенностей растений и условий среды. Перед нача-

лом фитомелиоративных работ необходимо провести геоботаническое и пастбищное изучение естественной растительности, выявить основные экологические и биологические особенности эдификаторов и структуру естественных сообществ во взаимосвязи с эдафотопом.

Составляется карта растительности с характеристикой каждой ассоциации, на которой выделяются массивы, перспективные для фитомелиорации.

На втором этапе, исходя из особенностей естественной растительности, проводится подбор и испытание кормовых растений в культуре с целью замены эдификаторов и субэдификаторов природных низкопродуктивных сообществ экологически близкими, но хозяйственно более продуктивными видами.

На третьем этапе, исходя из полученных данных, разрабатываются теоретически, а затем создаются и испытываются в опытных посевах натурные модели пастбищных и сенокосных агрофитоценозов. Необходимость этих исследований определяется тем, что в агрофитоценозах несвойственные природе сочетания видов и их густота стояния могут вызвать отрицательный эффект. На данном этапе устанавливается оптимальная схема размещения растений в посевах, при которой происходит максимальное использование водных ресурсов, солнечной энергии и формирование высокого урожая. Для этих целей разработан расчетный метод определения густоты стояния путем учета запаса почвенной влаги, ее потребности на формирование наибольшей биомассы, расхода воды сорными растениями и физическое испарение.

Выявлена положительная зависимость урожайности от величины листовой поверхности, в связи с чем структура посевов должна предусматривать максимально благоприятные условия для формирования наибольшей листовой поверхности, как ассимиляционного органа, определяющего накопление биомассы.

Четвертый этап — разработка агротехнических приемов возделывания рекомендуемых кормовых растений.

Использование данных методов и приемов создания искусственных пастбищ и сенокосов позволяет получить на землях, занятых малоурожайными, деградированными пастбищами, в среднем 15—20 ц/га высококачественных кормов.

Глава IV. ДИКОРАСТУЩИЕ КОРМОВЫЕ РАСТЕНИЯ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ ПРИ СОЗДАНИИ ПАСТБИЩНО-СЕНОКОСНЫХ УГОДИЙ, ИХ БИОЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Естественный растительный покров Средней Азии, в частности Узбекистана, разнообразен. Пастбищные угодья занимают более 30 млн. га. Однако в результате многовекового неправильного использования (перевыпас, вырубка пастбищных кустарников, полукустарников, полукустарничков, распашка под богарные культуры, а затем забрасывание пахотных земель и т. д.) пустынных и полупустынных (адырных) пастбищ, заросли многих ценных кормовых растений (виды сложноцветных, маревых, бобовых, злаковых и др.) изрежены или выпали из травостоя. Значительные массивы ценных природных пастбищ превратились в малопродуктивные, почти непригодные для хозяйственного пользования. Для дальнейшего развития общественного животноводства и, в частности, каракулеводства в этих районах необходимо проведение комплекса мероприятий, направленных на повышение урожайности существующих и создание искусственных пастбищ и сенокосов. С этой целью в Институте ботаники АН УзССР в течение 30 лет (1950—1980 гг.) проводятся углубленные исследования по выявлению морфолого-структурных, функциональных, биоэкологических и ценологических особенностей перспективных кормовых растений в различных природных зонах республики. Исследованы эдификаторы и субэдификаторы Южного и Юго-Западного Кызылкума, Каракалпакского Устюрта, Ташкентских и Ферганских адыров и др., имеющие кормовое значение, — всего около 200 видов, принадлежащих к различным семействам и жизненным формам. На научной основе разработаны практические рекомендации по рациональному использованию пастбищных угодий и введению в культуру наиболее ценных кормовых растений в природные условия Узбекистана. Наиболее широко распространены в природе и перспективны в культуре 14 видов: терескен Эверсмана (*Ceratoides evermanniana* (Sisch. ex Losinsk.) Wutsch. et Ikonn.), кохия стелющаяся, изень (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.), солянка восточная, кейреук (*Salsola orientalis* G. Gmel.), солянка деревцевидная, белый боялыш (*Salsola arbuscula* Pall.), чогон (*Halothamnus subaphyllus* C. A. Mey.) Wutsch., саксаул безлистный, или черный (*Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin), полынь раскидистая, окжусан (*Artemisia*

misia diffusa Н. Krasch.), полынь туранская, коражусан (A. turanica Н. Krasch.), полынь согдийская, шувах (A. sogdiana Bge), полынь ферганская, окшувах (A. ferganensis Н. Krasch.), верблюжья колючка обыкновенная, янтак ложный (Alhagi pseudalhagi (M. B. Desv.), эспарцет хорасанский (Onobrychis chorasana Bge), катран приятный (Crambe amabilis Butk. et Majlun), житняк гребенчатый (Agropyron cristatum (L.) Gaerth.).

Ниже приводим их характеристику.

**CERATOIDES EVERSMANNIANA (STSCHEGL ET LOSINSK.)
BOTSCH. ET KONN. — ТЕРЕСКЕН ЭВЕРСМАННА**

Ареал и фитоценология

Терескен Эверсманна относится к семейству Chenopodiaceae, подсемейству Chenopodioideae, роду Ceratoides. Это полукустарник до 100 см высоты, встречается как одиночно, так и в значительном обилии, образует заросли в Северном Кызылкуме, Муюнкуме, Бетпакдале, на Приаральских и Прибалхашских песках до Зайсанской котловины (Северно-Восточный Казахстан) (Определитель растений Средней Азии, 1972).

Обитает на песках и солончаках пустынной зоны, мелкоземисто-щебнистых, каменисто-щебнистых и лессовых склонах предгорий, осыпях низкогорий, а также по сухим руслам равнинных и горных рек и саев, местами — на мелкоземисто-щебнистых субстратах высокогорий.

За пределами СССР произрастает в Китае (Джунгария, Кашгария), Западной Монголии и Афганистане. Широко распространен и образует заросли в Средней Азии: в Муюнкумах, Таукумах, Сары-Ишик-Отрау (Коровин, 1961; Курочкина, 1966). В Узбекистане доминирует в сообществах на маломощных песчаных наносах подгорных равнин останцовых возвышенностей Кызылкума. В типе полукустарничковых псаммофитов Р. Д. Мельникова (1973) выделяет терескеновую формацию (Ceratoideta eversmannianaе) с илаково-полынно-терескеновой, плаково-боялышево-терескеновой, плаково-изелево-терескеновой, сингренгово-боялышево-терескеновой и ковыльно-терескеновой ассоциациями. Наиболее распространены в пустынной зоне первые две ассоциации.

На адырах терескен редко доминирует в покрове, хотя является обычным растением на каменисто-щебнистых почвах нижнего и верхнего адыра, где входит в состав полынных сообществ. У. Пратов (1970) на адырах Ферганской долины выделяет терескеново-полынную формацию с доминантом полынью тонкорассеченной. Он отмечает, что сообщества этой формации наиболее распространены в северо-восточной части Туркестанского хребта, встречаются на южных отрогах Кураминского хребта и в Майлисае (Киргизская ССР). Совместно с полынью согдийской терескен произрастает в отрогах Чаткальского хребта (Верник, Рахимова, 1973).

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды односемянные, лизикарпные, с сухим брактеолярным покрывалом из двух сросшихся оснований прицветничков, опушенных длинными простыми шелковистыми и мелкими звездчатыми волосками. Они светло-желтые, 7—8 мм длины, масса 1000 шт. 4,7 г. Семена при перетирании легко отделяются от прицветничков и околоцветника, бурые, 2,7 мм длины и 1,6 мм ширины. Масса 1000 семян — 2,4 г.

В чашках Петри при 16—20°C семена начинают прорастать на 2-й день после замачивания, максимальная всхожесть (20%) отмечена на 2—4-й день прорастания. Длительность периода прорастания до 12 дней.

Максимальная всхожесть отмечена через 4—5 месяцев после сбора, т. е. в феврале-марте, и достигает в лабораторных условиях 60—80%. Летом всхожесть семян снижается, в декабре следующего года снова возрастает и сохраняется в течение 3 лет до 30% (Стесягина, 1957а). Групповая всхожесть в ранневесенний период довольно низкая, в зависимости от погодных и почвенных условий составляет 10—20%.

Виргинильный период. Проростками, по определению Е. А. Кондратьевой-Мельвилъ (1979), мы считаем этап онтогенеза от начала прорастания-появления корня из покровов до появления первых листьев.

Прорастание отмечено в марте, оно начинается с удлинения гипокотилья и корешка. Через 1—2 дня семядоли освобождаются от покрова и выходят на поверхность почвы. У проростков терескена две зеленые, голые, цельнокрайние, пластинчатые, несколько утолщенные, сидячие, продолговато-эллиптические, 9—10 мм длины и 3,5—4,5 мм ширины семядоли, основания которых срастаются в семядольную трубку 1 мм длины, защищающую почку с двумя листовыми зачатками.

Гипокотиль цилиндрический, голый, до 2—2,5 см длины. Темп роста органов проростка определяется спецификой их функций. Семядоли терескена в условиях Кызылкума — относительно эфемерные органы, они сохраняются на растении около 10 дней (Алимджанов, 1978), в условиях Ферганских адыров — 25—30 дней. Рост их плавный и в основном завершается через 5—7 дней после прорастания. Гипокотиль интенсивно удлиняется в первые 3 дня после прорастания, затем его рост замедляется. Корень же интенсивно растет, что обеспечивает быстрое укоренение растений и является важным приспособительным свойством в аридных условиях.

Этап проростка очень короткий, так как на 5—8-й день фотосинтезирующая функция переходит к листьям и семядоли приоб-

рстают черты старения. Проростки устойчивы к весенним заморозкам до -5° .

Ювенильный этап. В течение 20 дней рост побега I порядка замедлен, междоузлия укороченные, происходит заложение первых листьев и рост корневой системы. Первые 2 пары листьев супротивные, ланцетные, выходят из семядольной трубки, через 7—8 дней после прорастания достигают 1—1,5 мм длины и 3—4 мм ширины.

К концу первого месяца вегетации рост побега I порядка ускоряется. К концу апреля формируются 6 метамеров при высоте растения 3—3,5 см.

Первые 3 пары листьев закладываются супротивно. Однако вследствие интеркалярного роста четные междоузлия к концу вегетации разрастаются до 1—1,5 мм, оставаясь значительно короче нечетных. Различия в длине четных и нечетных междоузлий наблюдаются до середины побега.

К концу мая при длине побега I порядка 10 см, корень углубляется до 45 см. При благоприятных условиях водоснабжения в конце мая растения начинают ветвиться и переходят в имматурное возрастное состояние.

В засушливые годы без полива на опытных участках в Ташкенте терескен в июне достигал 20—35 см высоты, формируя 40—45 метамеров. В пазухах семядолей и нижних листьев заложались зимующие почки. Ветвления не наблюдалось. К июлю растения прекратили рост и вступили в летний, а затем зимний покой. Следовательно, при неблагоприятных условиях водоснабжения терескен в посевах проходил цикл развития так же, как в естественных условиях обитания (Стешенко, 1953; Стеснягина, 1957б).

На имматурном этапе в условиях культуры растения при достаточном водоснабжении характеризуются быстрым ростом и интенсивным ветвлением надземных органов: за июнь побеги I и II порядков увеличиваются на 30—55 см, тогда как в засушливые годы — на 15—20 см. Корень к середине июня проникает в почву на 80—110 см, обеспечивая достаточное водоснабжение растений. При раннем весеннем стратификации скотом растения быстро регенерируют новые годичные побеги до 30—60 см длины.

В засушливые годы растения первого года вегетации зимуют в ювенильном или имматурном состоянии, во влажные годы они достигают размеров взрослого растения, а 10—20% из них образуют репродуктивные органы.

В августе рост растений всех возрастных состояний прекращается, листья с нижних частей годичных побегов опадают. В культуре к этому времени корень достигает 150 см длины, экземпляры с плохо развитым корнем засыхают. Интенсивное развитие корневой системы способствует сохранению молодых растений в ксеротермический период, то есть определяет их засухоустойчивость.

Выпадение растений на первом году жизни в среднем составляет 45%, во влажные годы — значительно меньше.

На второй год вегетации с середины апреля до конца мая, а во влажные годы до конца июня, то есть 1,5—2,5 месяца, происходит интенсивное побегообразование. К середине апреля на резидных частях побегов отрастают годовичные побеги до 6,5 см длины, несущие по 10—12 листьев. Через месяц средняя высота куста терескена составляет 40—50 см, прирост за счет годовичных побегов текущего года достигает 20—25 см, а длина резидной части побегов — 10—12 см. К концу мая длина годовичного побега составляет 35—45 см, в начале июня — 55—60 см, развиваются побеги второго порядка. Во влажные годы годовичный прирост терескена достигает 90 см, а у отдельных особей — 120 см. В начале июня рост терескена прекращается. Терескен в жаркие месяцы частично сбрасывает листья, поэтому в июле — августе его кормовая продуктивность снижается.

Генеративный период. В естественных местообитаниях наступает не ранее чем через 5—10 лет, иногда позже. В культуре на Ферганских адырах некоторые особи зацветают в первый год вегетации, во второй год уже все растения цветут и плодоносят.

Т. Я. Стеснягина (19576) различает у терескена побеги неветвящиеся простые и ветвящиеся сложные. Придерживаясь классификации побегов Н. Т. Нечаевой, В. К. Василевской, Г. И. Антоновой (1973), мы выделяем в генеративном периоде онтогенеза 3 типа побегов: короткие вегетативные побеги — 3—5 см длины; ростовые вегетативные — 20—25 см длины и неспециализированные генеративные (по В. Н. Голубеву (1965) — детерминированные), формирующиеся на вегетативной основе. Генеративным может быть побег I и всех последующих порядков. И. А. Райкова, Л. С. Бородин (1961) классифицируют генеративные побеги на укороченные (1—14 см), несущие цветки во всех узлах, и удлиненные (11—23 см), несущие в базальной части вегетативные почки. Генеративные побеги формируются в течение всего вегетационного периода, что обуславливает несколько волн цветения.

В условиях культуры на глубоких сероземах, залегающих на 3 м, к концу второго года вегетации корни терескена углубляются на 3 м, а отходящие на глубине 20—25 см горизонтальные толстые боковые корни достигают 1,5 м длины. Эти корни обеспечивают водоснабжение из поверхностных слоев почвы, особенно обильное ветвление их наблюдается во влажные годы. У растений среднего возраста главный корень достигает глубины 5,5 м, после чего его рост приостанавливается, но боковые корни продолжают удлиняться.

В естественных условиях произрастания корневая система терескена такого же типа, но глубина проникновения корней не превышает 2 м. Так, по С. А. Бедареву (1968), у взрослого экземпляра терескена стержневой корень с глубины 100 см обильно ветвится, боковые корни отходят на 170—180 см в сторону, а

затем опускаются в глубину на 180—190 см, вследствие чего корневая система имеет куполовидную форму.

В культуре на Ферганских адырах на 12—15-й год жизни у терескена при отсутствии ухода и выпаса появляются признаки старения: ослабевают плодоношение, отмирают отдельные побеги и некоторые скелетные оси.

На онтогенез большое влияние оказывают экологические условия. По данным А. П. Стешенко (1956), на Памире терескен зацветает в 7—15 лет, в особо засушливых местообитаниях — в 20—25. В более благоприятных условиях увлажнения и температур в посевах в Ташкенте и на Ферганских адырах растения зацветают в первый год жизни.

Следует отметить, что растения с лабильным онтогенезом, как правило, перспективны для введения в культуру.

Строение почек

Почки возобновления находятся в узлах нижних листьев годового побега и закладываются в первый год вегетации. В начале апреля, одновременно с ростом вегетативных почек в пазухах нижних листьев молодых побегов формируются зачатки нового поколения пазушных почек.

В начале вегетации в пазухах листьев образуется сильно вытянутый в высоту конус, который постепенно разрастается в ширину. Конус нарастания с двумя чешуями в высоту достигает 160 мкм и состоит из 8 клеток, ширина его 53 мкм, из 5 клеток. В течение вегетации площадь конуса нарастания в зависимости от онтогенеза почек сильно изменяется.

В конусе нарастания можно различить меристематическую, периферическую, сердцевинную зону. Сердцевинная зона отличается от периферической крупными клетками и ориентацией делений. Периферическая зона состоит из 2—3 рядов клеток.

Пластохрон чешуй равен 1,5—2 дням. Почкосложение створчатое, почки полукрытого типа. За первую половину мая и I декаду июня образуется 8—10 листовых органов почек. Листовыми органами являются хлорофиллоносные чешуи, которые имеют структуру настоящих листьев: однослойную эпидерму, амфистоматичность, очень сильное опушение с абаксальной стороны из звездчатых 5—6-лучевых на коротких ножках волосков. Мезофилл слабодорсивентральный, толщина 230—250 мкм, проводящая система на поперечном срезе состоит из главного пучка коллатерального типа и боковых, жилкование сетчатое.

С наступлением генеративной фазы питательные вещества в основном расходуются на плодобразование, поэтому резко снижается онтогенез в почках. В целом процесс формирования почек длится около 3—3,5 месяцев, со II декады апреля до конца июня продолжается заложение почечных чешуй (14—18).

В течение лета заложение листовых органов в почках заведется. В конце июня у почек терескена наступает период покоя, который длится до весны следующего года. Почки к осени утолщаются, становятся заметными. В почечной стадии узлы близки к сближенным по 2—3. Строение оси почки определяется степенью развития тканей в чешуях. Проводящие пучки чешуй первичные и, соответственно, ткани оси почки первичные.

У терескена Эверсманиа осенью размеры почек не превышают 1 мм. Как и у других полукустарников, они закладываются на годичных побегах в нижних узлах с 1 по 13, когда стеблевой лист достигает одной трети своего размера. Степень сформированности пазушных почек по длине годичных побегов различна. Ранее заложившиеся почки у основания побега имеют больше листовых органов, чем почки, расположенные в верхних узлах побега. Например, почки, заложившиеся в нижних узлах побега (с 1 по 4 узел), к 24 апреля имеют 6—7 чешуй; почки, расположенные в верхних узлах побега, — 2 чешуи. Число почек на одном кусте и вегетационный период зависят от возраста растения.

В условиях Кызылкума на первом году вегетации развивается побег I порядка 20 см длины и 5—6 боковых побегов. В пазухах листьев находятся около 30 почек, с возрастом растений число почек увеличивается. У шестилетнего растения мы насчитали 1200 почек, которые весной следующего года тронулись в рост.

Многие нижние почки терескена Эверсманиа остаются спящими, но весной при отрастании побегов в пазухе чешуй этих почек начинается заложение почек следующего порядка и образуется новый побег.

Специфика органогенеза выявляется при сравнении их с вечнозелеными субтропическими растениями, у которых за каждым периодом заложения листовых зачатков следует период видимого роста побега (Цельникер, 1950). У северных вечнозеленых полукустарников Н. В. Шилова (1967) отмечала 2 цикла органогенеза, разделенных периодом относительного покоя, т. е. в весенний период возникают зачатки чешуй и катафиллов, во время летнего периода органогенеза закладываются зачатки листьев. Обычно на первый год вегетации органогенез почек у терескена заканчивается заложением почечных чешуй. Заложение листовых зачатков происходит весной перед отрастанием. В почечной стадии узлы бывают сближены по два. В целом почки терескена Эверсманиа характеризуются небольшим числом компактно расположенных чешуй одного типа строения (Пайзиева, 1978).

В оси почки первичная кора и сердцевина разграничиваются на уровне 3—4 узлов. Проводящая ткань в основании оси состоит из первичной проводящей системы. Многие клетки мезофилла чешуй и сердцевинной стелы заполнены друзами шавелевокислого кальция, которые образуются по мере дифференциации тканей, с абаксиальной стороны чешуя 3-го узла от верхушки сильно опушена. Видимо, вследствие сильной опушенности чешуи плотно не при-

легают друг к другу, что, с одной стороны, улучшает дыхание и фотосинтез, с другой, обеспечивает хорошую защищенность молодой почки от неблагоприятных климатических воздействий.

Сезонное развитие

Зимующие почки на остающейся живой части оси годичного побега полностью формируются только к осени. В марте, при теплой погоде в конце февраля, развивается вегетативная сфера, позже из терминальной почки вегетативного побега — генеративный побег.

Бутоны становятся заметными в конце июня, а в засушливые годы — почти на месяц позже. В эту фазу в течение 10—15 дней происходит окончательное формирование и рост цветков. Только растения первого года вегетации вступают в генеративную фазу значительно позже — в августе. Цветки начинают раскрываться в июле, массовое цветение отмечено в августе. В период цветения рост побегов прекращается, листья на нижней части побегов желтеют и опадают. В жаркие летние месяцы терескен сбрасывает 85—90% листьев, в связи с чем его кормовая продуктивность снижается.

Фаза плодоношения (от опыления до созревания семян) продолжается 70—80 дней. Созревание плодов происходит в сентябре—октябре, благодаря слабому прикреплению к побегу они быстро сдуваются с побегов, обсеменение длится 15—20 дней.

При недостатке влаги развитие репродуктивных органов задерживается и в особо засушливые годы у слабо развитых особей не происходит или образуется небольшое количество цветков без завязей. Т. Я. Стеслягина (19576) это явление объясняет чередованием преобладания мужских или женских цветков в зависимости от метеорологических условий: во влажные годы преобладают женские, а в сухие — мужские. Поэтому в засушливые годы семенная продуктивность у терескена слабая.

Для терескена характерны значительные сдвиги в ритме развития под влиянием температурных условий. Так, на Памире вегетация начинается только в июне (Ладыгина, 1960), но в августе уже созревают плоды, в сентябре вегетация заканчивается. Таким образом, в зависимости от условий существования длительность вегетационного периода у терескена может изменяться от 100 до 185—195 дней.

Осеннего отрастания у терескена не наблюдается, это растение весенне-летне-осенней вегетации.

Анатомия

Одно из первых исследований анатомического строения видов рода *Eurotia* (*E. ceratoides*), проведенное А. П. Фоминой (1936), показало значительные колебания величин длины жилок, числа устьиц и волосков в разных местообитаниях.

В. К. Василевская (1940) при анализе анатомических признаков листьев 2 форм *E. ceratoides* (f. *deserticola* и f. *pratensis*) выявила значительные различия в числе устьиц, опушении и других показателях.

Анатомическое строение *E. eversmanniana* изучала Т. Я. Степанкина (1957а, б) на обширном гербарном материале по ареалу вида. Автор выявила значительную вариабельность формы и величины околоцветника, степени опушения листьев в пределах вида.

Морфологический полиморфизм видов рода *Eurotia*, отмеченный А. С. Лозиной-Лозинской (1930), В. К. Пазней (1953), коррелирует с варьированием величины анатомических показателей.

Листья терескена Эверсмана плоские, короткочерешковые, с сердцевидным основанием, овальные, цельнокрайние, 18—22 мм длины и 10—15 мм ширины. Первые 4 листа мелкие (5—8 мм), с вытянутым основанием. Опушение из 5—6-лучевых звездчатых полосков на ножке. Густота опушения зависит от условий обитания, возраста листа и его положения на побеге. На Ташкентском опытном участке листья крупнее и менее опушены, чем в Кызылкуме, верхние листья на побеге опушены гуще нижних.

Эпидерма листа одпорядная. Клетки верхней эпидермы квадратной проекции, с прямоугольными очертаниями стенок. Наружная стенка клеток утолщена (3,9 мкм), покрыта тонкой, до 1,1 мкм кутикулой, высота клеток 32—35 мкм. Клетки абаксиальной эпидермы распластанной проекции, со слабоизвилистыми стенками, ниже клеток адаксиальной эпидермы (25,8 мкм), с менее утолщенной наружной стенкой (2,7 мкм) (рис. 1).

Извилистость эпидермальных стенок наблюдается у немногих видов маревых, кроме терескена — у пластинчатых листьев *Anthochlamis tianschanica*, и является показателем меньшей ксероформности.

Листья терескена амфистоматичные, устьица непогруженные, на абаксиальной стороне листа их значительно больше (136—198 на 1 мм²), чем на адаксиальной (76—87 на 1 мм²).

Форма устьиц округлая: они 23—25 мкм длины, 23—24 мкм ширины, устьичный индекс (суммарная длина устьиц на 1 мм² площади листа) высокий — 2176 мкм на адаксиальной стороне листа и 3996 мкм на абаксиальной. 99% устьиц аномоцитные и лишь 1% парацитные.

Мезофилл листа некрапцевый, изолатеральнопалисадный. С адаксиальной стороны расположены два ряда палисадной паренхимы, с абаксиальной один. В центре листа 2—3 ряда губчатой паренхимы, среди которой в одной плоскости расположены проводящие пучки.

В жестких условиях обитания (Кызылкум) пластинка листа утолщается, увеличивается высота эпидермальных и палисадных

клеток, уменьшается число устьиц на 1 мм^2 площади листа, что коррелирует с увеличением густоты опушения.

При выращивании терескена в сосудах при различной влажности от полной влагоемкости почвы стеблевые листья опадают

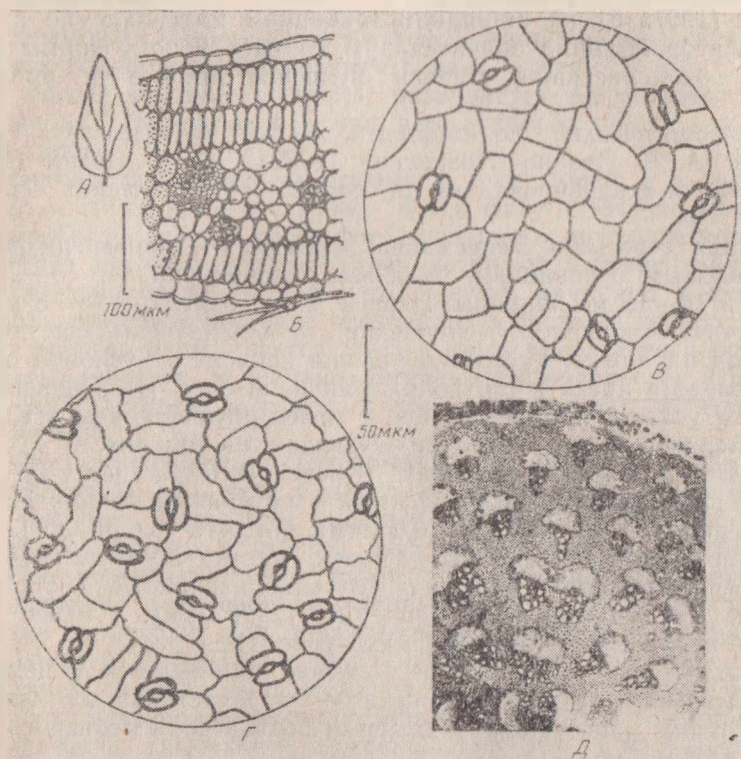


Рис. 1. Анатомическое строение вегетативных органов *Ceratoides eversmaniana*.

А—форма листа, В—поперечный срез листа, В—верхняя эпидерма листа, Г—нижняя эпидерма листа, Д—склеренхимные пучки типа оликамбального утолщения в основании корня растения 1-10 года вегетации.

при влажности 20% до 15—22 узла (21. VI 1977), при 50% — до 12—14 узла.

Водный дефицит вызывает торможение роста клеток листа, что выражается в мелкоклеточности его тканей: эпидермальные клетки становятся ниже, устьица мельче, но число их на 1 мм^2 больше, уменьшаются размеры палисадных клеток, но степень палисадности (отношение высоты клетки к ее ширине) остается прежней, уменьшается диаметр просвета сосудов главной жилки, увеличивается густота жилкования.

Листовые следы у терескена 3-пучковые, однолакунные. В коротком черешке (1,5 мм длины) проходят 3 проводящих пучка, фазмная паренхима которых в зрелом листе склерифицирована.

Дифференциация первичной проводящей системы оси гинкофиль — корень начинается в первые сутки и заканчивается на 3—4-й день после прорастания, что обусловлено интенсивным развитием листовых зачатков в почке.

Семядоли имеют изолатерально-палисадный тип мезофилла, на атаксиальной стороне 3 ряда палисады, на абаксиальной 1 ряд, в центре пластинки 7—8 рядов губчатой паренхимы. Они рано утрачивают фотосинтезирующую функцию, которая переходит к листьям. Два листовых примordia заложены уже в зародыше и 2 формируются в течение первой недели после прорастания.

По характеру развития проводящей системы проростки терескена относятся к фоллиарному типу, и растения в ювенильной фазе имеют розеточную форму роста (Бутник, 1979).

Первичное строение стебля I порядка у 15-дневного растения пучковое. Первые 6 проводящих пучков являются листовыми следами. Первичная кора состоит из однорядной, густоопушенной аподхатными волосками эпидермы, гиподермы и 5—6 рядов коровой паренхимы, в клетках которой обильны друзы щавелевокислого кальция. В гипокотиле видны 4 проводящих пучка: 2 семядольных и 2 синтетических листовых следа, которые сливаются в нижней части гипокотилия.

В 1-й год вегетации растений к середине апреля в первичных проводящих пучках стебля первого порядка закладывается пучковый камбий. Межпучковый камбий не образуется и пучковое строение сменяется поликамбиальным.

К концу апреля в основании побега I порядка по периферии центрального цилиндра закладывается меристематическая камбиородная зона (МКЗ), продуцирующая внутрь промежуточную склеренхимную ткань, состоящую из очень толстостенных веретеновидных волокон.

В наружных слоях МКЗ закладывается феллоген, вызывающий отшелушивание первичной коры.

Периодически под влиянием листовых и почечных следов МКЗ формирует участки камбия, продуцирующего внутрь ксилему, наружу — флоэму, что в совокупности образует вторичные проводящие пучки грибовидной формы (рис. 1, д).

К концу первого года вегетации в стебле I порядка слабоветвящегося растения формируются 5—6 рядов вторичных проводящих пучков, окруженных промежуточной склеренхимой. Ксилема вторичных проводящих пучков развита слабо, состоит из 8—10 сосудов, нескольких клеток либриформа и древесной паренхимы. Радиальные лучи в ксилеме пучков отсутствуют.

Вторичное утолщение оси терескена относится к мезопучковому подтипу склеренхимно-пучкового типа (Бутник, 1983).

Даже небольшие стебли 2 порядка (3—4 см длины) имеют поликамбиальную структуру с 2—3 рядами вторичных пучков.

Кора до середины стебля 1 порядка к концу вегетации вторичная, состоит из 8—10 рядов пробки.

В годичных генеративных побегах терескена к концу вегетации сформированы 4—5 рядов вторичных проводящих пучков. Сосуды во вторичных проводящих пучках с небольшим просветом, в Кызылкуме диаметр их меньше, чем в условиях Ташкента.

Дефицит влаги в почве (20% от ПВ) при выращивании растений в вегетационных сосудах вызвал по сравнению с вариантом 50% от ПВ торможение деятельности меристематических тканей (феллогена и МКЗ), что выразилось в уменьшении толщины вторичной коры и числа рядов вторичных проводящих пучков.

Таким образом, листья терескена имеют ксероморфное, неспециализированное строение и регуляция испарения в условиях водного дефицита осуществляется преимущественно их сбрасыванием, а в структурном отношении — увеличением густоты опушения, уменьшением числа устьиц, мелкоклеточностью тканей.

Для осенних органов характерно раннее завершение формирования перичной проводящей системы и переход ко вторичному строению, значительная склерификация при небольшом числе узкопросветных сосудов, вторичное утолщение их специализированного склеренхимно-пучкового поликамбиального типа, что обеспечивает хорошую защищенность проводящих элементов от неблагоприятных факторов. Живые склеренхимные волокна осеннего типа способствуют сохранению жизнеспособности растений в аридных условиях (Fahn, 1964).

На ухудшение условий водоснабжения все органы терескена реагируют резким снижением деятельности меристем и торможением роста клеток, что является показателем меньшей его адаптивности к экстремальным условиям по сравнению с другими представителями семейства *Chenopodiaceae*.

Цветение, эмбриология

Цветки разнополые, однодомные. По данным З. Г. Беспаловой (1964а), В. И. Коньчевой, Л. П. Шевчук (1974), на один побег приходится 20—60 женских и 500—700 мужских цветков. В зависимости от погодных условий, возраста растений и длины генеративного побега соотношение мужских и женских цветков различно. Число женских цветков увеличивается во влажные годы, в сухие встречаются экземпляры только с мужскими цветками.

Мужские цветки с простым околоцветником из четырех листочков и четырех тычинок, до 3 мм длины. Пыльники со зрелой пылью желтые, 1 мм длины, двухлопастные, четырехгнездные, на тычиночных нитях до 2 мм длины. Цветки по 3—8, собраны в клубочки, в основании которых располагается лист до 4—6 мм

В свою очередь, клубочки собраны в плотное колосовидное соцветие на концах веточек, образующих метелку.

Пестичные цветки без околоцветника, с верхней завязью, коротким столбиком, двухлопастным опушенным рыльцем, расположен по 2—4 в пазухах прицветных листьев под или между клубочками мужских цветков.

В моменту цветения пестики женских цветков и тычиночные нити утончаются и выпрямляются, пыльники выносятся за пределы околоцветника и начинают пылить, что у терескена считается началом цветения.

Порядка и цветения цветков в соцветии нет. В каждом клубочке цветки расцветают по мере созревания. На одном генеративном побеге одновременно начинают пылить цветки в нескольких клубочках. Продолжительность пыления одного цветка зависит от температуры воздуха. В июле при высокой температуре воздуха пыльники растрескиваются и пылят 1,5—2 ч, небольшой ветер способствует быстрому рассеиванию пыльцы. В прохладные дни цветение одного цветка продолжительнее. В зависимости от мощности побегов, длины генеративных побегов и числа мужских цветков, цветение продолжается 25—45 дней. От опыления цветка до созревания семян проходит 65—80 дней.

Утренний ритм распускания цветков следующий. Около 8 ч утра при температуре 18—23°, относительной влажности воздуха 60—70% можно видеть первые пылящие цветки. Максимальное количество их распускается в 9—10 ч при 23—29°, позднее, до 12 ч, раскрываются одиночные цветки. Таким образом, у терескена преобладает тип цветения.

В этот и то же время на побегах цветки находятся на разных стадиях развития, чем достигается эффективное переопыление. Терескен — типичный анемофил. Ветер осуществляет не только перекрестное опыление, но и геитогамию, чему способствует значительная густота генеративных побегов, большое количество одновременно распускающихся мужских и женских цветков.

Стенка молодого микроспорангия состоит из четырех слоев: эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и одноядерного тапетума. В центре ядра клеток тапетума митотически делятся и к профазе мейоза в материнских клетках микроспор становятся двухъядерными. Тапетум дегенерирует к моменту образования одноядерной пыльцы, когда наблюдаются остатки его клеток.

Третий слой к началу мейоза в материнских клетках пыльцы атрофируется, остатки его сохраняются вплоть до образования свободной одноядерной пыльцы.

К моменту образования двухклеточных микроспор стенка пыльцы двухслойная: она состоит из сильно вакуолизированных клеток эндермиса с утолщенными стенками и фиброзного эндотеция.

В диактизе у терескена Эверсмanna, произрастающего на опытной участке в Ташкенте и на коллекционном питомнике в Юго-Западном Кызылкуме, образуется 9 бивалептов. Деление материн-

фотосинтеза составляет $40 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ (Захарьянц и др., 1971 б).

Кривая вегетационных изменений фотосинтеза у терескена одновершинная, с максимумом в фазе бутонизации (июнь) — $50 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, в минимуме (к концу вегетации) она составляет $22\text{—}24 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Область светового насыщения фотосинтеза — 60 тыс. лк при $0,17\%$ CO_2 . Повышенная концентрация углекислоты приводит к сдвигу точки светового насыщения фотосинтеза в область более высоких интенсивностей освещения.

Зона температурного оптимума фотосинтеза у терескена широкая — $15\text{—}35^\circ$. В этом диапазоне температур интенсивность фотосинтеза держится на одном уровне; верхний предел фотосинтеза — 40° , при 45° фотосинтез отсутствует. Падение температурной кривой от 35° до 40° происходит резко, что свидетельствует о меньшей жароустойчивости по сравнению с другими длительно вегетирующими видами пустынных растений.

Последствие высокой температуры (в течение 1 часа) также, как и в опытах с прямым воздействием, показало пороговую температуру фотосинтеза терескена около 40° (Фазылова, 1981 б). Нижний предел температуры фотосинтеза не установлен.

Дефицит влаги в почве (экспериментальные исследования) практически не влияет на фотосинтетическую способность, она остается неизменной, что, видимо, объясняется высокой засухоустойчивостью этого растения.

В условиях водного стресса — при прекращении поливов в течение 5 суток (вегетационный опыт) — интенсивность фотосинтеза терескена снижается до 80% ; с возобновлением поливов (в течение 3 суток) интенсивность фотосинтеза восстанавливается полностью, что указывает на высокую репарационную способность фотосинтетического аппарата этого растения.

У терескена в условиях благоприятного водного режима к концу вегетации при продолжающемся росте листовой поверхности и биомассы происходит увеличение фотосинтетической продуктивности, при дефиците влаги в почве наблюдается уменьшение продуктивности при прекращении прироста листовой поверхности (Фазылова, 1980).

Пигменты

Сведения о содержании хлорофилла и каротиноидов в листьях терескена приводят многие авторы (Наабер, 1970, 1975; Захарьянц и др., 1971 б; Рахимов, 1971; Таджиева, 1980; Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981; Рахимов, Таджиева, 1981).

Количество хлорофилла у терескена, выращенного в условиях экспериментального участка (Ташкент), достигает максимума в фазе отрастания: $2,68 \text{ мг/г}$ сырой массы и $7,52 \text{ мг/г}$ сухой массы в Юго-Западном Кызылкуме — соответственно $1,74$ и $4,22$. В те-

чение вегетации содержание его заметно снижается: в фазе цветения — до $1,95 \text{ мг/г}$ сырой массы, плодоношения — до $1,18$. Возраст растения также влияет на накопление хлорофилла. На контрольном питомнике 9—10-летние растения терескена богаче хлорофиллом, чем, например, 6-летние: в максимуме в фазе отрастания — $2,68$ и $1,63 \text{ мг/г}$ сырой массы соответственно.

Соотношение хлорофиллов a и b в листьях наиболее высокое в фазе отрастания ($4,4\text{—}5,0$), по мере вегетации оно снижается ($1,0\text{—}4,8$ в фазе цветения) (Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981).

Содержание каротиноидов в листьях терескена, произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме, составляет в фазе отрастания $0,97 \text{ мг/г}$ сырой массы и $2,35 \text{ мг/г}$ сухой.

Хлорофилл в листьях прочно связан с липопротеидным комплексом. В течение вегетации прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса (ХБЛК) ослабляется: содержание лабильной фракции хлорофилла в фазе отрастания составляет 9% , в фазе цветения — 12 , плодоношения — 59 (Захарьянц и др., 1971 б).

При неблагоприятных условиях увлажнения почвы (20% ПВ, вегетационный опыт) количество зеленых пигментов уменьшается в фазе отрастания до 10% на сырую массу, в фазе цветения — до 30 , плодоношения — до 30 ; содержание каротиноидов в фазе отрастания увеличивается до 30% на сырую массу; прочность ХБЛК в течение вегетации сохраняется постоянной (Наабер, 1976).

Высокая температура (до $40\text{—}50^\circ$) у терескена, выращенного в условиях вегетационного опыта при благоприятных условиях увлажнения почвы (50% ПВ), вызывает снижение содержания хлорофилла до 30% , каротиноидов — до 20 (Рахимов, Таджиева, 1981).

Дыхание

Дыхание терескена изучено детально (Алексеева, 1968, 1970, 1976, 1978; Алексеева и др., 1978; Захарьянц и др., 1971 б, 1977; Самихатова, Алексеева, 1979).

Суточные и сезонные изменения дыхания, дыхательную способность в фазе цветения, критическую температуру и последствие высокой температуры на дыхание исследовали на Кызыл-кумской пустынной станции; влияние водного фактора на дыхательную способность, связь дыхания с продуктивностью изучали в вегетационном опыте.

Дыхательная способность терескена в фазе цветения (июль) — $460 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час.

Наибольшая дыхательная способность в суточном ходе отмечена в дневные часы, наименьшая — к утру (4 ч).

В вегетационном ходе дыхательной способности выявлена одновершинная кривая с максимумом в начальные фазы развития (апрель). В это время терескен характеризуется очень высоким дыханием — $1600\text{—}1200 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час.



Рис. 2 Некоторые стадии мейоза и [аномалии в формировании микроспор у *Ceratoides eversmanniana* (а), развитие мужского гаметофита (б).

У растений, произрастающих в Ташкентской области, мейоз почти без нарушений и формируется пыльца высокого качества. У растений в коллекционном питомнике Кызылкумской пустынной станции в ходе мейоза в материнских клетках пыльцы отмечены аномалии: отстающие и забегающие хромосомы в анафазе I и анафазе II, образование мостов, что приводит к формированию аномальных тетрад (рис. 2, а).

Микроспорогенез симультанного типа. Тетрады тетраэдрические, редко изобилатеральные. Ядро молодой пыльцы вначале располагается в центре, а затем, сместившись к оболочке за счет образующейся крупной вакуоли, делится, и образуются вегетативная и генеративная клетки. Первая с крупным ядром, вторая делится и формируются два линзовидной формы спермия. Зрелая пыльца трехклеточная (рис. 2, б).

В процессе формирования пыльцы могут быть нарушения: образование двух вегетативных клеток, отмирание содержимого пыльцы на всех стадиях развития, что снижает качество зрелой пыльцы. У терескена, произрастающего в коллекционном питомнике Кызылкумской пустынной станции, выполненность пыльцы 74—80%, ее размеры 22,5—25,5 мкм.

Начало цветения у терескена отмечается в период распускания и вылиния мужских цветков. Определить начало цветения пестичных цветков визуально невозможно по той причине, что после заложения женского цветочного бугорка в нем формируется пестик, располагающийся между двумя прицветничками, которые короче пестика. Поэтому в очень молодом цветке терескена из прицветничков видны рыльца; постепенно увеличиваясь в размере в таком виде цветок находится до созревания. Параллельно с увеличением размеров пестика, семязачатки в процессе их дифференциации и состоянии зародышевого мешка (мкм).

Длина прицветничка	Длина пестика	Размеры семязачатка	Состояние зародышевого мешка
100	240	150	Одноядерный
170	270	180	Двух- и четырехядерный
200	300	216	Зигота, вторичное ядро зародышевого мешка
250	300	220	Зигота, два ядра эндосперма
320	320	240	6-клеточный подвесок
400	420	260	9-клеточный подвесок
450	Рыльце подсыхало	300	Начало дифференциации зародыша

В молодой семязачатке несколько вторичных археспориальных клеток, отличающихся от других крупными размерами и густой клетчаткой. Вскоре нуцеллус семязачатка увеличивается за счет кроющих клеток, образующихся при делении клеток эпидермы и нуцеллуса. Одновременно развиваются интегументы и микроспороцит

оказывается расположенным глубоко в нуцеллусе, ближе к халазальному концу семязпочки.

Материнская клетка мегаспор претерпевает редукционное деление, в результате формируется линейная тетрада мегаспор. Халазальная клетка, увеличиваясь, сдавливает три верхние мегаспоры и становится материнской клеткой зародышевого мешка. Ее ядро митотически делится, образовавшиеся два ядра расходятся по полюсам клетки. Их разделяет крупная вакуоль. Затем ядра вновь делятся, и формируется четырехъядерный зародышевый мешок. Внутренние интегументы в это время полностью смыкаются над нуцеллусом. В области микропиле они мощные, многоклеточные. Наружные интегументы, состоящие в средней части из двух слоев, ближе к микропиле 3—4-слойные, короче внутренних.

В четырехъядерном зародышевом мешке имеется крупная вакуоль, разделяющая группы ядер микропилярного и халазального концов. Такой зародышевой мешок обнаружен в семязпочке 190 мкм длины в пестичном цветке, где рыльце вместе со столбиком и завязью 240 мкм длины, а прицветнички 190 мкм.

Дальнейшее деление ядер в зародышевом мешке иногда идет асинхронно: в халазальном конце наблюдаются сформированные ядра, тогда как в микропилярном конце ядра находятся в стадии метафазы.

В результате следующего деления образуются 8 ядер, располагающихся группами по 4 на полюсах клетки; из них формируются яйцевой аппарат и антиподы. Размеры зародышевого мешка не изменяются.

Зрелый зародышевый мешок располагается в средней части нуцеллуса, имеет крупную яйцеклетку, синергиды, псевдосинергиды, полярные ядра и дегенерирующие антиподы. Клетки яйцевого аппарата одинаковые по размеру, различаются расположением ядер и вакуолей.

Таким образом, развитие зародышевого мешка у терескены идет по Polygonum-типу. Иногда у терескены в четырехъядерном зародышевом мешке может быть одно крупное и три очень мелких ядра. Очевидно, дальнейшее развитие ядер будет аномальным и не приведет к образованию 8-ядерного зародышевого мешка. Кроме того, в почти зрелом зародышевом мешке иногда имеется яйцеклетка, остальные 7 очень мелких по размеру ядер располагаются в средней части зародышевого мешка в виде плотного образования.

Зигота и первичное ядро эндосперма обнаружены в семязпочке размером 216 мкм. Как у большинства покрытосемянных, у терескены сначала делится первичное ядро эндосперма, зигота делится несколько позже. Зародыш формируется по *Chenopodiad*-типу. Первое деление происходит в поперечном направлении. Верхняя и нижняя клетки предзародыша также делятся поперечно. При наличии в зародышевом мешке 4-клеточного предзародыша

имеется 8 ядер эндосперма. Каждое ядро содержит 2—3 ядрышка, окруженных светлой зоной цитоплазмы.

Клетки предзародыша (или подвеска) сначала делятся в поперечном направлении. При дальнейшем развитии предзародыша, одна из клеток на терминальном конце подвеска делится в продольном направлении. Следующее деление одной из клеток также может проходить в продольном направлении. Таким образом формируется двухрядный терминальный конец подвески. В некоторых случаях в продольном направлении делятся не вторая (от терминальной), а третья клетка. Встречаются 9—11-клеточные подвески, в которых ни одна клетка не делится продольно. Такие подвески обнаружены в завязях с еще не засохшими рыльцами 420 мкм длины, прицветничками 540 мкм и семязпочкой 300 мкм длины. Но чаще у 9—10-клеточного подвеска терминальная клетка делится в продольном направлении. Эндосперм в это время еще ядерный. После подсыхания рылец начинается быстрый рост волосков, расположенных в нижней части завязи. Это является показателем начала развития зародыша.

Цветение терескена проходит в июне—июле, в августе в некоторых завязях находятся крупные зародыши с семядолями и корешком. На одном генеративном побеге семена созревают неодновременно, так как цветки формируются и опыляются в разное время. Так, в сентябре на одном генеративном побеге имеются зародыши 1,5 см длины (в почти зрелых семенах), на шарообразной стадии развития или в начале дифференциации семядолей.

Большая часть семян созревает в конце сентября—начале октября. Семена из поздно развивающихся цветков остаются недоразвитыми, они не всхожие, так как имеют недоразвитый зародыш. Этим и объясняется разнокачественность семян терескена, отмеченная исследователями (Стеснягина, 1957 а; Шерматов, 1965).

Формирование мужских и женских цветков регулируется погодными условиями и хорошее плодоношение можно ожидать в более влажные годы; в сухие годы растения практически не образуют семян из-за малого количества женских цветков.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Фотосинтетическую деятельность терескена Эверсмanna подробно описали И. Л. Захарьянц и др. (1971б, 1977), С. Ф. Фазылова (1980, 1981, а, б).

Терескен обладает высокой потенциальной способностью фотосинтеза, эта величина достигает 50 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, что в 2—2,5 раза больше, чем у других видов семейства Маревых. При ограниченной концентрации углекислоты максимальная величина

фотосинтеза составляет $40 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ (Захарьянц и др. 1971 б).

Кривая вегетационных изменений фотосинтеза у терескена одновершинная, с максимумом в фазе бутонизации (июнь) — $50 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, в минимуме (к концу вегетации) она составляет $22\text{—}24 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Область светового насыщения фотосинтеза — $60 \text{ тыс. лк при } 0,17\% \text{ CO}_2$. Повышенная концентрация углекислоты приводит к сдвигу точки светового насыщения фотосинтеза в область более высоких интенсивностей освещения.

Зона температурного оптимума фотосинтеза у терескена широкая — $15\text{—}35^\circ$. В этом диапазоне температур интенсивность фотосинтеза держится на одном уровне; верхний предел фотосинтеза — 40° , при 45° фотосинтез отсутствует. Падение температурной кривой от 35° до 40° происходит резко, что свидетельствует о меньшей жароустойчивости по сравнению с другими длительно вегетирующими видами пустынных растений.

Последствие высокой температуры (в течение 1 часа) также, как и в опытах с прямым воздействием, показало пороговую температуру фотосинтеза терескена около 40° (Фазылова, 1981 б). Нижний предел температуры фотосинтеза не установлен.

Дефицит влаги в почве (экспериментальные исследования) практически не влияет на фотосинтетическую способность, она остается неизменной, что, видимо, объясняется высокой засухоустойчивостью этого растения.

В условиях водного стресса — при прекращении поливов в течение 6 суток (вегетационный опыт) — интенсивность фотосинтеза терескена снижается до 80% ; с возобновлением поливов (в течение 3 суток) интенсивность фотосинтеза восстанавливается полностью, что указывает на высокую репарационную способность фотосинтетического аппарата этого растения.

У терескена в условиях благоприятного водного режима к концу вегетации при продолжающемся росте листовой поверхности и биомассы происходит увеличение фотосинтетической продуктивности, при дефиците влаги в почве наблюдается уменьшение продуктивности при прекращении прироста листовой поверхности (Фазылова, 1980).

Пигменты

Сведения о содержании хлорофилла и каротиноидов в листьях терескена приводят многие авторы (Наабер, 1970, 1975; Захарьянц и др., 1971 б; Рахимов, 1971; Таджиева, 1980; Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981; Рахимов, Таджиева, 1981).

Количество хлорофилла у терескена, выращенного в условиях экспериментального участка (Ташкент), достигает максимума в фазе отрастания: $2,68 \text{ мг/г}$ сырой массы и $7,52 \text{ мг/г}$ сухой массы, в Юго-Западном Кызылкуме — соответственно $1,74$ и $4,22$. В течение

ние вегетации содержание его заметно снижается: в фазе цветения — до 1,95 мг/г сырой массы, плодоношения — до 1,18. Возраст растения также влияет на накопление хлорофилла. На колониальном питомнике 9—10-летние растения терескена богаче хлорофиллом, чем, например, 6-летние: в максимуме в фазе отрастания — 2,68 и 1,63 мг/г сырой массы соответственно.

Соотношение хлорофиллов *a* и *b* в листьях наиболее высокое в фазе отрастания (4,4—5,0), по мере вегетации оно снижается (1,0—1,8 в фазе цветения) (Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981).

Содержание каротиноидов в листьях терескена, произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме, составляет в фазе отрастания 0,9% мг/г сырой массы и 2,35 мг/г сухой.

Хлорофилл в листьях прочно связан с липопротеидным комплексом. В течение вегетации прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса (ХБЛК) ослабляется: содержание лабильно связанного хлорофилла в фазе отрастания составляет 9%, в фазе цветения — 12, плодоношения — 59 (Захарьянц и др., 1971 б).

При неблагоприятных условиях увлажнения почвы (20% ПВ, вегетационный опыт) количество зеленых пигментов уменьшается в фазе отрастания до 10% на сырую массу, в фазе цветения — до 20, плодоношения — до 30; содержание каротиноидов в фазе цветения увеличивается до 30% на сырую массу; прочность ХБЛК в течение вегетации сохраняется постоянной (Наабер, 1975).

Высокая температура (до 40—50°) у терескена, выращенного в условиях вегетационного опыта при благоприятных условиях увлажнения почвы (50% ПВ), вызывает снижение содержания хлорофилла до 30%, каротиноидов — до 20 (Рахимов, Таджиева, 1981).

Дыхание

Дыхание терескена изучено детально (Алексеева, 1968, 1970, 1976, 1978; Алексеева и др., 1978; Захарьянц и др., 1971 б, 1977; Семихитова, Алексеева, 1979).

Суточные и сезонные изменения дыхания, дыхательную способность в фазе цветения, критическую температуру и последствие высокой температуры на дыхание исследовали на Кызылкумской пустынной станции; влияние водного фактора на дыхательную способность, связь дыхания с продуктивностью изучали в условиях вегетационного опыта.

Дыхательная способность терескена в фазе цветения (июль) невысокая — 460 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

Наибольшая дыхательная способность в суточном ходе отмечена в дневные часы, наименьшая — к утру (4 ч).

В вегетационном ходе дыхательной способности выявлена однопиковая кривая с максимумом в начальные фазы развития (март-апрель). В это время терескен характеризуется очень высоким дыханием — 1600—1200 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

фотосинтеза составляет $40 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ (Захарьянц и др., 1971 б).

Кривая вегетационных изменений фотосинтеза у терескена одновершинная, с максимумом в фазе бутонизации (июнь) — $50 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, в минимуме (к концу вегетации) она составляет $22\text{—}24 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Область светового насыщения фотосинтеза — 60 тыс. лк м^2 или $0,17\% \text{ CO}_2$. Повышенная концентрация углекислоты приводит к сдвигу точки светового насыщения фотосинтеза в область более высоких интенсивностей освещения.

Зона температурного оптимума фотосинтеза у терескена широкая — $15\text{—}35^\circ$. В этом диапазоне температур интенсивность фотосинтеза держится на одном уровне; верхний предел фотосинтеза — 40° , при 45° фотосинтез отсутствует. Падение температурной кривой от 35° до 40° происходит резко, что свидетельствует о меньшей жароустойчивости по сравнению с другими длительными вегетирующими видами пустынных растений.

Последствие высокой температуры (в течение 1 часа) такое же, как и в опытах с прямым воздействием, показало пороговую температуру фотосинтеза терескена около 40° (Фазылова, 1981 б). Нижний предел температуры фотосинтеза не установлен.

Дефицит влаги в почве (экспериментальные исследования) практически не влияет на фотосинтетическую способность, она остается неизменной, что, видимо, объясняется высокой засухоустойчивостью этого растения.

В условиях водного стресса — при прекращении поливов в течение 6 суток (вегетационный опыт) — интенсивность фотосинтеза терескена снижается до 80% ; с возобновлением поливов (в течение 3 суток) интенсивность фотосинтеза восстанавливается полностью, что указывает на высокую репарационную способность фотосинтетического аппарата этого растения.

У терескена в условиях благоприятного водного режима к концу вегетации при продолжающемся росте листовой поверхности и биомассы происходит увеличение фотосинтетической продуктивности, при дефиците влаги в почве наблюдается уменьшение продуктивности при прекращении прироста листовой поверхности (Фазылова, 1980).

Пигменты

Сведения о содержании хлорофилла и каротиноидов в листьях терескена приводят многие авторы (Наабер, 1970, 1975; Захарьянц и др., 1971 б; Рахимов, 1971; Таджиева, 1980; Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981; Рахимов, Таджиева, 1981).

Количество хлорофилла у терескена, выращенного в условиях экспериментального участка (Ташкент), достигает максимума в фазе отрастания: $2,68 \text{ мг/г}$ сырой массы и $7,52 \text{ мг/г}$ сухой массы в Юго-Западном Кызылкуме — соответственно $1,74$ и $4,22$. В этот

Вегетации содержание его заметно снижается: в фазе цветения — до 1,95 мг/г сырой массы, плодоношения — до 1,18. Возраст растения также влияет на накопление хлорофилла. На колониальном питомнике 9–10-летние растения терескена богаче хлорофиллом, чем, например, 6-летние: в максимуме в фазе отцветания — 2,68 и 1,63 мг/г сырой массы соответственно.

Содержание хлорофиллов *a* и *b* в листьях наиболее высокое в фазе отрастания (4,4–5,0), по мере вегетации оно снижается (1,8 в фазе цветения) (Рахимов, Таджиева, Хайдаров, 1981).

Содержание каротиноидов в листьях терескена, произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме, составляет в фазе отрастания 1,07 мг/г сырой массы и 2,35 мг/г сухой.

Хлорофилл в листьях прочно связан с липопротеидным комплексом. В течение вегетации прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса (ХБЛК) ослабляется: содержание лабильно связанного хлорофилла в фазе отрастания составляет 9%, в фазе цветения — 12, плодоношения — 59 (Захарьянц и др., 1971б).

При неблагоприятных условиях увлажнения почвы (20% ПВ, вегетационный опыт) количество зеленых пигментов уменьшается в фазе отрастания до 10% на сырую массу, в фазе цветения — до 30, плодоношения — до 30; содержание каротиноидов в фазе цветения увеличивается до 30% на сырую массу; прочность ХБЛК в течение вегетации сохраняется постоянной (Наабер, 1981).

Высокая температура (до 40–50°) у терескена, выращенного в вегетационном опыте при благоприятных условиях увлажнения почвы (50% ПВ), вызывает снижение содержания хлорофилла до 30%, каротиноидов — до 20 (Рахимов, Таджиева, 1981).

Дыхание

Дыхание терескена изучено детально (Алексеева, 1968, 1970, 1971, 1978; Алексеева и др., 1978; Захарьянц и др., 1971б, 1977; Романова, Алексеева, 1979).

Суточные и сезонные изменения дыхания, дыхательную способность в фазе цветения, критическую температуру и последнюю высокую температуры на дыхание исследовали на Кызыл-кумской пустынной станции; влияние водного фактора на дыхательную способность, связь дыхания с продуктивностью изучали в вегетационном опыте.

Дыхательная способность терескена в фазе цветения (июль) высокая — 460 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

Наибольшая дыхательная способность в суточном ходе отмечена в утренние часы, наименьшая — к утру (4 ч).

В вегетационном ходе дыхательной способности выявлена однодневная кривая с максимумом в начальные фазы развития (апрель). В это время терескен характеризуется очень высоким дыханием — 1600–1200 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

Это связано с интенсивным ростом побегов, который продолжается в течение 2,5—3 месяцев, т. е. до июля (Стеснягина, 1957 б). К июлю дыхательная способность уменьшается до 550 мм³ О₂ на 1 г сырой массы. В жаркое время отрастание не прекращается, но заметно уменьшается, и дыхание значительно ослабевает, в августе — до 290 мм³ О₂. Максимум дыхания в ранние фазы развития совпадает с наибольшей интенсивностью фотосинтеза (Захарьянц и др., 1971 б). Таким образом, прослеживается связь дыхания с ростовыми процессами и фотосинтетической деятельностью.

Критическая температура дыхания наименьшая в фазе отрастания (март) — 40°, в фазе цветения (июль) и плодообразования (сентябрь) становится выше — 50—51°. Таким образом, по мере развития терескена от отрастания к плодообразованию стойкость дыхательной системы к температуре повышается. Этим, видимо, можно объяснить, что вегетация не прекращается и в жаркое летнее время.

Опыты с последствием температуры (35—54°) на дыхание, поставленные в мае, выявили не только устойчивость, но и высокую репарационную способность дыхательной системы к температурному фактору. Так, после 2-часового воздействия температурой 51° дыхание по сравнению с контролем ослабло на 30%, а через 10 ч не только достигло контроля, но и превысило его, составив 130%. Небольшое подсушивание листьев при этом (на 10%) не скажется на изменении дыхания.

Величина дыхательной способности у растений, выращенных при влажности почвы 20% от ПВ, на протяжении почти всего периода вегетации ниже (на 10—20%), чем у растений, выращенных при 50% ПВ.

У терескена выявлена высокая репарационная способность дыхательной системы к водному дефициту. В опытах с завяданием в течение 6 суток (Захарьянц и др., 1977) дыхание ослабло на 27%, количество воды в листьях составило 49% (против 64% первоначального содержания). После возобновления полива в течение 8 суток произошла репарация дыхания и содержания воды.

Таким образом, для терескена характерна высокая стойкость дыхательной системы к повышенным температурам и водному дефициту, а также высокая репарационная способность.

Изучение связи дыхания с продуктивностью у терескена, выращенного в вегетационных сосудах при разном режиме влажности почвы, показало, что фон влажности почвы влияет на расход сухого вещества в процессе дыхания растения в течение суток не только количественно, но и на его динамику (Алексеева, 1978; Алексеева и др., 1978). При влажности почвы 20% от ПВ расход сухого вещества на дыхание значительно меньше (в конце лета почти в 4 раза), чем у растений с фона 50% от ПВ. Наибольшая величина расхода сухого вещества на дыхание в условиях влажности почвы 20% от ПВ наблюдается в фазу отрастания

1100 мг на 1 растение за сутки), при влажности 50% — в фазу образования (191 мг на 1 растение за сутки). При этом максимальный расход сухого вещества на дыхание не приурочен к периоду наиболее высоких температур. Видимо, у этого растения ведущим фактором в изменении расхода сухого вещества на дыхание является влажность почвы, а не температурный фактор. Большая доля в расходе сухого вещества на дыхание в условиях полного водоснабжения, начиная с июля, приходится на корни.

Водный режим

Водный режим терескена изучен в различных экологических условиях: на Приташкентских адырах (Григорьев, Запрометова, 1966), в тугаях реки Или (Пикитин, 1966), пустынной зоне Каракумов (Бобровская, 1968; Бедарев, 1968), Гобийских степях (Савиникова и др., 1976), Карнабчуле (Шамсутдинов, 1973), в тугаях Нуратау (Рахимова, 1975), на Ферганских адырах (Рахимова, Мухитдинов, 1977), в Северном Приаралье (Савиникова, 1977) и др.

Мы проводили исследования в условиях Чартакских адыров Ферганской долины (среднее многолетнее количество осадков 154,7 мм) в 1971—1974 г. 1971 г. был засушливым (выпало 154,7 мм осадков), 1972 г. влажным (275,6 мм), 1973 и 1974 гг. — средними (254,3).

Содержание воды. Максимальная оводненность зеленых побегов у терескена колеблется в пределах 72,0—83,0%. Наибольшее среднее за день содержание воды в них зарегистрировано в апреле в фазе роста вегетативных побегов. Затем оно уменьшается, особенно резко в фазе бутонизации, когда в почве остается до 2% влаги. Наименьшее содержание влаги в ассимиляционных побегах терескена отмечается осенью — 33—40%.

Суточная амплитуда содержания воды от 1,2% весной до 15,1% летом. Сезонная амплитуда от 28,1% до 49,4. По средним месячным данным (за 1971—1974), вегетационные изменения оводненности следующие: в апреле $72,5 \pm 2,9\%$, в мае $67,6 \pm 1,0$, в июне $52,6 \pm 2,4$, в июле $47,8 \pm 4$, в августе $47,2 \pm 2,2$, в сентябре $45,8 \pm 2,8$ (Рахимова, Мухитдинов, 1978). Наиболее характерно содержание воды от 40 до 50% (35,2% общего числа наблюдений за 4 года). В 21,7% случаев зарегистрировано 60—80% влажности.

Содержание влаги в различных географических районах колеблется в течение вегетации в следующих пределах: в тугаях реки Или — 73,8—45,0% (Пикитин, 1966), на Приташкентских адырах — 75,5—33,0% (Григорьев, Запрометова, 1966), в предгорьях Нуратау — 67,5—51% (Рахимова, 1975), в Центральном Каракуме — до 80% (Бобровская, 1968), в малых Барсуках — 45,6% (Бедарев, 1968), на Чартакских адырах — 72,5—45,8% (Рахимова, Мухитдинов, 1978). Очевидно, диапазон из-

Это связано с интенсивным ростом побегов, который продолжается в течение 2,5—3 месяцев, т. е. до июля (Стеснягина, 1957 б). К июлю дыхательная способность уменьшается до $550 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы. В жаркое время отрастание не прекращается, но заметно уменьшается, и дыхание значительно ослабевает, в августе — до $290 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$. Максимум дыхания в ранние фазы развития совпадает с наибольшей интенсивностью фотосинтеза (Захарьянц и др., 1971 б). Таким образом, прослеживается связь дыхания с ростовыми процессами и фотосинтетической деятельностью.

Критическая температура дыхания наименьшая в фазе отрастания (март) — 40° , в фазе цветения (июль) и плодообразования (сентябрь) становится выше — 50 — 51° . Таким образом, по мере развития терескена от отрастания к плодообразованию стойкость дыхательной системы к температуре повышается. Этим, видимо, можно объяснить, что вегетация не прекращается и в жаркое летнее время.

Опыты с последствием температуры (35 — 54°) на дыхание, поставленные в мае, выявили не только устойчивость, но и высокую репарационную способность дыхательной системы к температурному фактору. Так, после 2-часового воздействия температурой 51° дыхание по сравнению с контролем ослабло на 30%, а через 10 ч не только достигло контроля, но и превысило его, составив 130%. Небольшое подсушивание листьев при этом (на 10%) не сказалось на изменении дыхания.

Величина дыхательной способности у растений, выращенных при влажности почвы 20% от ПВ, на протяжении почти всего периода вегетации ниже (на 10—20%), чем у растений, выращенных при 50% ПВ.

У терескена выявлена высокая репарационная способность дыхательной системы к водному дефициту. В опытах с завяданием в течение 6 суток (Захарьянц и др., 1977) дыхание ослабло на 27%, количество воды в листьях составило 49% (против 64% первоначального содержания). После возобновления полива в течение 8 суток произошла репарация дыхания и содержания воды.

Таким образом, для терескена характерна высокая стойкость дыхательной системы к повышенным температурам и водному дефициту, а также высокая репарационная способность.

Изучение связи дыхания с продуктивностью у терескена, выращенного в вегетационных сосудах при разном режиме влажности почвы, показало, что фон влажности почвы влияет на расход сухого вещества в процессе дыхания растения в течение суток не только количественно, но и на его динамику (Алексеева, 1978; Алексеева и др., 1978). При влажности почвы 20% от ПВ расход сухого вещества на дыхание значительно меньше (в конце лета почти в 4 раза), чем у растений с фона 50% от ПВ. Наибольшая величина расхода сухого вещества на дыхание в условиях влажности почвы 20% от ПВ наблюдается в фазу отрастания.

191 мг на 1 растение за сутки), при влажности 50% — в фазу образования (191 мг на 1 растение за сутки). При этом максимальный расход сухого вещества на дыхание не приурочен к периоду наиболее высоких температур. Видимо, у этого растения ведущим фактором в изменении расхода сухого вещества на дыхание является влажность почвы, а не температурный фактор. Основная доля в расходе сухого вещества на дыхание в условиях обильного водоснабжения, начиная с июля, приходится на корни.

Водный режим

Водный режим терескена изучен в различных экологических условиях: на Приташкентских адырах (Григорьев, Запрометова, 1966), в тугаях реки Или (Никитин, 1966), пустынной зоне Казахстана (Бобровская, 1968; Бедарев, 1968), Гобийских степях (Вершикова и др., 1976), Карнабчуле (Шамсутдинов, 1973), адырах Нуратау (Рахимова, 1975), на Ферганских адырах (Рахимова, Мухитдинов, 1977), в Северном Приаралье (Савинский, 1977) и др.

Мы проводили исследования в условиях Чартакских адыров Ферганской долины (среднее многолетнее количество осадков 101 мм) в 1971—1974 г. 1971 г. был засушливым (выпало 154,7 мм осадков), 1972 г. влажным (275,6 мм), 1973 и 1974 гг. — средними (244,2—251,3).

Содержание воды. Максимальная оводненность зеленых побегов по годам колеблется в пределах 72,0—83,0%. Наибольшее среднее за день содержание воды в них зарегистрировано в апреле в фазе роста вегетативных побегов. Затем оно уменьшается, особенно резко в фазе бутонизации, когда в почве остается до 2% влаги. Наименьшее содержание влаги в ассимиляционных побегах терескена отмечается осенью — 33—40%.

Дневная амплитуда содержания воды от 1,2% весной до 21,7% летом. Сезонная амплитуда от 28,1% до 49,4. По средним метеорологическим данным (за 1971—1974), вегетационные изменения оводненности следующие: в апреле $72,5 \pm 2,9\%$, в мае $67,6 \pm 2,1\%$, в июне $52,6 \pm 2,4$, в июле $47,8 \pm 4$, в августе $47,2 \pm 2,2$, в сентябре $45,8 \pm 2,8$ (Рахимова, Мухитдинов, 1978). Наиболее характерно содержание воды от 40 до 50% (35,2% общего числа наблюдений за 4 года). В 21,7% случаев зарегистрировано 60—80% влажности.

Содержание влаги в различных географических районах колеблется в течение вегетации в следующих пределах: в тугаях реки Или — 73,8—45,0% (Никитин, 1966), на Приташкентских адырах — 75,5—33,0% (Григорьев, Запрометова, 1966), в предгорьях Нуратау — 67,5—51% (Рахимова, 1975), в Центральном Казахстане — до 80% (Бобровская, 1968), в малых Барсуках — 44,4—45,6% (Бедарев, 1968), на Чартакских адырах — 72,5—44,4% (Рахимова, Мухитдинов, 1978). Очевидно, диапазон из-

менчивости оводненности у побегов терескена зависит от условий обитания. В. М. Свешникова (1962) правильно отмечает, что сильное отклонение содержания воды в листьях (побегах) — одно из тех свойств, которое объясняет широкую экологическую амплитуду обитания пустынных растений, например терескена.

Водный дефицит. Терескен характеризуется высокими показателями водного дефицита. В апреле и мае он равен 17,7—21,6%, в течение лета значительно возрастает, достигая в разные годы 38,0—46%. Максимальный водный дефицит в тканях растений отмечен в сентябре — 41,3—49,5%.

Интенсивность транспирации. Максимальная наблюдается весной (апрель — май) (1380—1530 мг/г·ч), минимальная — в июне — сентябре (90—120 мг/г·ч). Среднее за день в разные годы — от 1170 до 175 мг/г·ч, максимальная — от 1530 до 720 мг/г·ч. Ход транспирации в течение дня и дневной ритм в вегетационном периоде неодинаковы: максимум транспирации в дневном ходе весной в засушливые годы приходится на утренние часы, летом — большей частью на послеполуденные. Во влажные годы кривая транспирации многовершинная, пики отмечаются как в предполуденные, так и в послеполуденные часы. Кривые дневного хода транспирации в апреле и мае выражены более резко, чем в остальные периоды вегетации. Амплитуда дневных изменений интенсивности транспирации по годам различна: в засушливом и среднем по влажности году амплитуда за сезон составила 1200 мг/г·ч, во влажном — 1440. Наивысшая амплитуда дневных изменений транспирации отмечается в апреле и мае — 1080—972 мг/г·ч, наименьшая — в августе — 120 мг/г·ч. Статистический анализ многолетних данных показал, что в апреле интенсивность транспирации терескена $798,6 \pm 51,6$ мг/г·ч, в мае — $683,5 \pm 35,2$, в июне $364,0 \pm 39,8$, в июле — $338,0 \pm 97,1$, в августе — $294,2 \pm 57,2$, в сентябре — $278,0 \pm 71,1$ (Рахимова, Мухитдинов, 1978). Как видно из приведенных средних данных транспирация, редкое падение ее интенсивности у терескена наблюдается в июне, когда начинается засушливый период. В последующие месяцы она мало изменяется. Наиболее характерна интенсивность транспирации до 300 мг/г·ч — частота встречаемости 42%, выше 700 мг/г·ч — 17,7%. Интенсивность транспирации терескена в условиях пустынных степей Казахстана — 320—1150 мг/г·ч (Бобровская, 1968), в предгорьях Нуратау — 660—2100 (Рахимова, 1968), Бетпакдале — 370—1490 (Бедарев, 1969), в Гобии (МНР) — 140—620 (Свешникова, Бобровская, 1976), в Северном Приаралье — 495—1160 (Савишкин, 1977), в Карнабчуле — 185—1403 (Шамсутдинов, 1975), на Чартакских адырах, по нашим данным, — 175—1170. Таким образом, уровень интенсивности транспирации терескена на Чартакских адырах низкий, что указывает на худшие условия водоснабжения, чем в других приведенных районах.

Водоудерживающая способность ассимиляционных побегов терескена (при 3-часовом завядании) в засушливом году была

чем во влажном: в мае 91,0%, в июне 73,0, в июле и августе 70,0, в сентябре 58,0. Во влажном году в мае она была 75,8%, в июне — 70,0, в июле — 58,0, в августе — 56,8.

Осмотическое давление клеточного сока у терескена в течение года значительно возрастает в засушливые годы — более 10 раз (от 7 до 67 атм.), во влажные годы от весны до осени в 3 с лишним раза (от 10 до 37 атм.). В средние по количеству осадков годы оно колеблется от 10 до 36 атм. Осмотическое давление терескена в условиях высокогорных пустынь находится в пределах 20—40 атм. (Свешникова, 1956), в долине реки Или — 4—22 (Никитин, 1966), на Ташкентских горах — 8—22 (Григорьев, Запрометова, 1966), в предгорьях Чартау — 16—28 (Рахимова, 1968), в Центральном Казахстане — 32 (Бобровская, 1968), в Малых Барсуках — 19,9—32 (Алидаров, 1969), в условиях Чартакских адыров — 6—67 (Мухитдинов, 1977). Сопоставление уровней осмотического давления терескена, произрастающего в различных районах аридной зоны, показывает его хорошо выраженную реакцию на обеспеченность. В условиях Чартакских адыров, судя по осмотическим показателям, для терескена создается наименее благоприятный водный режим.

Сосущая сила листьев терескена от весны к лету интенсивно повышается. В засушливом году в апреле она составляла 4 атм., в мае — 24, в июле — 50 (влажность почвы 2,6—3,8% в горной почве 100 см), в августе (влажность почвы 1,9—3,5%) — 60, т. е. к осени увеличилась в 15 раз. В средние по количеству осадков годы сосущая сила находилась в пределах от 10—16 до 40 атм., постепенно увеличиваясь с весны к осени. Сосущая сила терескена на Чартакских адырах составляет 60 атм., на Чартау — 19,3 (Рахимова, 1968), в Карнабчуле — 32 (Мухитдинов, 1975), т. е. на Чартакских адырах водный режим у терескена более напряженный.

Водный режим терескена характерен лабильный водный режим — весна и лето — транспирация и транспирация максимальны, с наступлением осени резко уменьшаются, наблюдается возрастание осмотических показателей и 50—80% листьев засыхает, что обусловлено высокой приспособленностью растения к снижению влаги в аридной зоне.

Содержание углеводов и азотсодержащих веществ

Водный обмен терескена, произрастающего в пустынных районах (Юго-Западный Кызылкум), начали изучать в 60-х годах (Алексеева, 1964). Более подробные данные приводит Б. Садыков (1971).

Содержание углеводов в листьях терескена невысокое (до 10%, абсолютно сухой массы). В условиях адырной зоны (Алидаров, 1969) углеводов синтезируется больше (до 33%). Это

растение характеризуется незначительным содержанием растворимых форм углеводов (1,5—3,3%), их количество увеличивается от начала вегетации к плодоношению.

В сумме растворимых углеводов большую долю занимает сахароза, содержание ее в ходе вегетации претерпевает закономерные изменения. Монозы (глюкоза и фруктоза) почти неизменны.

Крахмал находится в минимальном количестве (десятые проценты). Содержание гемицеллюлоз низкое (в максимуме 4%) подвержено колебаниям, что свидетельствует об участии их в обмене веществ как пластического материала. Гемицеллюлозный индекс (отношение гемицеллюлозы к клетчатке) невысокий (0,4), характеризует это растение как типичный ксерофит, а в кормовом отношении — качественное низкое (Захарьянц, Сабиров, 1971).

В листьях терескена много клетчатки (10,8—14,7%), почти вдвое больше, чем мобилизуемых углеводов (суммарное количество растворимых углеводов, крахмала и гемицеллюлоз). При переходе в фазу плодоношения общее содержание углеводов снижается за счет уменьшения запасных форм углеводов, особенно легкогидролизуемых фракций гемицеллюлоз (Сабиров, 1971).

Количество гемицеллюлоз в листьях терескена увеличивается в условиях недостаточного водоснабжения (20% от НВП). При этом накопление гемицеллюлоз в основном происходит за счет менее полимерных фракций, которые более лабильны и, вероятно, играют наибольшую роль в устойчивости растения (Сабиров, Захарьянц, 1969; Сабиров, 1971; Ошанина, 1975).

Азотный обмен в листьях терескена изучали И. Л. Захарьянц в 1961 г. в Юго-Западном Кызылкуме (Захарьянц и др., 1971 б), Н. П. Ошанина и Т. Азимова — в вегетационных условиях (1975).

Максимальное количество азотсодержащих веществ у терескена (до 4% общего азота) отмечено на ранней стадии развития, в фазе отрастания (апрель). К периоду бутонизации (июль) содержание общего азота неуклонно снижается (на 40%). Это связано, видимо, с расходом на формирование генеративных органов. В дальнейшем, к плодоношению, количество его остается на одном уровне (2,5%).

Динамика белкового азота в течение вегетации аналогична изменению общего азота. Максимальное количество белкового азота отмечено в фазе отрастания (3,3%), минимальное — в фазе плодоношения (2,0%). Отношение белкового азота к общему — высокое — около 83%, в течение вегетации оно изменяется незначительно — крутизна спада небольшая. Небелковые азотистые вещества накапливаются в период бутонизации (0,8%).

Содержание свободных аминокислот в течение вегетации резко изменяется: в фазе отрастания оно высокое, в фазе бутонизации — начала цветения низкое, происходит использование аминокислот в процессе обмена. В фазу цветения — плодообразования

растения, которая совпадает с периодом высоких температур и недостатком влаги в воздухе и почве, содержание аминокислот вновь возрастает. Возможно, это реакция на неблагоприятные условия среды или накопление аминокислот происходит вследствие торможения ростовых процессов. В листьях синтезируется относительно большое количество амидов. Их доля в суммарном количестве свободных аминокислот в фазе отрастания достигает 38%.

Амидоиндекс ($\frac{N_{\text{амид.}}}{N_{\text{амин.}}}$) в ксеротермический период высокий — около 25%. Отношение амидного азота к аммиачному у несуккулентных растений, каким является терескен, обычно служит показателем жизнеспособности в конкретных условиях обитания.

Под влиянием дефицита влаги (20% от ПВП) в листьях терескена общее содержание азотистых веществ повышается; увеличивается также количество белка. Растение, таким образом, не снижает завядания, напротив, усиливает синтетическую деятельность (Ошанина, Азимова, 1975).

По данным Н. П. Ошаниной и Т. Азимовой (1975), под действием высоких температур (40, 50, 60° в течение 1,5 ч) в листьях увеличивается количество амидов, главным образом глутамина (в 1,5—1,5 раза), аспарагиновой кислоты (почти в 2 раза), пролина (в 1,6—1,7 раза). Одновременно при этом наблюдается снижение содержания глутаминовой кислоты, возможно обусловленное ее использованием для синтеза глутамина. Стимуляцию образования пролина под воздействием высоких температур отмечают и другие авторы (Ulrich, 1962).

Фосфорный обмен

Фосфорный обмен терескена Эверсмана изучался в условиях стационарного опыта (Захарьянц и др., 1978; Нигматов, 1980 а). В природе по обмену фосфорных соединений нет. М. Г. Зайцева, Е. А. Мещерякова (1971) приводят сведения по терескenu с Памира.

Максимальное содержание общего фосфора ($P_{\text{общ}}$) (0,20—0,21% на абсолютно сухую массу) в листьях терескена отмечается в фазе отрастания. К фазе цветения оно снижается до 0,17% и до 16% в условиях дефицита влаги в почве и на 28% — при полиобеспеченности, что связано с усвоением фосфорных соединений в генеративный период. В корнях вне зависимости от условий увлажнения почвы в течение вегетации $P_{\text{общ}}$ накапливается больше, чем в листьях: в фазе отрастания его 0,27—0,28%, в фазе бутонизации содержание снижается на 18%, а затем происходит увеличение, что характерно для многолетних растений.

Органического фосфора ($P_{\text{орг}}$) в листьях ~ 75% $P_{\text{общ}}$. Это соотношение на протяжении вегетации почти не изменяется, т. е.

не происходит минерализации фосфора — не нарушаются синтетические процессы.

Содержание неорганического фосфора ($P_{неорг}$) в листьях и корнях одинаковое (45–50% кислоторастворимого фосфора $P_{кр}$). По мере развития в условиях засухи $P_{неорг}$ остается почти на одном уровне, т. е. наблюдается слабая его утилизация. При благоприятном водном режиме его содержание уменьшается в листьях на 80%, в корнях — на 25%.

Общее количество кислоторастворимого фосфора в листьях независимо от условий влажности почвы достигает 0,1–0,2% на абсолютно сухую массу, что составляет ~ 50% $P_{общ}$. Доля фосфора нуклеотидов ($P_{нук}$) не превышает 30–32% $P_{орг}$ кислоторастворимой фракции. Соотношение лабильной и стабильной форм фосфора нуклеотидов в листьях в условиях водообеспеченности и фазы цветения составляет 1:1; при дефиците влаги в почве — 1:2 из-за снижения содержания лабильного фосфора ($P_{лаб}$).

Максимальное содержание фосфора эфиров сахаров ($P_{сах}$) в листьях наблюдается в фазе отрастания: 0,012% на абсолютно сухую массу при благоприятном водном режиме и 0,027% при дефиците влаги в почве. Значительное накопление $P_{сах}$ в условиях недостаточной влаги в почве, видимо, связано с усилением синтеза углеводов, как защитная реакция на засуху. В течение вегетации эти соединения активно, особенно в листьях, расходуются (до 50%).

Наибольшее содержание 3-фосфоглицериновой кислоты (ЗФГК) и фитина в листьях отмечается в фазе отрастания (0,06% на абсолютно сухую массу). По мере развития наблюдается снижение суммарного содержания этих соединений (ЗФГК + фитин), что связано, видимо, с затратами их на обмен веществ: ЗФГК — на синтез фосфатидов (Девис, Джованелли, Рис, 1966), а фитин — как запасного вещества (Соболев, 1966; Асамаи, 1977).

Содержание кислотонерастворимой фракции фосфора ($P_{нер}$) достигает в листьях 50% $P_{общ}$, в течение вегетации оно мало изменяется. Однако компоненты фракции, наоборот, подвержены значительным изменениям.

Количество фосфатидов в течение вегетации увеличивается до 30% и более (цветение).

Содержание нуклеиновых кислот (НК) независимо от увлажнения почвы по мере развития снижается и в листьях, и в корнях за счет РНК. Наибольшее снижение количества РНК происходит при дефиците влаги в почве — 60–65% (Нигматов, 1980а). Количество ДНК почти не изменяется. Соотношение РНК/ДНК в фазу отрастания 9:1, по мере развития оно снижается, к периоду летней вегетации почти вдвое, что свидетельствует об ослаблении функциональной активности.

Основная характеристика

Терескеп относится к группе грубых кормов выше среднего качества. Хорошо поедаются скотом однолетние побеги и листья. Благодаря содержанию солей является источником минерального питания скота.

Урожайность терескепа на естественных пастбищах Кызылку-
ма — 3—4 ц/га.

В культуре на Ферганских адырах урожай кормовой массы в 1-й вегетации в среднем составлял 5,4 ц/га сена и 0,5 ц/га силоса, на 2-й — соответственно 15 и 1,0, на 3-й в урожайный год — 20 и 3,8. В дальнейшем урожайность не увеличивается, изменяется в зависимости от условий вегетации от 10 до 20 ц/га, продуктивность — от 0,5 до 3,8 ц/га.

Следует отметить, что в культуре на Ферганских адырах у терескепа наблюдается хорошее семенное возобновление. Отмечено до 30 тыс. шт/га. Это создает загущение, приводящее к сильному листопаду, и отрицательно влияет на семенную продуктивность. Загущения можно избежать проведением весенней культивации, которая способствует также накоплению влаги и положительно влияет на урожай.

В семенах побегов и листьях в период цветения содержится 10,5% сырого протеина, 2,7% сырого жира, 34% сырой клетчатки (Ситникова и др., 1951). В 100 кг абсолютно сухого корма содержится 11,5% переваримого белка и 37,9 корм. единиц (Гаевская,

1951).

Kochia PROSTRATA (L.) Schrad. — КОХИЯ СТЕЛЮЩАЯСЯ, Кохия

Представитель семейства Chenopodiaceae, подсемейства Cyclopteraceae, единственный полукустарничек рода *Kochia* Both., 10—15 см высотой, в благоприятных условиях — 150 см.

Распространение и фитоценология

Растение с обширным средиземноморским ареалом (Мусаев, 1951). Произрастает в Средней Европе, Средиземье, Балкано-Малоазиатской, Армянско-Курдистанской областях, в Иране, Гималаях, Афганистане, Кашгарской области, Монголии, Тибете, Маньчжурии. Такое широкое распространение свидетельствует о большой экологической пластичности вида.

На территории СССР изень распространен в Верхнеднепровском, Среднеднепровском, Волжско-Донском, Нижнедонском, Нижнепономанском, Причерноморском, Крымском, Дагестанском районах, в Предкавказье, Южном и Восточном Закавказье, в Средней Азии, Верхнетобольском, Иртышском, Алтайском, Ангарском районах, в Даурии.

Иратов (1971) описал два подвида: изень зеленоватый — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. subsp. *virescens* (Fenzl) Prátov

и изень серый — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. subsp. *grisea* Prátov.

Они отличаются морфологическими признаками и биологическими особенностями. В Средней Азии оба подвида встречаются в Кунгей Алатау, Кетменьтау, Джунгарском, Зайлийском хребтах, долинах рек Или и Чу, в Чу-Илийских горах, Киргизском Таласском хребтах, Карагау, Кураминском, Угамском, Песчаном, Чаткальском, Туркестанском, Зарафшанском хребтах, различаются по экологии. Кроме того, *Kochia prostrata* subsp. *grisea* Prát. распространен в Приаралье, Карагиндинской области, Бетнякдаге, Муюнкумах, Прибалхашье, Гиссарском хребте Памире, Моголтау, где не встречается *Kochia prostrata* ssp. *virescens*. В Каракуме изень встречается редко, на такыровидных кыровых поверхностях (Нечаева, Василевская, Антонова, 1973). В Кызылкуме является эдификатором изеневой формации и в предгорной равнине восточной части Султануиздага, где в качестве субэдификаторов выступают тугайные растения (*Tamarix rixandra*, *Lycium ruthenicum*) и галофиты (*Salsola sclerantha*) (Акиров, 1973). Встречаясь в пределах одних и тех же хребтов подвиды изени имеют четкий экологический ареал, определяемый физико-химическими свойствами почв и биоэкологическими особенностями подвидов.

Kochia prostrata ssp. *grisea* в названных выше районах приурочен к песчаным, засоленным, щебнистым почвам в пустынной и предгорной зонах. *Kochia prostrata* ssp. *virescens* произрастает на дересовых и щебнистых почвах от предгорий до субальпийского пояса. По данным Е. В. Никитиной (1962), в Киргизском хребте встречается в 1600—2300 м над ур. м. в горно-степных растительных группировках.

В Узбекистане *Kochia prostrata* ssp. *virescens* встречается в предгорьях, поднимаясь на высоту 1300—1500 м над ур. м. на северным, северо-восточным, северо-западным склонам. Растение этого подвида в растительном покрове, как правило, невелико. Он является асексатором в разнотравно-эфемеровых и эфемерно-во-полюнных сообществах.

Kochia prostrata ssp. *grisea* часто является субэдификатором и даже эдификатором ассоциаций с полынью и терескеном. Этот подвид приурочен к песчаным и супесчаным почвам равнин и низких предгорий: в предгорья поднимается, как правило, на южным, юго-восточным и юго-западным склонам.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды односемянные, лизикарпные, не вскрывающиеся, с перигоннальным покрывалом из 5 сросшихся в основании листочков околоцветника, в средней части которых рас-

и горизонтальных крыльев 1,5--3,5 мм длины. Форма крыльев варьирует от округлых, суженных к основанию, до почти треугольных, придающих плоду вид звездочки. Околоцветник при раскрывании у изеня серого густо опушен короткими простыми волосками, у изеня зеленоватого опушение редкое. Вершины листочков околоцветника не сходятся. Плоды с покрывалом, у изеня серого крупнее (диаметр 6,4 мм), чем у изеня зеленоватого (5,4 мм).

Семена округло-овальные, темно-коричневые, зародыш подкожно согнутый, в центре семени находится крахмалистый перисперм. У зародыша 2, редко 3 семядоли, они пластинчатые, ланцетно-овальные, сидячие, зеленые, основания их образуют цилиндрическую трубку, защищающую почку с 6 листовыми зачатками. Гипокотиль зеленый, 2,2--2,5 мм длины. Все органы зародка крупнее у изеня серого.

Данные о всхожести семян противоречивы. Л. М. Багаева (1965) отмечала низкую всхожесть семян изеня, собранных в долине Джалаалабадской области: через 1,5 мес., после сбора — 10%, через 4—5 мес — 33—57%. По данным С. Г. Голованова и Т. Расулева (1967), а также по материалам К. К. Каминского (1972), всхожесть свежесобранных семян не превышает 10%. В опытах А. Усманалиева (Верник и др., 1977) всхожесть собранных семян изеня серого в культуре на Чартакских полях составила 70%, через 3—4 месяца — 95, через 8 мес. снизилась до 34%.

Всхожесть семян изеня зеленоватого была ниже: в 1-й месяц хранения составила 46%, на 2-й — 44, на 3-й — 40, на 4-й — 20, в 5-й увеличилась до 46%, а затем неуклонно снижалась и на 10-й снизилась 7,4%. Причина различий — разнокачественность погоды и условия сезона и другие экологические факторы. Однако все исследователи отметили наличие у изеня периода покоя продолжительностью 3—4 месяца, после чего всхожесть семян максимальна. В летние месяцы всхожесть семян снижается.

Прорастание семян изеня продолжается 20—25 дней и начинается через 5—6 дней после замачивания. Энергия прорастания низкая — 4—7, резко выраженного максимума нет. Всхожесть и скорость прорастания резко возрастают после холодной стратификации в течение 30—40 дней (Багаева, 1965).

Всхожесть семян низкая (Шамсутдинов, 1968; Нечасов, 1960; Шамсутдинов, Чалбаш, 1969). У изеня серого на Ферганских полях в среднем за 3 года она составляла 13,1%, у зеленоватого — 10,6 (Усманалиев, 1977). Это объясняется характером почвенного покрова опытного участка: тяжелые, суглинистые, бесструктурные почвы после дождей покрываются плотной коркой, непригодной для всходов коркой.

В опытах на Каракалипакском Устюрте полевая всхожесть изеня в благоприятные годы — 12—32%, в засушливые годы она незначительна (Тажимуратов, 1981).

Виргинийский период. В зависимости от погодных условий местообитания длится от 5—6 месяцев до 3—4 лет.

При позднеосеннем посеве время появления проростков определяется климатом и погодными условиями зимы и весны: в год с теплой зимой и весной в Юго-Западном Кызылкуме и на адырах Узбекистана семена изеня прорастают в I декаде марта, после длительных и холодных зим — в конце марта; на Устюрте обычно на 10 дней позже. Прорастание семян надземное, начинается с удлинения корешка и гипокотыля. Через сутки эти органы удлиняются почти в 4 раза, одновременно растут и семядоли. Через 10—12 дней после прорастания семядоли достигают максимальных размеров — 7,5 мм у изеня серого и 6,7 мм у зеленоватого. Этап проростка длится 3—5 дней. После прорастания начинается рост заложившихся еще в почке зародышевых листьев и в течение первой недели они выходят из семядолевой трубки. Семядоли рано утрачивают доминирующую роль и отмирают, но сохраняются на растении в условиях Ташкента 1—1,5 месяца, в Кызылкуме — 20—25 дней (Калягин, 1971).

Интенсивное заложение и рост первых листьев у изеня сопровождается торможением роста междоузлий, что приводит к редуцированной форме роста на ювенильном этапе.

В первый месяц после прорастания прирост побега I порядка составляет 0,6—1,0 см, в апреле стебель увеличивается до 2—2,5 см. В это время сформированы 10—12 метамеров. Первых 5—6 листьев, сформировавшихся в почке зародыша, 0,5—1 см остальные — до 2 см длины. Корень углубляется в почву до 15 см и начинает ветвиться. К середине мая высота растений составляет 4—5 см, при наличии 30—40 метамеров. К этому времени семядоли и первые листья засыхают. Увеличение длины побега I порядка происходит за счет закладки новых метамеров и интеркалярного роста междоузлий. В основании семядолей и в пазухе каждого листа по мере роста побега закладываются пазушные почки. Главный корень у ювенильных растений обильно ветвится и достигает 30 см глубины.

Иматурный этап начинается с середины мая. Пазушные почки с 5—6 по 15—20 узел от основания побега трогаются в рост образуя побеги II порядка с мезогонимным типом ветвления, формирующие структуру куста (Беспалова, 1960). У 50% растений оси II порядка развиваются при благоприятных условиях только в июне. В культуре в адырной зоне в начале июня средняя высота растений 12 см, в благоприятные годы — 20 см. Листья как и у взрослого растения, 2—2,5 см длины. На побеге I порядка формируются 5—15 боковых до 7 см длины. К концу месяца средняя длина побега I порядка составляет 22 см, в особо благоприятные годы достигает 50—70 см. Для этого возрастного состояния характерен значительный суточный прирост побегов — 7—18 мм, причем наиболее активный рост наблюдается у серого подвида (Калягин, 1971). Оси II порядка увеличиваются до

10 см, но их число в июне не возрастает, так как все пазушные побеги главной оси отрастают в мае. В июне на растениях формируются 3—10 осей II порядка. Продолжается интенсивный рост побегов, он сохраняет стержневой характер, достигая 70 см.

В пустыне и в неблагоприятные годы в адырной зоне растения в 1-й год с наступлением жарких летних дней прекращают рост при высоте 10—15 см, а на Каракалпакском Устье — при 3—4 см (Тажимуратов, 1981), теряют часть нижних листьев и уходят в летний покой в ювенильном состоянии. Осенью из пазушных почек формируются брахибласты, частично трогаются в рост и спящие почки, расположенные у основания побега I порядка.

При благоприятных условиях (в культуре) в июле большинство растений продолжает расти, достигая размеров взрослых растений. Средняя длина побега I порядка 30—35 см, II порядка — 20 см. Это растения взрослого виргинильного возрастного состояния.

Генеративный период. Продолжая моноподиальный рост, вегетативные побеги переходят в генеративные. В культуре на Ферганских оазисах в благоприятные годы 30—40% растений достигают генеративного периода в 1-й год вегетации, остальные — во 2-й. На Каракалпакском Устье растения чаще всего зацветают во 2-й год и лишь в благоприятные годы — в 1-й (Тажимуратов, 1981).

Генеративный период начинается у изеня в возрасте от 3 месяцев до 3—5 лет и продолжается в культуре до 10—15 лет в зависимости от условий выращивания и агротехники. Он может быть разделен на 3 возрастных этапа: молодые, средневозрастные и стареющие растения, которые различаются размерами и количеством генеративных побегов, количеством полноценных плодов на побеге. У изеня в генеративный период, как и у других представителей семейства, различаются побеги вегетативные, генеративные и переходные.

Вегетативные побеги нарастают в течение 1 или 2 лет, по времени образования они могут быть осенними или весенними. Рост вегетативного побега происходит обычно до июля, но в засушливые годы прекращается раньше. Для вегетативных побегов характерны короткие междоузлия (1—2 мм), апикальная почка (или ее усиление) в период покоя израстает мелкими листьями. С мая — июня первые весенние листья, расположенные в нижней части побегов, начинают высыхать и опадать. После осенних осадков из почек возобновления появляются зеленые побеги (брахибласты), обычно сохраняющиеся всю зиму.

Генеративные побеги моноциклические, их рост и формирование репродуктивных органов начинается в мае и продолжается до октября, пока в почве сохраняется доступная влага. В засушливые годы это наблюдается до начала июля. С этого же периода на-

чинается покраснение и постепенное засыхание нижних листьев на генеративных побегах.

В начале развития генеративные побеги формируют короткие междоузлия и не отличаются от вегетативных, затем рост их ускоряется, междоузлия при этом достигают 1,5—2 см и формируются соцветие в виде метелки с более или менее развитыми боковыми осями или колосовидное соцветие с прерывисто расположенными цветочными клубочками. Таким образом, в генеративных побегах можно выделить нижнюю вегетативную и верхнюю генеративную части. После созревания семян генеративная часть побега отмирает на зону удлинённых междоузлий, а вегетативная, базальная, с укороченными междоузлиями, несущая пазушные почки, остается живой и одревесневает, формируя многолетнюю часть куста, или резид (термин Нухимовского, 1968). На следующий год из расположенных на нем пазушных почек образуются как вегетативные, так и генеративные побеги.

К переходным относятся побеги со слабо развитой генеративной частью. Они также моноциклические, заканчиваются слабо развитым соцветием и, как правило, полноценных плодов на них не образуется.

В период интенсивного роста генеративных побегов и формирования репродуктивных органов рост вегетативных побегов замедляется или совсем прекращается.

Количество генеративных и вегетативных побегов определяется биологическими особенностями подвида, возрастом растений и условиями произрастания. У 6-летних растений *Kochia prostrata* subsp. *grisea* в условиях Нишанской степи вегетативных побегов развивалось до 200, генеративных — до 100, а у *K. prostrata* subsp. *viridescens* — соответственно 300 и 200.

У молодых особей образуются 1—2 генеративных побега 40—50 см длиной со слабо развитым соцветием 20—25 см длиной. В фазе цветения рост побегов прекращается.

Корневая система в этом возрастном состоянии в условиях культуры на мелкоземистых почвах достигает 2 м и относится к универсальному типу. Наибольшее количество боковых корней расположено в поверхностном горизонте почвы — 5—25 см. Главный корень с глубины 50—75 см, а иногда и выше, разветвляется на примерно равные по длине боковые корни. К концу 2-го года вегетации корни достигают 300—380 см длины, в ширину распространяются на 120—150 см. В условиях культуры в Юго-Западном Кызылдуме и в предгорьях хребта Нуратау корень 2-летних растений изеня не более 150—200 см длины (Алимжанов, 1967; Головченко, Расулев, 1967), по данным Р. Чалбаша (1962), — 200—350 см.

У средневозрастных особей в адырной зоне генеративных побегов в зависимости от погодных условий может быть 20—60 длина побега 50—100 см, а репродуктивной части — 20—40 см. В благоприятных условиях формируется метелка с большим ко

боковых побегов. В Юго-Западном Кызылкуме длина этих побегов 30—50 см, их количество 10—15. В отличие от растений у экземпляров среднего возраста рост продолжается и в фазу цветения.

В докемистых сероземах в условиях культуры корень 6-летнего изеня углубляется на 5,3 м. Диаметр основания корня 3—5 см. В природе корневая система менее глубокая — равномерно разветвлена (Бедарев, 1969).

Изюмо идущих вертикально вниз боковых корней характерны не первого яруса горизонтальных корней (в слое 0—10 см).

У формирующихся особей количество генеративных побегов, размер их (ветвей), а следовательно, количество семян уменьшается. Увеличивается количество неполноценных, не способных к размножению семян на генеративных побегах, а также число побегов бесплодного типа. Можно считать, что в посевах (без ухода) продолжительность генеративного периода составляет 15 лет.

Генеративный период. Характеризуется отсутствием генеративных побегов. Некоторые побеги и структурные оси отмирают.

Таким образом, рост изеня и формируемая им биомасса в значительной степени зависят от условий произрастания. В культуре рост изеня значительно ускоряется. По данным Бедарева (1960), в природе изень лишь на 5—6-й год достиг генеративного периода. В посевах это наблюдается на 3-й год, в зависимости от условий увлажнения.

Почки и почки

Почки подвидов по темпу формирования и строгости сходны: у *изеня* почкостроение створчатое, пластохрон чешуйчатое. В Юго-Западном Кызылкуме со второй половины июля в пазухах стеблевых листьев формируются зачатки пазушных почек. В мае в них закладываются 8—9 примордиев чешуйчатых листьев. В июне образование новых пазушных почек прекращается. В конце августа формирование листовых примордиев заканчивается. Осенью почки имеют 40—44 листа и на этом заканчивают свое формирование. Почки изеня серого 4—5 мм выходящего из листового — 5—7 мм.

Почки серого чешуйчатых листьев меньше, чем у зеленоватых. Почки различаются опушенностью листьев. Чешуйчатых почек серого подвидов развивается меньше.

Почки зеленые листья резко отличаются от листьев по размеру и дифференциации тканей. Чешуйчатые листья почек зеленых листьев, но по структуре сходны. Форма листьев почек зеленых, они хлорофиллоносные, с сетчатым жилкованием. Длина 1—4 мм, меняется от основания до верхушки оси. Они расходятся по спирали, междоузлия короткие, высота оси 5—6 мм.

Ширина листьев почек у серого изеня 0,7—1 мм, у зеленоватого — 0,5—0,7 мм. Эти листья после формирования выступают наружу, ничем не защищены. У других представителей маревых почки защищены основанием листа или наружными чешуями.

Отсутствие у почек специализированных защитных листочков объясняется тем, что в процессе эволюции исходные первичные формы развивались в мягких климатических условиях с длительным вегетационным периодом. В процессе приспособления к условиям суровой аридной зоны с длительным вегетационным периодом увеличилось количество мелких хлорофиллоносных листьев, которые хорошо защищают конус нарастания от неблагоприятных условий.

Почки изеня ветвистые, состоят из главной и боковых почек. Весной вначале отрастает главная, а затем боковые. Из главной вырастают мощные побеги, они создают скелет куста. Рост боковых почек подавляется ростом главной, хотя они и отрастают, образуя вегетативные неплодущие побеги.

Число почек на одном кусте зависит от возраста растений. 3-летнего изеня серого было насчитано 460—510, у изеня зеленоватого — 335 почек. У изеня серого на одном кусте из 450—510 почек начинали отрастать 200—240 и развивались как репродуктивные побеги, 111 побегов также начали отрастать, но остальные вегетативными. Большое число почек у основания побега остаются спящими и не трогаются в рост. Спящих почек у основания побегов изеня зеленоватого меньше (40), чем у серого (138). К концу вегетации плодоносящая часть побега отмирает до уровня спящих почек. Характерная особенность годовых побегов — размещение почек у основания 1—10 узлов примерно в 15—20 см от поверхности почвы. Максимальная высота годовых побегов — 100 см. В результате репродуктивная часть побега полностью отмирает. Жизнеспособными остаются те части побега, у которых имеются почки возобновления (Пайзиева, 1977, 1978).

Почки у изеня отрастают осенью или весной в следующем периоде вегетации, т. е. цикл развития побегов длится 2 года.

Сезонное развитие

Зимующие почки становятся видимы в мае—июне, осенью развиваются в брахибласты. После осенних дождей брахибласты трогаются в рост, но с наступлением низких зимних температур рост побегов прекращается до весны, весной наблюдается наиболее активный рост вегетативных побегов. Таким образом, изень — весенне-летне-зимнезеленое растение без периода организмического покоя.

В условиях Юго-Западного Кызылкума бутонизация начинается в конце апреля — начале мая (Калягин, 1971). Первые цветы раскрываются через 25—30 дней после начала бутонизации. За цветения растянуто на 30—40 дней. Крылья плодов формируются

II декаде сентября, полностью семена созревают в конце — начале ноября. Семена у изеня серого созревают приблизительно 12—25 дней позже (во II декаде ноября), чем у зелено-го (в конце октября). Это затрудняет механизированную уборку семян при смешанных посевах, в связи с чем подвиды рекомендуется высевать раздельно.

Вегетационный период у зеленоватого подвида немного короче (190 дней), чем у серого (220—260 дней).

Особенности анатомического строения листьев и осевых органов рода кохия давно привлекало внимание исследователей. И. Радкевич (1934) рассматривала эллиптический лист *ellipticus* как переходный от пластинчатого дорсивентрального к пальмовидному центрическому. Л. И. Липаева (1952), относя *prostrata* (L.) Schrad. к группе эуксерофитов, отмечала наличие в ее листе водоносной ткани, обладающей значительной удерживающей способностью.

prostrata — микрофилльное растение. Это свойство является способом сокращения испаряющей поверхности (Закржевский, Корovin, 1935; Василевская, 1965 б).

Полупетлистый полиморфизм вида, описанный многими авторами, наиболее четко проявляется в строении его листовых ор-

ганов. Листья очередные, сидячие, линейно-ланцетные или линейные, почти ланцетовидные, от 1,2 до 3,0 см длины в зависимости от положения на побеге и экологических условий. Первые 5—6 листьев закладываются в почке, мелкие (0,5—1,0 см длины). Основное развитие листа длится 13—18 дней и прекращается к 25-му дню. Ширина листьев варьирует от 0,5 до 2,0 см, что коррелирует с силой их опушения. Узкие листья опушены слабее (9—16 волосков на 1 мм²), широкие гуще (30—55 волосков на 1 мм²). Волоски линейные, 1—4-клеточные, с шипиками.

Форма листьев однорядная, очертания клеток прямоугольные, приближенные к квадратной. Эпидермальные клетки мелкие, на широких листьях почти одинаковые, у слабоопушенных листьев — 15 мкм высоты, толщина наружной стенки 3—4,5 мкм, у густоопушенных крупнее — 24—27 мкм, толщина наружной стенки — 0,6 мкм.

Устьица амфистоматические, на адаксиальной стороне устьиц больше, а устьичный индекс выше, чем на абаксиальной.

Плотность опушения, число и размеры устьиц и эпидермальных клеток находится в тесной корреляции: чем гуще опушение, тем меньше эпидермальных клеток и устьиц на 1 мм² площади листа.

Устьица на 30% аномоцитный и лишь 1% составляют парациклические устьица с одной побочной клеткой. Устьица мелкие, ок-

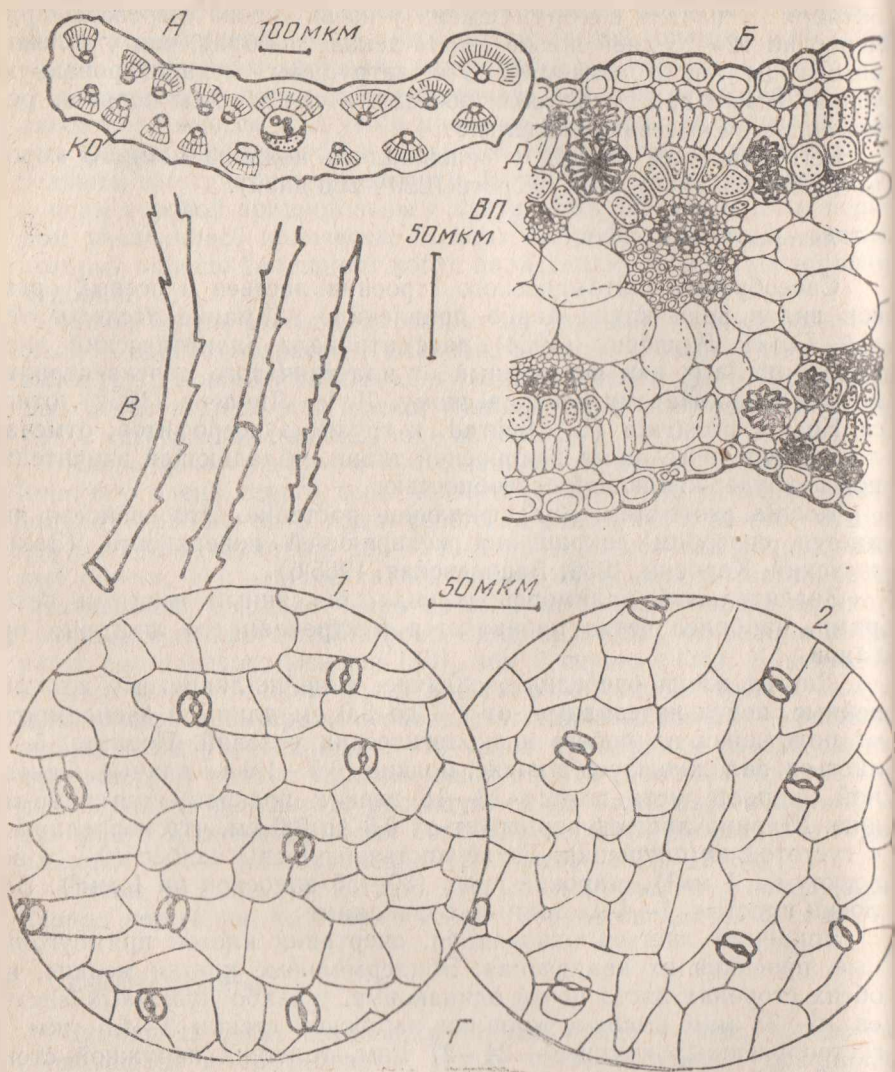
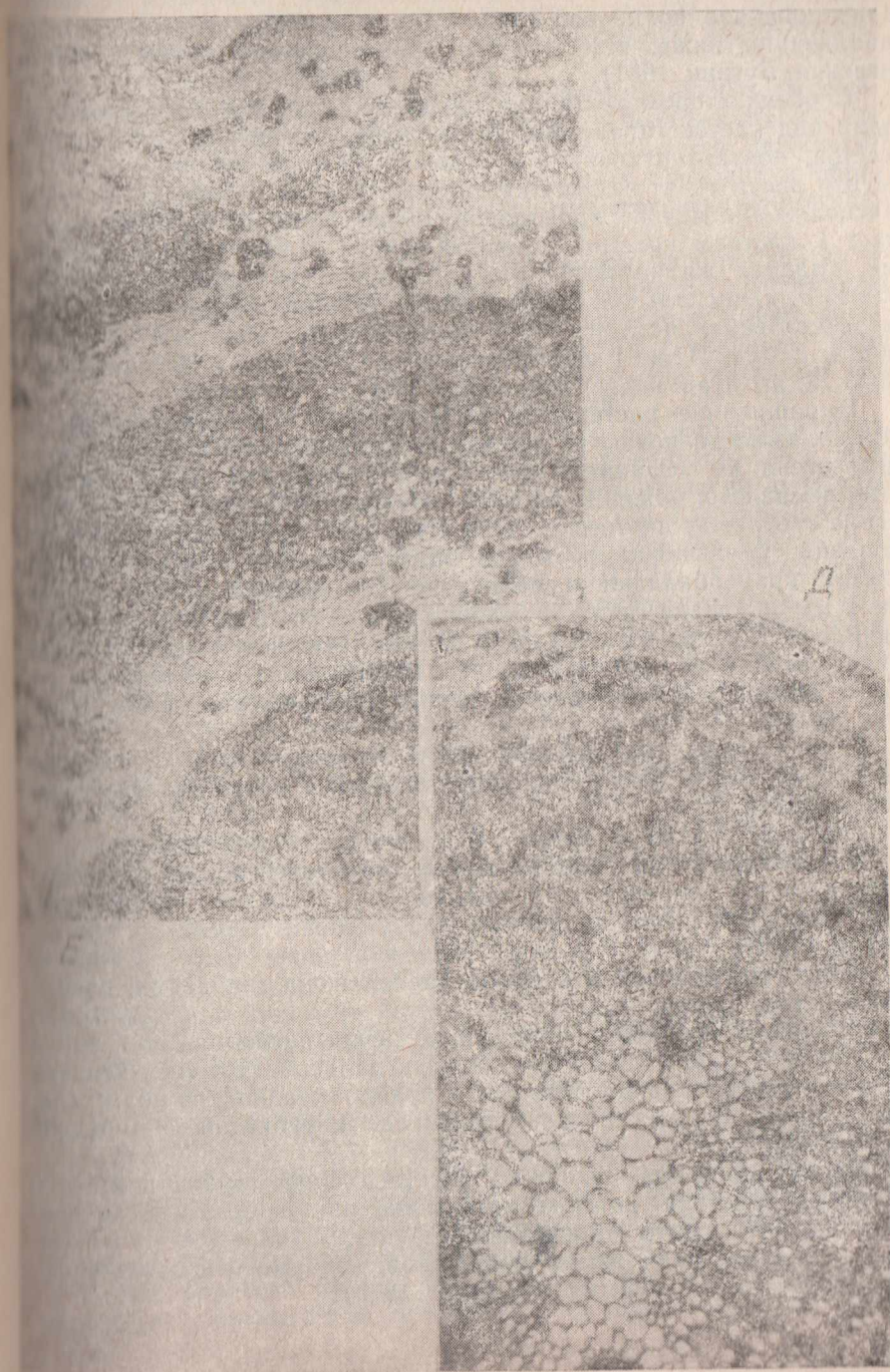


Рис. 3. Анатомическое строение вегетативных органов *Kochia prostrata* (L.) Schrad.

А — поперечный срез листа, Б — деталь среза, В — волосок листа, Г — эпидермис листа (1 — верхняя, 2 — нижняя), Д — поперечный срез генеративного годичного побега в конце вегетации, Е — основание корня ветвящегося растения в конце первого года вегетации.
ВП — водоносная паренхима, КО — крап-обкладка, Д — друза.

руглые, непогруженные или слабопогруженные. М. Г. Дадашева (1963) отмечала у *K. prostrata* в условиях Азербайджана погруженность устьиц.



Мезофилл листьев краин-изопалисадный, относится к специализированной крацевой группе типов, однако уровень его специализации ниже, чем в центрических листьях солянок (Василевская, Бутник, 1981).

С обеих сторон листа под однорядной эпидермой расположен один ряд клеток гиподермы, затем прерывистый ряд палисадных клеток, контактирующих с клетками крацобкладки (рис. 3А). Центр листа занят водоносной паренхимой, по периферии которой расположены мелкие проводящие пучки. Ксилема пучков примыкает к клеткам крацобкладки, флоэма — к водоносной паренхиме. Главная жилка погружена в водоносную паренхиму, но тяготеет к адаксиальной стороне листа. Флоэма главной жилки по мере старения листа у сильноопушенного подвида (*K. prostrata* subsp. *grisea* P. G. et.) одревесневает сильнее, чем у слабоопушенного (*K. prostrata* subsp. *virescens* P. G. et.).

Выращивание растений в вегетационных сосудах при 50 и 20% влажности почвы от полной ее влагоемкости выявило реакцию изеня на дефицит влаги. Недостаток влаги (20% влажности) вызвал торможение роста и ветвления растений, раннее опадение стеблевых листьев побегов I порядка до 15—19 узла от основания, уменьшение размеров эпидермальных клеток, устьиц, клеток крацобкладки и палисадной паренхимы. Число устьиц на 1 мм² площади листа и боковых жилок в листе при этом увеличилось. Степень палисадности клеток (отношение высоты к ширине клеток) не изменилось, что подтверждает независимость этого признака от влажности почвы (Василевская, 1965а, Бутник, 1977).

Реакция изеня на дефицит влаги по сравнению с терескеном выражена менее резко, что свидетельствует о его большей ксерофильности.

Листовые следы у изеня однолакунные, однопучковые.

Начальные этапы формирования структуры осевых органов определяются степенью подготовленности зародыша к прорастанию. Зародыш изеня полностью сформирован. Семядоли его зеленые, пластинчатые, с краин-дорсивентральным типом мезофилла. Под адаксиальной эпидермой расположена гиподерма, прерывистый ряд палисадных клеток, контактирующих с крацобкладкой. Главный и боковые проводящие пучки расположены в одной плоскости в центре семядоли. С адаксиальной стороны ксилема пучков у проростков контактирует с крацобкладкой, на абаксиальной стороне флоэма пучков примыкает к губчатой 4—6-рядной паренхиме.

Почка зародыша находится в семядольной трубке и несет 6 листовых зачатков, которые интенсивно растут сразу после прорастания. Их следы определяют структуру эпикотилия и гипокотилия с первых дней жизни проростков, которые относятся к фолларному типу развития (Бутник, 1979).

Стебель побега I порядка ювенильного одномесечного растения имеет пучковое строение центрального цилиндра и первичную пору из гомогенной коровой паренхимы, опушенную многочисленными курчавыми волосками.

В 1,5-месячном возрасте при 10—15 сформированных метамерах в 6—8 первичных проводящих пучках основания стебля побега I порядка функционирует камбий, закладывается межпучковый камбий, совокупная деятельность которых приводит к образованию сплошного камбиального кольца, работающего по обычному для двудольных типу — биполярно.

Стадия кольцевого центрального цилиндра стебля длится у растения до начала ветвления, то есть вступления в имматурный этап развития. Годичные побеги до конца вегетации имеют кольцевое строение центрального цилиндра и первичную кору (рис. 3, Д). Феллоген закладывается небольшими участками под эпидермой в зоне рубчика опадающих листьев.

Веточные следы стимулируют заложение по периферии центрального цилиндра меристематической камбиеродной зоны, продуцирующей промежуточную паренхиму и периодически дуги камбия. Камбии работают в течение ряда лет (до 10—15) одновременно с центральным камбиальным кругом, образуя вместе с их производными древесно-лубяные зоны (ДЛЗ), что отмечала Н. А. Поваляева (1965). В ксилеме центрального круга и ДЛЗ развиты 1—2-рядные радиальные лучи и видны годичные слои. Тип поликамбиального вторичного утолщения с длительно функционирующим кольцевым камбием и сукцессивными камбиями в виде обширных дуг, паренхимной промежуточной тканью мы называем паренхимно-дуговым типом (рис. 3, Е).

Длительность функционирования камбия определяется интенсивностью морфогенеза растений: ускоренное прохождение фаз онтоморфогенеза, наблюдаемое в культуре, стимулирует заложение многих камбиальных дуг, но при этом сокращается срок их активности.

Первичное диархное строение корня сменяется в процессе онтогенеза структурой типа протостели и затем, с началом ветвления побега, — поликамбиальным строением паренхимно-дугового типа.

Заложение меристематической камбиеродной зоны начинается в области корневой шейки, начало деятельности сукцессивных камбиев коррелирует с заложением феллогена. Ветвление корня на образование и активность камбия не влияет.

Дефицит влаги (20% влажности) вызвал уменьшение толщины коры стебля, увеличение просветов сосудов, толщины стенок клеток либриформа и объема сердцевины, торможение деятельности меристематической камбиеродной зоны, что выразилось в заложении меньшего числа рядов ДЛЗ.

Таким образом, листья растения несут черты специализации структуры. Присутствие кранцобкладки свидетельствует о на-

личии более адаптированного к аридным условиям типа фотосинтеза — C_4 . Регуляция испарения в условиях водного стресса осуществляется в пределах вида разными путями: сокращением испаряющей поверхности пластинки листа и некоторым усилением суккулентности тканей (*K. prostrata* ssp. *virescens*), либо увеличением густоты опушения и склерификации жилок листа (*K. prostrata* ssp. *grisea*), что в обоих случаях сочетается с летней листопадностью.

Осевым органам изеня присуще длительное сохранение обычного для двудольных кольцевого строения центрального цилиндра и первичной коры, а с возрастом — усиление паренхиматизации за счет промежуточной паренхимы, продуцируемой меристематической камбиеродной зоной.

Цветение, эмбриология

Репродуктивные органы закладываются на главном стебле и боковых генеративных побегах II порядка, отличающихся от вегетативных удлинненными междоузлиями.

Цветки обоеполые, 5-членные, по 2—8 собраны в клубочки, которые расположены на соцветиях — колосе или метелке. Число бутонов в клубочке бывает различным: во влажные годы их насчитывается до 10 и более. При этом цветки закладываются до осени так, что в одном клубочке могут быть сформированные плоды, набухающие завязи, цветущие цветки и бутоны. В самых молодых бутонах с зачатками листочков околоцветника, имеются 5 меристематических бугорков тычинок, через 6—8 дней тычинки дифференцируются на пыльники и короткую тычиночную нить.

Стенка молодого микроспорангия, содержащего вторичный археспорий, состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума. Эпидермальные клетки слегка вытянуты вдоль большой оси пыльника; эндотеций состоит из удлинненных вакуолизированных клеток с менее крупными, чем у эпидермиса ядрами; фиброзные утолщения появляются к периоду распада тетрад и освобождения микроспор. Средний слой вначале не отличается от клеток фиброзного слоя и эпидермиса, к концу редукционного деления сплющивается и дегенерирует. К моменту образования тетрад микроспор этот слой полностью исчезает.

Клетки тапетума вначале одноядерные, к профазе в микроспороцитах становятся двухъядерными; редко в некоторых клетках ядра не делятся и тапетум остается одноядерным. Наибольшего развития клетки тапетума достигают к метафазе I редукционного деления материнских клеток микроспор. Тапетум секреторного типа. К концу мейоза в микроспороцитах начинается отмирание тапетума, выражающееся в том, что ядра становятся Фельген — положительными, в плазме появляются вакуоли (Ка-

лягин, 1974). К моменту образования одноядерных микроспор клетки тапетума теряют правильные очертания, стенки лизуют и интенсивно красятся. На стадии двухклеточной пыльцы тапетум исчезает.

Клетки вторичного археспория делятся митотически, в пыльнике они многорядные. Затем клетки округляются и, вступая в профазу редукционного деления, становятся материнскими клетками микроспор. Профаза — наиболее продолжительная стадия мейоза, проходит одновременно во всех микроспороцитах. В диакinesis число бивалентов равно 8. Образование микроспор идет по симультанному типу. Тетрады тетраэдрические и изобилатеральные, их можно видеть в одном гнезде пыльника. В молодом пыльцевом зерне проходит митоз, формируются вегетативная и генеративная клетки. Спермии серповидной формы, 5—7 мкм, образуются в пыльцевом зерне. Зрелая трехклеточная пыльца 30—32 мкм, сферическая, с многочисленными порами.

В ходе формирования пыльцы отмечены нарушения в процессе микроспорогенеза. Так, в телофазе первого и второго делений мейоза наблюдаются ацентрические фрагменты хромосом; вследствие нарушений в мейозе II образуются не тетрады, а диады, триады микроспор или пентады с четырьмя одинаковыми ядрами и одним микронуклеусом. Подобные нарушения чаще встречаются в засушливые годы, что коррелирует с меньшей выполненностью зрелой пыльцы. Однако в благоприятные годы пыльца изеня на 90% фертильна.

В посевах в Юго-Западном Кызылкуме встречаются растения изеня, у которых 60% цветков с недоразвитыми тычинками из-за нарушений в образовании тапетума (Калягин, 1974).

В завязи обоеполого цветка изеня закладывается одна семязачаток, в нуклеусе дифференцируются 6—8 археспориальных клеток, отличающихся от других более крупными размерами. В период обособления археспория семязачаток, выносящая семязачаток и верхнюю часть завязи, удлиняется. В это время в семязачатке формируются внутренний и наружный интегументы. В результате роста и изгиба семязачатка, семязачаток, поворачиваясь на 90° вокруг оси, занимает горизонтальное положение, обеспечивая в будущем горизонтальное положение зародыша в семени. Одна или две археспориальные клетки становятся мегаспороцитами и в поздней профазе резко выделяются среди окружающих клеток крупными размерами, удлинённой формой. Эта стадия в развитии семязачатка встречается в бутоне в подфазе буроватых рылец. К моменту формирования тетрады мегаспор у изеня в семязачатке внутренние интегументы смыкаются. Материнской клеткой зародышевого мешка становится халазальная мегаспора. Зародышевый мешок формируется по Polygonum-типу. В зрелом зародышевом мешке имеется яйцеклетка, две синергиды, антиподальный комплекс и центральная клетка с двумя сближенными полириями

ядрами. Антиподы дегенерируют ко дню цветения, полярные ядра сливаются перед оплодотворением.

Через 5 дней после заложения бугорка цветка, в нем имеются пыльники, пестик, начавший дифференцироваться на завязь и столбик. Через 10 дней формируется околоцветник, подрастают пыльники, затем выдвигается зеленое двух- или трехлопастное рыльце, покрытое железистыми волосками. Рыльце 10—12 дней остается зеленым, затем буреет и к периоду выбрасывания пыльников становится бурым. Таким образом, в развитии цветка выделяются период бутонизации (от заложения бутона до появления рылец) и период цветения (от появления рылец до распускания пыльников), подразделяющийся на пестичную фазу с подфазами зеленых, буроватых и бурых рылец и тычиночную фазу распускания пыльниками пыльцы.

Период от появления рылец до выброса пыльников назван «женской» или «пестичной подфазой» (Беспалова, 1960), продолжительность его зависит от сроков заложения бутона в клубнике и соцветии.

Изень относится к растениям с раннеутренним типом цветения, однако в прохладные дни цветки раскрываются к 11 ч. Среди растений изень бывают раннецветущие (с первой половины июля до конца августа) и поздноцветущие экземпляры (с 1 декады августа до середины сентября).

Кроме обоеполых цветков отмечено наличие функционально мужских и функционально женских цветков. Их соотношение зависит от климатических условий года, возраста растений и места формирования на генеративном побеге. В начале цветения из-за вызывания семян низкое из-за наличия функционально мужских цветков, в которых недоразвита женская генеративная сфера. В период массового цветения происходит наилучшее завязывание семян, к концу цветения завязывание слабое из-за наличия функционально женских цветков, в которых недоразвиты пыльники (Калягин, 1974). Следовательно, изень — однодомное растение, имеющее на одном побеге три типа цветков, среди них 70—80% обоеполых, за счет которых, в основном, образуются полноценные семена.

Цветение цветка зависит от температуры воздуха: чем она выше, тем быстрее раскрывается цветок. В жаркие дни от раскрытия цветка до выпрямления тычиночных нитей проходит 1—1,5 ч, в прохладные — 2,5—4. После раскрытия цветка быстро растут тычиночные нити, выносящие пыльники за пределы околоцветника. В день выбрасывания тычинок и пыления пыльников в семязачатке имеется зигота или двух-трехклеточный проэмбрио и несколько ядер эндосперма, что свидетельствует об опылении цветком пылью. На 5-й день образуется 8—10-клеточный одорядный подвесок. На 7-й день в результате деления апикальной клетки зародыш становится многоклеточным, шарообразной фор-

содержит хлорофилл и, следовательно, относится к группе хлорофитов (Яковлев, Жукова, 1973).

На 25-й день у зародыша дифференцируются семядоли и через 35 дней после цветения на околоцветнике образуются крылья, через 10—15 дней зачатки достигают максимальной величины. Через 2 мес. после цветения, хотя плод биологически сформирован, зародыш продолжает расти, его развитие заканчивается еще через 2,5 месяца. Поэтому ранняя сборка семян является одной из причин низкой всхожести. Также закладываются плоды, тем короче период их созревания. При осеннем завязывании у семян формируются крылья, зародыш остается недоразвитым. Степень сформированности в одном клубочке различна: ко времени образования первого, второй может иметь зачатки крыльев, а третий их не имеет. Однако в клубочке плоды часто развиваются синхронно и одновременно достигают состояния сформированности. Основной тканью семян является перисперм. У изеня около 60% семян формируется в верхнем ярусе куста, около 10% — в среднем и около 10% — в нижнем. Наиболее рациональным является сбор с верхнего и среднего яруса куста, где формируются полноценные семена.

Физиологические особенности

Фотосинтез

Симбиотическая деятельность двух подвигов изеня изучена в пригородной зоне под Ташкентом (Захарьянц и др., 1971 а, б; Шабаева и др., 1977; Фазылова, 1981 а) и в пустынной зоне Северного Приаралья (Шабаева, 1981).

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у изеня выше, чем у пустынных видов из семейства Маревых (исключая *Halimolobos*) в фазе цветения в течение дня у изеня зеленоватого составляет около 34 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$, у серого — 31, в пригородной зоне Ташкента в среднем за день в фазе цветения — 26—27. При сравнении потенциальной величины интенсивности фотосинтеза со средней реально фиксируемой видно, что реализация потенциальных возможностей фотосинтеза в естественных условиях в период цветения достигает примерно 80%. Тип кривых суточного изменения величины интенсивности фотосинтеза двух подвигов изеня одновершинный независимо от фазы развития. Максимальная величина фотосинтеза отмечается в полуденное время. В течение вегетации фотосинтез у изеня мало изменяется. Максимальная интенсивность у зеленоватого отмечается в фазе цветения, у серого — в фазе цветения. К концу вегетации интенсивность фотосинтеза ослабляется.

Суточная продуктивность, т. е. усвоение углекислого газа в течение дня, у изеня зеленоватого равна 444 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$,

у изеня серого — 336. Чистая продуктивность фотосинтеза у изеня зеленоватого 0,1—2 г сухого вещества на одно растение в сутки, у серого — 0,1—3 г. С возрастом продуктивность фотосинтеза у изеня увеличивается, что обусловлено общим его развитием, накоплением органической массы, тесно связанной с размерами ассимилирующей поверхности. Минеральное питание и оптимальное увлажнение повышают продуктивность фотосинтеза.

Изеня фотосинтезирует уже при 5°, с повышением температуры активность процесса увеличивается. Зона температурного оптимума фотосинтеза у обоих подвигов изеня широкая — 15—40°. Существенной разницы во влиянии температуры на фотосинтез у подвигов не отмечается. При 40° фотосинтез снижается на 75% от максимальной величины, при 45° изеня практически перестает ассимилировать.

По жаростойкости изеня уступает другим представителям семейства Маревых. Низкие температуры фотосинтетический порог выносит лучше. Этим, возможно, и объясняется распространение изеня в полупустыне.

Насыщающая концентрация углекислоты фотосинтеза для обоих подвигов при освещенности 30 тыс. лк и температуре 30°C составляет 0,17%.

Систовое насыщение у зеленоватого изеня — 60—70 тыс. лк, у серого — 50—60 тыс. лк.

Дефицит влаги в почве (20% ПВП) снижает фотосинтетическую способность растений, выращенных в благоприятных условиях дообеспеченности (50% от ПВП): у изеня серого — на 25—30%, у изеня зеленоватого — до 50%. Подсушивание серого изеня в корню (вегетационные опыты) в течение 6 суток до состояния увядания приводит к снижению интенсивности фотосинтеза на 82%. После возобновления полива интенсивность фотосинтеза изеня серого восстанавливается на 82%. Последствие высокой температуры на фотосинтетическую способность показывает, что 50% снижение (температурный порог) фотосинтеза у изеня серого подвида отмечается при 40° независимо от фона увлажнения почвы, у изеня зеленоватого — около 45°. Видимо, изеня зеленоватый более устойчив к повышенной температуре. После перегрева (50°) восстановительная способность у изеня серого лучше, чем у изеня зеленоватого.

Пигменты

Экологию зеленых и желтых пигментов у изеня изучали многие авторы (Наабер, 1970, 1975; Рахимов, 1970, 1971; Захарьяни и др., 1971а, б; Таджисва, 1975, 1977; Рахимов, Таджисва, 1981; Шаднова, 1981).

Листья изеня серого и зеленоватого, выращенных в условиях экспериментального участка в Ташкенте, содержат хлорофиллы

растения (апрель) соответственно 0,89 и 1,28 мг/г сырой массы. В течение вегетации его количество сначала увеличивается до максимума в фазе бутонизации — цветения (у серого — 6,26 мг/г сухой массы и 6,26 мг/г сырой массы; у зеленоватого — соответственно 2,68 и 7,07), а затем резко снижается — почвенный дефицит (Захарьянц и др., 1971 а, б). Максимальное содержание хлорофилла у изеня серого, произрастающего в условиях Северного Приаралья, 8,0 мг/г сухой массы, у зеленоватого — 7,7 мг/г (Шабанова, 1981). Хлорофилл синтезируется больше у подвидов первого года (Захарьянц и др., 1971 а, б; Рахимов, 1971; Рахимова, 1981). Растения второго и третьего года вегетации содержат больше зеленого пигмента, чем первого года (Захарьянц и др., 1971 а, б).

Содержание хлорофиллов *a* и *b* по средним максимальным и многолетним значениям у изеней серого и зеленоватого Северного Приаралья (Шабанова, 1981) составляет соответственно 6,6 и 5,9; 3,4 и 2,3.

Прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса у обоих изеней высокая и часть лабильного пигмента не превышает 20%. Сравнивая с другими видами из семейства Маревых этот вид по лабильности величины прочности, что, возможно, обусловлено относительно высокую потенциальную и наблюдаемую в них интенсивность фотосинтеза.

Максимальное содержание каротиноидов (каротин, лютеин, ксантофилл) у обоих подвидов изеня в условиях Северного Приаралья достигает 0,56—0,59 мг/г сырой массы. Процент отдельных каротиноидов в их сумме выравнен (Шабанова, 1981).

Дефицит влаги в почве (20% от ПВ) содержание хлорофиллов снижает несколько сильнее, чем каротиноидов; при этом относительное содержание желтых пигментов увеличивается. Нарушение водного баланса отражается на прочности хлорофилла лабильной формы хлорофилла в летний период, когда содержание лабильной формы хлорофилла в летний период значительно увеличивается (Наабер, 1975).

У растений, выращенных в условиях вегетационного эксперимента с различной влажностью почвы, уменьшается количество хлорофилла *a*. Хлорофилл *b* и каротиноиды более термостойкие. Температура до 40° увеличивает прочность ХБЛК у изеней. Прочность изеня независимо от условий увлажнения почвы. Растения, выращенные в условиях дефицита влаги в почве, их прочность сохраняется в зоне 40—50°, тогда как при избыточной влажности постепенно ослабляется. Резкое ослабление прочности ХБЛК наблюдается при температуре 55° (Таджибаева, 1977; Рахимов, Таджиева, 1981).

Таким образом, изень характеризуется высокой терморезистентностью. Растения, выращенные в условиях дефицита влаги (20% от ПВ), видимо, более адаптированы к высокой температуре, чем выросшие при благоприятных условиях увлажнения (100% от ПВП).

Дыхание двух подвидов изеня изучали у растений, выращенных в условиях Приташкентских адыров (Захарьянц и др., 1971 а, б, 1977).

Дыхательная способность изеня в фазе цветения невысокая — 460–480 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

В фазе отрастания оба подвида в однолетнем возрасте имеют одинаковый ход дыхания с наибольшей интенсивностью в утренние часы, а двух- и трехлетнего возраста — в дневные и вечерние часы (Захарьянц и др., 1971 б). В фазе цветения оба подвида независимо от возраста имеют максимум интенсивности дыхания в 13–16 ч. Таким образом, не прослеживается строгой зависимости этого процесса от температуры — максимум интенсивности дыхания не всегда совпадает с периодом наиболее высоких дневных температур. При сравнении суточных изменений дыхания изеня с дневным ходом фотосинтеза не выявлено какой-либо закономерности. Суточный ход дыхания, по-видимому, определяется не одним фактором, например, температурой, а комплексом условий и внутренними причинами.

В характере кривых вегетационных изменений дыхания у двух подвидов изеня имеются некоторые различия (Захарьянц и др., 1971 а, б). У изеня серого по мере развития дыхательная способность изменяется мало — от 550 мм³ O₂ в фазу отрастания до 490 в фазу плодообразования. У изеня зеленоватого дыхание достигает максимума в фазе отрастания (730 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час) и в этот период имеет более или менее ровный ход (730–660 мм³ O₂). В фазе цветения и плодообразования дыхание несколько снижено (430 мм³ O₂). Для изеня зеленоватого в фазе отрастания характерно более высокое дыхание, чем для изеня серого. Высокое дыхание изеня зеленоватого в период отрастания по сравнению с изенем серым можно, видимо, объяснить разным ритмом развития. По Л. М. Багаевой (1966), вегетация изеня зеленоватого начинается на 15–20 дней раньше, чем серого. Для ранневегетирующих пустынных растений характерно более высокое дыхание, чем для поздневегетирующих (Александрова, 1965; Захарьянц и др., 1971 б). Изень зеленоватый, видимо, поэтому имеет более интенсивное дыхание.

В листьях обоих подвидов в течение всего периода вегетации сохраняется большое количество воды. У изеня серого в фазе отрастания содержится 75% воды, плодообразования — 59, у изеня зеленоватого — соответственно 73 и 56. К концу вегетации количество воды в листьях уменьшается, при этом дыхание ослабляется.

По критической температуре дыхания изень зеленоватый характеризуется меньшей стойкостью дыхательной системы к температурным воздействиям по сравнению с изенем серым. По мере развития растения увеличивается стойкость дыхательной системы

Высокой температуре, при этом у изеня серого — до фазы цветения, у изеня зеленоватого наибольшая величина критической температуры отмечена в фазу цветения (50—52°). Для изеня серого в период отрастания критическая температура — 47°, в фазе цветения — 53, плодообразования — 54, для изеня зеленоватого — соответственно 45—47, 50—52 и 45—50. В отношении критической температуры можно судить о жаростойкости растений — изень серый более жаростоек, чем зеленоватый. При изучении последствий высокой температуры на дыхательную систему выявлена большая стойкость дыхательной системы изеня серого к температурным воздействиям: резкое снижение интенсивности дыхания у изеня зеленоватого прослеживается после воздействия 40°, у изеня серого — 50°. Разный режим влажности почвы (20 и 50% от ПВП) не сказывается на термоустойчивости дыхательной системы изеня зеленоватого. У изеня серого noticeably большая устойчивость наблюдается у растений при влажности 20% от ПВП и это находит выражение в меньшей интенсивности дыхания. Так, после 2 ч прогревания у растений с фона 50% от ПВП дыхание по отношению к контролю составило 23%, а с фона 20% от ПВП — 42—59%. Изучение термоустойчивости клеток в условиях водного дефицита проводили и другие исследователи (Завадская, Шухтина, 1964, 1971, 1974; Varwood, 1964).

Значительная способность растений, выращенных при дефиците влаги в почве (20% от ПВ), на протяжении почти всего периода вегетации ниже, чем у растений, выращенных при 50% влажности от ПВП (дыхание ослаблено на 10—20%). Дыхательная система изеня серого более подвержена действию обезвоживающего фактора. Так, в июне у растений с фона 20% по ПВП при 7 часовом подсушивании листьев потеря воды у изеня зеленоватого составила 26%, дыхание при этом практически не изменилось (107% по отношению к контролю), у изеня серого при этом 23% и лишь дыхание ослабло на 38%.

Изень зеленоватый характеризуется более слабой водостойкостью способностью, чем изень серый, но при этом реакция на обезвоживание у него меньше выражена. По реакции растений на обезвоживание можно говорить о том, что изень серый более подвержен действию обезвоживания. Это подтверждается также по выявлению репарационной способности дыхания (Завадская и др., 1977). Изень серый, выращенный в вегетационных сосудах при влажности почвы 50% от ПВ, подвергали завялыванию в течение 6 суток, в результате количество воды в листьях уменьшилось на 23%, дыхание ослабилось на 18%. После возобновления полива в течение 3 суток дыхание осталось ослабленным (81% по отношению к контролю), хотя количество воды достигло первоначального уровня. 8-суточный полив не привел к восстановлению дыхания, напротив, дыхание стало еще более ослабленным, составив 60% от контроля (растения, не подвергнутые

завяданию). Видимо, завядание вызвало необратимые повреждения дыхательной системы.

Таким образом, изень серый характеризуется большей жаростойкостью, а изень зеленоватый — засухоустойчивостью.

Водный режим

Водный режим изеня изучали в окрестности Тбилиси Н. А. Мамсимова и Т. Ю. Ломинадзе (1916), на черных землях Ставрополья — Д. И. Колпиков (1956, 1957), на Приташкентских землях — Ю. С. Григорьев и Н. С. Запрометова (1966), в горной полупустыне Карнабчуль — З. Ш. Шамсутдинов (1963, 1975), в Р. Чалбаш (1965), в предгорьях Нуратау — Т. Рахимова (1968), в Ишианских степях — Л. Е. Багаева (1970), на адырах Ферганской долины — Т. Рахимова, Н. Мухитдинов (1977, 1978), в Юго-Западном Кызылкуме — Д. Майсаров (1972), в горной зоне Киргизии — Г. А. Баян (1972), в Южном Прибалхании — С. Есенова (1975) и др.

Содержание воды в среднем за день в побегах изеня серого в условиях Чартакских адыров Ферганской долины колебалось в год от 80 до 69% (максимальные величины отмечены весной). Наименьшая за сезон оводненность наблюдается в сентябре — 47,5—36,1%. Резкое снижение количества воды происходит в июне, что связано с понижением запасов почвенной влаги, приводящее к засыханию части листьев.

В засушливом году в фазе роста вегетативных побегов у изеня в апреле в утренние часы содержалось 78,1—77,2% воды, к 14—16 ч оно снизилось до 76,9—72,7, к вечеру наблюдалось увеличение. В мае в фазе бутонизации дневное колебание количества воды в побегах составляло 66,0—59,1%. В начале цветения (первая половина июня) оно понижалось до 56,1—53,1%, в июле — до 51,7—49,4%. Наименьшие показатели оводненности наблюдались в сентябре в фазе плодоношения — 51,8—45,7%. Во влажном году оводненность побегов изеня в течение дня в фазе роста вегетативных побегов (апрель — май) составляла 75,3—66,7%, в начале бутонизации (июнь) — 73,9—57,1, в конце — 57,9—48,0, в фазе массового цветения (июль — август) — 52,3—41,7, плодоношения (август — сентябрь) — 52,2—39,3, т. е. во влажном году дневные колебания оводненности выражены сильнее. В среднем по метеорологическим условиям году уровень оводненности побегов изеня был промежуточным между сухим и влажным годами. Характер сезонных изменений содержания воды в побегах сохранялся: резкое уменьшение происходило в июне — в фазу бутонизации (от 60,3 до 50,3%), минимальное количество и наибольший дневной диапазон, превышающий 20%, отмечены в фазу плодоношения.

Таким образом, за сезон оводненность изеня уменьшается на 25,9—43,8%. Содержание воды в среднем за день колеблется

до 30,1%. Анализ статистических данных за 1971—1974 гг. показывает, что среднее содержание воды в ассимиляционных побегах ивняка колеблется от $72,5 \pm 3,11$ в апреле до $44,8 \pm 1,1$ в сентябре. Наиболее типично содержание воды от 50 до 60% наблюдается в 33,9% случаев определений за 4 года: влажное — 50% — в 24,8% определений, 60—70% — в 20,7% определений (Мухомедов, 1980).

Содержание воды в листьях зеленоватого подвидов ивняка, выращенного в Юго-Западном Кызылкуме, по многолетним данным, остается в течение вегетации в среднем за день от 80,3 до 84,1% (Мухомедов, 1978). В условиях Чустских адыров Ферганской долины (1978—1979 гг.) в июне оводненность ассимиляционных побегов снижается до 38,7% у зеленоватого и до 42,6% у серого подвидов при 70% засохших листьев у зеленоватого подвидов и 46% у серого.

Водный дефицит. В побегах ивняка в условиях Чартаковского водохранилища составляет от 3,0% в апреле до 22% в августе. Величины потерь в полученным в условиях Карнабчуля (Чалбаш, 1965; Мухомедов, 1975) и горной зоны Киргизии (Балян, 1972). В засушливых условиях (Нишанская степь) (Багаева, 1970) водный дефицит ивняка в культуре составляет 45,3%. Водный дефицит у ивняка зеленоватого в искусственных фитоценозах (песчаные борозды) Юго-Западного Кызылкума находится в диапазоне от 1,4 до 23,1% весной и от 20,9 до 34,2% летом.

Интенсивность транспирации. В засушливом году была максимальной в апреле — в фазе роста вегетативных побегов. Дневная транспирация имеет пики в 12 ч ($1380 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$) и 16 ч ($1320 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$). В апреле и в мае кривые одновершинные, с максимумом в 12 ч ($960 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$). В июне интенсивность транспирации резко снижается, не превышая $360\text{--}420 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$. В это же время увеличивается оводненность побегов. В июле, августе и сентябре интенсивность транспирации повышается до $600 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$, что связано с преобладанием на растении листьев летней генерации, сформировавшихся в июне. Во влажном году в апреле в дневные часы транспирации первый пик отмечен в 10 ч ($1100 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$), второй — в 14 ($984 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$). В июне, июле и августе интенсивность транспирации достигает $780\text{--}900 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$, дневные изменения становятся более резкими, на кривых отмечается 4—5 пиков. В сентябре характерно снижение интенсивности транспирации — от $80 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$ и дневные колебания менее значительны.

Ветеринарные относительной влажности воздуха, которое происходит под влиянием ветра, заметно влияет на транспирацию ивняка. При усилении ветра до 4 м/с транспирация резко возрастает. При падении с минимальными показателями относительной влажности воздуха. Сходный характер транспирации наблюдался и в других метеорологических условиях. В апреле и первой половине мая она колебалась в течение дня соответственно от $180 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$ и от 180 до $1150 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$. В это время устьица

в течение всего дня были широко открыты. В конце мая транспирация несколько снизилась, максимум составил 760 мг/г·ч, в июне — 880 мг/г·ч, при этом устьица были приоткрыты. В августе транспирация возросла от 150 мг/г·ч утром до 1000 в 13 ч, к вечеру транспирация уменьшилась, устьица были полуоткрыты. В августе и сентябре наблюдалась четкая связь между транспирацией и степенью открытости устьиц. Данные по интенсивности транспирации изеня в других географических районах произрастания близки к полученным в условиях Карнабчуля, в остальных районах — значительно выше.

Район	Интенсивность транспирации	Осмотич. давл., атм	Автор
Приташкентские адыры	180—1260	8—26	Ю. С. Григорьев, 1966 Н. С. Запромостов, 1966
Предгорье			
Нуратау	360—1860	21,0	Т. Рахимова, 1966
Юго-Западный Кызылкум	261—959	—	Д. Майсаров, 1966
Горная зона Киргизии	597—1577	—	Г. А. Балин, 1966
Горная полупустыня			З. И. Шамсутдинов, 1963, 1975
Карнабчуль	234—675	45—48	1963, 1975
Южное Прибалхашье	3190—5120	—	С. Есенова, 1966
			Т. Рахимова, 1966
Чартакские адыры	227—648	6—65	Мухитдинов, 1978
Нишанская степь	—	9—55	А. Е. Багаев, 1978

Фактическая транспирация изеня зеленоватого, выращенного в условиях Юго-Западного Кызылкума, весной достигает 450 мг/г·ч, летом сокращается до 180. Потенциальная транспирация изменяется от 300 до 3500 мг/г·ч. Величина относительной транспирации весной составляет от 0,30 до 0,74, летом — от 0,1 до 0,32 (Эсанкулов, 1978).

В условиях Чустских адыров (Ферганская долина) интенсивность транспирации у изеня зеленоватого в сентябре по сравнению с апрелем уменьшилась в 5 раз, у серого — в 3,5.

Осмотическое давление клеточного сока у изеня в засушливом году нарастало от 7 атм весной до 52 в июне, что связано с уменьшением влажности почвы от 6,2% в апреле до 3,7 в мае. В июле и августе осмотическое давление снизилось до 10—40 атм в связи с отрастанием листьев новой генерации. В сентябре, когда влажность почвы достигла минимальной величины, наблюдалось максимальное осмотическое давление — 60 атм. В более влажном году осмотическое давление было значительно ниже, чем в засушливом: от 9 атм весной до 32 атм летом. В середине мая после дождя понизилось до 9 атм (при почвенной влажности в слое 150 см 7,4%), в июле отмечен максимум — 32 атм. В среднем по влажности году осмотическое давление было высоким: от 6 атм в апреле до 24 атм в июне. В июле и августе

Водяные влажи в почве снизилось до 3,2—2,8%, осмотическое давление колебалось от 22 до 26 атм.

Изменение среднесуточных величин осмотического давления и почвенной влажности показывает, что осмотическое давление увеличивается при иссушении почвы. В зависимости от водобеспеченности растений диапазон осмотического давления неодинаков: в засушливый год — 7—65 атм, в более влажном — 9—32, в среднем по влажности — 6—26. Наши данные согласуются с данными других авторов.

В Чартакских адырах осмотическое давление изеня колеблется до 65 атм, что указывает на слабую водобеспеченность изеня. Близки к этим данные, полученные в посевах изеня Чирчикской степи. Способность наращивать осмотические показатели указывает на большие адаптивные возможности изеня. Сила листьев изеня всегда ниже осмотического давления. Наиболее высокие показатели отмечены в засушливом году: в апреле при достаточной влажности почвы сосущая сила низкая, в июне происходит резкое ее возрастание до 44 атм, в июле она снижается до 32—37 атм, в сентябре вновь повышается до 54 атм. Во влажный год сосущая сила была ниже: в апреле 11 атм, в конце мая 17, в июне, июле она возрастает до 30 атм, в августе в связи с сильным иссушением почвы повышается до 35 атм. В среднем по влажности году отмечается нарастающая сила от апреля (6 атм) к сентябрю (30 атм). Резкое возрастание наблюдается с июня. В условиях Кара-Кулунгоской сосущая сила листьев изеня равна 20,2—51,5 атм (Чал-баев, 1966). Наиболее высокие показатели отмечены Л. Е. Бабичем (1970) в Нишанской степи — 54,5—110,0 атм. В условиях Чартакских адыров сосущая сила изеня в обычные годы составляет 10 атм, однако в засушливые может достигать 54 атм. Поддерживающая способность изеня при трехчасовой экспозиции колеблется в засушливом году от 89 в мае до 69 в августе, во влажном — от 82 в апреле до 58 в августе.

Таким образом, водный режим изеня лабильный: с наступлением жары резко уменьшаются оводненность и транспирация, возрастают осмотические показатели.

Изменение углеводов и азотсодержащих веществ

Изменения динамика содержания углеводов изучена в условиях Чирчикской степи (Некрасова, 1949) и на адырах Ташкентской области (Сабиров, 1971).

В листьях содержание углеводов, по данным Б. Сабирова, повышается к фазу бутонизации (середина июля) 40—43%, при этом 81% составляют растворимые формы углеводов, а моносахарами (глюкоза, фруктоза) преобладают над сахарозой. Их содержание заметно увеличивается к июлю (в периоды бутонизации и цветения), у изеня серого — почти вдвое. Сахаров боль-

ше в листьях изеня серого. Крахмала в листьях 1,0—1,3%. Содержание гемицеллюлоз, более половины которых легкогидролизуемые, возрастает от весны к лету и составляет в максимум 6,0—6,6%, причем больше их в листьях изеня серого. Гемицеллюлозный индекс у двух подвидов изеня 1,1—1,2, что свидетельствует о хорошей их переваримости. Количество клетчатки в протяжении вегетации увеличивается от 4 до 6%. Ее больше в листьях изеня серого. По данным Л. Ф. Некрасовой, в стеблях и корнях изеня содержится 23 и 26% углеводов (без клетчатки). Осенью в многолетних стеблях запас углеводов уменьшается на 65%, в корнях сахарозы до 12,5%, сахароза определяет закономерный ход изменения углеводов в корнях. Главной составной частью запасных углеводов являются также гемицеллюлозы. Крахмал содержится в корнях и стеблях в десятых долях процента и не откладывается в запас.

В экспериментальных условиях (Захарьянц, Ошанина, Сабиров, 1972) недостаток влаги в почве (20% от ПВП) приводит к увеличению в листьях изеня содержания сахаров, в основном сахарозы, вероятно в результате гидролиза крахмала, количество которого снижается на 25—30%. С засухой в составе моносахаридов содержание глюкозы увеличивается, фруктозы уменьшается. В условиях дефицита влаги содержание гемицеллюлоз возрастает в 1,4—1,6 раза за счет увеличения количества легкогидролизуемых фракций, пектиновых веществ (высокополимерных соединений углеводной природы) до 4—5%, клетчатки до 8—10%, что является признаком одревеснения ассимилирующих органов.

Азотный обмен изеня изучен очень слабо (Ошанина, Азимова, 1975). Содержание общего азота в фазе бутонизации — цветения в листьях двух подвидов изеня независимо от условий увлажнения почвы составляет 2,8—3,0% абсолютно сухой массы. Количество белковых соединений высокое — 70—76% (отношение белкового азота к общему). В период плодоношения у изеня серого недостаток влаги в почве незначительно повышает количество общего азота (3,0—3,3%) за счет увеличения белкового азота (белковый индекс — 77%, в контроле 73%). В условиях дефицита влаги в почве в листьях изеня серого увеличивается содержание глутаминна и аланина и уменьшается количество треонина.

Под влиянием высоких температур (40, 50, 60°) при малых экспозициях (45 мин) четкой картины в изменениях общей и белковой форм азота не наблюдается. Количество белкового азота остается практически неизменным. Под влиянием обогреть увеличивается содержание аминного азота. Из свободных аминокислот в значительной мере накапливаются в листьях двух подвидов изеня аланин и пролин, у изеня зеленоватого — также парагин, при одновременном уменьшении содержания двух основных аминокислот.

Фосфорный обмен изеня серого исследован только в вегетационных опытах (Захарьянц и др., 1978; Нигматов, 1980а).

Высокое содержание $P_{\text{общ}}$ в листьях отмечено в начале вегетации и в условиях благоприятного водного режима (50% ПВП) — 0,32% на абсолютно сухую массу. При дефиците влаги в почве (20% от ПВП) его на 20% меньше. В течение вегетации наблюдается снижение содержания $P_{\text{общ}}$ более чем на 50% в условиях водообеспеченности и на 20% при водном дефиците.

Количество органического фосфора составляет 80% $P_{\text{общ}}$. В течение вегетации при снижении $P_{\text{общ}}$ отмечается накопление до 10%. Минерализация фосфора не происходит. Однако нарастающий расход неорганического фосфора по мере развития побудителся в зависимости от условий водного режима: при недостатке влаги в почве $P_{\text{неорг}}$ используется незначительно (на 20% при водообеспеченности — на 45%).

Общее количество $P_{\text{кр}}$ в листьях изеня составляет 50—55% от $P_{\text{общ}}$. В течение вегетации количество $P_{\text{кр}}$ снижается на 30—55%. Наиболее активно используются фосфорные соединения кислотнорасторимой фракции в условиях благоприятного водного режима.

Содержание фосфора нуклеотидов во фракции $P_{\text{кр}}$ в листьях изеня составляет в начале вегетации 25—30%, в фазе цветения — 19—23. Соотношение лабильной и стабильной фракции фосфора нуклеотидов в начальные фазы развития вне зависимости от условий увлажнения почвы составляет 1:1. В период цветения — плодоношения при дефиците влаги в почве значительно снижается доля $P_{\text{лаб}}$ в сумме фосфора нуклеотидов. Она составляет 35%. При этом, однако, происходит увеличение суммарного содержания фосфора нуклеотидов за счет $P_{\text{стаб}}$. Возможно, это обусловлено распадом нуклеопротеидов в связи с длительным периодом дефицита влаги в почве в ксеротермический период развития. При оптимальной водообеспеченности соотношение $P_{\text{лаб}}$ и $P_{\text{стаб}}$ 1:1 в суммарном содержании $P_{\text{ннд}}$ в течение вегетации изеня сохраняется.

Максимальное содержание фосфора эфиров сахаров в листьях изеня наблюдается в фазе отрастания (0,024% на абсолютно сухую массу), по мере развития растений происходит их снижение на 50%.

Наибольшее содержание 3-фосфоглицериновой кислоты и фитиновой кислоты отмечается в фазе отрастания (0,027%). В течение вегетации происходит утилизация этих соединений.

Содержание фосфора кислотонерастворимой фракции в листьях изеня в фазе отрастания составляет 45—50% $P_{\text{общ}}$. По мере вегетации доля этих соединений увеличивается за счет фосфатидов.

Количество фосфатидов в листьях изеня по мере вегетации и независимо от влажности почвы возрастает, особенно в условиях благоприятного водного режима (до 30%). В корнях происходит снижение фосфатидов (до 20%).

В листьях изеня нуклеиновых кислот синтезируется больше в условиях благоприятного водного режима, чем при дефиците влаги в почве. Максимальное содержание НК (0,077% на абсолютно сухую массу) наблюдается в фазе отрастания. Содержание нуклеиновых кислот в листьях и корнях изеня в течение вегетации снижается за счет РНК (до 70% — в условиях недостатка влаги в почве).

Соотношение содержания РНК/ДНК в фазе отрастания в условиях достаточной водообеспеченности составляет 11:1, при недостатке влаги в почве — 7:1. В течение вегетации оно значительно снижается (до 2:1), особенно резко — при низкой влажности в почве за счет уменьшения РНК, в связи с усилением РНК-азной активности (Нигматов, Алексеева, Зайцева, 1981). Содержание ДНК изменяется незначительно.

Минеральный состав

Данные по содержанию золы и зольных элементов в листьях и надземной массе изеня, приведенные в литературе, неоднородны, что, видимо, связано с широким ареалом растения и необычным его полиморфизмом (Ларин и др., 1951; Головченко, 1971; Османова, Курочкина, 1974; и др.). В листьях и молодых веточках изеня золы 9,3% на абсолютно сухую массу, в многолетних стеблях — 6,4% (Ларин и др., 1951). У изеня зеленоватого, произрастающего на средних адырах Нуратинского хребта (Акбери), содержание зольных веществ в листьях достигает 16,66%, в многолетних стеблях — 5,54 (Головченко, 1971). У изеня, произрастающего в условиях Таукума, золы в однолетних частях 9,5–10%, в многолетних — 7,3–9,5%, в корнях — 7–9% на абсолютно сухую массу (Османова, Курочкина, 1974). В течение июля содержание золы уменьшается (табл. 1). В составе золы изеня в изеневом-полынном сообществе во всех частях преобладают К, Са, Аl (табл. 2). В процентном отношении от общей суммы элементов (без азота) в однолетних частях изеня содержится калия 33,3%, кальция — 27,3, алюминия — 15,7. Изень накапливает также и азот; отмечено невысокое содержание натрия (Османова, Курочкина, 1974).

Хозяйственная характеристика

Изен — одно из наиболее перспективных кормовых растений адырской зоны Средней Азии, отличается высокими питательными свойствами, устойчивой урожайностью, широкой эдафической

Содержание воды (% от абсолютной сухой массы) у пустынных растений

	Орган	Месяц						
		IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Haloxylon aphyllum								
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	—	28,1	30,4	—	30,6	30,9	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	—	—	27,8	26,6	—	29,9	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	—	—	4,8	3,4	—	5,1	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	15,6	23,1	—	—	—	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	—	29,1	24,0	—	34,1	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	—	—	—	—	6,7	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Корни	—	—	—	—	1,0	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	10,95	—	—	—	—	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	6,05	—	—	—	—	—	—
Salsola arbuscula								
Бетпак-Дат (Каракум)	Однол. побеги	19,8	25,9	20,2	—	—	—	27,6
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	7,4	16,4	10,1	—	—	—	7,3
Salsola orientalis								
Бетпак-Дат (Каракум)	Листья	—	—	22,5	24,8	—	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Однол. побеги	—	—	22,8	9,8	7,7	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	—	—	8,4	5,2	3,9	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Однол. побеги	15,6	27,7	21,8	—	35,6	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Многолетн. побеги	12,0	16,2	11,9	—	10,6	—	10,9
Halothamnus subaphyllus								
Бетпак-Дат (Каракум)	Ассим. орг.	—	19,0	21,3	—	22,5	24,7	—
Kochia prostrata								
Бетпак-Дат (Каракум)	Листья	—	11,7	10,7	10,8	—	—	—
Бетпак-Дат (Каракум)	Стебли	—	11,1	6,1	4,5	—	—	—
Artemisia diffusa								
Бетпак-Дат (Каракум)	Листья	14,4	11,8	13,6	—	—	—	—

Место произрастания	Орган	Месяц				
		IV	V	VI	VII	VIII
Юго-Западный Кызылкум (эфемероидный полынник)	Многолетн. побеги	—	4,0	3,6	—	—
	Однол. побеги	15,1	20,0	14,4	—	16,0
	Многолетн. побеги	11,4	8,5	8,9	—	5,4
<i>Artemisia turanica</i>						
Юго-Западный Кызылкум (боядышево-кейреуковский полынник)	Однол. побеги	14,6	12,7	11,8	—	—
	Многолетн. побеги	15,5	17,9	17,3	—	13,0
<i>Athagi pseudoathagi</i>						
Казахская ССР	Листья	—	16,6	15,1	14,2	16,5
	Стебли	—	7,6	6,9	7,0	6,9

пластичностью, что позволяет возделывать его в различных климатических условиях (Бегучев, Леонтьев, 1960; Головченко, Расулев, 1967; Бегучев, 1971; Момотов, 1973 а; Хасанов и др., 1977). На естественных пастбищах его кормовой запас составляет 1—2 ц/га. Посевы изеня в республике занимают более 200 тыс. га.

В течение всего вегетационного периода, а также в виде сена он хорошо поедается крупным и мелким рогатым скотом, используется как нажировочным кормом, повышает плодовитость овец (Ларин и др., 1951; Бедарев, 1959; Головченко, 1971; Бегучев, 1972, 1980).

В посевах на Ферганских адырах урожайность изеня 1-го года вегетации составляет 6—7 ц/га воздушно-сухой кормовой массы, семенная продуктивность — до 1 ц/га; такая же урожайность отмечена в условиях культуры в адырной зоне Нуратау (Головченко, Расулев, 1967). В Юго-Западном Кызылкуме, где выпадает менее 100 мм осадков, в первом году вегетации она составляет 3,1 ц/га (Алимжанов, 1961). У средневозрастных растений — с 3-го года жизни по 10—12-й урожайность изменяется в пределах 15—25 ц/га и 2—4 ц/га семян в зависимости от метеорологических условий и применяемой агротехники.

Наибольшее количество питательных веществ содержится в зеленых растениях в апреле — мае, в фазе отрастания. В фазе цветения установлено 13,3% сырого протеина, 10,6% белка, 2% сырого жира, 28,9% сырой клетчатки, 12,5% сырой золы, 1,5% кальция, 0,17% фосфора (Ларин и др., 1951). Общего азота 3,4—3,2% (Насибов, Хасанов, 1977). В 100 кг изеня сена содержится весной 62, летом 42, осенью 35, зимой 28 кормовых единиц (Методические указания, 1980).

Представитель семейства Chenopodiaceae, подсемейства Spino-
sae, рода *Salsola*, секции *Sarcophylon*.

Морфологически сильно ветвистый полукустарничек 15—80 см

Распространение и фитоценология

Вид характеризуется широким географическим и экологическим диапазоном. Однако в основном он приурочен к гипсовым и засоленным серо-бурым почвам Кызылкума, Устюрта, Каракумских, Прикаспийских пустынь, Бетпакдалы, Муунку-Таша, обитает на такыровидных почвах Центрального Каракума, также на каменисто-щебнистых склонах низкогорий и предгорий Тянь-Шаня и Памиро-Алая (Курочкин, 1970; Платон, 1970; Момотов, 1973б; Туремуратов, 1978; Мухоморов, 1979). Отдельно и рассеянно встречается на Прикаспийской низменности Кавказа и в предгорьях Копетдага. За пределы СССР произрастает в аридной зоне Ирана, Афганистана (Джунгария, Гоби, Кашгария) на галечно-щебнистых почвах и шлейфах и склонах гор и сопок, а также на малопродуктивных песках с саксаулом зайсанским, полынью колючей, реомюрней туркестанской, образуя довольно сомнительные сообщества (Грубов, 1966).

Формация кейреука в Кызылкуме, по данным И. Мамасалиева и И. Ф. Момотова (1973б), представлена двумя группами ассоциаций: галофильными кейреучниками на засоленных почвах, образующими 5 наиболее характерных ассоциаций (белоземельно-черносаксаулово-кейреуковая, каперцево-кейреуково-сингренско-кейреуковая, боялышево-кейреуковая) и галофильными кейреучниками на гипсоносных серо-бурых почвах (белоземельно-кейреуковая, боялышево-сингренско-кейреуковая, местами каменисто-щебнистых разностях гипсоносных почв кейреуково-белоземельно-кейреуковая и кейреуково-тытровая ассоциации). В предгорьях и на подгорных равнинах Ферганской долины встречаются широко-кейреуковая, на щебнистых сероземах — кейреуково-белоземельная ассоциации.

В западной части Кызылкума на гипсоносных запесчаных почвах и подгорных равнинах с серо-бурыми почвами формируются белоземельно-кейреуковая, боялышево-белоземельно-кейреуковая, биюргуново-кейреуковая, дерезово-улдуру-кейреуковая и другие ассоциации кейреуковой формации (Мухоморов, 1978). Сообщества кейреуковой формации описаны также и на других останцовых возвышенностях пустынь и полупустынь. Здесь субэдиктаторами кейреуковой формации являются *Artemisia terrae-albae*, *A. diffusa*, *Halothamnus subaphyll-*

Т а б л и ц а 2

Содержание химических элементов у основных кормовых растений Узбекистана (% на абсолютно сухую массу)

Орган	N	Si	Ca	K	Mg	P	Al	Fe
H a l o x y l o n								
О. п.	2,23	0,15	2,02	1,24	0,95	0,10	0,16	0,01
М. п.	0,72	0,05	0,41	0,33	0,13	0,04	0,04	0,01
К.	2,01	0,06	1,21	0,44	0,27	0,04	0,06	0,02
S a l s o l a								
О. п.	1,48	0,67	1,45	1,26	0,80	0,26	0,31	0,26
М. п.	0,88	0,24	0,92	0,63	0,30	0,23	0,12	0,12
S a l s o l a								
Листья	4,29	0,21	1,42	2,56	0,45	0,30	0,33	0,10
М. п.	0,85	0,04	0,76	0,43	0,13	0,10	0,10	0,01
К.	1,36	0,05	1,70	0,36	0,04	0,10	0,10	0,01
О. п.	1,62	0,63	1,23	2,28	0,89	0,18	0,26	0,33
М. п.	0,84	0,41	1,69	0,48	0,23	0,13	0,08	0,15
H a l o t h a m n u s								
О. п.	—	—	2,19	3,08	0,33	0,19	—	—
K o c h i a								
О. п.	1,24	0,22	1,27	1,55	0,38	0,05	0,73	0,03
М. п.	не опр.	0,73	3,90	1,40	1,37	0,13	2,26	0,08
К. (0-20 см)	0,81	0,09	2,80	0,88	0,35	0,04	0,93	Следы
О. п.	—	0,42	0,86	3,26	0,18	0,16	—	0,11
A r t e m i s i a								
О. п.	1,92	1,89	1,20	0,53	0,94	0,32	0,12	0,23
М. п.	1,16	1,38	0,54	0,52	0,52	0,13	0,26	0,27
A r t e m i s i a								
О. п.	2,34	1,02	0,84	0,72	0,69	0,22	0,14	0,23
М. п.	0,76	0,63	0,43	0,61	0,43	0,11	0,24	0,21
A l h a g i								
О. п.	—	—	1,22	1,08	0,44	0,19	—	—

П р и м е ч а н и е. О. п. — однолетние

Мп	S	Na	Cl	Сумма элемент. без. N	Сумма элемент. с N	Место произрастания, автор	
<i>aphyllum</i>							
№ опр.	0,31 0,05 0,18	8,56 0,21 0,65	1,56 0,04 0,87	15,06 1,31 3,80	17,29 2,03 5,81	Древняя дельта Амударьи. Л. Е. Родин и Н. И. Базилевич, 1965	
<i>ambuscula</i>							
Следы	0,17 0,03	—	1,25 0,75	6,46 3,35	—	Юго-Западный Кызылкум, А. Д. Ли, Б. В. Беркович, 1974	
<i>orientalis</i>							
№ опр.	0,54 0,04 0,08	2,16 0,14 0,04	1,87 0,15 0,10	9,94 1,89 2,54	14,23 2,74 3,90	Древняя дельта Амударьи. Л. Е. Родин, Н. И. Базилевич, 1965	
Следы	0,06 0,07	1,04 0,08	1,29 0,74	8,24 4,06	9,86 4,90		Юго-Западный Кызылкум, А. Д. Ли, А. В. Беркович, 1970
<i>subaphyllum</i>							
	0,28	8,27	1,82	—	—	УзССР, М. Ф. Томмэ и др. 1948	
<i>prostrata</i>							
0,02 0,08 0,01	0,14 0,12 0,16	0,09 0,06 0,12	0,13 0,06 0,02	4,61 10,19 5,40	5,85 — 6,21	Таукум. Л. Г. Османова, Л. Я. Курочкина, 1974	
—	—	0,16	0,22	—	—		Вост. Казахст. обл., В. М. Троицкий, 1940
<i>diffusa</i>							
0,006 0,003	0,33 0,05	0,05 0,32	0,34 0,14	5,96 4,13	7,88 5,29	Юго-Западный Кызылкум, А. Д. Ли, Б. В. Беркович, 1974	
<i>iranica</i>							
0,005 0,002	0,26 0,06	0,02 0,32	0,37 0,29	4,52 3,38	6,86 4,14	Юго-Западный Кызылкум, А. Д. Ли, Б. В. Беркович, 1974	
<i>pseudoaltagii</i>							
—	0,69	1,36	0,53	—	—	УзССР, М. В. Томмэ и др., 1948	

мобеги; М. п. — многолетние побеги; К — корни.

lus, *Alliagi sparsifolia*, *Anabasis salsa*, *Ephedra strobilacea* и др. (Закпоров, 1971, 1973).

На гипсоносных солонцеватых сероземах и пестроцветных предгорий Тянь-Шаня и Памиро-Алая основными компонентами кейреуковых формаций помимо кейреука являются *Artemisia tenuisecta*, *Anabasis eriopoda*, *Halothamnus subaphyllus*, *Hammada leptoclada*, *Ceratoides eversmanniana*, *Atriplex moneta*, *A. flabellata* (Пратов, 1970; Аллапазарова и др., 1976). В северных пустынях Мангышлака, Бетпакдале, Муюнкуме, Приаральских и Прибалхашских песках кейреук встречается в составе полынных, боянишевых, пизеневых, терескеновых, саксауловых, кызылчовых и ранговых сообществ (Курочкина, 1966).

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды односемянные, лизикарпные, с сухим перигоннальным покрывалом из 5 сросшихся в основании листочков околоцветника (Доброхотов, 1961; Левина, 1967; Бутник, 1981). От середины листочков околоцветника отходят горизонтальные крылья от 2,5 до 3 мм длины. У галофильной формы крылья светло-желтые с ровными, не отогнутыми краями; у гипсофильной формы розоватые или красные; в фазе полного созревания плоды темные, с неровными, бахромчатыми, редко отогнутыми вниз краями.

У галофильной формы плоды крупнее, масса 1000 семян 8,9 г, у гипсофильной — 7,9 г, диаметр плодов с крыльями — соответственно 11 мм и 9.

При проращивании в лабораторных условиях у галофильной формы всхожесть составляла 70%, семена прорастали через сутки, а у гипсофильной — 25%, прорастание отмечено на 2-й день после замачивания. Значительное влияние на всхожесть оказывают условия формирования семян. В засушливые годы она снижается до 11%, в благоприятные возрастает в 5 раз и более.

Всхожесть семян изменяется в зависимости от длительности хранения. Максимальная всхожесть наблюдается через 1—3 мес после созревания (Верник и др., 1977).

Через год хранения прорастает лишь 10—15% семян, через 2 семена практически не всхожи.

Грунтовая всхожесть кейреука в зависимости от метеорологических условий составляет 10—40%.

Виргинильный период. Массовые всходы у галофильной формы появляются не ранее II декады марта, несколько позже, чем у гипсофильной. Прорастание кейреука надземное, начинается с удлинения корешка, затем усиленно растет гипокотиль (Кондратьева-Мельвиль, 1956; Василевская, 1959; Bisalputra, 1961; Данилова, 1963; Ворошилова, 1964). Однодневные проростки 17—

длины, семяздоли у обеих форм пластинчатые, у гипсофильной — длиннее (5—7 мм), чем у галофильной (4—5 мм); гипокотиль розоватого цвета — у галофильной формы 7 мм, у гипсофильной — 4 мм, корешок 10—15 мм. В семяздольной трубке расположено 2 листовых примordia, заложенных еще в зародыше. Первые органы проростка быстро растут в первые 10 дней прорастания, что способствует укреплению проростков в условиях неустойчивой влажности. На вторые — третьи сутки после прорастания корешок у галофильной формы достигает 5—7 мм длины, у гипсофильной — 9—15. Корень и гипокотиль у галофильной формы растут интенсивно, на 7—10-й день гипокотиль увеличивается в 5—10 раз. У гипсофильной формы на 1—5-й день прорастания гипокотиль растет медленнее, на 7—10-й день увеличивается в 4—5 раз.

Семяздоли наиболее интенсивно растут в начальный период после освобождения от кожуры, особенно в первые 7 дней. Длина у гипсофильной 9—10 мм и функционируют в Ташкенте в течение 1 месяца, у галофильной — 7—8 мм длины и сохраняются 1,5 месяца, на Чартакских адырах — 10—15 дней (Верник и др., 1977). К моменту расхождения семяздолей корешок углубляется в почву на 7—10 см.

Побег I порядка и развертывание первой пары листьев начинаются через 10—15 дней после появления всходов (ювенильный этап).

У гипсофильной формы этот процесс начинается на неделю раньше, рост побегов идет интенсивнее. Междоузлия на главном побеге сближены и поэтому с появлением следующих пар листьев растение приобретает форму розетки с верхушечной почкой, при этом молодыми листочками. В условиях культуры на Ферганских адырах в начале мая при высоте стебля 3 см развиты 9—14 междоузлий, корень достигает 30 см глубины. В середине мая у экземпляров до 7 см высоты закладываются пазушные почки, т. е. растение переходит в имматурное возрастное состояние.

В природе, по данным Н. С. Запрометовой (1956), кейреук на имматурном этапе при высоте главного побега 8—10 см прекращает рост и уходит в зимний покой.

В условиях культуры на Ферганских адырах к началу июня длина главного побега достигает в среднем 27 см, стержневой корень проникает в почву на 80 см (Верник и др., 1977). Во всех случаях у галофильной формы развивается больше побегов второго порядка: в природе в среднем на одном кусте 7—11, в посевах — 18—20, 9—20 см длины. У гипсофильной формы в природе 5—7 побегов, в посевах 10—13, длина их 13,6—29 см.

В благоприятные годы летом растения первого года вегетации приобретают габитус взрослой особи.

У взрослых виргинильных растений галофильной формы (к концу первого года вегетации) междоузлий и метамеров на главном стебле 44, у гипсофильной 64. Соответственно высота

растений и побегов I и II порядков у первой формы в последующие годы вегетации также меньше, чем у второй.

Следует отметить, что накопление зеленой массы куста у гипсофильной формы идет за счет удлинения побегов, а у галофильной — за счет увеличения их числа. В результате различий по типу ветвления и расположению годичных побегов на кустах формы кейреука различаются и по габитусу куста. У галофильной куст компактный, так как боковые побеги второго порядка закладываются базитонно, с первого узла от основания, у гипсофильной куст раскидистый, так как побеги закладываются с 8—10 междоузлия, т. е. мезотонно.

Генеративный период. В условиях культуры в первый год вегетации 5—10%, а на второй год 70—90% растений вступают в генеративный период. Генеративные побеги образуются на вегетативной основе. Их рост начинается во II декаде мая и продолжается до июля.

Одновременно с ростом генеративного побега в пазухах листьев закладываются цветочные почки. В период активного роста генеративных побегов корень сохраняет стержневой характер, достигая 110 см глубины. К концу 1-го года вегетации на мелкоземистых почвах адыров корень углубляется на 2 м и начинает ветвиться.

На следующий год и в дальнейшем каждой весной из пазушных почек резиды вырастают годичные побеги. В течение первого периода весны рост побегов замедленный. С середины апреля до середины июня ускоряется, за месяц прирост достигает 20 см. В июле и августе прирост не превышает 10 см.

К концу второго года вегетации в культуре на мелкоземистых типичных сероземах Ферганских адыров корень углубляется более чем на 3 м (Верник и др., 1977).

В габитусе куста заметны формовые отличия. У трехлетних растений галофильной формы развивается до 60 многолетних побегов, из которых 50 — второго года вегетации, на них 250—300 годичных побегов. У гипсофильной побегов второго года вегетации в среднем 30, годичных 140.

Таким образом, увеличение числа годичных побегов у галофильной формы сопровождается торможением их роста в длину, уменьшением числа метамеров и высоты растений. Для гипсофильной формы характерно интенсивное образование метамеров, в результате чего высота растений в 2 раза выше, чем у галофильной. При посевах в одинаковых экологических условиях различия между формами сохраняются. Следовательно, особенности темпа роста и характер ветвления каждой формой наследуется.

Формы кейреука различаются по морфологии и структуре корня. На засоленных суглинистых аллювиальных почвах у галофильной формы развивается более компактная, разветвленная корневая система, охватывающая меньший объем почвы. Глав-

ный корень углубляется до 40—80 см, боковые — до 80—100 см.

На легких по механическому составу гипсоносных почвах Юго-Западного Кызылкума корневая система углубляется в гипсовую толщу более чем на 2 м, длина боковых корней до 25—30 см.

В культуре в Нишанской степи (Шамсутдинов, 1975) и на Ферганских адырах (Верник и др., 1977) у 7-летних растений корневая система углубляется более чем на 5 м, охватывая боковыми корнями диаметр более 2 м. Стержневой корень сохраняется до 1—1,5 м, затем утончается и образует несколько идущих вглубь тонких ветвей. Длинные боковые корни, отходящие от верхней части стержневого корня, примерно 100 см идут горизонтально, а затем вертикально вниз. Наряду с ними в верхней части много коротких горизонтальных корней.

Корневая система кейреука относится к колонновидно-стержневому типу, что обеспечивает питание из большого горизонта почвы и определяет большую устойчивость растений к ксеротермическим условиям.

Строение почек

Почки возобновления открытого типа: наружные чешуи не прикрывают полностью внутренние, выступающие наружу. Зимующие почки закладываются весной у основания годичных побегов в пазухе листьев, достигших 2/3 длины. В конце июня формирование почек заканчивается, в это время они имеют 10—12 почечных членов. В пазухе первых чешуй закладываются почки с меньшим числом чешуй. Почки ветвистые, состоят из главной и боковых почек. Весной сначала отрастают главная, затем боковые почки. Из главной почки вырастают мощные побеги, образующие скелет куста. Рост боковых пазушных почек подавляется ростом главной, из них отрастают вегетативные побеги. Пластомер почечных чешуй равен 1,5—2 дням. Почкосложение полуболезняющее.

Эпидерма чешуй однослойная, наружные ее стенки утолщенные, на абаксальной стороне клетки крупнее, чем на абаксальной. Чешуи с обеих сторон опушены одно- и многоклеточными волосками с шипиками. Мезофилл дорзовентрального типа (Василевская, Бутник, 1981), состоит из 8—10 слоев. С абаксальной (нижней) стороны под эпидермой расположена гиподерма, один ряд палисадной ткани и крапчатая обкладка, 5—6 слоев водоносной мезенхимы.

Чешуи галофильной формы кейреука толще (550—600 мкм), чем гипсофильной (350—400 мкм). Толщина палисадной ткани у галофильной формы 115—120 мкм, у гипсофильной 75—80 мкм.

Почки галофильной формы крупнее, чем у гипсофильной, но ветвистых почек у гипсофильной формы больше. В них развиты

главная, терминальная и боковые почки, заложившиеся в пазухе чешуй.

Почки, заложенные в пазухе листьев на более ранних стадиях развития, оказываются наиболее сформированными. При раннем развитии почки формируется широкая листовая щель. Поздние почки, заложенные в пазухе чешуй, образуют одну лакуну и входят в одну листовую щель. Главная ось почек имеет первичную проводящую систему.

К концу вегетации высота зимующих почек галофильной формы кейреука достигает 5—6 мм, гипсофильной — 4—5 мм. Число почек на кусте зависит от возраста растения. Так, у 6-летнего кейреука обеих форм было около 1000 почек. Они отрастают сверху вниз. Весной из-за быстрого роста верхних побегов нижние остаются менее развитыми. В случае отчуждения верхних побегов из нижних могут вырасти такие же мощные побеги.

К концу вегетации у кейреука плодоносящая часть побега отмирает до уровня зимующих почек (Пайзнева, 1976, 1978).

Сезонное развитие

Salsola orientalis относится к растениям весенне-летне-осенней вегетации. Отрастание новых побегов начинается со второй половины марта. Наиболее активный рост вегетативных побегов и листьев отмечается в апреле. Вместе с ростом побега происходит формирование сферы. В середине мая начинается бутонизация, которая в Кызылкуме заканчивается в конце этого же месяца, а в адырах продолжается до середины июня. Первые цветки в Кызылкуме, как правило, раскрываются в мае, на адырах — в июне. Фаза цветения растянутая — 40—50 дней. В первый год цветения растения гипсофильной формы зацветают на 11 дней раньше, чем галофильной, и период цветения одного побега у них более растянутый — 10—12 дней, тогда как у галофильной 5 дней. Со второй половины августа на нижней части побегов наблюдается засыхание листьев.

У гипсофильной формы завязи, расположенные ближе к главной оси побега, развивались быстрее, чем завязи в верхней его части. В начале октября семена, расположенные в нижней части генеративных ветвей, уже полностью сформированы. В середине октября созревают семена в средней части побега, в верхней они остаются недозрелыми, хотя по внешнему виду не отличимы от зрелых.

У галофильной формы семена созревают в I декаде октября примерно одновременно на всех побегах, за исключением семян, расположенных на концах побегов. После плодоношения генеративная часть побега отмирает. Заканчивает кейреук вегетацию обычно во второй половине ноября (рис. 4).

В ноябре большинство зрелых семян осыпается. В связи с этим сбор их необходимо проводить в сжатые сроки в течение 5—

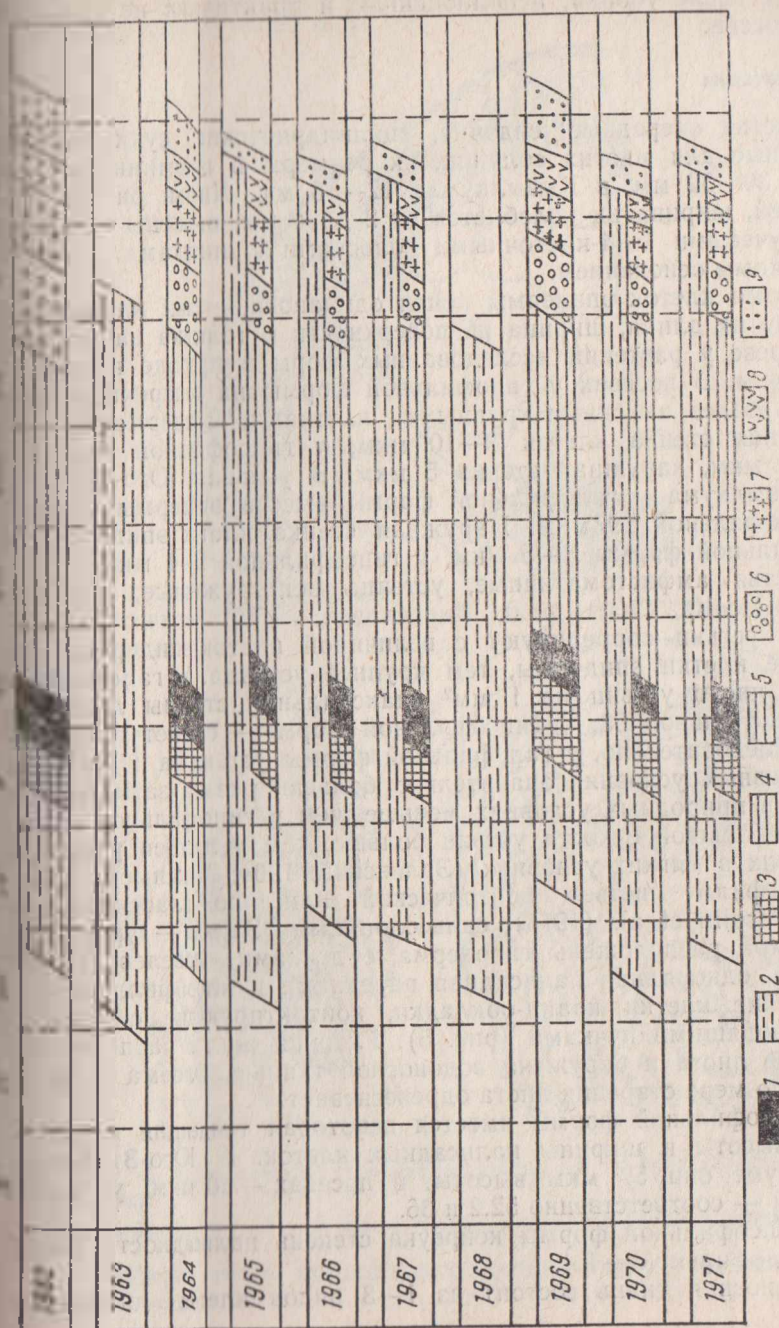


Рис. 4. Ход сезонного развития *Salsola orientalis* в боял-шевс-кейреуково-полыном сообществе.

1 — период покоя, 2 — вегетация, 3 — бутонизация, 4 — цветение, 5 — плодообразование, 6 — не-репые плоды, 7 — зрелые плоды, 8 — обсеменение, 9 — вегетация после обсеменения.

10 дней после созревания. Незрелые семена, остающиеся на растениях после уборки, неполноценные и практически не пригодны для посева.

Анатомия

Листья очередные, сидячие, цилиндрические, суккулентные, типичные для многих солянок, их размеры в питомнике в Таишкенте 30—32 мм, в Кызылкумах 12—15 мм. Листья растут 30—40 дней, ширина их колеблется от 2 до 4 мм, опушены простыми однолучевыми 1—4-клеточными волосками с шипиками и многоклеточным основанием.

Форма клеток эпидермы почти одинакова, стенки клеток ровные, но их длина, ширина по поверхности и толщина на поперечном срезе у растений исследованных форм в природе и посевах различны. В посевах у галофильной формы на поперечном срезе лист с более высокими крупными клетками, эпидерма 60 мкм, наружная стенка клеток 8—10 мкм, у гипсофильной эпидерма 40—45 мкм, наружная стенка 5 мкм. В условиях Юго-Западного Кызылкума у галофильной формы высота эпидермы 37 мкм, у гипсофильной 29 мкм. Наружная стенка клеток эпидермы у галофильной формы 3—5 мкм, у гипсофильной 2—4 мкм.

Листья амфистоматичные, устьица непогруженные, парацикные (Metcalfe, Chalk, 1950; Мирославов, 1974). Количество и величина устьиц коррелируют с величиной клеток эпидермы: чем крупнее клетки эпидермы, тем крупнее устьица. У галофильной формы число устьиц на 1 мм² абаксиальной стороны листа 69, на абаксиальной 63; у гипсофильной формы — соответственно 37 и 36. Следовательно, у галофильной формы устьиц на 1 мм² листа в разных условиях значительно больше, размер замыкающих клеток в природных условиях меньше, чем у гипсофильной. В условиях большой сухости устьиц больше, чем у листьев растений, выросших в мягких условиях (Заленский, 1904; Максимов, 1952).

Мезофилл листьев центрический или, по классификации R. C. Carolin et al. (1975), сальсолидный (*Salsola* — type). Под эпидермой расположены гиподерма, с друзами щавелевокислого кальция, однорядная палисадная паренхима и хлорофиллоносные кубические клетки Kranz-обкладки, контактирующие с боковыми проводящими пучками (рис. 5). Главная жилка расположена в центре листа и окружена водоносной тканью. Флоэма главной жилки по мере старения листа одревесневает.

У галофильной формы имеется некоторая тенденция к увеличению высоты и ширины палисадных клеток. В Юго-Западном Кызылкуме они 57 мкм высоты, в посевах — 40 мкм, у гипсофильной — соответственно 52,2 и 36.

У гипсофильной формы кейреука степень палисадности равна 5,2, у галофильной — 2,4.

Водоносная ткань состоит из 1—3 рядов клеток диаметром

140—164 мкм. Толщина водоносного слоя у галофильной формы 512—696 мкм, у галофильной водоносные клетки 89—145 мкм, толщина слоя 516—625 мкм.

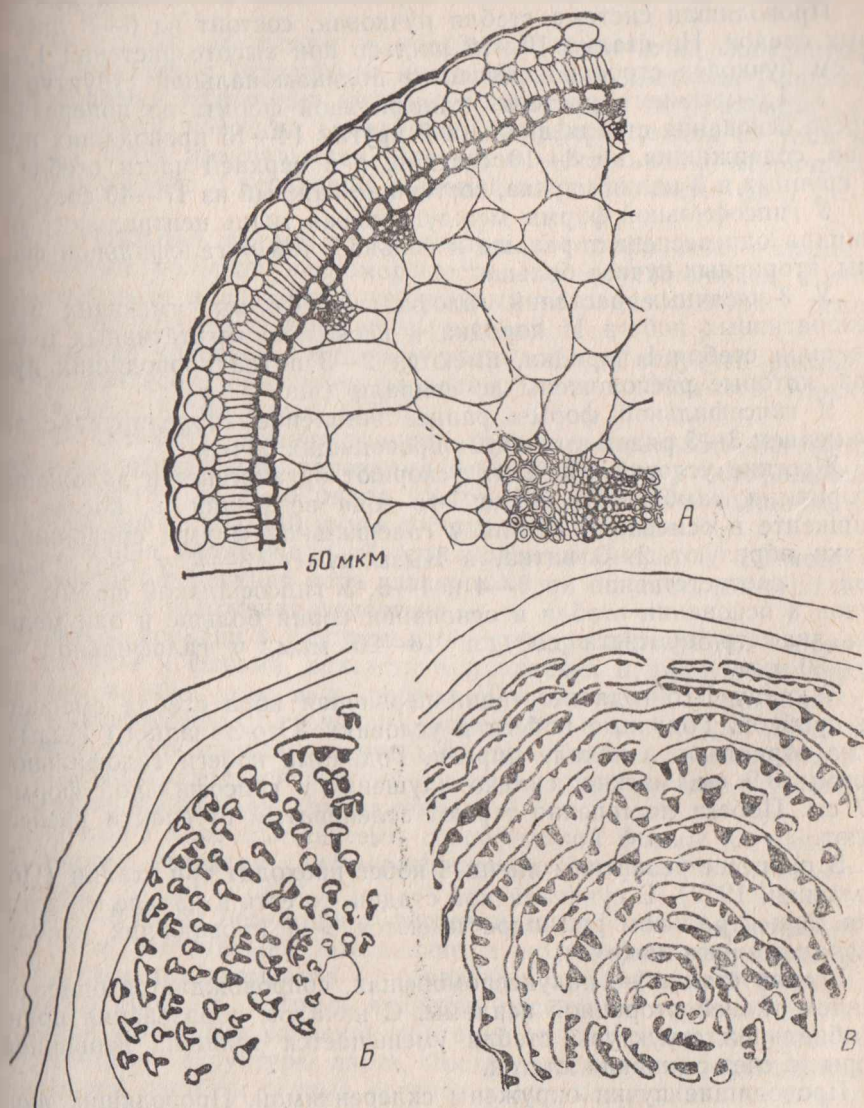


Рис. 5. Анатомическое строение вегетативных органов галофильной формы кейреука.

А — поперечный срез листа, Б — поперечный срез основания многолетнего побега, В — корни.

Лубяная часть проводящего пучка более или менее склерифицирована.

Эпидерма стебля 15-дневного проростка однослойная, 20—22 мкм, первичная кора 200—400 мкм толщины, состоит из 15—12 рядов паренхимы со слабо выраженными межклетниками.

Проводящая система стебля лучковая, состоит из 6—8 листовых следов. На стадии 10—12 листьев при высоте растения 1,5—2 см пучковое строение сменяется поликамбиальной структурой.

У 1,5-месячного растения галофильной формы на поперечном срезе основания стебля видны в 2 кругах 14—15 проводящих пучков, содержащих по 8—10 сосудов, а в верхней части стебля — 3 крупных и 3 мелких пучка, состоящие каждый из 17—40 сосудов.

У гипсофильной формы междупучковая ткань центрального цилиндра одревесневает раньше и сильнее, чем у галофильной формы, вторичных пучков больше.

У 3-месячных растений галофильной формы, имеющих 3—4 генеративных побега II порядка и несколько вегетативных в основании стебля I порядка, имеются 2—3 витка проводящих пучков, которые расположены по спирали (рис. 5, В).

У гипсофильной формы раннее ветвление коррелирует с заложением 3—5 рядов вторичных проводящих пучков.

Жесткие условия обитания ускоряют органогенез и заложение вторичных камбиев. В конце 1-го года вегетации в посеве в Ташкенте в основании стебля у галофильной формы проводящие пучки образуют 2—3 витка, в Кызылкуме — 3—4, у гипсофильной — соответственно по 3—4 и 4—5. У гипсофильной формы сосудов в основании стебля и основании корня больше и они мельче, диаметр просвета сосудов 16—20 мкм, у галофильной — 25—30 мкм.

К концу 1-го года вегетации первичная кора стебля сменяется пробкой. Годичные побеги в условиях Юго-Западного Кызылкума отрастают в начале апреля. Годичные побеги галофильной формы 3,2 см, мягкие, сильно опушены, у гипсофильной формы 4,7 см. Побеги постепенно теряют зеленоватый оттенок и древеснеют.

В процессе развития годичный побег проходит три стадии (Подольская, 1952). В суккулентной стадии, то есть в начале отрастания, в центральном цилиндре имеются 6—7 проводящих пучков, расположенных по кругу.

Вторая стадия — полуксероморфная, сопровождается одревеснением тканей вторичной ксилемы. С началом образования поликамбиальной структуры стебля уменьшается толщина первичной коры за счет сминания клеток.

Проводящие пучки окружены склеренхимой. Проводящих пучков на поперечном срезе стебля годичного побега у гипсофильной формы 34, у галофильной 20, ширина древеснолубяной зоны соответственно 390 и 225 мкм.

В третьей ксероморфной стадии происходит сбрасывание сочной коры и замена ее вторичной. В наружных слоях меристематической зоны закладывается феллоген, образующий пробку, а

во внутренних камбии, продуцирующие вторичные проводящие пучки.

Разрастание древесины и увеличение количества сосудистых пучков связано с ветвлением куста. В конце цветения — начале плодоношения заложение вторичных камбиев в центральном цилиндре побега кейреука замедляется, дифференциация сосудов и флоэмы почти прекращается. Затухание деятельности вторичных камбиев связано с переходом растений в генеративную фазу развития.

Гипсофильная форма по сравнению с галофильной обладает признаками большей ксероморфности, что обуславливает высокую степень ее адаптации к засушливым условиям, ускоряет темп накопления урожая зеленой массы и семян.

Строение корневой системы у разных форм кейреука различно, что связано с обитанием на разных почвах (Момотов, Ажиитова, 1965; Мамасалиев, 1970).

У 15-дневного растения толщина главного корня 350—500 мкм, ризодерма однорядная, паренхима первичной коры у галофильной формы состоит из 5—6 рядов клеток 100—160 мкм толщины, у гипсофильной — 60—140 мкм и состоит из 3—5 рядов.

Первичная проводящая система корня диархная. У 1,5-месячных растений первичная кора главного корня начинает разрушаться вследствие заложения феллогена.

К этому времени в центральном цилиндре образуются вторичные пучки камбия и флоэма, вследствие заложения и дифференциации участков камбия, как и в стеблях. Расположение проводящих пучков спиральное. Дальнейшие изменения в структуре корня и корневой шейки происходят очень быстро. Закладка дополнительных камбиев находится в такой же связи с процессами ветвления и образования листьев, как и в стебле.

Структура корневой системы гипсофильной формы на начальных этапах развития дифференцируется быстрее, чем у галофильной.

На 4—5-й год вегетации у растений гипсофильной формы наблюдается значительное отставание в количестве сформированных проводящих элементов по сравнению с галофильной формой.

Таким образом, кейреук является растением хорошо адаптированным к аридным условиям обитания за счет специализированной краевой структуры листа, быстрого темпа дифференциации проводящей системы осевых органов и их склерификации в процессе онтогенеза.

Полиморфизм кейреука проявляется в строении всех органов на всех этапах онтогенеза.

У галофильной формы лист толще, эпидерма и водоносная ткань крупноклеточнее, склерификация главной жилки слабее, у гипсофильной листья мельче, тоньше, опушение из редких, но более длинных волосков, эпидермальные клетки более высокие и толстостенные, на единицу площади приходится меньшее число

устьиц, главная жилка более склерифицирована. Эти различия в структуре листа двух форм кейреука являются стабильными и сохраняются при перенесении в культуру.

В осевых органах у многолетних растений галофильной формы сформировано большее количество вторичных проводящих пучков, чем у гипсофильной формы.

Цветение, эмбриология

У кейреука формируются 3 типа генеративных побегов, которые различаются по длине и числу закладывающихся на них бутонов. У раскидистых по габитусу растений (галофильная форма) от побега I порядка отходят боковые побеги II порядка до 6—25 см длины, на которых в акропетальной последовательности образуются до 140—160 бутонов. Такой побег цветет 10—13 дней при одновременном цветении 7—10 цветков. У особей с генеративными побегами I порядка 15—25 см длины, побег II порядка 12—15 см с 18—40 бутонами; цветение одного побега продолжается 4—7 дней при одновременном распускании 4—5 цветков. У наиболее компактных особей кейреука бутоны расположены в основном на центральном побеге, а на коротких 1,5—2 см боковых побегах II порядка образуются 4—6 бутонов, которые отцветают за 2—3 дня и дальнейшее развитие опыленных завязей идет почти одновременно.

В начале и середине апреля на генеративных побегах и пазухе каждого листа формируется бутон. С ростом побега на нем закладываются новые бутоны. В дифференцирующейся цветочной почке первыми обособляются бугорки околоцветника, затем тычинок и пестика. От начала заложения бутона до его раскрытия проходит 28—30 дней.

В очень молодом четырехгнездном микроспорангии под клетками эпидермиса находятся более крупные клетки первичного археспория, которые, делясь, образуют первичный паристальный слой и вторичный археспорий. Клетки первичного паристального слоя делятся, образуя фиброзный и вторичный паристальный слои, последний, в свою очередь, делясь, дает клетки среднего слоя и тапетума. Таким образом, средний слой и тапетум являются конечным продуктом формирования стенки микроспорангия и образуются одновременно.

Сформировавшаяся стенка пыльника состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума. Иногда со стороны связника клетки среднего слоя расположены в два ряда.

В молодом микроспорангии клетки эпидермиса и эндотеция сходны по форме и размерам, в сформировавшемся эндотеция разросшиеся с характерными утолщениями, которые появляются в поздней профазе материнских клеток микроспор. Клетки среднего слоя уплощаются во время синапсиса, ядра сохраняются

форму до ранней профазы, их разрушение начинается в поздней профазе и метафазе I мейоза. Позже на фоне клеток прориптия средний слой едва просматривается в виде узкой просветившейся полоски; в бутонах за 1—2 дня до цветения среднего слоя отсутствуют. Тапетум вначале одноядерный, к концу пыльника становится двухъядерным. Его лизис отмечен в конце анды, тетрады ядер и во время образования молодых спор. Тапетум разрушается в период формирования односпоровой пыльцы.

Клетки вторичного археспория увеличиваются в размере и, начиная с профазы мейоза, становятся материнскими клетками спор. Микроспорогенез протекает по симультанному типу, образуются тетраэдрические или, редко, изобилатеральные. В одноклеточных клетках делятся асинхронно: вверху все стадии болюсированы, в нижней части пыльника в это время еще археспориальные клетки.

В метафазе I и II делений, там, где нет нарушений, хромосомы нормально расходятся к полюсам. Иногда наблюдается отставание 1, 2, иногда 3 хромосом в анафазе I мейоза, а также не-соединенные хромосомы. Вследствие аномалий в мейозе образуются моноады, триады, тетрады с неодинаковыми по величине спорами.

Гаметогенез проходит в пыльцевом зерне. Зрелая пыльца эллипсоидная, спермии удлинённые, в виде вогнутых линз. Величина и фертильность пыльцы различны в цветках, расположенных на разных высотах генеративного побега: она крупнее (28 мкм), фертильнее (75%) в цветках нижней и средней части побегов худшего качества (45—50% фертильности) в цветках верхней части побега.

Величина и фертильность пыльцы варьируют в зависимости от возраста растений и экологических факторов: у старовозрастных (17—20 летних) растений пыльца на 90% стерильна, у молодых, средневозрастных растений в культуре и в естественных условиях, а также у растений, произрастающих в понижениях рельефа, пыльца высокофертильна.

В ооцитной кейреука развивается одна крассинуцеллярная, двуклеточная, пина-анатропная семязпочка. В молодом нуцеллусе семязпочке закладываются несколько вторичных археспориальных клеток, одна или две из которых, вступая в профазу мейоза, становятся мегаспороцитами. В результате деления формируется тетрада, зародышевый мешок развивается из халазальной или эпихалазальной клетки тетрады по Polygonum-типу. Зародышевый мешок содержит яйцеклетку удлинённо-грушевидной формы с крупным ядром в апикальной части и двумя полярными ядрами, две синергиды, два полярных ядра, которые перед оплодотворением сливаются. Антиподы, как правило, в зрелом зародышевом мешке бывают в виде остатков.

Цветки кейреука обоеполюе, с 5 листочками околоцветника, 5 тычинками, расширенной завязью, плавно переходящей в столбик и рыльце. Цветок резко протогиничный: выдвижение рылец опережает тычиночную фазу на 7—8 дней. Созревает рыльце за 1—2 дня до тычиночной фазы цветения (Демьянова, 1974; Коньчева, 1976). В это время рыльца опыляются с помощью ветра и к вечеру в зародышевом мешке такого цветка имеются 2—4 ядра эндосперма.

В день цветения в 6—7 ч утра тычиночные нити выносят из околоцветника ярко-оранжевые или желтые пыльники, которые дозревают и пылят до 9—11 ч утра в зависимости от силы ветра. Если рыльце накануне не опылилось, цветок может самоопылиться. К 11 ч утра пыльца выдувается из пыльников, рыльце буреет и подсыхает.

Эмбриологическими исследованиями подтверждено, что зародышевый мешок готов к опылению за день до тычиночной фазы цветения. В момент пыления цветка в его завязи имеется зигота и несколько ядер эндосперма. Это свидетельство произошедшего оплодотворения накануне тычиночной фазы цветения и опыления пыльной другого цветка. Так, у кейреука осуществляется перекрестное, гетерогамное опыление, но возможно и самоопыление цветка. Цветущие цветки иногда посещают насекомые, которые, по-видимому, также играют роль при опылении. Цветет кейреук в мае, июне, иногда в начале июля (в зависимости от возраста и габитуса растения). Максимум цветения приходится на конец мая и июнь. Цветение зависит от температуры воздуха, но всегда более интенсивно проходит в утренние часы. Наибольшее число цветков раскрывается в 7—7,30 ч утра, когда температура ниже, а влажность воздуха выше, чем в дневные часы. С повышением температуры, уменьшением влажности воздуха раскрывается меньше цветков. Кейреук относится к растениям с утренним типом раскрытия цветков.

К вечеру в дел. протекции делится зигота и насчитывается 6—8 ядер эндосперма. В мае в зародышевом мешке медленно делятся ядра эндосперма и клетки подвеска. К началу июля образуется 11—10 или 17—19 клеток подвеска, который состоит из одного ряда клеток, делящихся в поперечном направлении. Иногда 1—2 клетки делятся продольно. В середине июня начинает формироваться шарообразный зародыш, в августе дифференцируются семядоли, гипокотиль, корешок, эндосperm становится клеточным. В конце августа зародыш 5 мм с развитыми органами и почечкой между семядолями. Семена созревают в октябре. Полноценные семена развиваются в нижней и средней частях генеративного побега. На концах развиваются плоды с крыльями, в которых зародыш сформирован не полностью. Однако внешне семена не отличаются от полноценных и, собранные вместе, они ухудшают общее качество семян кейреука.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Фотосинтез кейреука подробно изучался в 1960—1981 гг. (Захарьянц, 1961; Рахимов, 1970; Захарьянц и др., 1971 б; Захарьянц, Фазылова и др., 1977; Фазылова, 1981 а, б; Фазылова, Рахимов, 1981).

Максимальная потенциальная величина фотосинтеза — 20—21 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$; наблюдаемая в естественных условиях местообитания (Юго-Западный Кызылкум) — 18 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$ (Захарьянц и др., 1971 б). Сравнение потенциальной интенсивности фотосинтеза с наблюдаемой интенсивностью его в природных условиях показывает, что у кейреука наблюдается высокий процент реализации потенциальной способности листа к фотосинтезу.

Дневной ход кривой фотосинтеза в естественных условиях обитания более или менее равномерный с небольшими подъемами в утренние часы или в послеполуденное время. По данным радиометрического измерения, потенциальная величина, общий характер кривой фотосинтеза аналогичен кривой, полученной в токе атмосферного воздуха. Максимальное усвоение углекислоты за день — около 200 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ (Захарьянц и др., 1971б). Вегетационные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза имеют два небольших максимума. Первый максимум наблюдается в ранний период развития растений (около 20 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$), второй — в фазе начала плодоношения. Низкие величины фотосинтеза (до 10 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$) характерны для периода цветения и созревания плодов (Захарьянц и др., 1971б).

Область светового насыщения фотосинтеза около 70 тыс. лк. Лиственное насыщение фотосинтеза достигается при относительно низкой концентрации углекислоты $\sim 0,04\%$.

Зона температурного оптимума фотосинтеза широкая — 15—45°. Фотосинтез не прекращается при температуре 48—50°. Нижний температурный предел фотосинтеза не установлен. При температуре 10° растение продолжает активно фотосинтезировать (17 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$). Кейреук, таким образом, является как холодоустойчивым, так и жароустойчивым растением. Вегетационный цикл длится с марта по октябрь, в течение которого растение переносит цветет и плодоносит. Последствие высокой температуры (45—50°) в экспериментальных условиях в течение одного часа приводит к снижению фотосинтеза на 50% против контроля в зависимости от условий водообеспеченности. После воздействия температурой 50° фотосинтез очень ослаблен (Рахимов, 1970; Фазылова, 1981 б).

Дефицит влаги в почве (20% от ПВП) приводит к снижению фотосинтеза на 27% по сравнению с растением, выращенным при оптимальных условиях водного режима.

Подсушивание на корню в экспериментальных условиях до состояния завядания (водный стресс в течение 6 суток) приводит

дит к ослаблению фотосинтеза на 30%, с возобновлением полива интенсивность его восстанавливается на 90% в течение 3 суток. Это характеризует кейреук как высоко засухоустойчивое растение (Фазылова, 1981 а).

Максимальная продуктивность фотосинтеза (Фч. пр.) наблюдается в апреле — мае. Величина ее в естественных условиях произрастания в Юго-Западном Кызылкуме — 2,22 г/м²·сутки (Захарьянц и др., 1971 б); в условиях фитомелиорации по фону песконакопительной борозды на гипсоносной легкосуглинистой серо-бурой почве — 5,5 г/м²·сутки. Наибольшее накопление биомассы у кейреука отмечается в августе (Фазылова, Рахимова, 1981).

Пигменты

Пигментный комплекс листьев исследован в условиях вегетационного опыта (Наабер, 1970, 1975; Рахимов, 1971; Захарьянц и др., 1971 б; Рахимов, Таджиева, 1981).

У кейреука, выращенного из семян растений Юго-Западного Кызылкума, отмечается наиболее низкое содержание хлорофилла среди изученных видов семейства Маревых. В период максимального накопления — в фазе отрастания — его около 1 мг/г сырой массы, или 6,32 мг/г сухой. В течение вегетации оно уменьшается вдвое — к периоду плодоношения составляет 0,48 мг/г сырой массы. С возрастом наблюдается накопление хлорофилла: у однолетнего — 0,77 мг/г сырой массы, семилетнего — 1,0.

Каротиноидов в фазе цветения 0,32 мг/г сырой массы, 0,95 мг/г сухой. Отношение хлорофиллов к каротиноидам в этот период составляет 1,71.

Прочность ХБЛК высокая — лабильного хлорофилла в фазе отрастания 21%, и мало изменяется в течение вегетации — в фазе плодоношения извлекаемость пигмента 17%.

При неблагоприятных условиях увлажнения содержание хлорофилла уменьшается в фазе отрастания до 20%, бутонизации — цветения не снижается; прочность ХБЛК увеличивается (Наабер, 1975).

Высокие температуры (40—55°) практически не вызывают изменений в содержании зеленых и желтых пигментов. Пороговой температурой для этого вида является 57°, что характеризует кейреук как один из самых жароустойчивых видов пустыни (Рахимов, Таджиева, 1981).

Дыхание

Дыхание кейреука изучено подробно (Алексеева, 1968, 1970, 1976, 1977; Алексеева и др., 1978; Захарьянц и др., 1971 б; Семихатова, Алексеева, 1979).

Исследование сезонных изменений дыхания, дыхательной спо-

способности в фазе цветения, критической температуры дыхания, последствия высокой температуры на дыхание, а также связи дыхания с продуктивностью проводилось на Кызылкумской пустынной станции; влияние водного фактора на дыхательную способность — в условиях постановки вегетационного опыта.

В фазе цветения кейреук характеризуется большой величиной дыхательной способности — $550 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час.

В течение вегетации наиболее интенсивная дыхательная способность отмечена дважды: в начале вегетации, в период отрастания (апрель) — $520 \text{ мм}^3 \text{O}_2$, и в фазе цветения (июль) — $550 \text{ мм}^3 \text{O}_2$. Наличие двух максимумов дыхания доказано математической обработкой полученных данных по Дж. Снедекору (1941). Надо отметить, что двухвершинный характер имеет не только кривая сезонных изменений дыхания, но и фотосинтеза (Захарьянц и др., 19716).

Критическая температура дыхания в период отрастания (апрель — май) — 47° , в жаркое время (июль, август) в фазе плодобразования достигает 52° . Таким образом, стойкость дыхательной системы кейреука, как и у терескена, саксаула, изеня, повышается в летний период, когда идет нарастание высоких температур.

Изучение последствий высокой температуры на дыхание показало, что кейреук по сравнению с остальными изученными растениями обнаруживает наибольшую стойкость к температурному воздействию. После 2-часового воздействия 54° дыхание по отношению к контролю составило 90%, а через 6 ч не только достигло уровня контроля, но и значительно превысило его, составив 130%. При этом не наблюдалось иссушения тканей — количество воды по отношению к контролю составило соответственно 115 и 110%.

Несколько большая термоустойчивость дыхательной системы отмечена у растений, выращенных в условиях дефицита влаги в почве. Так, после 2-часового воздействия 55° дыхание по отношению к контролю составило 60% на фоне влажности 20% от ПВП, при 50% влажности от ПВ — 45%. С дальнейшим повышением температуры у кейреука с фона влажности 20% от ПВ после температурного воздействия даже 61° дыхание еще фиксируется, составляя 25% по отношению к контролю, тогда как при влажности 50% от ПВП после воздействия температурой 59° дыхание практически отсутствует — составляет 3% от контроля. У кейреука снижение дыхания более чем на 40% наблюдается после воздействия 55° , тогда как у остальных изученных растений — после воздействия более низких температур. Все это характеризует кейреук как жаростойкое растение. По степени возрастающей жароустойчивости исследованные виды можно расположить в следующем порядке: изень зеленоватый, терескен, саксаул черный, изень серый, кейреук.

В условиях различной водообеспеченности (20 и 50% от ПВП) в процессе вегетации не наблюдается значительных изменений дыхательной способности. Так, в июле на фоне 50% от ПВП дыхание листьев $350 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час, на фоне 20% от ПВП — $320 \text{ мм}^3 \text{O}_2$. Необходимо отметить, что такая реакция дыхательной системы (дыхание ослабляется или остается без изменений) на засушливые условия произрастания свойственна всем ксерофитам (Жолкевич, 1968). Растения, выращенные при влажности почвы 50% от ПВ, были подвергнуты завяданию в течение 6 суток. В результате дыхание ослабло на 20% при уменьшении содержания воды на 26%. После возобновления поливов в течение 3 суток произошла репарация и дыхания, и содержания воды до начального уровня, тогда как у терескена — только на 8-е сутки, а у серого подвита изеня хотя количество воды и достигло первоначального уровня, репарация дыхания так и не наблюдалась. Таким образом, кейреук по сравнению с терескеном и изенем серым обладает более высокой репарационной способностью дыхательной системы к обезвоживанию, что указывает на возможную обратимость нарушенного засухой процесса.

Изучение связи дыхания с продуктивностью в условиях фитомелиорации выявило высокие величины накопления биомассы и расхода сухого вещества на дыхание у растений при выращивании на серо-бурой супесчаной почве (полосная пахота) по сравнению с растениями на серо-бурой солонцевато-солончаковой почве (песконакопительная борозда). По мере вегетации от апреля к августу параллельно с нарастанием биомассы увеличивается расход сухого вещества на дыхание. Так, на серо-бурой супесчаной почве в апреле количество биомассы составило 0,41 г абс. сухой массы на 1 растение, в августе — 22,25 г, расход сухого вещества на дыхание — соответственно 12,3 мг на 1 растение за сутки и 425 мг; на серо-бурой солонцевато-солончаковой почве количество биомассы — 0,1 и 2,03 г, расход сухого вещества на дыхание — соответственно 8,03 и 50,02 мг. Таким образом, на серо-бурой супесчаной почве у растений наблюдается энергичный рост, образуется много биомассы, например, в августе в 10 раз больше, чем на серо-бурой солонцевато-солончаковой почве. Энергичный рост сопровождается и большими затратами сухого вещества на дыхание.

Водный режим

На Приташкентских адырах исследовали Ю. С. Григорьев и Н. С. Запромётова (1966), в Карнабчуле — З. Ш. Шамсутдинов (1973, 1975), в предгорьях Нуратау — Т. Рахимова (1966), на Чартакских адырах Ферганской долины — Т. Рахимова и Н. Мухитдинов (1977), в Юго-Западных Кызылкумах — С. Эсанкулов (1978) и др.

В условиях Чартакских адыров Ферганской долины (Рахимова, Мухитдинов, 1977) содержание воды в ассимиляционных побегах составляет в апреле 86,8—79,6%, в мае — 81,3—66,7. Летом заметно снижается — в июне 68,4—61,0%. В сентябре наблюдается самая низкая влажность — 60,1—42,1%. Дневная амплитуда содержания воды в листьях увеличивается в течение вегетации и наиболее значительна во влажный год: в апреле в фазе роста вегетативных побегов 82,6—80,7% в сухой и 89,4—82,1% во влажный год, в мае к началу вегетации — соответственно 77,1—71,0% и 81,7—77,9, в июле к началу цветения — 65,0—60,1, в начале августа в фазе массового цветения — 57,6—50,1 и 67,3—54,4. В августе (фаза массового плодообразования) в сухой год в побегах содержится 55,2% влаги в среднем за день, во влажный — 63,5%. Максимальный уровень содержания воды по годам варьирует от 89,4% до 82,1, а минимальный — от 50,1 до 49,2. Диапазон оводненности побегов в 1971—1974 гг. достиг 41,1—18,8%. По средним статистическим данным, оводненность в апреле составляла $76,9 \pm 4,6$, мае — $75,3 \pm 1,5$, в июне — $61,6 \pm 3$, в июле — $61,4 \pm 0,5$, в августе — $59,3 \pm 1,6$, в сентябре — $51,5 \pm 4,0\%$ (Рахимова, Мухитдинов, 1978). В таких же пределах изменяется оводненность кейреука в условиях нижних адыров Ташкентской области.

Водный дефицит. В условиях Чартакских адыров в апреле незначителен — 2,6%, в мае он достигает 11,9%, в июне понижается до 7,6%, в июле и августе вновь возрастает до 10,0—12,4%. В сентябре происходит понижение водного дефицита — 8,4—9,2%. Таким образом, максимальный среднедневной водный дефицит кейреука в разные годы находится в пределах 10,0—12,4%. Весной и летом водный дефицит достигает наибольших величин в полуденные и послеполуденные часы, а осенью — в вечерние. Весной диапазон дневных величин незначителен, к осени он достигает 5%. Более высокий, чем на Чартакских адырах водный дефицит, по данным С. Эсанкулова (1978), отмечен в Юго-Западном Кызылкуме: на борозде он равен 2,0—21,4%, на целище — 8,9—23,7%, в Карнабчуле — от 3,2 до 5,2 (Шамсутдинов, 1975).

Интенсивность транспирации. В засушливом 1971 г. достигала наибольших значений в апреле в 14 ч — 840 мг/г·ч. В мае она значительно снизилась, максимум (420 мг/г·ч) наблюдался в 10—12 ч. В летние месяцы и в сентябре скорость транспирации такая же, как в мае. В благоприятные годы интенсивность транспирации была значительно выше, чем в засушливом году. В апреле в течение дня отмечено два максимума: в 10 ч (850 мг/г) и 16 ч (700 мг/г); в мае и июне — три, причем в мае самая высокая транспирация зарегистрирована в 16 ч, а в июле — в 9 ч утра (820 мг/г·ч); с конца июня транспирация резко снижается, лишь 23 июля при повышении температуры воздуха до 36° она вновь увеличивается до 984 мг/г·ч. Наибольший диапазон дневной величины

транспирации по годам—948—318 мг/г·ч, а наименьший—236—60. Среднедневная величина интенсивности транспирации на протяжении сезона вегетации по годам изменяется от 660 до 169 мг/г·ч. Максимальная среднедневная транспирация отмечена в июле (1044 мг/г), минимальная—в сентябре (60 мг/г). Статистический анализ многолетних данных показал, что в апреле транспирация равна $415,0 \pm 31,6$ мг/г·ч, в мае— $300 \pm 18,2$, в июне— $263 \pm 20,2$, в июле— $267,7 \pm 80,6$, в августе— $241,7 \pm 41,2$, в сентябре— $203,2 \pm 21,17$. Наиболее часто встречается интенсивность транспирации от 200 до 300 мг/г·ч, что составляет 33,2%. Уровень транспирации кейреука, произрастающего на Чартакских адырах Ферганской долины, значительно ниже (до 660 мг/г·ч), чем в Юго-Западном Кызылкуме (1700—1970 мг/г·ч) (Момотов и др., 1961; Эсанкулов, 1978) или в предгорьях Нуратау (до 1380 мг/г·ч) (Рахимов, 1968). В Карнабугуме интенсивность транспирации наименьшая—363—218 мг/г·ч (Шамсутдинов, 1975).

По данным С. Эсанкулова (1978), в Юго-Западном Кызылкуме в условиях фитомелиорации фактическая транспирация за несколько лет наблюдений колебалась от 130 до 1560 мг/г·ч. Величина потенциальной транспирации находилась в пределах 360—3520 мг/г·ч. Относительная транспирация весной в условиях опыта колебалась от 0,74 до 0,49, на целине—от 0,67 до 0,45. Летом при наступлении сухой и жаркой погоды с уменьшением запаса влаги в почве относительная транспирация снижается и опыте до 0,34, на целине—до 0,30.

Водоудерживающая способность ассимиляционных побегов (при 3-часовом завядании) в засушливом году была выше, чем во влажном: в засушливом в апреле—79,6%, в мае—86,3, в июне—92,3, в июле—92,3, в августе—93,8, в сентябре—87,3; во влажном году в апреле—63,2, в мае—77,1, в июне—87,5, в июле—75,6, в августе—67,4.

Осмотическое давление кейреука, по многолетним данным, в апреле составляет 5—8 атм, в июне—22—33 атм, в июле—22—39, в августе-сентябре—22—43. Как видно, сохраняется общая закономерность повышения осмотических показателей от весны к осени.

Сосущая сила листьев кейреука в течение сезона колебалась и в засушливом году от 4 до 26 атм, в апреле-мае—от 4 до 10, в июне составляла 16 атм, в июле—26, в августе и сентябре 20—16. Во влажном году более низкая—7—20 атм, в некоторые годы отмечена максимальная ее величина—35—39 атм (июль—сентябрь). Сезонный диапазон сосущей силы изменяется по годам от 12 до 35 атм.

Для кейреука характерен стабильный водный режим, оводненность и транспирация незначительно уменьшаются в течение вегетации.

Первые данные по углеводному обмену кейреука получены в 1949 г. при исследовании растений Устюрта (Захарьянц, 1955). Позже Л. Н. Алексеева (1962) и Б. Сабилов (1971) изучали этот процесс у растений Юго-Западного Кызылкума.

Содержание углеводов в листьях колеблется в зависимости от условий обитания в небольших пределах — 21—24%. Количество растворимых углеводов не превышает 6—9%. Накопление их происходит за счет передурдирующих сахаров (сахароза, сахара группы сильного гидролиза). В составе моноз, кроме глюкозы и фруктозы, обнаружена в виде следов галактоза (Захарьянц, и др., 1971б).

Максимальное содержание растворимых углеводов наблюдается в фазе цветения — начале плодообразования. Максимальное количество крахмала отмечено в фазе отрастания — 2—3%, в фазу цветения, особенно на солонцевато-солончаковой почве, оно уменьшается до 0,3%, в фазу плодоношения (сентябрь) увеличивается.

В процессе развития происходит накопление гемицеллюлоз (7—9%). В летний период отмечено использование гемицеллюлоз (до 30%), к осени содержание их вновь увеличивается. В составе гемицеллюлоз легкогидролизуемых, менее полимерных форм, основным компонентом которых является полисахарид арабан, вдвое больше, чем высокополимерных соединений (Сабилов, 1971). Колебание количества гемицеллюлоз в течение вегетации происходит в основном за счет легкогидролизуемых форм (Сабилов, 1971). Для кейреука характерен относительно высокий гемицеллюлозный индекс (1,1—1,2), что указывает на его высокие кормовые достоинства. Содержание клетчатки в ходе вегетации увеличивается от 6,8 до 10,1% (Алексеева, 1962). Исследование углеводного обмена у галофильной и гипсофильной форм кейреука в Юго-Западном Кызылкуме (Алексеева, 1962) не обнаружило существенных различий. Это позволяет охарактеризовать кейреук как галофит — гипсофит.

Выращивание кейреука в адырной зоне (нижние Приташкентские адыры) обуславливает накопление до 30% углеводов (фаза цветения) за счет растворимых форм (до 11,5%), главным образом, сахарозы, содержание которой достигает 7,0% (Сабилов, 1971).

В листьях кейреука в экспериментальных условиях (Захарьянц, Ошанина, Сабилов, 1972) при дефиците влаги в почве содержание углеводов выше (до ~37%), чем у растений, выращенных в условиях благоприятного водного режима (около 30%). Это происходит за счет растворимых углеводов, легкогидролизуемых фракций гемицеллюлоз и клетчатки.

В литературе приводится небольшое число работ по азотному обмену кейреука (Захарьянц и др., 1971б; Ошанина, Азимова, 1975).

Наибольшее накопление азотсодержащих веществ происходит в фазе отрастания (апрель). Количество общего азота в этот период достигает 4,34%. К периоду бутонизации—цветения (май) наблюдается резкое его уменьшение на 50%, связанное, вероятно, с быстрым расходом на формирование генеративных органов. В последующие периоды развития наблюдается дальнейшее уменьшение их количества.

Содержание белковых соединений высокое в фазе отрастания—цветения (70—74% общего азота, в апреле-мае). В фазе цветения—плодоношения (июнь—сентябрь) отношение белкового азота к общему резко снижается (~ 60—64%). Небелковые формы азота больше всего накапливаются в начальный период развития (отрастание) (около 1%).

Содержание свободных аминокислот в начальные фазы развития (отрастание—начало бутонизации) высокое. С наступлением жаркого периода они не накапливаются. Вероятно, это связано с высокой стойкостью белковых соединений к высоким температурам и недостатку влаги.

В ассимиляционных органах кейреука обнаружены в свободном состоянии почти все аминокислоты растительных белков (до 20). Количественно преобладают дикарбоновые кислоты: из амидо—глутамин, основные аминокислоты, аланин, серин, пролин; γ -аминомасляная кислота, метионин отмечается в виде следов.

Дикарбоновые аминокислоты накапливаются в основном в начальные периоды развития—в фазе отрастания. Затем они постепенно расходуются. Характерно для кейреука накопление в ксеротермический период в значительных количествах аланина (в 2 раза больше, чем в фазе отрастания). Возможно, здесь проявляется «аланиновый эффект» Тарчевского. Содержание пролина и глутамина по мере вегетации снижается. Вероятно, эти аминокислоты в обмене кейреука не играют роль защитных веществ против экстремальных факторов среды.

Большое количество амидов синтезируется в начале вегетации. При формировании генеративных органов они интенсивно используются. В этот период содержание аммиачного азота возрастает, видимо, за счет некоторого протеолиза белков. Амидоиндекс в начале вегетации высокий (~ 65%), затем (в мае) снижается вдвое, в период жаркого лета сводится к нулю, к созреванию плодов (сентябрь) вновь возрастает (40%).

Исследование азотного обмена кейреука, произрастающего в различных экологических условиях Юго-Западного Кызылкума, обнаружило связи метаболизма с почвенными условиями (засоление).

Под влиянием недостатка влаги (20% от ПВП) общее количество азота в ассимилирующих органах кейреука повышается, при этом доля белкового азота в суммарном содержании азотсодержащих веществ по сравнению с контролем (50% от ПВП) также увеличивается. Таким образом, усиление протеолиза как непременно

ни условия прогрессирующего завядания у этого растения не уменьшается (Ошанина, Азимова, 1975), напротив повышается синтетическая деятельность, в результате чего несколько увеличивается белковый индекс (77% против 70 в контроле в фазе бутонизации — цветения).

Под влиянием высоких температур в экспериментально созданных условиях количество белкового азота в ассимилирующих листьях кейреука оставалось практически неизменным. При этом наблюдалось небольшое накопление свободных аминокислот (на 1%). Особенно примечательно, что в обмене аминокислот отмечалось под воздействием высоких температур стимуляция образования аланина (при 40° — на 180%, при 50° — на 370% и при 60° — на 473% против контроля): происходило накопление амидов (в 1,2 раза глутамина) при одновременном уменьшении количества глутаминовой кислоты (используемой в синтезе глутамина) и треонина (Ошанина, Азимова, 1975).

Фосфорный обмен

Кейреук в отношении фосфорного обмена изучен достаточно подробно. Он исследован как в естественных условиях обитания (Нигматов, 1980б), так и в эксперименте — в вегетационных опытах (Захарьянц, Алексеева, Абдурахманов, 1978; Нигматов, 1980а, б; Нигматов и др., 1982).

Максимальное содержание $P_{\text{общ}}$ в листьях кейреука, произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме, отмечено в фазе отрастания — 0,26% на абсолютно сухую массу. В течение вегетации оно уменьшается на 40% (плодоношение). Фосфора кислоторастворимой и в начале вегетации содержится 0,17%. Кислоторастворимая фракция в этот период на 70% состоит из фосфорорганических соединений. Неорганический фосфор в течение вегетации интенсивно расходуется. В составе $P_{\text{орг}}$ значительная доля приходится на $P_{\text{вод}}$ (до ~60%). В ходе вегетации содержание $P_{\text{нкл}}$ снижается в основном за счет $P_{\text{лаб}}$. Много синтезируется эфирсахаров (до — 40% от $P_{\text{орг}}$), количество которых сильно уменьшается в течение вегетации. 3-фосфоглицериновой кислоты и фитина в листьях кейреука немного (около 0,0035%). Однако фосфатидов накапливается в большом количестве (~0,05% на абсолютно сухую массу). Возможно, это указывает на участке ЗФГК в биосинтезе фосфатидов, связанное с ксеротермическими условиями обитания.

Фосфора кислотонерастворимого в максимуме (отрастание) содержится 0,08% на абсолютно сухую массу, что вдвое ниже содержания $P_{\text{кп}}$.

Максимальное содержание нуклеиновых кислот отмечено в фазе отрастания (0,035%), в ходе вегетации оно уменьшается на 60%. Это снижение происходит за счет РНК. Соотношение

РНК/ДНК в начале вегетации составляет 5, к плодоношению — 4,4, что характеризует растение как высокоустойчивое.

В условиях эксперимента с дефицитом влаги в почве содержание НК в листьях кейреука практически сохранялось на одном уровне, стабильным было также соотношение РНК/ДНК (Пинматов, 1980).

При выращивании кейреука в различных опытно-мелиоративных условиях Юго-Западного Кызылкума (Нигматов, 1981) установлено, что наибольший синтез фосфорорганических соединений в листьях 2- и 3-летних растений наблюдался при культивировании на супесчаной серо-бурой почве с глубоким залеганием гипса (полосная пахота). В этих условиях фосфорный обмен протекал более интенсивно — соединения фосфора кислоторастворимой фракции в течение вегетации усиленно используются. Биологическая масса кейреука на этом участке в конце вегетации в 10 раз превышала продуктивность растений, выращенных на гипсоносной серо-бурой почве. В жестких условиях произрастания на почвах с близким залеганием гипса у кейреука в ксеротермический период наблюдалось небольшое увеличение содержания нуклеотидов за счет $P_{\text{стаб}}$, обусловленное, возможно, распадом нуклеопротеидов (Конарев, 1959); кроме того, нарушалась скорость окисления и фосфорилирования.

Минеральный состав

Исследования кейреука, произрастающего в условиях Устьурта и Юго-Западного Кызылкума (Ли, Беркович, 1970), показали, что весной (апрель) содержание золы (табл. 1) в листьях относительно низкое (15,6%), в дальнейшем наблюдается усиленное возрастание содержания зольных соединений (максимально в августе — 35,6%), осенью количество их в надземных частях снижается (около 11% на абсолютно сухую массу). Содержание золы в однолетних и многолетних стеблях невысокое и мало подвержено изменениям в течение вегетации. Данные по содержанию зольных элементов в органах кейреука приводятся в табл. 2 по материалам Л. Е. Родина, Н. И. Базилевич (древняя дельта Амударьи) и А. Д. Ли, Б. В. Беркович (Юго-Западный Кызылкум). По содержанию азота и некоторых минеральных элементов (P, S, Na) кейреук, произрастающий в Юго-Западном Кызылкуме, беднее, чем растения Каракумов. Многолетние части, как у саксаула черного и боялыша, содержат меньше азота и зольных элементов, чем годовичные побеги. Среди зольных элементов у однолетних побегов доминируют калий, натрий, кальций, хлор.

Хозяйственная характеристика

Кейреук редко является эдификатором в растительном покрове. Чаще встречается компонентом других растительных сообществ.

ности. Урожайность кейреука в Юго-Западном Кызылкуме не превышает 1—1,5 ц/га. Так, кормовая масса в боялышево-кейреуковом полыннике в разные годы колеблется от 0,3 до 0,9 ц/га.

Кейреук служит хорошим кормом для овец, коз и верблюдов в осенне-зимний период. По данным И. В. Ларина и др. (1961), питательная ценность не ниже лугового сена среднего качества, в 100 кг сена содержится 44 кормовых единиц.

В настоящее время кейреук широко испытывается и внедряется в посевы для улучшения малопродуктивных пастбищ и заготавливается в качестве корма. В зависимости от почвенно-климатических условий урожай сухой кормовой массы составляет 13—30 ц/га, что в 5—8 раз превышает продуктивность естественных кейреучников (Алимжанов, 1973; Усманиев, 1977; Балян, 1980; и др.). Выведены новые перспективные сорта урожайностью 15—20 ц/га.

Кейреук слабо отрастает после отчуждения. Только при апрельском отчуждении отмечена отавность 50% от годовичного прироста. Приводим данные об отавности у доминантных видов Юго-Западного Кызылкума в ц/га (по данным А. Д. Ли).

№ участка	Год	Общий годичн. прирост	После 1-го отчуждения 1. IV	После 2-го отчуждения 5. V
<i>Artemisia diffusa</i>				
1	1970	1,86	0,62	0,12
	1971	0,56	0,41	—
	1972	0,85	0,46	—
	1973	3,71	0,97	0,26
<i>A. luranica</i>				
1	1970	0,75	0,33	0,06
	1971	0,36	0,27	—
	1972	0,47	0,34	—
	1973	1,69	0,57	0,12
2	1970	0,93	0,48	—
	1971	0,21	0,18	—
	1972	0,93	0,28	—
	1973	1,76	0,66	0,16
<i>Salsola arbuscula</i>				
2	1970	0,29	0,10	—
	1971	0,03	0,02	—
	1972	0,31	0,15	—
	1973	0,58	0,29	—
<i>S. orientalis</i>				
2	1970	0,69	0,24	—
	1971	0,16	0,12	—
	1972	0,23	0,17	—
	1973	0,92	0,43	0,09

Примечание: 1-й участок—эфемеронный полынник, 2-й боялышево-кейреуковый полынник.

Химический состав приводят Ш. М. Агабабян и др. (1934), О. И. Морозова (1946), З. П. Чаплина (1959). Анализы (Льв. Беркович, 1970), проведенные из сборов кейреука в Юго-Западном Кызылкуме (табл. 3), показывают высокое содержание сырого протеина (до 16% у годовичных и 6,5% у многолетних побегов) и белка (до 8,7% у годовичных и 3,6 у многолетних) весной и уменьшение к осени сырого протеина до 4—6%; белка — до 3—4%. Содержание жира у кейреука незначительное, но от весны к осе-

Т а б л и ц а 3

Химический состав кейреука (% на абсолютно сухое вещество)

Дата сбора образц. (1965 г.)	Фаза	Часть растения	Гигроскопич. воды	Сырой протеин	Сырая клетчатка	Сырой жир	Сырая зола	БЭВ	Белок	Сахар
21. IV	Вегетация	Многолетние побеги	6,00	6,49	49,44	0,97	11,98	31,22	3,59	0,52
		Годичные побеги	6,09	16,16	26,49	2,35	15,57	39,43	8,56	0,91
		Сухие ветки	6,85	9,63	42,45	1,40	15,33	31,19	4,22	0,93
23. V	Разгар вегетации	Многолетние побеги	6,37	5,08	40,58	1,07	16,20	37,07	4,14	0,47
		Годичные побеги	7,04	13,12	8,38	2,18	27,73	48,59	6,61	1,05
12. VI	Начало цветения	Многолетние побеги	5,59	6,75	35,79	0,68	11,87	44,91	3,04	0,41
		Годичные побеги	7,30	13,29	23,82	2,60	21,81	33,48	6,21	1,54
15. VIII	Начало плодоношения	Многолетние побеги	5,54	4,18	31,58	1,75	10,63	51,86	3,24	0,81
		Годичные побеги	4,98	5,58	17,35	3,88	35,58	37,61	4,53	1,38
15. X	Плодоношение	Надземная часть	5,82	4,97	32,91	3,17	10,92	49,03	3,97	1,19

ни повышается. Весной жира у однолетних побегов до 2,3%, у многолетних 0,97%, к осени — соответственно до 3,8 и 1,7. Накопление сахара идет до цветения, у годовичных побегов его 1,5%, к осени содержание постепенно снижается. Содержание клетчатки весной наибольшее у годовичных побегов — до 26,5% и многолетних — до 49,4%, летом оно уменьшается соответственно до 17,4 и 31,6%. В осенних образцах содержание клетчатки вновь повышается. Накопление безазотистых экстрактивных веществ происходит до летней депрессии — 48,5%, к осени количество их уменьшается до 37,6%. У многолетних побегов, наоборот, летом содержится 44,9%, осенью — 51,8%.

Летом в 100 г воздушно-сухого корма содержится 0,99 мг каротина (Чаплина, 1959).

SALSOLA ARBUSCULA PALL. — СОЛЯНКА ДЕРЕВЦА ВИДНАЯ БЕЛЫЙ БОЯЛЫШ

Представитель семейства Chenopodiaceae, подсемейства *Chenopodieae*, секции *Anchophyllum*, рода *Arbusculae*. Галофильный кустарник 50—80 (120) см высоты с мелкими полувальковатыми опадающими суккулентными листочками.

Ареал и фитоценология

По морфологическим признакам подземных органов и корневых систем Н. С. Запрометова (1959) выделяет песчаную и горную формы *S. arbuscula* (последняя связана с останцами и их шлейфами). Широкий ареал способствовал экотипической изменчивости боялыша, однако его ценотическая роль не везде одинакова: иногда он доминирует в покрове, но чаще встречается как субдоминант. Белый боялыш выступает в роли эдификатора на маломощных песках и пролювиальных шлейфах останцовых возвышений Кызылкума, где хрящевато-щебнистые гипсоносные почвы перекрыты песчаным плащом. Он широко распространен также на бугристых и грядовых закрепленных песках, на легкосуглинистых серо-бурых гипсоносных почвах, в редких случаях встречается на выходах коренных пород или других субстратах.

Общее распространение: юго-восток европейской части СССР, Средняя Азия, Иран, Афганистан, Джунгария, Кашгария (Китай), Монголия, т. е. в основном в пределах Древнего Средиземья.

Флористический состав белобоялышевой формации исчисляется 74 видами, в том числе деревьев и кустарников 14,8%, полукустарничков 12,2%, травянистых многолетников 16,4%, однолетних растений 56,1% (Момотов, 1973б). Разнообразие условий, в которых распространены боялышники, позволяет выделить две группы ассоциаций.

Белобоялышники на легкосуглинистых серо-бурых почвах приурочены преимущественно к подгорным равнинам останцовых гор Кызылкума и третично-меловым поверхностям, в отдельных случаях — и к уплотненным пескам. В последнем случае в составе ассоциаций участвуют псаммофиты, как кустарниковые, так и травянистые. Из травянистых псаммофитов наиболее часто встречается илак (*Carex physodes*). При малой мощности песчаного плаща на серо-булой почве в Юго-Западном Кызылкуме среди боялыша встречается полынь раскидистая (*Artemisia diffusa*), а в Центральном и Северном Кызылкуме (Порецкий, Русанов и Афанасьев, 1936) — и белоземельная полынь (*Artemisia terrae-albae*).

В данной группе наиболее типичны илаково-боялышевая, полынно-белобоялышевая и сингренново-полынно-белобоялышевая ассоциации.

Белобоялышники на закрепленных песках и опесчаненных ро-бурых почвах характеризуются большей ролью псаммофитной растительности, ее представители являются субдоминантами. В связи с неоднородностью рельефа и почвы растительные ассоциации часто сменяют друг друга на небольшой площади. Например на мелкобугристых песках характерны вкрапления псаммофитных группировок. На засоленных почвах увеличивается количество сеты (*Salsola sclerantha*). Наиболее типичны для данной группы партеково-сингренново-белобоялышная, джужгуново-сингренново-белобоялышная, сингренново-партеково-белобоялышная, кустарниково-белобоялышная ассоциации (Момотов, 1973б).

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды желто-бурые, одкосемянные, лопатокарпные с перигонияльным покрывалом из 5 видоизмененных листочков околоцветника с крыльями (Бутник, 1981). Диаметр плодов 9,0 мм, масса 1000 шт. — 13,0 г. Верхушки листочков покрывала образуют рыхлую расходящуюся колонку. При перетирании руками покрывало с трудом отделяется от семян. Семена темно-коричневые, округлые, 2,1 мм в диаметре, масса 1000 шт. 8,6 г. Лабораторная всхожесть семян низкая — до 2%, что обусловлено склерификацией покрывала.

Семена, опавшие осенью в конце октября — начале ноября, прорастают на следующий год весной во второй половине марта или начале апреля. Непроросшие семена на второй год теряют всхожесть.

Виргинильный период. Обычно в природных условиях этот период у боялыша длится 5—6 лет, в культуре — 3—4 года. Плоды боялыша в природе появляются только после двух благоприятных по метеорологическим условиям лет, обеспечивающих образование полноценных семян, на следующий год их прорастают и выживание сеянцев. Семядоли функционируют 2—3 недели.

Первые два года рост боялыша моноподиальный. В мае в пазухах листьев закладываются почки возобновления. Верхушечная почка трогается в рост весной следующего года. Структура побега в значительной степени зависит от условий его формирования. В благоприятные по метеорологическим условиям годы в первый год растение достигает 5—6 см высоты, а корень углубляется до 40 см. На второй год растение 12—15 см высоты, корень проникает до 70 см. К концу второго года верхушечная почка главного побега отмирает и с третьего года наблюдается симподиальное ветвление. Боковые побеги также в течение 2—3 лет растут моноподиально, а затем их верхушечная почка отмирает. С третьего года стержневой корень приостанавливает рост и развиваются боковые корни, которые при наличии в почве гипсового горизонта

ближе к поверхности почвы почти горизонтально, длиной 1—3 м. На песчаных почвах без гипса боковые побеги отходят от оси стержневого корня под углом 30—60° и углубляются на 40—50 см.

В конце вегетационного периода растение достигает 25—40 см

Вегетативный период. У взрослых растений образуется три типа побегов: вегетативные ростовые, неспециализированные генеративные и генеративные.

Вегетативные ростовые побеги появляются в нижней части старых побегов или после обломки и порубки стеблей. В зависимости от метеорологических условий года такие побеги достигают длины 50—60 см и образуют побеги второго по-

коления. Специализированные генеративные образуются в верхней части трехлетних побегов. Вначале они развиваются как вегетативные, затем на их верхней части формируются репродуктивные органы. Длина генеративной части этих побегов составляет 10—20 см. Как правило, верхние цветки недоразвиты и семян не образуют. Осенью после плодоношения генеративная часть побега отмирает и на следующий год возобновление происходит из почек, заложенных в вегетативной его части.

Генеративные побеги образуются обычно на побегах второго поколения. На генеративных побегах длиной 6—8 см закладываются 15—20 побегов. После плодоношения эти побеги отмирают. У молодых особей, вступивших в генеративную фазу, образуется небольшое количество генеративных побегов. У стареющих особей генеративная сфера развивается слабее, чем у средневозрастных рас-

Отмирание побегов. Много отмерших побегов. Основной стержневой побег отмирает, растение питается за счет отдельных сохранившихся живыми боковых корней.

Развитие почек

Почки возобновления *S. arbuscula* закладываются с середины июля до конца июня в пазухах листьев годовых побегов. Они защищены 8—9 чешуями и прикрыты основанием листьев. Вместимость почек к осени составляет 13—14 почечных членов, из них 2—3 катафиллы, длина почек 1,5—2,0 мм.

Развитие почек идет быстро, пластохрон почечных членов — 2 дня. Почкосложение 1—2 чешуй полуобъемлющее, 3 чешуй створчатое.

Почки имеют строение более простое, чем листья; они амфибичные, эпидерма одноклеточная, мезофилл равногубчатый, проводящая система представлена одним коллатеральным пучком. Почки жизнеспособны 2 недели, затем отмирают, но опадают весной перед отрастанием почек.

Конус нарастания перед уходом растений в летний покой достигает в диаметре 100 мкм и 60 мкм в высоту, состоит из 1 стелоники и 4—5 клеток меристемы (Пайзиева, 1976, 1978).

Быстрый темп органогенеза почек *S. arbuscula* коррелирует с уменьшением их емкости. Защита почек осуществляется не только за счет чешуи, но и основанием листа, что является адаптивным признаком.

Сезонное развитие

Salsola arbuscula относится к группе растений весенне-летней и осенней вегетации. В природе в условиях Юго-Западного Кызылкума вегетация у боялыша начинается обычно во второй половине марта. Бурное нарастание годичных побегов и заложение листьев происходит в апреле. Бутонизация начинается в I декаде мая, первые цветки раскрываются в конце мая. Цветение длится 15—20 дней. Во время летней засухи боялыш сбрасывает большую часть листьев. Фаза плодоношения — с конца сентября до середины ноября. Зрелые плоды осенью быстро опадают и разносятся ветром.

Фазы сезонного развития изменяются в зависимости от метеорологических условий года (рис. 6). В очень засушливые годы генеративная сфера не развивается.

Изучение продуктивности боялыша проводили в Юго-Западном Кызылкуме на южной подгорной равнине Кульджуктау в боялышево-кейреуково-полынном сообществе (асс. *Artemisia turganica* + *Salsola orientalis* + *S. arbuscula*) в 1961—1973 гг. Обилие боялыша — 200 крупных кустов на гектар, 150 средних и 80 мелких.

В вегетационном развитии боялыша наблюдается два максимума продуктивности. Первый — в конце июня, когда надземная масса достигает 2,5—3,2 ц/га. Второй — осенью, в период плодоношения — 2,2—2,7 ц/га.

Подземная масса боялыша по определениям в 1964 и 1969 гг. составляла соответственно 8,3 и 8,9 ц/га. Основная масса корней боялыша распространена на глубине до 50 см.

Надземная биомасса многолетних частей боялыша по годам изменялась от 1,6 до 2,5 ц/га, а масса годичных побегов в урожайные годы достигает 0,65 ц/га, в неурожайные — всего 0,03 ц/га. Такое резкое колебание массы годичных побегов у боялыша объясняется поверхностным расположением корневой системы, приспособленной к использованию атмосферной влаги.

Анатомия

Анатомическое строение *S. arbuscula* изучено С. Ю. Рожановским (1970) в связи с поиском диагностических признаков и структуре листьев этого вида и *Salsola arbusculiformis* Drob., которые морфологически сходны и имеют налегающие ареалы.

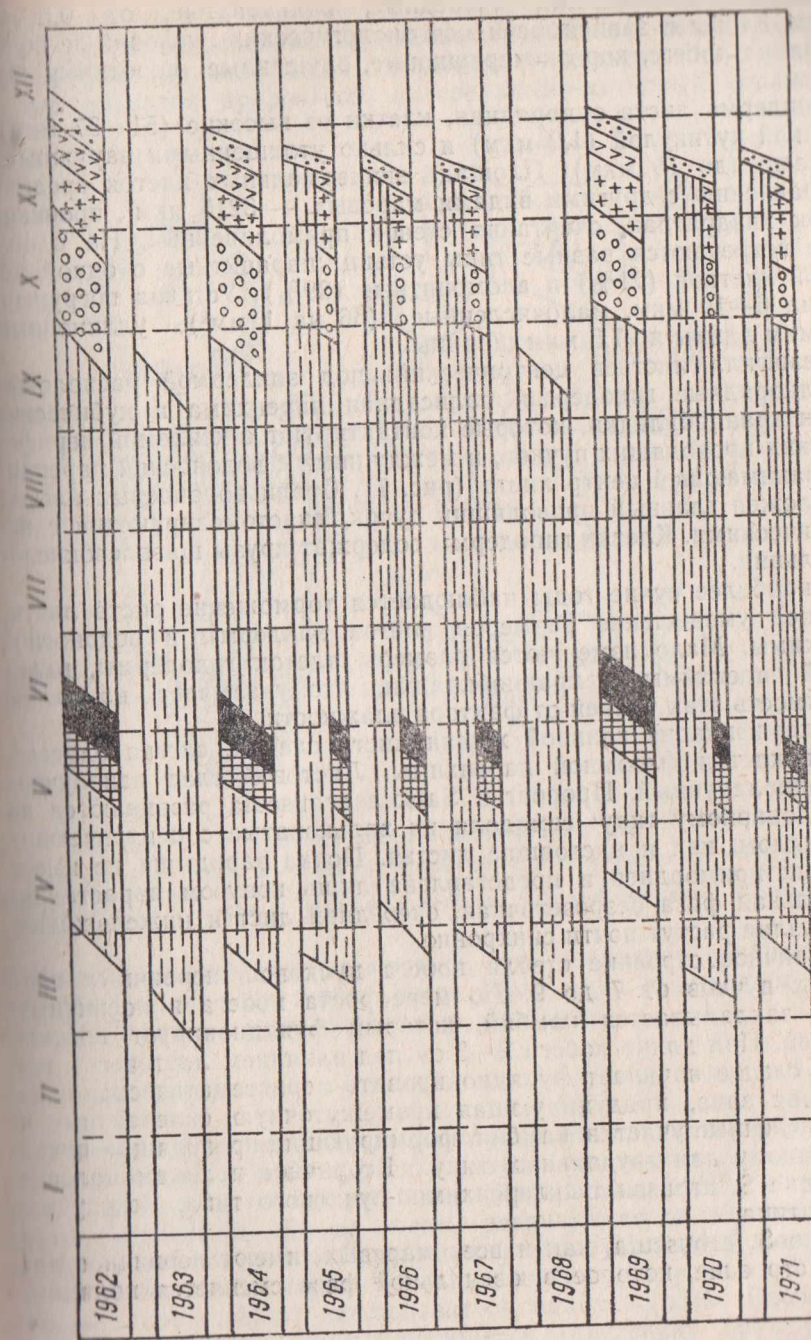


Рис. 6. Ход сезонного развития *Salsola arbuscula* в боялышево-кейреуково-полынном сообществе (условные обозначения те же, что к рис. 4.)

Листья *S. arbuscula* очередные, вальковатые, от 0,5 до 3,5 см длины в зависимости от экологических условий и положения на побеге, короткочерешковые, опушенные короткими пиками.

Эпидерма листа однорядная, клетки ее высокие (51—57 мкм) с тонкой кутикулой (1,2 мкм) и сильно утолщенными наружными стенками (до 15 мкм). Площадь эпидермальных клеток средняя по сравнению с другими видами маревых — 3215 мкм², площадь клеток квадратная, очертания стенок прямолинейные. На одном листе встречаются разные типы устьиц: парацитные с одной боковой клеткой (71%) и аномоцитные (29%). Устьица погруженные на 6—10 мкм, малочисленные (56 на 1 мм²), удлинены 34,6 мкм длины и 27,5 мкм ширины.

Мезофилл листьев центрический: под эпидермой расположены однорядные гиподерма, палисадная паренхима и кубические клетки крапчатобкладки, которые контактируют с ксилемой периферических проводящих пучков, и между ними с водоносной паренхимой, занимающей центр листа (рис. 7). Среди водоносных клеток расположен главный проводящий пучок, анастомозирующий с периферическими. Клетки гиподермы содержат друзы щавелевокислого кальция.

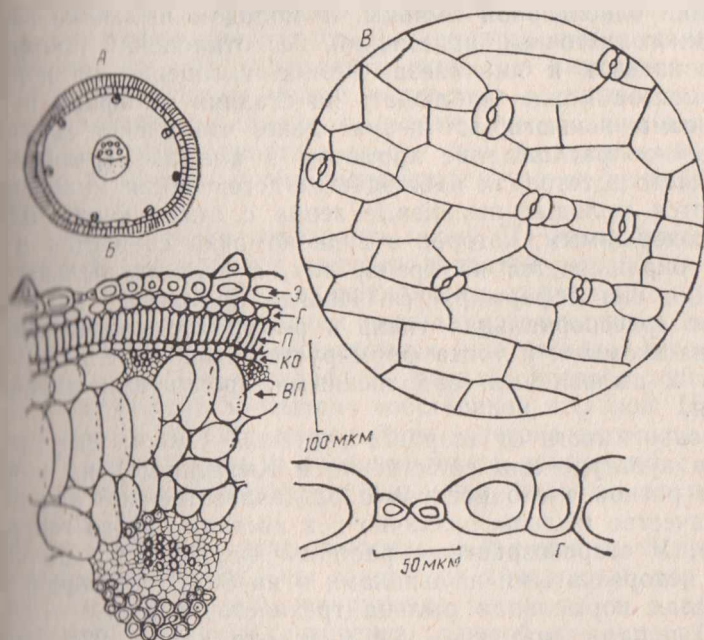
В наиболее сухие годы наблюдается торможение роста листа, заметное уменьшение размеров клеток эпидермы и водоносной паренхимы. Мало изменяются размеры клеток гиподермы, палисадной паренхимы и крапчатобкладки, что указывает на малую зависимость этих тканей от фактора влажности.

Склерификация главной жилки листа слабая, слегка одревесневают клетки флоэмной паренхимы. Листовой след однолучевый, однолакунный. Проростки *Salsola arbuscula* развиваются по котиледонарному типу: семядоли их вальковатые с центрическим мезофиллом, как и настоящие листья. Почка зародыша не имеет листовых примордиев и представлена лишь конусом нарастания. Ювенильная фаза безрозеточная, очередные лист и нижележащие междоузлия растут почти синхронно.

Первичное строение стебля побега пучковое, первичных проводящих пучков от 7 до 9. По мере роста побега в первичных пучках закладывается камбий, который функционирует длительное время. При длине побега 2—3 см под влиянием листовых и почечных следов начинает функционировать меристематическая камбиеродная зона, продуцирующая промежуточную склеренхимно-многочисленные участки камбия, формирующие проводящие пучки по общему для двудольных типу. Вторичное поликамбиальное утолщение *S. arbuscula* склеренхимно-пучкового типа, мелочного вого подтипа.

Корни *S. arbuscula*, как и всех маревых, имеют первично аксиальное строение, которое в ювенильной фазе сменяется поликамбиальным.

Таким образом, в анатомическом строении *Salsola arbuscula* ряд высокоспециализированных признаков: центрический, ассиметричный тип мезофилла семян и листьев, котиledonар-растигния проростков, склеренхимно-пучковый тип вто-



Анатомическое строение листьев *Salsola arbuscula*.

А — поперечный срез листа, Б — продольный срез, Г — деталь гонимы, Д — деталь гонимы с устьицами, Е — деталь гонимы, Ж — деталь гонимы, И — деталь гонимы, К — деталь гонимы, Л — деталь гонимы, М — деталь гонимы, Н — деталь гонимы, О — деталь гонимы, П — деталь гонимы, Р — деталь гонимы, С — деталь гонимы, Т — деталь гонимы, У — деталь гонимы, Ф — деталь гонимы, Х — деталь гонимы, Ц — деталь гонимы, Ч — деталь гонимы, Ш — деталь гонимы, Щ — деталь гонимы, Ъ — деталь гонимы, Ы — деталь гонимы, Ь — деталь гонимы, Э — деталь гонимы, Ю — деталь гонимы, Я — деталь гонимы.

толщину осевых органов, что позволяет предполагать высокую степень адаптированности этого вида к аридным условиям обитания и его сравнительную молодость.

Эмбриология

В начале марта у боялыша отрастают вегетативные и генеративные побеги и к 20 апреля в пазухах листочков уже имеются побеги размером от 0,5 до 4 мм (Рачковская, 1957). У многолетних растений 50—60 см высоты развиваются до 60—460 генеративных побегов, на каждом из них образуется от 7 до 40 бутонов. У боялыша параллельно цветению, которое идет акропетально, продолжают закладываться новые бутоны. От начала закладки бутона до его раскрытия (цветения) проходит 30

дней. За это время в пыльниках проходит микроспорогенез симультанному типу и спермиогенез в пыльце (Коничева, 1988).

В сформированном пыльнике стенка четырехслойная, образованная из эпидермиса, фиброзного, одного среднего слоя и тапетума. Средний слой дегенерирует в период мейоза, тапетум переходит к стадии одноядерной пыльцы. В молодом пыльнике развивается многоклеточный археспорий, без отклонений протекания лин синхронизиса и диакинеза. Резкие отклонения от нормального хода мейоза можно наблюдать на стадиях метафазы и анафазы. Хромосомы конъюгируют неправильно, что влечет за собой беспорядочное расхождение хромосом в анафазе I мейоза. В результате, часто в тетрадах наблюдается дегенерация микроспороцитов. В пыльниках молодых пыльцевых зерен с отмирающим или отмирающим содержимым, которое в виде комочка сбивается и становится темным окрашивается на препаратах, а полость пыльцы остается пустой и она деформируется. Иногда в молодых пыльниках отмирает археспориальная ткань в результате повреждений пыльника насекомыми и тогда формируется тычинка с недоразвитыми I или 2 пыльниками, заполненными продуктами распада археспория.

В зависимости от возраста растений и места его произрастания (в культуре или естественно в Кызылкуме) на них формируется разное число цветков с разнокачественной пыльцой. Чем лучше качество пыльцы различно и в цветках одного генеративного побега. У старовозрастных растений формируется больше цветков с недоразвитыми пыльниками и на 80% стерильной пыльцы.

Зрелая нормальная пыльца трехклеточная, 17,4—18,3 мкм, 16—20 порами диаметром 3,4 мкм; она на 85—92% фертильна, сохраняет жизнеспособность в течение суток при хранении в эксикаторе над хлористым кальцием.

В завязи *S. arbuscula* развивается одна краппирующая кампилотропная семязпочка. Образующаяся длинная семязпочка несет сформированную семязпочку в полость завязи. Семязпочка имеет два интегумента, микропиле образовано внутренним интегументом, многослойным в области микропиле и двухслойным в средней части семязпочки. Археспорий многоклеточный, толкательная клетка становится мегаспороцитом. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, зародышевый мешок развивается из халазальной клетки по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок семиклеточный, восьмиядерный, полярные ядра сливаются перед оплодотворением, антиподы дегенерируют в время оплодотворения.

Цветет *S. arbuscula* с первой половины мая до середины мая. Массовое цветение в Кызылкуме отмечено в III декаде мая. Основная масса цветков раскрывается утром, а в течение дня на растении раскрывается мало.

Цветок состоит из 5 тычинок и 5 прозрачных по краям лепестков околоцветника, суженных сверху. Завязь верхняя, постоянная.

и столбик, имеющий двухлопастное рыльце. Пестик состоит из листочки околоцветника и палочка. В этот день к 8 ч утра они несколько расходятся и из бутона показываются кончики пыльников, которые к 10 ч выдвигаются наполовину, начинают растрескиваться и из длинных пыльников попадает на лопасти рыльца, а в это время раздвинуты и находятся под пыльниками. В этот период пестик удлиняется, пыльники выносятся из полости цветка, пылевые мешки полностью раскрываются. Чем больше выдвигаются из цветка пыльники, тем больше выдвигаются лопасти рыльца, уже осыпанные собственной пылью. К 17 ч пыльники подсыхают и на следующий день опадают.

Пестик может проходить иначе. Из раскрывающегося цветка сначала выдвигаются кончики лопастей рыльца. В таком состоянии с виднеющимися кончиками рыльца выдвигаются на 1,5—2 ч. Затем показываются кончики пыльников, через 1—2 ч выдвигаются еще больше, затем раскрываются и пыльца попадает на рыльце, которое теперь находится под пыльниками и осыпано собственной пылью. На протяжении этого периода пыльца может быть занесена ветром или насекомыми. Таким образом, в зависимости от температуры воздуха пестик может быть протерандричным или короткое время протегандричным.

В период растрескивания и пыления пыльников были просмотрены пылевые мешки. Они содержали яйцеклетку, две синергиды, большое ядро и дегенерирующие антиподы, т. е. все элементы готовы к оплодотворению. Способ цветения и строение пылевого мешка в период растрескивания пыльников свидетельствуют о том, что завязываемость у боялыша происходит в результате самоопыления, в редких случаях возможна гейтоно-

восьмью оплодотворения завязи в зародышевом мешке сначала делится ядро эндосперма, после образования 6—8 ядер делится и ядро зародка. В дальнейшем медленно, в течение 20 дней, ядра эндосперма делятся, в микропилярном конце зародышевого мешка образуется подвесок из 9—13 клеток, расположенных в один ряд. Через месяц после опыления в завязи эндосперм становится зернистым и формируется шарообразный зародыш: еще через 2 месяца начинают дифференцироваться семядоли и корешок. Через 3 месяца после цветения у зародыша выражены семядоли, корешок, на плоде формируются крылья. Семена созревают в конце октября. У боялыша на каждом растении образуются до 50% семян с развитыми крыльями, но без зародыша. Отсутствие беззародышевости является нарушением в микро- и мегаспорангии, а также отмирание оплодотворенных семяпочек развивающимся зародышем.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Фотосинтез боялыша изучен очень слабо (Захарьянц, 1973; Захарьянц, Наабер и др., 1971б).

Потенциальная интенсивность фотосинтеза у боялыша составляет 26 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; максимальная наблюдаемая интенсивность фотосинтеза в естественных условиях (Юго-Западный Кызылкум) — 15 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; усвоение углекислого газа за день — до 150 мг на дм^2 .

Дневной ход величины наблюдаемого фотосинтеза у боялыша аналогичен кейреуку — выравненный, с небольшими колебаниями в утренние часы или послеполуденное время. Типичная кривая дневного хода фотосинтеза получена по данным радиометрического измерения.

Вегетационные изменения фотосинтеза у боялыша с максимумом в весенний период (апрель—май). Интенсивность фотосинтеза снижается по мере вегетации.

Углекислотное насыщение фотосинтеза низкое (0,04%). При более высоких концентрациях углекислоты фотосинтез практически не изменяется (Захарьянц и др., 1971б). Область светового насыщения фотосинтеза у боялыша — около 70 тыс. лк.

Температурный оптимум фотосинтеза этого вида — до 30 °C. Это характеризует боялыш как растение, обладающее высокой стойкостью ассимиляционного аппарата к повышенной температуре и адаптированное к сильному освещению.

Максимальная продуктивность фотосинтеза ($\Phi_{\text{ч.пр}}$) у боялыша приходится на фазу бутонизации и составляет 3,62 г/г сухой массы в сутки. Наибольший прирост биомассы также наблюдается в эту фазу развития (3,15 г за сутки).

Пигменты

Пигментный комплекс у боялыша изучен очень слабо. Известны лишь единичные данные, полученные Ф. Н. Таджикова в 1973 г. в Юго-Западном Кызылкуме.

Содержание хлорофиллов в фазе цветения составляет 1,0 мг на г сырой массы, сухой — 2,9 мг; каротиноидов — 0,4 мг на г сырой и 1,1 мг на г сухой массы листа.

Дыхание

Сведений о дыхании боялыша немного (Алексеева, 1968; Захарьянц и др., 1971б; Семихатова, Алексеева, 1979).

Изучение дыхания в процессе вегетации растения, дыхательной способности в фазе цветения, влияния последствия повышения температуры на дыхание проводили на Кызылкумской научной станции.

В фазе цветения боялыш белый характеризуется невысокой интенсивностью дыхания — $240 \text{ мм}^3 \cdot \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час.

В процессе вегетации наиболее энергичное дыхание (дыхательная способность) отмечено весной (апрель — май) — $330 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час, что совпадает с интенсивными ростовыми процессами и приходится на фазу отрастания — бутонизации. В период плодоношения интенсивность дыхания падает до $100 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ в час.

Таким образом, по мере развития наблюдаются незначительные колебания интенсивности дыхания и по сравнению с другими видами растений боялыш белый обнаруживает наименьшую интенсивность дыхания.

Боялыш белый характеризуется, наряду с кейреуком и саксаулом черным, большой стойкостью дыхательной системы к колебаниям температуры (Алексеева, 1976). Опыты с последовательным воздействием температур на дыхание показали, что после 2-часового воздействия 50° дыхание близко к контролю (по отношению к контролю составляет 95%). После воздействия 55° дыхание падает (по отношению к контролю составляет 7%). Повреждающее действие температуры для боялыша, видимо, является температурой между 50 и 55° .

Водный режим

Водный режим боялыша мало изучен. И. Ф. Момотов, М. Темников и М. С. Диденко (1961) и Д. Майсаров (1972) исследовали транспирацию этого растения в условиях Юго-Западного Кызылкума.

По данным И. Ф. Момотова, А. М. Темникова и М. С. Диденко (1961), максимальная величина интенсивности транспирации боялыша наблюдается в фазе отрастания — бутонизации — $2500 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$, в фазе цветения — $1700 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$. Кривая суточного хода одновершинная, пик транспирации во все фазы вегетации отмечается в 13 ч дня. В ранневесенний период транспирации в утренние часы одинакова, в фазе бутонизации — цветения и послеполуденные часы она выше, чем в утренние часы. В тех же условиях, по данным Д. Майсарова (1972), абсолютные величины транспирации боялыша невысокие: в апреле, мае и июне — в пределах 1050 — $700 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$, в июле — до $367 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$. Видно, что связано с гидротермическими условиями года.

Содержание углеводов и азотсодержащих веществ

Углеводный обмен в сезонной динамике в листьях боялыша исследовал Л. Н. Алексеева (1962) в Юго-Западном Кызылкуме.

Общее содержание углеводов в максимуме составляет $\sim 27\%$

(июль — фаза плодоношения). На протяжении вегетации происходит их накопление. При этом из растворимых углеводов больше всего накапливается сахарозы (до 4%). Содержание моноз, в составе которых в равных количествах находятся глюкоза и фруктоза (Захарьянц и др., 1971 б), по мере вегетации уменьшается (от 0,76 до 0,26%). Крахмала содержится 1—2%. Гемицеллюлозы в общем содержании углеводов занимают большой удельный вес (около 45%). Количество их, за исключением начальной фазы отрастания, превосходит показатели клетчатки, достигает 12% в фазе цветения. Накопление гемицеллюлоз в больших количествах, помимо значения как запасного питательного материала, возможно, связано со значительной засухоустойчивостью растений (Гранитова, 1952). В составе гемицеллюлоз больше всего содержится легкогидролизуемых соединений — полисахаридов типа арабана (Сабиров, 1971). Гемицеллюлозный индекс высокий (1, 2), что является признаком качественно хорошим в кормовом отношении. Клетчатки относительно немного (4,5—8,3%). Установлено значительное накопление гемицеллюлоз (до 12% в фазе цветения) и растворимых углеводов (~7% в фазе плодоношения) на гипсоносных почвах по сравнению с солонцевато-солончаковой почвой. У боялыша с этого участка максимум содержания гемицеллюлоз достигает около 9%, растворимых углеводов 5,8%.

Таким образом, боялыш характеризуется небольшим содержанием растворимых углеводов и преобладанием гемицеллюлоз.

Температурный порог обмена углеводов у боялыша — 50° (Захарьянц, Ошанина, 1977, 1981).

По обмену азотистых веществ боялыша данных немного (Захарьянц и др., 1971б). Определение азотсодержащих веществ проведено в ассимилирующих органах по фазам вегетации в Юго-Западном Кызылкуме у растений, произрастающих на почвах с близким залеганием гипса.

В течение вегетации отмечается быстрое обеднение ассимиляционных органов азотсодержащими веществами. Наибольшее количество азотистых веществ содержится в фазе отрастания (4,75% — в апреле). К периоду бутонизации (май) содержание общего азота резко снижается (на 60%) по сравнению с фазой отрастания. В фазе созревания плодов (сентябрь) количество общего азота ~1%.

Максимальное количество белковых соединений содержится в фазе отрастания (3,4%). По мере вегетации, так же, как и содержание общего азота, количество белкового азота сильно снижается. Отношение белкового азота к общему в фазе отрастания — бутонизации сохраняется на высоком уровне (76—77% в апреле-мае). В дальнейшем это отношение значительно снижается (до 64% в сентябре). Можно предполагать, что в ходе вегетации у этого растения белковые соединения в ассимилирующих органах слабо синтезируются.

Количество свободных аминокислот наибольшее в фазе от-

растения (0,1% аминного азота), затем (фаза бутонизации — цветения) наблюдается их использование (0,053%) и с наступлением жаркого периода они вновь накапливаются (0,08—0,10%). Содержание амидов высокое в начале вегетации (0,038% амидного азота). В фазе бутонизации количество их уменьшается вдвое. В летний период наблюдается накопление амидов. Амидоиндекс в сентябре возрастает значительно (на 65%). Такое нарастание, видимо, обусловлено способностью боялыша связывать избыточный аммиак.

Исследование различных форм азота в ассимилирующих органах боялыша, произрастающего в разных экологических условиях, показало, что на сильно заглинизированных почвах (залегание толщ гипса с 20 до 50 см), где засоление резко выражено с горизонта 25 см, у растений больше синтезируется азотсодержащих веществ (в течение вегетации примерно на 30%), чем на опесчаных повышениях на суглинистой почве, с 60—70 см переходящих в охристую глину, гальку и речной песок.

Характер сезонных изменений содержания общего и белкового азота не зависит от условий произрастания растений. Более отчетливое влияние условий местообитания растений обнаружено при анализе сезонной динамики аминного азота. В условиях сильного засоления свободных аминокислот (по аминному азоту) было в 2 раза больше (фаза плодоношения). При этом в азотном обмене ослабляется синтез амидов (до следовых количеств) и накапливается аммиачный азот (к периоду наступления высоких температур и возрастания дефицита влаги в воздухе и почве). Возможно, у солянок (см. также у *S. orientalis*) с увеличением концентрации солей в почве в тканях накапливается значительное количество органических кислот (Ионесова, 1948), обуславливающее обезвреживание избыточного количества аммиака, т. е. их обмен веществ уподобляется суккулентным видам растений.

Минеральный состав

По данным А. Д. Ли и Б. В. Беркович (1970), у годовичных побегов боялыша, произрастающего в Юго-Западном Кызылкуме на почвах с близким залеганием гипса, содержание золы высокое (табл. 1). Весной в фазе цветения (апрель) зольных элементов меньше (19,8% на абсолютно сухую массу), чем осенью (27,6%). По 7 анализам растений различных мест обитания в фазе цветения (Устюрт, ККАССР, Туркменская ССР, Казахская ССР), приведенным И. В. Лариным и др. (1951), золы содержится в среднем 20,1%. В многолетних побегах боялыша золы значительно меньше.

Однолетние побеги боялыша содержат 1,48% азота, многолетние части накапливают его меньше — 0,88%. В составе зольных элементов много кальция, калия, магния, хлора. Обнаружено значительное количество кремния и фосфора (табл. 2).

Хозяйственная характеристика

Листья и молодые побеги боялыша хорошо поедаются овнами осенью и удовлетворительно — зимой и весной, верблюды — круглогодично. На пастбищах, где доминантом является боялыш, урожайность его составляет 2—2,5 ц/га, в разреженных сообществах — не более 0,3—0,6 ц/га.

Т а б л и ц а 4

Химический состав надземной массы боялыша (% на абсолютно сухую массу)

Дата сбора образц. (1965 г.)	Фаза	Часть растения	Гигроскопич. вода	Сырой протеин	Сырая клетчатка	Сырой жир	Сырая зола	БЭВ	Белок	Сахар
21. IV	Вегетация	Многолетн. побеги	5,48	7,36	41,90	3,28	7,37	40,09	4,63	0,10
		Однолетн. побеги	7,03	19,79	12,75	2,16	19,81	45,29	13,37	1,50
		Сухая ветвь	5,82	8,08	43,66	1,05	15,58	31,63	4,63	0,14
25. V	Бутонизация	Многолетн. побеги	5,75	6,83	30,05	1,30	16,37	36,45	3,32	0,01
		Однолетн. побеги	6,85	14,84	23,14	1,30	25,95	34,77	6,47	1,74
12. VI	Цветение	Многолетн. побеги	5,43	7,22	42,74	2,40	10,11	37,53	2,98	0,57
		Однолетн. побеги	5,78	13,51	25,84	2,90	20,19	37,56	5,63	2,30
5. X	Плодоношение	Многолетн. побеги	6,35	3,64	42,26	3,09	7,33	43,68	3,04	1,17
		Однолетн. побеги	4,99	1,40	17,00	3,41	12,58	47,61	4,20	1,04

При раннем отчуждении (имитации пастбы) отмечена небольшая отава (середина апреля), при более позднем сроке (май) ее нет (см. вывода на с. 115).

Боялыш по питательности относится к растениям среднего качества (Ларин и др., 1951). По нашим данным (Ли, Беркович, 1970), в боялыше весной много сырого протеина (19,8% у годовичных и 7,4% у многолетних побегов) и белка (13,4% у однолетних и 4,6% у многолетних побегов), а летом и осенью содержание их падает (до 4,4% у однолетних и 3,6% у многолетних побегов). Содержание жира невысокое, у годовичных побегов от весны к осени незначительно увеличивается (2,16% весной, 3,4% осенью). Весной у годовичных побегов золы содержится больше — 19,8%, чем осенью — 12,6% (табл. 4).

HALOTHAMNUS SUBAPHYLLUS (C. A. MEY)
BOTSCH. (=SALSOLA SUBAPHYLLA (C. A. MEY)=
AELLENIA SUBAPHYLLA (C. A. MEY)
AELLEN) — ЧОГОН

Полукустарник с хорошо развитыми деревянистыми побегами
70 (130) см высоты, относится к семейству Chenopodiaceae.

Ареал и фитоценология

Ареал *Halothamnus subaphyllus* включает Среднюю Азию, значительную часть Ирана. В пределах СССР данный вид распространен в Кызылкуме, Каракуме, на Северном Устюрте, в северных предгорьях Каратау, на адырах Ферганской долины.

В основном чогон обитает в пустынях (Рахимова, 1975), но встречается также на адырах. Условия обитания чогопа в пустынях разнообразны. В Западной Туркмении это растение нередко произрастает в солончаковых пустынях в ассоциациях с господством *Salsola arbusculiformis*, *S. orientalis* или *S. gemmascens* (Родин, 1961).

В Центральном и Юго-Западном Кызылкуме принимает участие в полынно-черносакуловых ассоциациях (Акжигитова, 1973). На Ферганских адырах (Пратов, 1970) чогон встречается на щебнистых, каменисто-щебнистых и глинистых субстратах, на песках и солончаковых почвах, часто на пестроцветках. Принимает участие в эфемерово-сагановой (*Girgensohnia oppositiflora* + *Brigosella africana*), эфемерово-итсерекево-сагановой (*Girgensohnia oppositiflora* + *Anabasis aphylla* + *Astragalus commixtus*), полынно-бюргуновой (*Anabasis salsa* + *Artemisia tenuisecta*), нейреуковой (*Salsola orientalis*), титрово-синдиримовой (*Anabasis pinnata* + *A. brachiata* + *Salsola gemmascens*), полынно-полукустарниково-горносолянковой (*Salsola montana* + *S. drobovi* + *S. orientalis* + *Artemisia sogdiana*) ассоциациях.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды чогопа односемянные, лизикарпные, со склерофицированным перигонимальным покрывалом, образующим 5 листочками околоцветника, с крыльями, у основания растущими в одревесневший подпестичный диск. Сверху листочки околоцветника несросшиеся, конусовидной формы. Ширина плода вместе с крыльями 12 мм, масса 21 г, окраска светлая. Покрывало с трудом отделяется от семени. Жизнеспособность сохраняется до 2—3 лет. После 2-летнего хранения в лабораторных условиях плоды сохраняют 60—65% всхожести.

Виргинильный период. Проростки. Прорастание семян надземное. При осеннем посеве всходы появляются в конце марта—начале апреля. У 3-дневных проростков цилиндрические семядоли 0,9—1 см длины, гипокотиль фиолетово-бордовый, 2 см, ко-

рень около 3 см длины. Основания семядолей образуют семядольную трубку, в которой расположены 2 листовых примordia, заложённые еще в зародыше. На 10-й день после прорастания семядоли удлиняются до 1,7—1,8 см, гипокотиль — до 3 см, главный корень — до 10 см, образуются боковые корни 5—6 см длины. Через 2 недели корень достигает 15 см глубины, надземная часть не увеличивается.

Ювенильный этап. При появлении 5—6 листьев рост семядолей и гипокотыля прекращается, главный корень достигает 18—20 см, число боковых корней увеличивается. В середине апреля побег I порядка 2—3 см высоты, с 3 междоузлиями, несет 8—10 листьев. В возрасте 1 мес. корневая система углубляется на 30 см. К началу мая побег I порядка 4—6 см длины имеет (7) 12—15 метамеров, междоузлия его короткие, узлы их сближены. В пазухе каждого листа сформированы почки. В первый год вегетации у чогона наблюдается моноподиальное нарастание куста.

Имматурный этап. В середине мая из почек 5—10 узлов начинают отрастать побеги II порядка. Рост побега I порядка и высоту к концу июня прекращается, усиливается рост побегов II порядка, в конце июня их длина (35 см) в 0,5 раза больше, чем у побега I порядка (25). На каждом кусте развивается 7—8 боковых побегов. Каждый побег состоит из 9—13 метамеров, в узлах которых развиваются побеги III порядка, в основном генеративные.

Генеративный период. На кустах чогона развиваются 3 типа побегов: вегетативные (ростовые и брахибласты), неспециализированные генеративные и переходные. На первом году вегетации образуется 7—8 вегетативных побегов II порядка, на которых в середине мая—июне формируются генеративные побеги (побеги III порядка) с цветочными почками в пазухах листьев. Рост побегов продолжается до конца вегетации, т. е. до наступления заморозков. В среднем генеративный побег 18 см длины, состоит из 13—15 метамеров. После плодоношения он отмирает до уровня почек возобновления. Такой цикл развития побегов повторяется ежегодно.

К концу 1-го года вегетации структура среднего куста следующая: высота 25—30 см, 5—6 побегов II порядка 45 см длины, 40—50 побегов III порядка до 18 см длины. В конце вегетации верхушечная почка побега I порядка отмирает.

Вегетативные побеги расположены в нижней части годичного побега, 5—10 см длины. За сезон на побеге формируются до 20 метамеров, листья на них мельче, чем на расположенных выше побегах, и вегетативные побеги не ветвятся.

После отмирания плодоносящей части генеративного побега на следующий год весной отрастают побеги из пазушных почек на резидной части побега. Продолжительность жизни многолетнего побега 12—15 лет (Пайзисва, 1969).

Вегетативные побеги с многочисленными зимующими почками перезимовывают. На 2-м году вегетации на одном кусте насчитывается около 25 побегов 60—75 см длины, на каждом развивается от 7 до 12 генеративных обильно плодоносящих побегов.

Корень в первый год жизни в основном растет вглубь — до 180 см, боковые корни короче. На второй год вегетации рост главного корня замедляется, но ветвление и рост боковых корней продолжается. Главный корень в начале мая достигает 150 см глубины и имеет многочисленные боковые корни, развитые преимущественно в верхнем слое почвы, на глубине 30—40 см они достигают 2,5 м длины.

Строение почек

Почки развиваются с 1 по 15-й узел от основания годичного побега. В пазухе первого листа примерно через 10—12 дней после его появления закладывается пазушная почка. Продолжительность роста каждого листа около 20 дней, жизни — около 2 месяцев; после высыхания листья не опадают. Они выполняют двойную функцию: ассимиляционную, помогая накапливать запас питательных веществ только что заложившимся почкам, и защитную, предохраняя молодую почку от неблагоприятных условий. Почки чогона начинают закладываться в середине апреля, когда лист достигает 1/3 своего размера. Почки округлые, 2—2,5 мм высоты, закрытого типа, почкосложение объемлющее. В почечной стадии закладываются и развиваются только чешуи. Узлы сближены по 2. В целом строение почек чогона характеризуется небольшим числом компактно расположенных чешуй. Заложение листьев наблюдается только перед отрастанием побега. К осени почки чогона состоят из 11—13 чешуй. Длина оси почки 1—1,2 мм. Почки трогаются в рост весной следующего года, весь цикл развития побегов длится около двух лет.

В период внутривеичного роста все почки являются вегетативными, дифференциация побегов на генеративные происходит при открытом росте (Пайзиева, Саидов, 1970; Пайзиева, 1972, 1978).

Сезонное развитие

Вегетация чогона начинается в конце марта. Максимальные темпы роста побегов наблюдаются в мае — июне. Отрастание генеративных побегов отмечено с середины мая, на них закладываются цветочные почки, а раскрытие цветков происходит с середины июня до сентября, т. е. период цветения растянутый.

В условиях Приташкентских адыров цветение чогона продолжается более 90 дней. Наблюдается два пика цветения: первый — через 25—30 дней после начала цветения, второй — через 65 дней. Ежедневно раскрывается 0,1—4,1% цветков от общего числа (Рахимова, 1975).

В фазу цветения на позже появившихся генеративных побегах формируются бутоны, а на наиболее старых — плоды, т. е. наблюдается совмещение фаз бутонизации, цветения и плодоношения.

Плодоношение начинается в июле и продолжается до ноября. Семена созревают в сентябре — ноябре.

Анатомия

Листья чогона сидячие, цилиндрические, на средних ярусах 8—9 см длины, 0,3—0,4 см ширины. Продолжительность роста листьев 20—25 дней, сохранность на побеге около 2 месяцев.

Мезофилл листьев центрического типа (рис. 8). Эпидерма однорядная, кутикула тонкая, опушение из 1—2-клеточных, тонкостенных волосков. Листья амфистоматические. Устьица погруже-

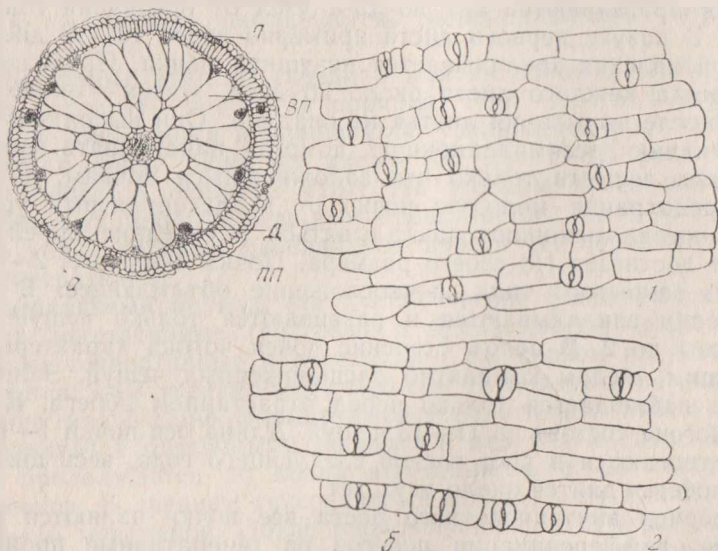


Рис. 8. Анатомическое строение листа чогона

а — поперечный срез листа, б — эпидерма листа (1 — верхняя, 2 — нижняя).

П — палисадная паренхима, ВП — водоносная паренхима, ПП — проводящий пучок, Д — друзы.

ны до уровня внутренней стенки клетки эпидермы, паразитного типа, на адаксиальной стороне более многочисленны (на 1 мм² 19—22). Под эпидермой расположены плотно сомкнутые клетки палисадной паренхимы, высота которых на поперечном срезе 90 мкм, коэффициент палисадности 3—4 мкм, один слой клеток корончатой обкладки (Carolin et al., 1975; Вознесенская, 1976) или крапчатой обкладки (Василевская, Бутник, 1981), высота которой 22 мкм.

Между центральным проводящим пучком и хлоренхимой расположена водоносная ткань из 2 рядов крупных, почти округ-

рых клеток. Отдельные клетки водоносной ткани и хлоренхимы содержат друзы щавелевокислого кальция. Под крапчато-обкладкой расположены боковые проводящие пучки коллатерального типа с немногочисленными сосудами, слабо одревесневшие. Водоносная ткань обладает высокой водоудерживающей способностью, что является важным ксероморфным признаком в пределах суккулентной группы ксерофитов (Рожановский, 1952; Пайзиева, 1970). В строении листа чогона развитие приспособительных признаков связано с усилением суккулентности. Листовые следы однопучковые, однолакунные.

Формирование тканей в стебле происходит под влиянием листовых зачатков. Взаимосвязь органов растения проявляется еще и зародыше, что определяет уровень его организации.

Дифференциация проводящей системы проростков, как отмечали Е. А. Кондратьева-Мельвиль (1950), В. К. Василевская (1959), Т. Bisalputra (1961) и многие другие, происходит под влиянием семядолей. Семядоли зародыша хлорофиллоносные, мезофилл изолатерально-палисадный, 8—10-рядный, палисадная паренхима 1—2-рядная. Губчатая ткань расположена в центре листа.

У 3-дневного проростка семядоли достигают 1 см, гипокотиль 2 см, корешок — 1,8—1,9 см длины. В главной жилке основания семядолей в середине пучка дифференцированы сосуды протоксилемы, а по сторонам их — группы сосудов метаксилемы и флоэмы. У 10-дневного проростка чогона в верхней части гипокотилия развита сердцевина; два проводящих пучка являются семядольными следами. Однопучковые следы семядолей коррелируют с диархной структурой корня проростка.

У 20-дневного проростка семядоли достигают 1,1 см длины, гипокотиль 3,5—4 см, сильно разрастается главный корень (до 10 см) с 5 боковыми корешками.

На конусе нарастания верхушечной почки имеется 6 зачаточных листьев, первые заложившиеся листья достигли 5 мм длины. Когда лист достигает 1 мм длины ткани его мезофилла уже заложены и начинается их разрастание.

В центральном цилиндре гипокотилия имеются 4 проводящих пучка, из которых 2 являются следами семядолей и 2 — следами первых пар настоящих листьев. Через 20—25 дней после прорастания заканчивается рост семядолей, гипокотилия, но усиливается рост главного корня, одновременно увеличивается число зачаточных листьев и усиливается рост верхушечной почки.

В узле семядолей на поперечном срезе имеется 4 синтетических проводящих пучка. Число проводящих пучков проростка коррелирует с числом проводящих пучков семядолей и листьев.

Первичная проводящая система стебля почти до основания корня пучковая, состоит из 4 коллатеральных пучков. На поперечном срезе молодой стебель покрыт первичной корой из однородной эпидермы, клетки которой округлой формы, 27 мкм высо-

ты, с утолщенной наружной стенкой; далее 7 рядов коровой паренхимы, эндодерма не выделяется, образование межпучкового камбия не наблюдается. С ростом стебля и листьев в их следах усиливается деятельность камбия, увеличивается число сосудов флоэмы и размер проводящих пучков. Из клеток перицикла формируется меристематическая камбиеродная зона.

В начале ювенильной фазы (через месяц после прорастания) с удлинением стебля в верхней части гипокотыля в наружных слоях меристематической камбиеродной зоны в зоне листовых и веточных следов начинается образование нового слоя камбия, формирующего проводящие пучки, состоящие из крупных сосудов ксилемы и флоэмы. Постепенно число проводящих пучков увеличивается, они ориентируются по спирали вокруг первичных проводящих пучков, погруженных в массу промежуточной склеренхимы. Поликамбиальность оси начинается с зоны гипокотыля у месячного растения с увеличением числа листьев и разрастанием междоузлий стебля.

В конце первого года вегетации в основании стебля и корня образуются 4 витка проводящих пучков. Камбий в этих проводящих пучках функционирует очень короткое время, с образованием нового слоя камбия замедляется деятельность предыдущего пучка. К концу вегетации на поперечном срезе основания главного стебля развиты тонкостенная кутикула, 6—7 слоев пробки, перимедулярная зона слабо выражена, сильно развита древесина, в массу склеренхимы погружены проводящие пучки, состоящие из тканей флоэмы — ситовидные трубки со спутниками и ксилемы — сосуды, древесная паренхима с сильно одревесневшими стенками. Проводящие пучки коллатеральные, флоэма мелкоклеточная, одревеснения ее стенок не наблюдается.

Таким образом, листья чогона обладают рядом высокоспециализированных признаков: центрическим типом мезофилла без гиподермы, сильным развитием водоносной паренхимы. Для осевых органов характерен поликамбиальный тип вторичного утолщения. Быстрый темп органогенеза, большое количество листовых, почечных и веточных следов — все это связано с экологией и характером онтогенеза, т. е. отражает особенности роста и развития растения. Такая структурная специализация обуславливает хорошую приспособленность к аридным условиям и доказывает эволюционную продвинутость вида.

Цветение, эмбриология

На коллекционном участке Кызылкумской пустынной станции многолетние растения *H. subaphyllus* начинают отрастать в марте, их рост продолжается до июля. За это время развиваются побеги I, II, III, IV порядков данного года вегетации, различающиеся длиной, количеством и сроками образования на них бутонов. Чем длиннее отрастают побеги I порядка, тем больше на них

и других порядков, а также бутонов, образование которых идет по мере удлинения побегов. Чем выше по побегу расположен лист, тем меньше в его пазухе бутон.

Цветок развивается 28—30 дней. В пыльниках бутонов 1,5 мм высоты находится многорядная археспориальная ткань, стенка пыльников состоит из эпидермы, эндотения, одного-двух средних слоев и тапетума. В бутонах 2,2—3 мм асинхронно в пределах пыльника проходит мейоз. Тетрады формируются в бутонах 2,3—3,5 мм, расположение микроспор тетраэдрическое. Молодые одноядерные пыльцевые зерна находятся в бутонах 3,2—3,7 мм, микроспоры растут до 17,5—21 мкм, когда происходит деление на вегетативную и генеративную клетки. За 2—3 дня до цветения генеративная клетка делится на два спермия. Зрелая пыльца чистона 37—40 мкм. Фертильность пыльцы в зависимости от возраста растения, места его произрастания, климатических условий года и расположения цветка на побеге различна и колеблется в пределах 70—98%. Основная масса пыльцы погибает во время сирмиогенеза (Копычева, 1971).

В бутоне 1,5—2,5 мм молодая краппиуцеллятная, кампилотропная семязпочка имеет хорошо выраженные интегументы и несколько археспориальных клеток. Одна, иногда две или три клетки, приступая к мейозу, становятся мегаспороцитами. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. При образовании в одной семязпочке двух зародышевых мешков редко один развивается нормально, другой дегенерирует; чаще оба дегенерируют на двухъядерной стадии. Зрелый зародышевый мешок семиклещный, восьмиядерный, полярные ядра сливаются перед оплодотворением, антиподы в это время, как правило, отмирают; в редких случаях после оплодотворения можно наблюдать антиподы, но с признаками дегенерации. Встречаются 4 сливающихся полярных ядра, что является аномальным, и такой зародышевый мешок отмирает.

Начало цветения под Ташкентом 6 июля, некоторое затухание цветения отмечено с 2 до 17 августа, затем наступает второй пик цветения — с середины августа до 3 сентября (Нурмухамедова, 1966).

В Кызылкуме первые бутоны зацветают в конце мая — июне, конец цветения отмечен в августе.

Раскрытие цветков начинается в 8—9 ч утра (максимум), в течение дня количество раскрывающихся цветков уменьшается.

Бутон перед цветением имеет 5 зеленых с прозрачной каймой, жестких, конической формы листочков околоцветника 4,5—5 мм высоты, у основания 3 мм ширины. Листочки околоцветника налегают друг на друга черепитчато. Тычинок 5, на длинных (3,5 мм) тычиночных нитях. Пестик конической формы, 4 мм, с коротким столбиком и двумя лопастями рыльца, покрытыми соцветками.

Утром в день цветения листочки околоцветника слегка расходятся и показываются кончики пяти ярко окрашенных пыльников, плотно прилегающих друг к другу и образующих трубку, внутри которой находятся лопасти рыльца. Пестик короче листочков околоцветника, поэтому во время цветения рыльце из цветка не показывается. Через 0,5 ч тычинки выдвигаются из цветка еще больше, пыльники лопаются и пыльца высыпается на рыльце данного цветка. При отсутствии ветра пыльники пылят 3—4 ч, полностью выдвигаясь из цветка, затем подсыхают и отламываются. На рыльце, осыпанном пылью, прорастают пыльцевые зерна и пыльцевые трубки растут по столбику. В солнечные, безветренные дни вокруг цветущих кустов летают осы, пчелы, стрекозы, посещая цветки с выдвинутыми пыльниками, перенося пыльцу с цветка на цветок. Таким образом, у чогона завязывание происходит от самоопыления, а также геитоногамно и от перекрестного опыления при наличии произрастающих рядом кустов чогона.

Продолжительность цветения одного цветка 2—4 ч, в пасмурную и дождливую погоду растения не цветут, лёта насекомых не наблюдается.

Оплодотворение происходит в день цветения. На второй день в зародышевом мешке имеется несколько ядер эндосперма и зигота, приступившая к делению. В результате нескольких последовательных делений образуется подвесок из 9—13 клеток, который становится зеленым на 7-й день после цветения. В 9-дневных семязачатках находится двух-, четырехклеточный зародыш. Через 14—15 дней после опыления зародыш шарообразной формы, эндосперм становится клеточным. В халазальном конце зародышевого мешка наблюдается скопление большого количества ядер эндосперма, перегородки между ядрами не образуются. Через 30 дней после опыления спирально скрученный зародыш достигает 16—18 мм, т. е. имеет размеры почти зрелого зародыша. Образование крыльев и дозревание семени продолжается еще 2—3 недели. Рано созревшие плоды, расположенные в нижней части генеративного побега, не осыпаются, а хорошо держатся на растении до созревания семян в средней части побега. Плоды в верхней части побега остаются недозрелыми. Семена полностью созревают в октябре. На каждом растении формируется до 75—85% высококачественных семян.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Ассимиляционная деятельность чогона исследована достаточно подробно (Захарьянц, 1961; Рахимов, 1970; Захарьянц, Наабер и др., 1971б; Фазылова, 1981а).

Потенциальная величина интенсивности фотосинтеза, измеренная в лаборатории, составляет 26—31 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$; в естест-

венных условиях (Юго-Западный Кызылкум) максимальная наблюдаемая в природе — $22 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$ (Захарьянц и др., 1971б).

Дневной ход фотосинтеза у чогона в естественных условиях (Южный Кызылкум) совершается с большей интенсивностью во второй половине дня (Захарьянц, 1961; Захарьянц и др., 1971б). Дневное количество усвоенной углекислоты достигает $\sim 200 \text{ мг CO}_2$ на дм^2 . Сезонные изменения потенциальной интенсивности фотосинтеза относительно выравнены, обнаруживаются два небольших максимума — в ранний период развития растений и в фазе плодоношения. Вегетационные изменения наблюдаемой величины фотосинтеза в естественных условиях имеют один максимум, который приходится на репродуктивную фазу развития растения (Захарьянц, 1961).

Область светового насыщения фотосинтеза у чогона около 50 тыс. лк; световой компенсационный пункт фотосинтеза достигается при интенсивности освещения выше 720 лк. Сопоставление световых кривых потенциального фотосинтеза с кривыми, полученными путем экспериментального изменения интенсивности естественного света, подтверждает высокое светолюбие этого растения.

Углекислотное насыщение фотосинтеза достигается при относительно низкой концентрации $\sim 0,04\%$.

Зона температурного оптимума фотосинтеза у чогона находится в пределах $15-35^\circ$. При 40° , даже 45° фотосинтез еще не прекращается. Чогон можно причислить к растениям с высокой жароустойчивостью. После воздействия температурой $35-40^\circ$ наблюдается постепенное снижение фотосинтеза. Сильное ослабление происходит при $45-46^\circ$.

Недостаток влаги в почве (20% ПВ) приводит к снижению фотосинтеза на 30%. Искусственное обезвоживание тканей листа (1—7 ч подсушивания в лабораторных условиях при $29-30^\circ$) вызывает снижение фотосинтеза на 50% от первоначальной величины у растений при оптимальной водообеспеченности; у растений, выращенных при дефиците влаги в почве — на 29%. Таким образом, растения, выращенные при 20% влажности почвы от ПВ, приспосабливаются в течение вегетации к водному дефициту в почве. Восстановительная способность фотосинтеза ассимилирующих органов чогона, нарушенного 6-часовым подсушиванием на воздухе, с последующим насыщением водой в течение 2 ч как у растений, выращенных в условиях благоприятного водного режима, так и при дефиците влаги в почве составляет соответственно 88 и 80% (Фазылова, 1981а).

Пигменты

Содержание хлорофиллов, каротиноидов и прочность хлорофилл-белково-липоидного комплекса чогона изучали в Юго-Западном Кызылкуме (Таджиева, 1975), а также у растений, выращен-

ных в приадырной зоне Ташкента (Захарьянц, Наабер и др., 1971б; Наабер, 1975).

В естественных условиях обитания ассимилирующие органы чогона содержат в фазе бутонизации хлорофиллов в среднем 0,6 мг на г сырой и 2,3 мг на г абсолютно сухой массы; в условиях Ташкента концентрация зеленого пигмента выше — соответственно 0,9 и 7,2. Максимальное количество хлорофиллов в листьях у 4—5-летних растений данного вида, выросших на коллекционном питомнике, — 1,7 мг на г сырой и 11,2 мг на г абсолютно сухой массы. Содержание хлорофиллов по мере развития растения, вплоть до отмирания листа, уменьшается постепенно: 1,14 мг/г (отрастание), 0,88 мг/г (начало цветения), 0,83 мг/г (цветение — плодоношение), 0,59 мг/г (созревание плодов), 0,31 мг/г (осыпание зрелых семян). Хлорофилла, прочносвязанного с липопротеидным комплексом, у растений, выращенных в условиях Ташкента, 67%, что характеризует засухоустойчивость данного вида.

Содержание суммы каротиноидов ассимилирующих органов у растений Юго-Западного Кызылкума и Приташкентских адыров в фазе бутонизации в расчете на сырую массу практически одинаково — соответственно 0,5 и 0,4 мг на г. При пересчете на сухую массу концентрация каротиноидов растений в условиях пустыни оказалась меньшей, чем в Ташкенте — 2,0 и 3,2. Соотношение между хлорофиллами и каротиноидами в первом случае составляет 1,2, во втором — 2,3, т. е. в условиях благоприятного гидротермического режима наблюдается снижение доли каротиноидов.

Недостаток воды в почве (20% от ПВП) снижает количество общего хлорофилла почти вдвое по сравнению с растениями, выращенными при благоприятном увлажнении почвы (соответственно 0,3 и 0,6 мг на г сырой и 1,5 и 2,8 мг на г сухой массы), и ослабляет прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса: извлекаемость зеленого пигмента при дефиците воды в почве составляет 27% от общего содержания, при влажности почвы 50% от ПВ — 12%.

Дыхание

По сравнению со всеми другими растениями дыхание чогона изучено менее подробно. Мы располагаем сведениями только по изменению дыхания в процессе вегетации и величине дыхательной способности в фазе цветения. Определения проведены на Кызылкумской пустынной станции.

Чогон в фазе цветения характеризуется невысокой дыхательной способностью — 260 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час (Алексеева, 1968; Захарьянц и др., 1971б; Семихатова, Алексеева, 1979).

В сезонном ходе дыхательной способности максимум так же,

у терескена, боялыша белого, изены, наблюдается пестрой, в период отрастания — $410 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час. Далее по мере развития дыхание снижается и в сентябре в фазе плодообразования достигает $200 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час. Таким образом, так же, как у боялыша белого, по мере вегетации у чогона не наблюдается значительных изменений дыхания. Количество воды в листьях в течение всего периода развития высокое (83% в фазу бутонизации, 78% в фазу плодообразования). Сравнительно ровный ход дыхания и высокая оводненность листьев в течение вегетации — признаки, характеризующие чогон как ксерофит.

Водный режим

Водный режим чогона изучен в предгорьях Нуратау (Рахимова, 1975), Карнабчуле (Шамсутдинов, 1975), Юго-Западном Кызылкуме (Эсанкулов, 1978).

Для чогона характерен высокий запас воды в ассимиляционных побегах. В условиях Чартакских адыров Ферганской долины максимальное содержание воды за период апрель—август — $88,1—78,3\%$, минимальное — $81,4—74,1\%$. Дневные отклонения в содержании воды незначительны — $2—3\%$.

Наиболее выраженное обезвоживание ассимиляционных побегов в течение дня отмечается в 13—15 и 19 ч. Дневные колебания оводненности побегов в течение вегетации невелики. Сезонные изменения запаса воды в ассимиляционных побегах следующие: наиболее высокая оводненность в апреле — $86,7\%$, в мае, июле, августе стабильная — средняя за день $78,0—74,7\%$. В ходе вегетации содержание воды в побегах уменьшается от апреля к маю на 8% , в дальнейшем, несмотря на понижение почвенной влажности, оно держится на одном уровне. Количество воды в побегах чогона в условиях культуры Юго-Западного Кызылкума составляет $84,6—62,2\%$ (Эсанкулов, 1978), в Карнабчуле — $86,5—75,0$ (Шамсутдинов, 1975), в предгорьях Нуратау — $86,6—67,8$ (Рахимова, 1975), на Чартакских адырах — $86,7—74,7$.

В зависимости от географических условий содержание воды в побегах мало изменяется — несколько ниже оно у растений Юго-Западного Кызылкума.

Водный дефицит у чогона незначительный — $3—9\%$, что связано со свойственной этому виду стабильно высокой оводненностью и небольшим транспирационным расходом. Средняя дневная величина водного дефицита в апреле $3,0\%$, в мае $4—9\%$, в июле — августе 5% . Наибольший среднесуточный максимум отмечен в конце мая — 9% . В апреле на протяжении дня водный дефицит относительно стабилен, летом он повышается в дневные часы и к вечеру. Диапазон дневных колебаний в апреле незначителен — $1,1\%$, в мае он составляет $3,1—5,3\%$, в июле и августе возрастает до $8,2—9\%$. Наибольший водный дефицит — $11,4\%$, наименьший — $1,9\%$. Более высокий водный дефицит у чогона от-

мечен в условиях Юго-Западного Кызылкума — до 18,6% (Эсанкулов, 1980).

Интенсивность транспирации чогона в течение вегетации колеблется в пределах 170—349 мг/г·ч (средняя за день величина). Диапазон среднедневных колебаний по годам — от 43 до 179 мг/г·ч. Высокие ее значения фиксируются в апреле, самая низкая транспирация отмечена в августе. В течение дня наибольшая потеря воды наблюдается большей частью в 13—15 ч, при этом в апреле днем скорость транспирации по сравнению с утренней может возрасти почти в 3—4 раза, летом она усиливается в дневные часы только в два раза, или совсем не усиливается. Интенсивность транспирации у чогона за вегетацию постепенно снижается. Отмеченная в отдельные годы в апреле днем максимальная интенсивность транспирации составляет 663 мг/г·ч, минимальная в утренние часы — в фазе цветения (последняя декада июля) — 101—104 мг/г·ч.

Наибольший диапазон дневных величин транспирации у чогона наблюдается в апреле (567 мг/г·ч), наименьший — в последней декаде августа (118 мг/г·ч). В годы с низкой интенсивностью транспирации диапазон дневных изменений составляет 112—74 мг/г·ч. Интенсивность транспирации у чогона в Карнабчуле — 415—159 мг/г·ч, в предгорьях Нуратау — 1200—540 (Рахимова, 1975), на Чартакских адырах — 349—170.

Сезонные колебания среднедневных величин фактической транспирации в Юго-Западном Кызылкуме от 570 до 200 мг/г·ч. В ходе вегетации потенциальная транспирация находилась в пределах от 330 до 2440 мг/г·ч. Величина относительной транспирации невелика и стабильна — 0,60—0,33 (Эсанкулов, 1980).

Полученные данные по транспирации в условиях Чартакских адыров близки к данным, приводимым в условиях Карнабчуля.

Осмотическое давление у чогона невысокое, в течение вегетации на Чартакских адырах колеблется в пределах 7—15 атм: в апреле — начале вегетативного роста — 7 атм, в середине мая — фазе начала бутонизации — 11 атм, в конце мая — фазе массовой бутонизации — 13 атм и в течение лета остается на таком же уровне, только к концу августа возрастает до 15 атм. Осмотическое давление у чогона в предгорьях Нуратау — 13—29 атм (Рахимова, 1975), в условиях Карнабчуля — 8—16 (Шамсутдинов, 1975). Таким образом, для чогона в разных экологических условиях характерно небольшое осмотическое давление.

Сосущая сила листьев у чогона повышается от 3 атм весной до 17 атм в конце мая и в течение лета мало изменяется. Более высокие показатели сосущей силы листьев чогона отмечены в предгорьях Нуратау — 12—27 атм (Рахимова, 1975) и Карнабчуле — 12—31 атм (Шамсутдинов, 1975). Таким образом, водный режим чогона стабильный — характерны высокая и стабильная оводненность, малая транспирация и небольшие осмотические показатели.

Сведения об углеводном обмене чогона на Репетекской песчаной станции (Юго-Восточные Каракумы) приводит С. И. Кокина (1935). Углеводный обмен этого вида исследовал Б. Сабилов (1971) в Юго-Западном Кызылкуме. Следует отметить, что данные весьма ограничены. С. И. Кокина изучала лишь содержание сахаров и крахмала в суточном и сезонном ритмах, Б. Сабилов — все основные фракции углеводов, но только в одну фазу развития (цветение).

Содержание углеводов в ассимилирующих побегах чогона в фазе цветения составляет ~25%. Растворимые углеводы в общей сумме углеводов имеют меньшее значение, чем полисахариды. Количество их не превышает 8%. В составе сахаров больше сахарозы (почти вдвое), чем фруктозы и глюкозы. Содержание сахаров в течение вегетации подвергается довольно большим колебаниям. При этом характерна одновершинная кривая с максимумом в жаркие летние месяцы (конец июля — начало августа). Содержание сахаров в ассимилирующих органах достигает 7,6%. Крахмала в весенний период накапливается до 2%. В дальнейшем в ксеротермический период происходит значительное снижение его количества (до 0,24% — в августе); позднее (сентябрь — октябрь) крахмал отсутствует. Возможно, помимо высокой температуры и дефицита влаги на отсутствие крахмала в ассимилирующих органах оказывает влияние также накопление солей (Кокина, 1935). Суммарное содержание декстринов и гемицеллюлоз в фазе цветения — 11,5% (Сабилов, 1971). В составе гемицеллюлоз легкогидролизуемых фракций в 2 раза больше, чем трудногидролизуемых. Основным полисахаридом является арабан. Гемицеллюлозный индекс высокий (1,5), характеризует суккулентность данного вида и высокую переваримость. Содержание клетчатки в фазе цветения невысокое — 4,6%.

Данных по азотному обмену чогона очень мало (Кокина, 1935). С. И. Кокина приводит лишь результаты по содержанию белков и аминокислот в ассимиляционных органах чогона, произрастающего в условиях песчаной пустыни (ст. Репетек, Юго-Восточные Каракумы), в течение вегетации (в три срока — в середине мая, начале августа и начале октября).

Наибольшее количество белков отмечено в весеннее время (15,56% абсолютно сухой массы). Этому времени соответствует и невысокое содержание аминокислот (1,61%). В жаркий период лета происходит снижение количества белка (на ~20%), сопровождающееся увеличением содержания аминокислот (почти вдвое). К осени количество белков и аминокислот уменьшается, что связано, видимо, как отмечает автор, со старением ассимиляционных побегов, с общим ослаблением синтетической деятельности, а также оттоком этих веществ в стеблевые органы.

Минеральный обмен чогона изучен очень слабо. По данным С. И. Кокиной (1935), общее количество зольных веществ в ассимилирующих органах в мае—сентябре—в пределах 19,6—24,7%. В ходе вегетации зольность увеличивается (табл. 1). По материалам О. И. Морозовой (1946), исследовавшей однолетние веточки в разные годы в условиях Восточных Каракумов, содержание золы после цветения (конец июня—начало июля) в среднем из 4 анализов — 22%. Результаты анализов С. И. Кокиной показывают также, что значительная доля зольных веществ (84%) приходится на воднорастворимые, которые, как и у саксаула черного, вероятно, играют роль в осмотической концентрации клеточного сока. В составе минеральных элементов однолетних побегов в фазе отрастания и бутонизации (Томмэ и др., 1948) значительно преобладают натрий, калий и хлор (табл. 2), что, видимо, связано с экологическими особенностями произрастания. В составе золы много также кальция.

Хозяйственная характеристика

Основное хозяйственное значение чогона определяется перспективностью использования его в качестве кормового растения, дающего зеленый корм в условиях пустыни в течение жаркого и засушливого лета (Рахимова, 1975). Его хорошо поедают животные в течение всего года, особенно в осенне-зимний период (Ларин и др., 1951). Результаты химических анализов свидетельствуют о высокой питательной ценности чогона; богаты протеином его однолетние побеги, в них весной содержится до 25,5% сырого протеина (по данным ВНИИК), много провитамина А. Наиболее питательная часть чогона плоды. Они содержат 8,3% сырого жира, 20,3% сырого протеина, 21,4% сырой клетчатки. И. С. Амелин (1941) делает вывод, что в условиях пустыни чогон — ценный витаминный корм, особенно летом, когда других источников витаминов очень мало. Питательность чогона, по данным И. С. Амелина (1943), выражается в следующем: весной в 100 кг сухого корма содержится 59 кормовых единиц, летом — 52, осенью — 46, зимой — 37.

По данным О. И. Морозовой (1940), чогоновый корм содержит в период отрастания 22—29% сырого протеина, осенью в период плодоношения — 12—18%, белка — 6,96—15,10%, безазотистых экстрактивных веществ — 26,0%, клетчатки — 14,60—29,48%.

Урожайность чогона в условиях Бадхыза на естественных мятликово-осоковых пастбищах 0,5—2,1 ц/га (Нечаева, Приходько, 1966), в культуре в предгорной полупустыне Узбекистана на первом году вегетации составляет 4,9 ц/га воздушно-сухой массы, на втором — 11,7, на третьем — 23,2—27,5 (Шамсутдинов, Ше-

рай, 1969); в полупустыне Нурагау, начиная с третьего года вегетации — 15—18 (Рахимова, 1975).

В побегах чогона обнаружены алкалоиды. Из его зеленых частей выделен алкалоид субаффилин ($C_{14}H_{20}O_3$). Он широко применяется в медицине как средство, понижающее кровяное давление. Отвар стеблей употребляется как краситель, а также при стирке белья. Зола находит разнообразное применение, в частности для варки мыла и как лекарственное средство (Павлов, 1947; Шалыт, 1951; Ларин и др., 1951; Соколов, 1952).

HALOXYLON ARHYLLUM (MINKW.) ILJIN. — САКСАУЛ БЕЗЛИСТНЫЙ, ИЛИ ЧЕРНЫЙ

Низкорослое дерево (до 9 м) или кустарник из семейства Sapotodiaceae, подсемейства Spirolobae, рода Haloxylon с ветвистым стволом. Однолетние побеги афилльные, очень сочные, темно-зеленые, зеленые, на второй год вегетации покрываются светло-серой корой.

Листья редуцированы, на молодых сеянцах они треугольной формы, с притупленным концом, на побегах у взрослых растений приобретают вид бугорка.

Цветок состоит из двух прицветников, пяти листочков, околоцветника, пяти тычинок и одного грушевидного пестика.

Плоды трех типов: околоплодники и крылья красного цвета; околоплодник красный, крылья бесцветные; околоплодник и крылья желто-зеленые (Айтбаев, 1968).

Ареал и фитоценология

Произрастает на засоленных песках, солончаках и такыровидных сероземах в Прибалхашье, Прикаспийской, Приаральской пустынях, Кызылкуме, Каракуме, Муюнкуме, Бетпакале и на лессово-солончаковых почвах, реже на глинистых пестроцветках и предгорьях Копетдага, Западном Тянь-Шане (Центральная Фергана), Западном и Южном Памиро-Алае. За пределами СССР распространен в Иране и Афганистане (Флора СССР, 1936; Определитель растений Средней Азии, 1972).

В Узбекистане является эдификатором растительных сообществ в Кызылкуме, низовьях Амударьи, на Устюрте, в песках Центральной Ферганы. Черносахсаульники распространены главным образом по современным и древним сухим долинам рек, в межгрядовых понижениях песчаных массивов и других котловинах с высоким уровнем грунтовых вод.

Н. И. Акжигитова (1973) в черносахсауловой формации описала для Узбекистана 27 черносахсауловых ассоциаций. На такыровидных старотугайных почвах субдоминантами являются этак (*Alhagi pseudalhagi*, *A. sparsifolia*) и юлгун (*Tamarix elon-*

gata, T. hispida), иногда эфемеры; на солончаковых и солонцеватых такыровидных почвах — полынь (*Artemisia diffusa*, *A. terrae-albae*), кейреук (*Salsola orientalis*), биюргун (*Anabasis salsa*), ульдрук (*Anabasis aphylla*) и однолетние солянки.

На сильно засоленных почвах описаны ассоциации черного саксаула с карабаракком (*Halostachys belangeriana*), сарсазаном (*Halocnemum strobilaceum*), поташником (*Kalidium caspicum*, *K. foliatum*).

На песках он образует сообщества с псаммофитами (*Acanthophyllum borszowi*, *Calligonum leucocladum*, *C. eriopodum*, *Salsola richteri*, *Carex physodes* и др.).

Густые и высокие черносаксаульники в основном приурочены к участкам с близкими грунтовыми водами, на значительной территории они уничтожены порубками.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды саксаула односемянные, лизикарпные, невскрывающиеся, с перигонниальным покрывалом, образованным 5 сросшимися в основании листочками околоцветника, крупные (диаметр 11,5 мм), масса 1000 шт.—4,9 г. На околоцветнике развиты 5 горизонтальных крыльев. Околоплодник при созревании становится сочным, содержит малинового цвета пигмент из группы флавоноидов.

Семена горизонтальные, бурые, 2,5 мм в диаметре, без эндосперма и перисперма. Зародыш в семени спиральный, что определяет принадлежность вида к подсемейству *Spirolobeae*.

Семядоли зародыша зеленые, вальковатые, почечка с 2 листовыми зачатками, гипокотиль в поперечном сечении эллиптической формы. Максимальное прорастание семян черного саксаула наблюдается при переменной температуре от 10 до 25° и влажности 80% (Гранитова, 1955), поэтому В. П. Редченко отнес их в группу семян, прорастающих при избыточном увлажнении.

Биология семян освещена в литературе подробно. Однако по некоторым вопросам у исследователей нет единого мнения. Например, некоторые авторы (Кокшарова, 1960; Шацкая, 1967) считают, что семена черного саксаула даже при непродолжительном хранении резко снижают всхожесть. Однако опыты А. В. Гвоздикова и Г. Т. Умарова (1968), а позже А. Усманилиева (Верник и др., 1977) показали, что даже после 12 месяцев хранения они сохраняют 17,5—24,0% всхожести. По данным М. Г. Шацкой (1967), у семян, собранных в естественных зарослях Юго-Западного Кызылкума, лабораторная всхожесть в январе, феврале и марте была очень высокой (92—94%), причем прорастание завершилось за 11—12 дней. С апреля всхожесть и энергия прора-

стания снижались: в апреле проросло 76%, в мае — 24%, а в июне — всего 4% семян (за 10 дней).

У растений в посевах на Ферганских адырах лабораторная всхожесть семян в декабре составляла 60,6—76,0% (в зависимости от формовой принадлежности и погодных условий), затем она возрастала, достигая через 5 месяцев 79—91%, а к лету снижалась до 7,9—21,6% (Верник и др., 1977).

Грунтовая всхожесть семян черного саксаула низкая. В среднем за четыре года на Ферганских адырах она была равна 5,4%, максимум 12,0%. Мы объясняем это тем, что тяжелые суглинистые бесструктурные почвы после дождей покрываются плотной коркой до 5—8 см толщины, через которую всходы не могут пробиться и часто погибают. По данным А. Усманидзе, из 100 тысяч семян проросли около 60, а пробили корку всего лишь 12 проростков (Верник и др., 1977).

З. Ш. Шамсутдинов (1975) считает, что при правильной агротехнике полевая всхожесть черного саксаула может достигнуть 28,8%.

Виргинильный период. Проросток. При позднем посеве (ноябрь) проростки черного саксаула появляются в конце марта. Выживаемость их в условиях Кызылкума и Нишанских адыров удовлетворительная — 59—67% (Шамсутдинов, 1975). При интродукции на Ферганские адыры наблюдалась низкая выживаемость проростков — 16—20%, но на 2-й и следующие годы напад растений незначительный.

Семядоли узкоцилиндрические, 0,7—0,8 мм ширины, до 7—10 мм длины. Гипокотиль достигает 25—30 мм длины. Его интенсивный рост длится 10—12 дней. Продолжительность этого возрастного состояния 10—15 дней.

Ювенильный этап. Разрастание 1-го междоузлия побега I порядка начинается сразу после выхода редуцированных супротивных листьев из семядольной трубки. В середине апреля длина побега I порядка 0,5 см, он состоит из двух члеников.

В ювенильном возрасте (10—15 дней) надземная часть развивается медленно, но корни растут быстро. К концу апреля при высоте побега 4 см, длине стержневого корня 22 см из нижнего узла появляется первая пара супротивных побегов, т. е. растение переходит в имматурное возрастное состояние.

В имматурном возрастном состоянии наблюдается активный рост главного и боковых побегов, а также корневой системы. За май—июнь сеянцы достигают 15—25 см высоты, несут до 8 побегов II порядка, 2—6 см длины. В конце июня у большинства растений верхушечная почка главного побега отмирает и в дальнейшем продолжается симподиальное нарастание.

В литературе отмечены случаи моноподиального роста черного саксаула в течение всего вегетативного периода (Айтбаев, 1968). Надо полагать, что это связано с лучшими условиями водоснабжения.

Сеянец черного саксаула растет до сентября, достигает 30—35 (50) см длины, такого же диаметра кроны и формирует побеги трех порядков. Обычно структуру куста образуют 2—3 (1) наиболее развитых побега. Корень за первые три месяца углубляется до 80 см, к концу вегетации — до 140—150 см, сохраняя ясно выраженный стержневой характер с короткими 7—9 боковыми побегами. Почки возобновления закладываются осенью.

На второй год вегетация начинается с конца марта — в апреле, в зависимости от погодных условий. Новые членики появляются на побегах прошлого года, к концу апреля они удлиняются до 2 см и, в свою очередь, образуют 3—4 новых членика. Рост побегов продолжается все лето, средний прирост за лето составляет 10—15 см.

Рост куста в высоту происходит за счет моноподиального роста супротивных побегов прошлого года. В начале июня высота растений 2-го года вегетации 30—40 (60) см, диаметр кроны 40—50 см. В это время начинается одревеснение прошлогодних побегов, охватывающее к концу августа половину их длины. На рост саксаула большое влияние оказывает почвенная влажность. В засушливые годы высота двухлетних растений в среднем не превышала 40—50 см, а в особо благоприятных условиях может достигать 140—160 см.

Корень двухлетних растений на мелкоземистом субстрате углубляется до 250 см, формируя боковые корни, отходящие горизонтально на расстояние до 150 см. На щебнистой и гипсированной почве корни саксаула растут медленнее.

На третий год вегетации высота растений достигает в среднем 100—140 см, а корни в условиях культуры на мелкоземистой почве углубляются до 4—5 м. Корни у черного саксаула очень сочные. До глубины 30 см корень стержневой, цилиндрический, диаметром до 10 см. Ниже он быстро утончается и обильно ветвится, образуя корни II—IV порядков, отходящие вначале горизонтально, а затем вертикально вниз.

Некоторые растения на третьем году вегетации формируют репродуктивные органы, но большинство вступает в генеративный период онтогенеза на 4—5-м году вегетации. Таким образом, имматурное возрастное состояние у черного саксаула продолжается 3—4 года, в зависимости от условий произрастания.

Генеративный период. У взрослых особей черного саксаула различают три типа побегов: вегетативные, не опадающие на зиму; генеративные, частично опадающие, и ассимиляционные, ежегодно опадающие (Бочанцева, 1944; Кокшарова, 1960; Айтбаев, 1968).

Вегетативные побеги обычно расположены в верхней части структурных осей и определяют их рост в высоту. Генеративные побеги формируются из зимующих почек, расположенных на сохранившейся части прошлогоднего побега («побега размножения»,

(Стещенко, 1971). Вегетативные и генеративные побеги развиваются из зимующих почек, закладывающихся осенью на однолетних побегах, ассимиляционные формируются на конце генеративного побега после цветения.

В культуре черный саксаул зацветает обычно на 3—5-й годы жизни, хотя отмечен случай цветения на 2-й год вегетации (Айт-Диев, 1968). В посевах на

Ферганских адырах на 3-й год вегетации зацвело примерно 30% растений, на 4-й год — 80%, а на 5-й все растения достигли генеративного периода развития.

Весной первыми трогаются в рост почки «побега размножения», из которых формируются первые членики генеративных побегов. Со дня формирования первых члеников генеративных побегов до начала цветения проходит 10—20 дней.

Развитие генеративных органов на побеге идет снизу вверх. Бутоны расположены супротивно, в двух, трех, иногда четырех узлах генеративного побега. Цветение начинается, когда генеративный побег образует 5—6 члеников общей длиной 1,5—2,5 см.

На однолетнем генеративном побеге насчитывается две, три, иногда четыре, а на «побеге размножения» — до 60—90 пар цвет-

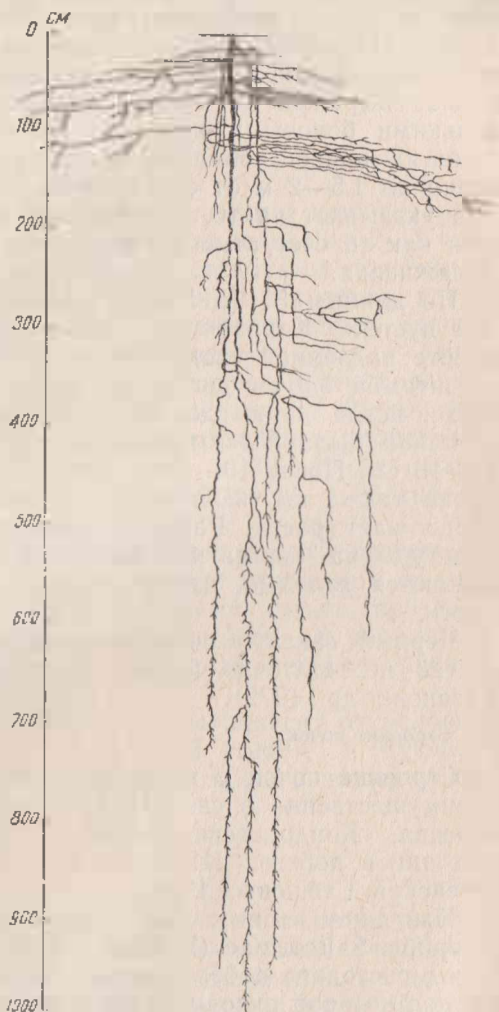


Рис. 9. Корневая система саксаула черного 7-го года вегетации (апрель, 1974).

ков. Верхняя часть генеративного побега продолжает расти и после цветения, выполняя ассимиляционные функции. К концу вегетации генеративный побег достигает 20 см длины и содержит до 27 члеников.

Рост вегетативных побегов начинается в середине апреля, обычно с началом цветения.

Линейный рост куста продолжается примерно до 7—8 лет. Растущие плодоносящие особи мы относим к особям молодого генеративного возрастного состояния. Их высота, развитие кроны и корневой системы определяются условиями обитания. В культуре на Ферганских адырах растения достигают 3—5 м высоты, многоствольные, с диаметром кроны 3—4 м и толщиной штамба 10 см. Их корневая система достигает 10 м глубины, она универсального типа (рис. 9). Стержневой корень на мелкоземистых почвах выражен до 2—3 м глубины, далее он замещается несколькими боковыми корнями. Хорошо выражен верхний ярус боковых корней, обильно отходящих в горизонтальном направлении на 1,5—2 м от стержневого корня в горизонте 20—130 см. Это указывает на то, что питание черного саксаула осуществляется как за счет атмосферных осадков, так и за счет грунтового увлажнения.

По данным З. Ш. Шамсутдинова (1975), в полинно-эфемеровой пустыне Карнабчуль корни 5-летнего черного саксаула при высоте надземной части 250 см, ширине кроны 230 см и толщине штамба 6,3 см достигали 14 м глубины, а в 10-летнем возрасте, когда корни достигали грунтовой воды (16 м), высота растений была 550 см, ширина кроны 380 см, толщина штамба 14—16 см. После 10—12 лет линейный рост почти прекращается, крона также не увеличивается в размерах, но толщина штамба продолжает расти. Растение обильно плодоносит, в условиях культуры на Ферганских адырах 12—13-летние особи сильно поражаются галлами, что уменьшает их семенную производительность.

Черный саксаул очень полиморфный вид, но его формовый состав недостаточно изучен (Бочанцева, 1944; Наканова, 1969; Хасанов и др., 1972).

Строение почек

Строение почек у представителей видов этого рода изучали преимущественно в связи с афиллией (Василевская, 1955; Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1958) и формированием разных типов побегов (Нечасва, Василевская, Антонова, 1973; Вознесенская, Стешенко, 1974).

Пазушные почки саксаула сериальные, как и у видов маревых на трибы *Salicorniae* (Ильина, 1936). В пазухе 4—5 листа от верхний ростового побега весной закладывается сначала одна почка, под которой находится зона интеркалярной меристемы. По мере роста побега могут заложиться еще 2 почки, ниже первой. Иногда виден меристематический очаг 4-й почки, но сама почка обычно не развивается.

Почки саксаула закрытого типа, почкосложение супротивное. Они закладываются весной в средних и нижних узлах годовых

побегов различных порядков. Одновременно с отрастанием вегетативных годичных побегов в узлах начинается формирование верхних зачатков нового поколения лазущих почек. Осенью почки имеют 8—9 чешуй, все они являются вегетативными. Весной — конце марта — начале апреля на кустах саксаула трогаются в рост все почки возобновления, начинается отрастание генеративных и вегетативных побегов. На генеративных побегах почки возобновления не закладываются, после плодоношения они полностью отмирают. Почки формируются на вегетативных побегах различного порядка. Цикл развития годичных побегов у саксаула длится два года.

Сезонное развитие

Рост генеративных побегов обычно начинается с конца марта, вегетативных — в начале апреля. Вскоре после появления 2—3 члеников генеративного побега в междоузлиях становятся заметными супротивно расположенные бутоны. Цветение начинается, когда у генеративных побегов образуется 5—6 члеников общей длиной 1,5—2,5 см. Продолжительность цветения одного куста — 10—15 дней. На сроки цветения и его продолжительность большое влияние оказывают погодные условия. В посевах на Ферганских низинах у растений третьего года вегетации цветение происходит с 10 до 26 апреля, четвертого года — с 8 до 30 апреля, пятого (после холодной и длительной зимы 1971—1972 г.) — с 26 апреля до 10 мая.

Заметное разрастание завязи начинается только в августе, а в сентябре появляются крылья. К 25 сентября зародыш в семени уже вполне сформирован. Крылья в это время мягкие, прозрачные, белые, иногда лимонного или розового цвета. В начале октября крылья буреют и высыхают, но плоды еще не вполне созревают и держатся на веточках крепко.

Сроки созревания семян черного саксаула зависят от условий произрастания. По данным Э. Г. Накановой (1969), в Муюнкумах семена полностью созревают к концу октября, в наших условиях — в начале ноября.

Анатомия

Саксаул — афилльное растение, функцию ассимиляции выполняют покрытые зеленой мясистой корой междоузлия (членики) стеблей годичных побегов. Очень мелкие, редуцированные до небольшого валика листья расположены супротивно, листовая поверхность — однопучковый.

В диагностическом плане мясистая кора годичных побегов изучена С. Ю. Рожановским (1953). У черного саксаула (*H. arbutum*) ассимилирующая кора представлена однорядной крупноклеточной эпидермой, гиподермой, палисадной паренхимой,

клетками кранцобкладки, водоносной паренхимой и пронизана мелкими проводящими пучками.

Стенки эпидермальных клеток у маревых состоят из гемицеллюлозы и пектиновых веществ, обладающих высокой водопоглощающей способностью (Lyshede, 1977), что и объясняет возможность их высокого водопоглощения (Свешникова, Боб-

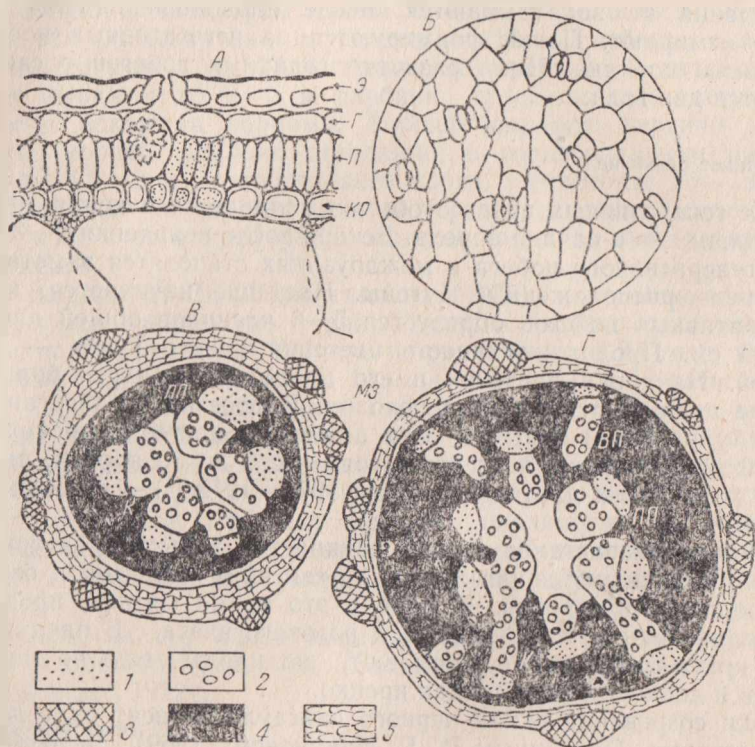


Рис. 10. Анатомическое строение побегов *Maloxylon aphyllum*.

Ассимилирующий побег: А — кора, Б — эпидерма, В — центральный цилиндр вегетативного побега, Г — центральный цилиндр растового побега.
1 — флоэма, 2 — склерема, 3 — лубяные волокна, 4 — промежуточная склеренхима, 5 — перидерма.
Э — эпидерма, Г — гиподерма, П — аэридная паренхима, ПП — перичейные проводящие пучки, ВП — вторичные проводящие пучки, МЗ — меристематическая камбиеродная зона, К — камбий, КС — кранцобкладка.

ровская, 1970). Устьица непогруженные, округлые, парациктные, с 1 или 2 побочными клетками, ориентированы перпендикулярно оси побега. Замыкающие клетки устьиц довольно крупные, имеют тонкостенные концы и толстостенные средние части, напоминают устьица Graminea, Cyperaceae (Fahn, Dembo, 1964). В одноклеточной гиподерме содержатся крупные друзы щавелевокислого кальция, иногда достигающие 50 мкм в диаметре (рис. 10).

Однорядная палисадная паренхима контактирует со сплошным слоем клеток Kranzschke, к которым примыкают периферические проводящие пучки и водоносная паренхима.

Представления о природе мясистой коры долго оставались спорными. Исследования В. К. Василевской (1955), В. К. Василевской, Е. А. Кондратьевой-Мельвил (1958), Fahh, Arzee (1959) опровергли теорию листового происхождения ассимилирующей коры и установили, что она является действительно коровым, стеблевым образованием. Мясистая кора формируется, как и редуцированные листья, из той же периферической меристемы сильно редуцированного конуса нарастания (Василевская, 1955). Ассимилирующая часть коры саксаула специализированного крапчатого типа, у других афиллильных видов (*Halospermum*, *Halostachys*, *Salicornia*) некрапчатого.

Формирование первичной проводящей системы осевых органов саксаула при прорастании происходит под преимущественным влиянием семядольных следов и заканчивается на 7—10-й день, то есть проростки относятся к котиленолярному типу развития (Бутник, 1979). Семядоли всходов вальковатые, с изолатеральным палисадным типом мезофилла. Уже в почке зародыша заложены 2 листовых примордия. Первые сосуды в листовых следах дифференцируются на 5—7-й день после прорастания. Сразу после прорастания начинается рост междоузлий, розеточная форма роста отсутствует. Гипокотиль до середины имеет стеблевой тип строения, в нем видны 4 проводящих пучка: 2 семядольных и 2 листовых следа, ниже пучки сливаются. Первичное строение корня шарпное.

В. П. Дробов (1950) писал, что проростки саксаула не ксерофиты, не галофиты и не морозоустойчивы, и это отражает мезофильную природу их предков. Проростки действительно наиболее ювенильная фаза онтогенеза пустынных растений. Но при сравнении их не с взрослыми особями, а с проростками мезофитных растений выявляется их ксероморфность, которая выражается в ксероморфном типе мезофилла семядолей, быстром темпе роста корня и формирования первичной проводящей системы. Эти признаки обеспечивают выживание растений в условиях нестабильной влажности.

Первичное строение центрального цилиндра стебля саксаула представлено 4—6—8 проводящими пучками, разделенными радиальными лучами (Арциховский, 1928; Вознесенская, Стещенко, 1971).

Камбий в пучках быстро прекращает свою деятельность, лучевой камбий не закладывается. Гормональное влияние почек вызывает заложение по периферии центрального цилиндра меристематической камбиеродной зоны, продуцирующей промежуточную волокнистую склеренхимную ткань и добавочные (суккессорные) камбии. Образованные ими вторичные проводящие пучки анастомозируют с первичными и между собой.

Вторичное утолщение осевых органов саксаула поликамбальное, склеренхимно-пучкового типа, мезопучкового подтипа.

В наружных слоях меристематической камбиеродной зоны одновременно с сукцессивными камбиями закладывается феллоген, вызывающий отшелушивание первичной коры в основании побегов.

Меристематическая камбиеродная зона неспособна к регенерации, при повреждении ее отдельных участков ствол имеет ассиметричное строение.

На ассимилирующих побегах саксаула в пазухе каждого редуцированного листа закладывается одна почка. Почки стимулируют заложение меристематической камбиеродной зоны и дифференциацию промежуточной склеренхимной ткани. Сукцессивные камбии не функционируют, либо образуют один ряд вторичных проводящих пучков. Сердцевина небольшая, что коррелирует с малым объемом апикальной почки.

На вегетативных ростовых побегах в пазухах листьев, как правило, развиты по 3 почки и активность меристематической камбиеродной зоны выше: за вегетационный период образуются 3—4 ряда вторичных проводящих пучков.

Годичные слои просматриваются в виде темных полос в промежуточной ткани, в ней же проходят радиальные ряды клеток с менее утолщенными стенками, напоминающие радиальные лучи. Иногда годичный слой проходит через проводящий пучок, то есть сукцессивный камбий, заложившийся в конце вегетативного сезона, может возобновить работу весной.

В зависимости от интенсивности морфогенеза и мощности куста в многолетних побегах за один вегетационный сезон могут образовываться до 15—18 рядов вторичных пучков, ориентированных по спирали (Арциховский, 1928). Некротические процессы в стволе саксаула выражаются в опробковении флоэмы и образовании тилл в сосудах.

Ствол саксаула, как подчеркивал В. М. Арциховский (1928), пример конвергенции структур: кольцевой камбий заменен меристематической камбиеродной зоной, древесина — древесно-лубяным комплексом, включая сукцессивные камбии, радиальные лучи — радиальными рядами менее толстостенных клеток в промежуточной склеренхиме.

Структурные признаки саксаула несут черты высокой специализации. Приспособление к аридным условиям обитания выражается у саксаула в афиллии, крацевом строении ассимилирующей коры, веткопаде, позволяющем еще сокращать испаряющую поверхность, в способности эпидермы поглощать влагу и тем восполнять водный дефицит, быстром темпе формирования первичной проводящей системы осевых органов и специализированном вторичном утолщении продвинутого склеренхимнопучкового типа.

В марте из почек отрастают генеративные побеги, слагающиеся из нескольких узлов, в которых супротивно закладываются по 5 пар бутонов. Их развитие на генеративном побеге идет акропетально, формирование каждой пары бутонов проходит асинхронно: один несколько опережает в развитии другой. В очень молодом бутоне постепенно формируются все части цветка. В зрелом микроспорангии стенка четырехслойная, состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя и тапетума.

Клетки эпидермиса удлинённой формы, по мере роста пыльники сильно вакуолизируются, стенки их утолщаются. Под эпидермисом располагается эндотеций. При наличии в пыльнике археспория клетки этого слоя изодиаметрической формы и не отличаются от эпидермального; к моменту созревания пыльцы клетки эндотеция достигают максимальной величины, сильно вакуолизируются, стенки их утолщаются, в них развиваются фиброзные утолщения, способствующие раскрытию гнезд зрелого пыльника.

Средний слой эфемерный. Уже в профазе мейоза материнских клеток пыльцы он деформируется, подвергаясь сжатию с одной стороны развивающейся спорогенной тканью и клетками тапетума, с другой — клетками фиброзного слоя. Полностью средний слой отмирает к периоду формирования одноядерной пыльцы.

В молодом пыльнике клетки тапетума таблитчатой формы, с густой цитоплазмой и одним ядром. Позже ядра претерпевают несколько делений без образования перегородок, в результате чего формируется многоядерный тапетум. Ядра одной клетки различны по величине, содержат одно или несколько ядрышек.

Деструктивные процессы в клетках тапетума начинаются в мейозе в материнских клетках пыльцы. Начальные этапы разрушения тапетума характеризуются потерей связи между клетками. К концу мейоза тапетум представлен сильно вакуолизированными клетками с ядрами, у которых границы четко не просматриваются. Содержимое клеток постепенно разрушается, но клеточные оболочки с остатками цитоплазмы наблюдаются еще долго. Остатки тапетального слоя окончательно исчезают ко времени образования двухклеточной пыльцы. Следовательно, тапетум у *Salix* секрета секреторного типа.

Спорогенная ткань в гнездах пыльника на продольном срезе состоит из 5—6 рядов многоугольных клеток с густой цитоплазмой, крупными ядрами с 1—2 ядрышками. Археспориальные клетки увеличиваются в размере, округляются и, приступая к делению, становятся микроспороцитами. Микроспорогенез протекает по симультанному типу. В профазе мейоза заметно растут ядра и достигают наибольших размеров в диакинезе. На этой стадии у *S. arbutum* обнаружено 18 бивалентов (Шевчук, Коннычева, 1973), что свидетельствует о диплоидном наборе хромосом

($2n=36$). Микроспорогенез протекает с некоторыми нарушениями, отмеченными во всех фазах деления. В пределах одного гнезда пыльника отмечена асинхронность в ходе микроспорогенеза. Иногда в метафазе I хромосомы разбросаны по веретену. В анафазе I наряду с правильным расхождением хромосом к полюсам могут быть нарушения в виде забегающих и отстающих хромосом и мостов. К концу телофазы I образуется диада ядер, перегородка между ними не закладывается. В результате нарушений в метафазе обнаружены пластинки с уклоняющимися от 18 числом хромосом, а также обособленные от основной массы хромосомы. В анафазе II мейоза бывает асинхронное расхождение хромосом к полюсам. Неправильности в микроспорогенезе приводят к формированию аномальных тетрад: триад, тетрад с неодинаковыми по величине микроспорами, полиад. Так, у *H. arhyllum* из 541 просмотренной нами тетрады было 157 аномальных, или 29%.

Нормальные тетрады тетраэдрической, редко изобилатеральной и линейной формы. Сформированные одноядерные микроспоры прорастают внутри пыльника. Ядро оттесняется к боковой стенке пыльца благодаря вакуолизации цитоплазмы и делится с образованием вегетативной и генеративной клеток. Последняя меньше первой, она делится внутри пыльцевого зерна. Зрелая пыльца саксаула трехклеточная, спермии серповидной формы, располагаются рядом с вегетативным ядром, которое имеет форму овала, нередко неправильного, с расплывчатыми очертаниями.

Чем старше дерево, тем больше цветков с аномальной пыльцой. Встречается пыльца с двумя вегетативными ядрами или одним вегетативным ядром, двумя спермиями и сгустками хроматина. Пыльца может отмирать на всех стадиях формирования, поэтому в зависимости от возраста и места произрастания растения она на 60—85% фертильна. Зрелая нормальная пыльца сферондальной формы, 13,3—20,4 мкм, с 20—22 порами диаметром 3,8—4,0 мкм, поверхность экзины мелкоточечная.

В день цветения, когда пыльник растрескивается и начинает пылить, в семяпочке данного цветка находится группа вторичных археспориальных клеток, резко отличающихся от окружающих крупными размерами, темнокрасящей цитоплазмой, 1—2 ядрышками.

Число клеток археспориального комплекса различно, наиболее часто их бывает 8—12. Подсчет клеток затруднен тем, что они находятся одна над другой.

Мегаспорогенез проходит в цветке после того, как он отпылит: в течение 5 дней по Polygonum-типу формируется зародышевый мешок, такой цветок опыляется пыльцой других цветущих цветков.

Цветение у саксаула обильное: огромное количество пыльцы в солнечные дни при небольшом ветре окутывает дерево желтым облаком. При температуре воздуха 20—23° на одном генеративном побеге могут цвести первая и вторая пары цветков, в следующие

дин отвечают третья и четвертая пары. Неодновременное формирование цветков на генеративных побегах способствует их перекрестному опылению. В теплую погоду один генеративный побег цветет 2—3 дня, в прохладные, дождливые дни цветение приостанавливается и тогда период цветения одного побега и дерева в целом затягивается. Всего дерево цветет 18—20 дней.

Перекрестное опыление способствует процессу гибридизации между видами рода *Haloxylon*. Так, в зоне контакта черного и белого саксаула обнаружены растения с признаками обоих видов (Руми, 1955).

У *H. ammodendron* отмечено разновременное созревание мужской и женской генеративных сфер (Бочанцева, 1944). Однако, как показали наши исследования, зародышевый мешок у саксаула формируется не в июле, а в апреле (в Ташкенте) во время цветения дерева и в начале мая (в Кызылкуме).

В семязпочке саксаула встречаются два одноядерных зародышевых мешка, так как в редуционное деление иногда вступают две клетки вторичного археспория. Зрелая семязпочка саксаула амфитропная, красинцеллятная. Внутренний интегумент 3—4-слойный, ближе к микропиле разрастается в многослойное образование — эндостом; наружный интегумент из нескольких слоев клеток, ближе к микропиле он многослойный, но менее мощный, чем внутренний.

Длинная семязножка высоко приподнимает семязпочку, микропиларный конец которой загибается вокруг семязножки. В зрелом зародышевом мешке имеется яйцеклетка, синергиды, антиподы отсутствуют, полярные ядра сливаются перед оплодотворением. В некоторых зародышевых мешках отмечена аномальная поляризация и дифференциация ядер и клеток. Так, вместо двух полярных ядер сливаются 3—4 ядра зародышевого мешка и соответствующим образом уменьшается число антипод или клеток яйцевого аппарата. При образовании зародышевого мешка иногда ядра не расходятся по полюсам, а постепенно отмирают, что объясняется влиянием неблагоприятных условий года или полиплоидным происхождением вида.

По З. П. Бочанцевой (1944), у *H. ammodendron* через 50—60 дней после цветения в семязпочках обнаружены 2—8-клеточные зародыши.

У *H. aphyllum* в Кызылкуме и Ташкенте через 10—12 дней после цветения зародыш состоит из 3—6 клеток в виде подвеска, который развивается обычным для маревых способом: образуется лишь из одного ряда клеток. Иногда некоторые клетки делятся продольной перегородкой. В начале июня, т. е. через 45 дней после цветения, в завязях саксаула имеется шарообразный многоклеточный зародыш. С ростом зародыша подвесок не увеличивается. На одном генеративном побеге бутоны развиваются неодновременно, поэтому опыление цветков и развитие завязей происходит разновременно: в июне в некоторых семязпочках имеются

одноярусные подвески, в других — многоклеточные зародыши. В мае, июне, июле в зародышевом мешке саксаула формируются ядра эндосперма различной величины, округлой и веретеновидной формы с 2—3—7 ядрышками.

С развитием зародыша и эндосперма увеличивается завязь, причем завязи I узла больше, чем II, III и IV узлов, и зародыши, находящиеся в этих завязях, различны по величине. В июле разница особенно заметна, т. е. зародыши самого верхнего (IV) узла почти в 2 раза меньше зародыша из завязи I узла генеративного побега.

В начале августа зародыши также различаются по размерам, хотя уже к концу месяца они почти одинаковой формы и величины. Дифференциация зародыша на семядоли и корешок происходит в середине сентября, в это же время на развивающихся плодах начинают формироваться крылья; зародыш быстро растет, в начале сентября он шаровидный, 200 мкм, к 20 сентября — 3—8 мм длины, эндосперм клеточный и частично потребляется зародышем (Александровский, 1974). В условиях Ташкентской области на семенах саксаула в конце сентября сформированы крылья, зародыш достигает предельной величины. Полностью семена созревают в октябре.

В Юго-Западном Кызылкуме в июле часть семяпочек в завязях находится в отмирающем состоянии. Это недоразвитые или неопыленные семяпочки. С июня до 10 ноября в 1973, 1975 и 1976 гг. в завязях определяли дегенерирующие семяпочки. На каждом генеративном побеге просматривали отдельно I, II, III и IV узлы. В июне у саксаула 18—20%, в августе 44—63%, в сентябре 50% завязей были без зародышей, хотя все семена внешне выглядели нормальными, с развивающимися крыльями. В ноябре из каждых 100 семян 70—80 были с зародышами. Меньшее число пустых семян объясняется тем, что в сентябре—октябре пустые семена облетают и только небольшая их часть остается на дереве. Собранные вместе с полноценными, они снижают процент лабораторной и полевой всхожести.

В Юго-Западном Кызылкуме в среднем у *H. arphyllum* до 47—68% полноценных семян.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Ассимиляционная деятельность саксаула черного изучена подробно (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Захарьянц, 1961; Рахимов, 1970; Захарьянц и др., 1971б; Вознесенский, 1977; Фазылова, 1981б; Фазылова, Рахимова, 1981; Фазылова и др., 1981; Шабанова, 1981).

Максимальная потенциальная величина фотосинтеза у саксаула черного из Юго-Западного Кызылкума составляет 25 мг

100 мг/дм²·ч (Захарьянц и др., 1971б), у произрастающего в Юго-Восточных Каракумах — 30 (Вознесенский, 1977).

Кривая вегетационного изменения потенциальной величины фотосинтеза двухвершинная. Первый максимум совпадает с ранней фазой развития — в апреле (после цветения) достигает 25 мг СО₂/дм²·ч. Второй максимум наблюдался в начале плодообразования — в октябре (фаза набухания и развития завязи) — 17 мг СО₂/дм²·ч. После второго максимума (с созревaniem плодов) фотосинтетическая способность постепенно снижается. Потенциальные величины фотосинтеза у саксаула черного, как и у галофитов, самые низкие по сравнению с другими исследованными растениями (Захарьянц и др., 1971б). По данным И. Л. Захарьянца (1961), галофиты и в пустынных условиях характеризуются самыми низкими величинами фотосинтеза.

Дневной ход кривой наблюдаемой величины фотосинтеза саксаула черного отражает повышенную интенсивность фотосинтеза в утреннее время, сменяющуюся прогрессирующим снижением ее в послеполуденные часы. Такой ход кривой наблюдается с апреля по октябрь во все фазы развития (Захарьянц, 1961). Максимальное усвоение углекислоты за день (дневная продуктивность фотосинтеза) составляет 240 мг СО₂/дм². Продуктивность фотосинтеза саксаула черного из Юго-Восточных Каракумов (Вознесенский, 1977) и Северного Приаралья (Шабанова, 1981) намного ниже — соответственно 100 и 123 мг СО₂/дм² за день. Значительное отличие этих величин, видимо, связано с методическими трудностями определения фотосинтеза у афилльных видов.

В естественных условиях Южного Кызылкума интенсивность наблюдаемого фотосинтеза саксаула черного повышается в период интенсивного роста, максимум фотосинтеза отмечается в репродуктивную фазу развития растения, после чего кривая начинает постепенно падать (Захарьянц, 1961).

Область светового насыщения фотосинтеза этого вида составляет 70 тыс. лк.

Насыщение фотосинтеза углекислотой достигается при относительно низкой концентрации ~ 0,04 %.

Зона оптимума температуры потенциальной интенсивности фотосинтеза у саксаула черного из Юго-Западного Кызылкума находится в пределах 10—40°, из Юго-Восточных Каракумов — 20—43°. Максимальная температура, при которой наблюдается фотосинтез в естественных условиях Юго-Восточных Каракумов, достигает 50° (Вознесенский, 1977).

Пороговая температура потенциальной величины фотосинтеза после теплового стресса (в течение 1 ч) у саксаула черного из Юго-Западного Кызылкума 45—48°. После воздействия 50° фотосинтез полностью инактивируется, через 14 ч восстанавливается на 50—60 %.

Дефицит влаги в почве не влияет на интенсивность фотосинтеза. Обезвоживание ассимилирующих органов в лабораторных условиях в течение 1—5 ч приводит к постепенному снижению интенсивности фотосинтеза: при 5-часовой подсушке фотосинтез снижается на 86%. Изменение интенсивности фотосинтеза пропорционально величине обезвоживания листьев (Фазылова, 1981а).

Максимальная величина чистой продуктивности фотосинтеза ($F_{ч.пр}$) у саксаула черного второго года вегетации, выращенного в условиях фитомелиоративного участка на гипсоносной, серо-суглинистой серо-бурой почве в Юго-Западном Кызылкуме, повышается в апреле ($9 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сутки}$), к августу она снижается до 40%. Максимальное накопление биомассы наблюдается в августе — 122 г на одно растение в сутки (Фазылова, Рахимова, 1981).

Пигменты

Пигментный комплекс саксаула черного изучался в Приаральской зоне (г. Ташкент) в условиях коллекционного питомника (Рахимов, 1971; Захарьянц и др., 1971б; Наабер, 1975; Рахимов, Таджиева, 1981), в Юго-Западном Кызылкуме (Таджиева, 1981) и в Северном Приаралье (Шабанова, 1981).

Содержание хлорофилла в ассимиляционных органах саксаула черного в период максимального накопления достигает $2,50 \text{ мг/г}$ сырой массы, $10,56 \text{ мг/г}$ сухой. Концентрация хлорофилла в течение вегетации сначала возрастает до максимума в августе, затем снижается к плодоношению (Захарьянц и др., 1971б).

Количество каротиноидов (каротин, лютеин, виолаксантин) в максимуме достигает $0,68 \text{ мг/г}$ сырой массы (Шабанова, 1981).

Хлорофилла, прочносвязанного с липопротеидным комплексом в ассимилирующих органах саксаула черного, выращенного в Приташкентских адырах, содержится в период цветения и вегетативного покоя около 80—90%, в плодоношении происходит его снижение до 65% (Захарьянц и др., 1971б).

В условиях недостатка влаги (20% ПВП) концентрация хлорофиллов снижается в течение вегетации у растений первого года вегетации от 12% в июне до 28 в сентябре в расчете на сырую массу или от 25% до 35 на сухую. Прочность ХБЛК при этом ослабляется — в июне на 30% (Наабер, 1975).

Дыхание

Дыхание саксаула черного изучено довольно подробно (Алексеева, 1968, 1976, 1977, 1981; Захарьянц и др., 1971б; Семизатова, Алексеева, 1973, 1979).

Изучение сезонных изменений дыхания, дыхательной способности в фазе цветения, критической температуры дыхания, поро-

на высокой температуры на дыхание, а также связи дыхания с продуктивностью проводили на Кызылкумской пустынной станции. Влияние водного фактора на дыхательную способность изучено в условиях вегетационного опыта.

Ion arphyllum отличается высокой дыхательной способностью в фазе цветения — $635 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час (средний Кызылкум), $911 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ (Юго-Восточный Каракум) (Самухатова, Алексеева, 1973).

Для черного саксаула характерен тип дыхания с подъемом в фазу развития и в период летней вегетации. Энергичное дыхание у саксаула совпадает с периодом наиболее активного роста. В начале мая дыхательная способность саксаула — $440 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ на 1 г сырой массы в час. Затем она падает, достигая к июлю в среднем $440 \text{ мм}^3 \text{O}_2$. В июле в период высоких температур снова возрастает до $570 \text{ мм}^3 \text{O}_2$. В дальнейшем в связи с прекращением ростовых процессов величина дыхательной способности снижается до $280 \text{ мм}^3 \text{O}_2$ (август). В сентябре, когда начинают расти новые побеги вновь трогаются в рост и наблюдается рост дыхания. Дыхание несколько повышается, достигая $370 \text{ мм}^3 \text{O}_2$. В период дыхания и фотосинтеза (Захарьянц и др., 1971б) отмечено, что в этот же период развития растений. Таким образом, сезонные изменения дыхания соответствуют изменениям ростовых процессов и фотосинтетической активности.

Критическая температура дыхания в период цветения (апрель) — начале генеративного покоя (май) — $45-47^\circ$, в самый жаркий период (июль) достигает 51° . К осени у саксаула наблюдается некоторое снижение устойчивости дыхательной системы к температуре. В фазу плодообразования максимум интенсивности дыхания приходится на 45° . При $50-52^\circ$ дыхание резко снижается. Можно предположить, что критическая температура лежит между 45 и 50° . Прослеживается связь между теплоустойчивостью процесса дыхания саксаула черного и температурными условиями произрастания вида. Это находит подтверждение в литературе (Александрова, 1975).

Изучение последствий температуры ($35-54^\circ$) на дыхание, проведенное в мае, также показало высокую стойкость дыхательной системы к температурному фактору. После воздействия температурой от 35 до 51° интенсивность дыхания по сравнению с контролем изменяется незначительно. Так, после 51° дыхание по отношению к контролю составило 80% . Спустя несколько часов после воздействия высокой температурой уровень дыхания остается высоким (по отношению к контролю составил 90%). Как видно, у саксаула черного самая высокая критическая температура дыхания — 51° . После 54° дыхание оказалось подавленным (по отношению к контролю составило 57%), а спустя 10 ч мы его обнаружили. Необходимо отметить, что под воздействием высокой температуры не наблюдается иссушения тканей. Наибольшая потеря воды составила 9% и только после $54^\circ-23\%$. Через 10 ч

после 2-часового воздействия 54° листья стали совсем сухими, большая часть опала.

Дыхательная способность у растений, выращенных в условиях дефицита влаги в почве (20% от ПВ), на протяжении почти всего периода вегетации ниже, чем у растений, выращенных при 50% влажности от ПВП (дыхание ослаблено на 10—20%).

У черного саксаула по сравнению с другими изученными растениями наблюдается наименьшая водоудерживающая способность — потеря воды достигает 57% (опыты с подсушиванием ассимиляционных побегов в условиях лаборатории при комнатной температуре). Такая большая потеря воды наблюдается в самый жаркий период (июль). В начале лета (июнь) и осенью (агуст) водоудерживающая способность выше. Максимальные величины потери воды достигают 43% в июне и 40% в августе. По мере обезвоживания ассимиляционных тканей (в течение 8-часового подсушивания) наблюдается резкое ослабление дыхания независимо от фона влажности почвы. Так, в июне дыхание снижается на 70% (оба фона влажности почвы) при потере 43% воды, в июле — на 50% и 70 (соответственно при 20 и 50% влажности почвы) и потере 50 и 57% воды, в августе — на 45 при потере 40% воды при 20% ПВП и 30% при 50% ПВП. Следовательно, в связи с тем, что водоудерживающая способность в ходе вегетации растения увеличивается, дыхание ослабляется в меньшей степени.

Для определения репарационной способности дыхания растения, выращенные при влажности почвы 50% от ПВ, были подвергнуты завяданию в течение 6 суток путем прескращения полива. В результате дыхание по отношению к контролю ослабло на 40%, количество воды в ассимилирующих побегах уменьшилось при этом на 10%. После возобновления полива в течение 3 суток, хотя количество воды в ассимилирующих органах восстановилось, дыхание еще более ослабло — составило по отношению к первоначальному 47%. После полива в течение 8 суток наблюдается несколько большая оводненность тканей — 68% (до завядания — 62%), но дыхание так и не достигло первоначальной величины, по отношению к исходной составило 60%.

Таким образом, для саксаула черного характерна резкая реакция дыхательной системы на дефицит влаги и высокая стойкость дыхательной системы к температурному фактору.

Изучение связи дыхания с продуктивностью выявило наиболее высокие величины расхода сухого вещества на дыхание (до 2970 мг на 1 растение за сутки) и накопления биомассы (122 г на абсолютно сухую массу 1 растения) на серо-бурой супесчаной гипсоносной почве (полосная пахота), самые низкие (соответственно 227 мг и 6 г) — на серо-бурой солонцеватой лопчаковой почве (песконакопительная борозда). Для сравнения определены взяты в августе. По мере вегетации, от апреля до густу, параллельно с нарастанием биомассы увеличивался расход

вещества на дыхание. Так, на серо-бурой супесчаной гнилой почве в апреле количество биомассы составило 12 г абсолютно сухой массы на 1 растение, в августе — 122 г, расхода этого вещества на дыхание — соответственно 154 мг (на растение за сутки) и 2970 мг. Наибольшая интенсивность дыхания свойственна ассимилирующим органам, стебли и корни выделяют близкие величины дыхания в расчете как на вес, так и абсолютно сухую массу растения.

Интенсивность дыхания не зависит от места произрастания.

Водный режим

Водный режим черного саксаула изучен в различных географических районах аридной зоны Средней Азии: в Каракуме (Коберидзе, 1945, Бобровская, 1972), Кызылкуме (Эсанкулов, 1978), в пустынной полупустыне Карнабчуль (Шамсутдинов, 1975), в долинах Нуратау (Рахимова, 1968), долине р. Или (Никитин, 1966), на Ферганских адырах (Рахимова, Мухитдинов, 1971).

В ассимиляционных побегах саксаула черного, произрастающего в аридной зоне, самая высокая оводненность наблюдалась в апреле мае (80,0%—84,3), наименьшая — в августе, сентябре (60,9—67,1). Примерно также изменяется содержание воды в стеблях и в других указанных выше районах, а также в Гоби (Никитина и др., 1976). Наименьшее содержание воды в течение года по середине июля регистрируется в 17—18 ч. Во вторую половину лета наблюдается два минимума — полуденный и вечерний. Максимальная средняя за день оводненность отмечена в мае (74,1%—80,6 в зависимости от условий года), минимум — в июле—августе (60,9—68,5). Разность среднесуточных показателей за сезон по годам изменяется в пределах 17,0%.

Статистический анализ 4-летних данных показал следующее: в апреле оводненность побегов саксаула черного равна $71,4 \pm 8,6\%$, в мае — $74,5 \pm 2,1$, в июне — $69,6 \pm 1,2$, в июле — $67,6 \pm 1,2$, в августе — $66,2 \pm 0,1$, в сентябре — $69,2 \pm 1,8$.

Водный дефицит. В среднем за день достигает 7,2—7,6%, изменяется за сезон от 4,3—5,3% до 7,2—7,6. Максимальная дневная оводненность отмечается в дневные и вечерние часы в мае — июне — 10,8%. Диапазон дневных колебаний в апреле незначителен, максимум достигает 3%, в июне — до 8%, с июля он снижается до минимума, в августе равен 0,8—1,0%. Как видно, дефицит насыщения у саксаула незначителен и величина его стабильна. Максимальный реальный водный дефицит у саксаула черного достигнут в условиях Каракумов 15% (Бобровская, 1971), в Юго-Западном Кызылкуме — 27,9 (Эсанкулов, 1978).

Интенсивность транспирации. Среднедневные величины на протяжении вегетации по годам изменяются от 630—222 до 347—

123 мг/г·ч. Максимальная транспирация (900—1020 мг/г·ч) отмечена в засушливом году в апреле; в мае интенсивность транспирации резко снижается и в течение дня колеблется в пределах 180—480 мг/г·ч, пики наблюдаются в 10—16 ч; в июне в густе максимальная величина не превышает 660 мг/г·ч, и сентябрь — 174—294 мг/г·ч.

В благоприятный по увлажненности год кривые дневного хода транспирации, как правило, многовершинные. В апреле в начальную фазу вегетации потери воды еще невысоки, дневные колебания незначительны — 180—360 мг/г·ч, в конце мая становятся от утренних часов к полуденным, пик отмечен в 16 ч — 900 мг/г·ч. Ночью транспирация оставалась высокой (400 мг/г·ч). В июне на протяжении дня она колебалась в пределах 412 мг/г·ч. В ночные часы скорость ее становится незначительной.

Статистический анализ 4-летних данных по транспирации саксаула черного показал, что в течение вегетации в среднем за день интенсивность процесса изменяется следующим образом: в апреле составляет $403,3 \pm 34,7$ мг/г·ч, в мае — $341,2 \pm 79,1$, в июне — $306,0 \pm 17,0$, в июле — $292,5 \pm 31,2$, в августе — $267,3 \pm 56,0$, в сентябре — $171,2 \pm 21,8$.

В целом на протяжении июня — августа величины потери воды на транспирацию близки. Интенсивность транспирации саксаула черного в условиях Каракумов (Свешникова, 1975) колеблется в пределах 130—420 мг/г·ч, в предгорьях Нуратау — 101—660 (Рахимова, 1968), в Карнабчуле — 107—784 (Шамсутдинов, 1975), в южной части Монголии — 210—340 (Свешникова и др., 1976), на Чартакских адырах — 171—403 (Рахимова, Мухометов, 1978). Как видно из приведенных данных, интенсивность транспирации саксаула черного в условиях Чартакских адыр близка к величинам, полученным в Каракумах и Монголии, и ниже, чем в Карнабчуле и Нуратау.

В условиях Юго-Западного Кызылкума при высокой доступности почвенной влаги относительная транспирация обычно варьирует от 1000 до 700 мг/г·ч, но при снижении доступной влаги падает до 200—100 и даже 20. Интенсивность транспирации низкая — 100—510 мг/г·ч, с меньшими колебаниями ее в течение вегетации. Потенциальная транспирация находится в пределах 280—2610 мг/г·ч (Эсанкулов, 1978, 1980).

Водоудерживающая способность ассимиляционных побегов саксаула черного высокая: в засушливом году в мае она составляла 92,0% (при 3-часовой экспозиции на воздухе), в июне — 83,0, в июле — 82,0, в августе — 81,0, в сентябре отмечена самая низкая величина — 67,0. Во влажном году водоудерживающая способность в мае была значительно ниже — 80,4%, в июне — 82,2, в июле — августе — 81,5—84,0. Как видно, саксаул черный характеризуется высокой водоудерживающей способностью, с чем связана и небольшая транспирация за сезон.

Осмотическое давление клеточного сока саксаула черного изменяется до больших величин. По средним многолетним данным Чартакских адырах, в апреле оно составляет 8—11 атм, в мае — 9—12, в июне — 15—33, в июле — 17—39, в августе — 20—22, в сентябре — 22—42. Осмотическое давление в ассимиляционных листьях растений, произрастающих в условиях Юго-Восточных Кумыков, достигает очень высоких показателей — 81,8 атм (Колесникова, 1935), по другим данным (Бобровская, 1972) — 46,0—50,0 атм и долине р. Или — 50,0—80,0 атм (Никитина, 1966). Такие значения осмотического давления отмечены в Карнабучу-Али — 18,3 атм (Шамсутдинов, 1973), в предгорьях Нуратау — 15 атм (Рахимова, 1968). В условиях Чартакских адыров осмотическое давление саксаула черного изменяется в пределах 10—42 атм, т. е. не достигает максимальных для этого вида величин.

Учитывая по осмотическому давлению, условия существования для саксаула черного на Чартакских адырах благоприятные.

Сила ассимиляционных побегов саксаула черного на Чартакских адырах в различные годы изменяется за время вегетации от 4—10 атм в апреле до 16—40 атм летом и осенью, т. е. уровень невысокий. В условиях Северной Гоби она достигает больших величин — 50—100 атм (Свешникова и др., 1976), в Каракумах менее высоких — 36—64 (Бобровская, 1972), в предгорьях Нуратау низких — 15 атм (Рахимова, 1968).

Как видно из приведенных данных, у саксаула черного наблюдается большое различие величины сосущей силы в зависимости от условий произрастания. Уровень сосущей силы определяется комплексом экологических факторов, из которых ведущая роль принадлежит, очевидно, засоленности и влажности почвы.

Таким образом, саксаул черный характеризуется высокой оводненностью, стабильным водным режимом, малой транспирацией и высокими осмотическими показателями.

Измен углеводов и азотсодержащих веществ

Измен углеводов саксаула черного исследовали многие авторы (Колесникова, 1935; Захарьянц, 1955; Сабиров, 1971; Захарьянц, 1972; Сабиров, 1972). Наиболее подробно его изучил Б. Сабиров (1971) у саксаула, произрастающего в районе Кызылкумской испытательной станции.

Саксаул черный накапливает в ассимилирующих органах незначительное количество углеводов (до 28% в мас). Роль растворимых углеводов незначительная. Максимальное содержание отмечено в мае (8,5%). К периоду плодоношения количество растворимых углеводов значительно уменьшается (почти вдвое). Преобладающим сахаром является сахароза (до 5%). Среди моносахаридов преобладают глюкоза, чем фруктоза. Сахара сильного гидролиза не обнаруживаются.

Крахмала содержится немного — максимум около 2,0%. Количество его в ходе вегетации заметно уменьшается (до 0,5%). По данным С. И. Кокиной, у саксаула черного в условиях Каракумов в начале августа и до октября крахмал в ассимилирующих побегах отсутствует.

Среди полисахаридов большую роль играют гемицеллюлозы. В весенний период содержание их достигает ~11%. В дальнейшем они интенсивно используются (на 60% и более). Это приводит к значительному снижению гемицеллюлозного индекса в период плодоношения (от 1,3 до 0,4). В составе гемицеллюлоз в одинаковых количествах присутствуют ксилан и арабан, за исключением фазы цветения, когда содержание арабана вдвое больше (Сабиров, 1971). Гемицеллюлозный индекс (1, 3) несколько меньше, чем у чогона, но также указывает на признаки скукулентности; растение должно отличаться хорошей поедаемостью. Количество клетчатки на протяжении вегетации медленно увеличивается (от 7 до 10%).

В экспериментальных условиях с дефицитом влаги в почве (Захарьянц, Ошанина, Сабиров, 1972) установлено, что углеродный комплекс ассимилирующих органов саксаула черного особенно легко реагирует на засуху: увеличивается содержание таких компонентов как фракция сахарозы (в 2 раза), гемицеллюлозы (в 1,5 раза) и пектиновых веществ (в 1,25 раза). Эти формы углеводов, видимо способствуют засухоустойчивости растений.

Исследования по азотному обмену ассимилирующих органов саксаула черного немногочисленны. С. И. Кокина (1935) приводит данные по изменениям в течение вегетации (в три срока — в середине мая, начале августа и начале октября) лишь белкового азота и азота аминокислот у растений, произрастающих в условиях Южных Каракумов (район Репетекской станции). Обмен азотсодержащих веществ этого растения освещен значительно лучше (Ошанина и Т. Азимова, 1975). Исследования проведены в условиях Южного и Юго-Западного Кызылкума в Устьюрте.

Наибольшее количество азотсодержащих веществ в ассимилирующих органах саксаула черного отмечается в более ранние сроки (апрель, фаза цветения) вегетации: по данным И. Л. Захарьянца, у растений, произрастающих в Южном Кызылкуме, это 3,66% общего азота. Содержание их в течение вегетации значительно изменяется (к фазе созревания плодов снижается в 2 раза и более). Количество белковых соединений в апреле достигает 73% общего содержания азотистых веществ. По мере вегетации оно уменьшается. Однако белковый индекс к концу вегетации сохраняется на достаточно высоком уровне (66% против 73% в апреле).

Уменьшение содержания белкового азота в летние месяцы сопровождается увеличением аминного азота, возможно, как предполагает С. И. Кокина (1935), в результате распада белковых соеди-

Однако при выращивании растений в условиях недостаточного увлажнения почвы общее количество азота в ассимилированных органах растений повышается, содержание же белка остается постоянным по сравнению с растениями с оптимального увлажнения, что указывает на отсутствие протеолиза (Ошанин, Азимова, 1975). Увеличение при этом количества лебелкового азота происходит, видимо, за счет усиления синтеза свободных аминокислот. В составе аминокислот наблюдается нарастание глутамина (на 20%) и аланина (на 60%), правда, одновременно и снижение содержания треонина.

Под влиянием высоких температур (40, 50, 60°C) в опытах Н. Т. Ошаниной и Т. Азимова (1975) наблюдалось увеличение количества амидов (глутамина в 1,5—2 раза), аспарагина (в 1,5—2 раза), пролина (2—2,2 раза), обусловленное, видимо, повышением защитных свойств. Одновременно с тепловым стрессом авторы отмечали также и уменьшение содержания глутаминовой кислоты и треонина.

Фосфорный обмен

Метаболизм фосфорных соединений у саксаула черного исследован в условиях Юго-Западного Кызылкума на опытно-мелиоративных участках (Нигматов, 1980б) и в вегетационном опыте с различным режимом влажности почвы (Захарьянц, Алексеева, Ахметжанов, 1978).

Максимальное содержание $P_{\text{общ}}$ в ассимилирующих побегах саксаула черного в возрасте двух и трех лет наблюдается в начале вегетации: в зависимости от условий выращивания 0,24—0,30% на абсолютно сухую массу. Меньше синтезируется фосфорорганических соединений в условиях с близким залеганием грунтовых вод. В течение вегетации содержание $P_{\text{общ}}$ уменьшается, особенно резко — с наступлением летнего периода (на 40% и более).

В начале вегетации отношение $P_{\text{кр}}$ к $P_{\text{кпр}}$ в суммарном количестве фосфора равно 3:2, к летнему периоду наблюдается сдвиг в сторону увеличения количества $P_{\text{кпр}}$.

Содержание $P_{\text{неорг}}$ максимальное в начале вегетации (до 30% от $P_{\text{общ}}$), затем оно снижается.

В составе фракции $P_{\text{кр}}$ фосфорорганические соединения распределяются в начале вегетации практически в одинаковых количествах между $P_{\text{пнд}}$ и $P_{\text{эсах}}$. Значения их достигают 0,06—0,08%. Больше содержится соединений ЗФГК и фитина (0,01—0,03% на абсолютно сухую массу). Количество $P_{\text{эсах}}$ у саксаула черного, выращенного на супесчаной серо-бурой почве с глубоким залеганием грунтовых вод, превосходит содержание его с гипсоносного участка. В течение вегетации содержание нуклеотидов изменяется мало, тогда как других соединений — значительно (до 95% $P_{\text{эсах}}$ и до 70% $P_{\text{пнд}}$ к фитину как с близким, так и глубоким залеганием гипса).

Сезонная динамика фосфора нуклеотидов сильно зависит от условий местообитания. Содержание $P_{\text{нлд}}$ в ассимилирующих органах растения в начале вегетации достигает 0,06%, затем снижается. Однако в августе в более жестких условиях произрастания (гипсоносная серо-бурая почва) наблюдается накопление фосфора нуклеотидов за счет $P_{\text{стаб}}$, обусловленное, видимо, как было отмечено у кейреука, распадом нуклеопротеидов; кроме того, в этот период обнаруживалось также нарушение синхронности процессов окисления и фосфорилирования.

Во фракции кислотонерастворимых фосфорных соединений в ассимилирующих органах саксаула черного в начале вегетации содержится больше нуклеиновых кислот, чем фосфатидов. Нуклеиновых кислот вдвое больше синтезируется у саксаула черного, выращенного в благоприятных почвенных условиях, чем у растений с близким залеганием гипса. Это увеличение в основном обусловлено накоплением РНК. В течение вегетации количество НК значительно снижается (в 3—4 раза) за счет РНК, тогда как содержание фосфатидов увеличивается. Соотношение РНК/ДНК в начале вегетации саксаула черного при благоприятных почвенных условиях составляет 11,7, к осени уменьшается до 1,6.

Как видно из изложенного выше, эдафический фактор в значительной мере влиял на абсолютное содержание фосфорных соединений и интенсивность протекания обменных реакций, не вызывая существенных изменений в динамике их в течение онтогенеза.

Минеральный состав

Сведения о минеральном составе ассимилирующих органов саксаула черного немногочисленны. Данные общего количества зольных веществ (табл. 1), полученные на Репетекской песчаной станции в Юго-Восточном Каракуме (Кокина, 1935), на Устюрте (Момотов, 1965), в Южном Кызылкуме и Юго-Западном Кызылкуме (Ли, Беркович, 1974), показывают высокое содержание общей золы в ассимилирующих органах саксаула черного — до 30% и более (на абсолютно сухую массу). Наименьшее количество зольных элементов отмечается в весеннее время (апрель), к июню содержание золы сильно возрастает, в последующие месяцы отмечается почти на одном уровне, несколько снижается в октябре. Содержание общего количества золы в многолетних побегах низкое (3—6%).

По данным С. И. Кокиной, из общего количества зольных соединений воднорастворимые соли преобладают над нерастворимыми. В начале вегетации на долю воднорастворимых солей приходится 70% всего количества зольных веществ. В течение вегетации содержание воднорастворимых солей увеличивается, возможно, как отмечает автор, они играют большую роль в величине осмотического давления.

Минеральный состав саксаула черного изучен плохо. В одностебельных зеленых частях растения содержится около 2% азота и 0,5% азотистых элементов, среди которых преобладают Na, Ca, K. Количество хлора — 1,56%. В многолетних частях азота 0,72%, калия — 2,01%; среди минеральных элементов также много натрия. Для саксаула черного характерно накопление в зеленых частях кальция и натрия, что содействует при опадании повышению щелочности среды (Родин, Базилевич, 1965).

Хозяйственная характеристика

Саксаул черный, особенно однолетние побеги и плоды, хорошо поедаются овцы и козы осенью и зимой, верблюды круглогодично. Урожай кормовой массы черносаксауловых пастбищ высокий — 8—10 т/га, но для овец доступна небольшая часть — до 10 ц/га (Морозова, 1946). Овцы и козы ощипывают кусты до 1—1,5 м высоты.

В последние годы саксаул черный высевается на больших площадях как для улучшения пастбищ, так и для пескоукрепительных и ветрозащитных полос.

Широко внедряются полосные посевы черного саксаула, где 10—15% составляют сеянные полосы, а 85—90% — естественные пастбища. Хорошие результаты получены при посеве черного саксаула с другими кормовыми растениями. Урожайность естественных пастбищ за счет полосных посевов черного саксаула увеличивается в 2—3 раза. В Узбекистане пустынные пастбища с улучшенными черносаксауловыми полосами занимают площади свыше 500 тыс. га (Гаевская, Сальманов, 1975).

По данным О. И. Морозовой (1940), однолетние зеленые веточки черного саксаула в период отрастания содержат 13—15% сырого протеина. Затем его количество постепенно убывает: летом до 8—10%, осенью — до 6%. В многолетних частях сырого протеина значительно меньше (4—5%). В зеленых веточках содержится небольшое количество клетчатки — до 10—16%, летом и осенью количество ее повышается до 21%, зимой — до 25%. В многолетних частях клетчатка составляет до 40—42%. Много в однолетних побегах золы — 23,3%, витамина А — до 11 мг/кг (Марин и др., 1951). В 100 кг воздушно-сухого корма содержится 20 кормовых единиц, осенью — 46, зимой — 37.

ARTEMISIA TURANICA H. KRASCH. — ПОЛЫНЬ ТУРАНСКАЯ, КОРАЖУСАН

Представитель семейства Asteraceae, подрода Seriphidium, рода Artemisia L.

Полукустарничек (20) 40—60 см высоты, с короткими многолетними древеснеющими стеблями и красновато-бурыми или красно-фиолетовыми генеративными побегами.

Ареал и фитоценология

Полынь туранская — типичный представитель растений туранской низменности. Она распространена с юга Карагандинской области до Копетдага и от Прикаспийской низменности до Чу-Илийских гор. Произрастает на уплотненных и маломощных песках Приаралья, в Муюнкумах, в Бетпакдале, а также на бурых и серо-бурых почвах Мангышлака, Прибалхашья, на Чу-Илийских низкогорьях. За пределами Средней Азии и Казахстана встречается в северных районах Афганистана и Ирана (Гранитов, 1964). В Узбекистане не занимает значительной площади, встречается небольшими сообществами по окраинам песчаных массивов и на останцовых возвышенностях Кызылкума. Чаще всего в Юго-Западном Кызылкуме отмечается совместно с *Artemisia diffusa*, но на засоленных легких суглинках становится доминантом. Сообщества с участием *Artemisia turanica* расположены в основном по пролювиальным шлейфам останцовых гор Кызылкума. Здесь в пределах туранопольной формации П. К. Закиров (1971, 1973) и И. Ф. Момотов (1973) выделяют около 20 ассоциаций, где субдоминантами выступают белый и черный боялыш, полыни белоземельная и раскидистая, кейреук, терескен, чогоп, сингрэн, парнолистник лебедовидный, миндаль колючий, ковыль Рогенакера, мятлик луковичный, осока пустынная и др.

Флористический состав туранопольных ассоциаций (Момотов, 1973) исчисляется 66 видами: 5 кустарников и полукустарников, 16 травянистых многолетников и 36 однолетников. Общее проективное покрытие 25—30%, в том числе за счет полыни туранской — 15%.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плоды односемянные, сухие, нераскрывающиеся семянки (Синьковский, 1954), мелкие, 1149 мк длины и 336 мк ширины, буроватые, обратнойцевидные, ребристые вдоль длины. При хранении в лабораторных условиях сохраняют всхожесть в течение 3—4 лет, на 4-й год прорастают лишь единичные семена.

Семянки способны к ослизненню и попав во влажные условия быстро набухают. Всхожесть семян в корзинках ниже (16%), чем без корзинок (20%), так как корзинка образует преграду между семенами и почвой — источником влаги и, вероятно, в ряде случаев препятствует своевременному укоренению проростков.

Виргинильный период. По данным Б. С. Закржевского и Е. П. Коровина (1935), О. Н. Радкевич и Л. Н. Шубиной (1935), Е. А. Мокеевой (1945), В. А. Бурягина и др. (1956), в природных

Условия всходы многолетних полыней из подрода *Scirphidium* появляются в конце февраля — начале марта. В условиях посева в Ташкенте проростки отмечаются во второй половине февраля. Прорастание семян начинается с удлинения корешка. В первые дни жизни проростка округлые семядоли выносятся на поверхность почвы и полностью освобождаются от кожуры.

Ювенильный этап. Первая пара листьев цельнокраяняя, ланцетной формы. Выше на побеге формируется розетка из расчлененных листьев, расположенных в сближенных узлах стебля. Листовые листья сохраняются примерно до лета, затем опадают.

В естественных условиях в 1-й год растения вегетируют до конца мая — начала июня, в конце вегетационного периода побег достигает всего 1—2 см, корень — 20—25 см.

Имматурный этап. В условиях Ташкента боковые побеги появляются в мае. Рост главного и боковых побегов продолжается до середины июня (до наступления жары). Почка возобновления закладывается в пазухах листьев, спящие — в базальной части побега I порядка. Длина побегов на этом этапе онтогенеза зависит от метеорологических условий. В 1967 г., когда выпало 142 мм осадков, они достигли 33 см, в 1968 и 1970 гг., когда сумма осадков составила 100,6 и 72,4 мм — соответственно 18 и 8 см.

В условиях культуры в Ташкенте растения достигают виргинильного возрастного состояния в 1-й год вегетации. Междоузлия их короче — 5,7 мм, но их больше (53), чем у растений в Кызылкумах. Боковых побегов II порядка 5—10, 3—4 см длины.

Генеративный период. В условиях Ташкента в богарной культуре растения вступают в генеративный период в 1-й год в мае. Образуется 20—30 генеративных побегов, репродуктивная часть 4,2 см длины. К началу бутонизации листья на вегетативной части генеративных побегов засыхают. Осенью в основании главного стебля образуются спящие почки, а ниже репродуктивной сферы в пазухах листьев — зимующие почки или почки возобновления. Репродуктивная часть побега после обсеменения отмирает.

Весеннее отращивание побегов отмечается во второй половине февраля. Рост вегетативных и генеративных побегов продолжается до середины июня. Вегетативные побеги укороченные, со сближенными междоузлиями. Как правило, у побегов полыни туранской, произрастающей на суглинистой почве, метамсров больше, чем на супесчаной. На супесчаной почве побеги растут медленнее, хотя почвенная влажность выше (Хамзин, 1963). Лучший рост побегов полыни туранской на суглинистой почве свидетельствует о большей адаптации вида к этим условиям. Отмирание почки роста стеблей, т. е. переход к симподиальному типу нарастания, в природе предшествует цветению и происходит на 2—3-м году жизни, в культуре же — на 1-м, одновременно с цветением и

плодоношением. Базальные части побегов, оставшиеся после отмирания верхних частей, образуют многолетнюю надземную часть (резид).

У молодых растений основная масса корней размещается в верхнем горизонте почвы, до глубины 35—40 см. Боковые корни сначала отходят в горизонтальном направлении, а затем углубляются под углом 45—50° до 60—70 см. У средневозрастных растений в кроне куста формируются осенние и весенние годовые побеги. Побег, отрастающий осенью, весной интенсивно растет и быстро переходит к образованию боковых побегов и цветению. Это побеги с монокарпическим циклом развития. Некоторые весенние побеги задерживаются в развитии, оставаясь вегетативными (Рачковская, 1957).

Побеги растут вертикально или почти вертикально, что определяет плотную форму куста. Характерно наличие партикул, партикуляция охватывает корень и нижнюю часть стебля. Корень взрослых растений 1,5—2,5 м длины (Гранитов, 1964).

На сильно гипсированных почвах Южного Кызылкума, по данным И. И. Гранитова, 1964), основная масса корней располагается в верхнем слое почвы в 5—40 см, стержневой корень часто заканчивается на глубине 50—70 см, т. е. выше карбонатного или гипсоносного горизонта.

Почки расположены на побегах текущего года вегетации (почки возобновления) и на многолетних побегах (спящие). Самые крупные почки формируются в средней зоне побега, в базальной и верхней части они мельче. В развитых почках верхние и нижние чешуи крупнее, чем у мелких. Почки возобновления на побеге образуются в 11—12-м нижних узлах, на участке длиной 7—8 см, эта часть побега определяет число побегов следующего года вегетации. Почки верхней и средней частей побегов участвуют в формировании генеративных побегов, нижние формируют укороченные вегетативные побеги или, находясь в покое, перезимовывают до следующей вегетации.

Почки закрытые, их покровы складываются из ряда чешуй. Наружные 3—4 чешуи более твердые, по краям с 3—5 зубчиками, являются покровными. Под покровными находятся 3—5 внутренних чешуй, которые отличаются от верхних мягкостью и более сильной опушенностью. Верхние чешуи плотно прилегают к нижним.

Сезонное развитие

Artemisia turanica относится к группе весенне-осенневегетирующих растений с летней депрессией. В конце марта — начале апреля трогаются в рост почки и образовавшиеся осенью брахибласты. С наступлением теплых дней во второй половине апреля — начале мая происходит интенсивный рост побегов. В это время дневной прирост стеблей достигает 3—5 мм. Со второй половины мая начинается засыхание листьев на нижней части побегов. К

середине июня вегетативная сфера теряет 80—90% листьев, остаются в основном листья на генеративных побегах. Они меньшей величины и значительно более опушены.

Бутонизация у полыни туранской начинается со второй половины августа, цветение — в середине сентября.

Осенью формируются брахибласты, которые перезимовывают и весной продолжают рост.

Семена созревают в поябре и к концу месяца осыпаются (рис. 11).

Первичную продуктивность полыни туранской мы изучали в Юго-Западном Кызылкуме в боялышево-кейреуковом полыннике (асс. *Artemisia turanica* + *Salsola orientalis* — *S. arbuscula*). В этом сообществе на 1 га встречается 1350 крупных кустов, 1100 средних и 800 мелких.

В течение сезона наблюдается два пика продуктивности: первый наступает в конце мая — начале июня в период максимального развития вегетативных органов, второй — в конце сентября — октябре, с началом цветения и плодоношения.

В среднеурожайный год в середине апреля годичный прирост составляет 0,12 ц/га абсолютно сухой массы, а в начале июня — 0,7. Во время летней засухи в середине августа годичный прирост уменьшается до 0,36 ц/га и в середине октября незначительно повышается — до 0,43 ц/га. Масса многолетних одревесневших частей колеблется от 1,9 до 2,5 ц/га.

Годичный прирост колеблется по годам от 0,1 ц/га до 1,6, масса многолетних одревесневших частей — от 1,8 до 3,3. Годичный прирост корней составляет 0,6 ц/га, а подземная масса достигает 8 ц/га.

Анатомия

Листья дважды-триждыперисторассеченные на линейные доли, наибольшая рассеченность листьев наблюдается в средней части побега. Листья опушены длинными однолучевыми и короткими двухлучевыми волосками. Клетки эпидермы на обеих сторонах листа почти одинаковые, стенки их извилистые. Высота эпидермальных клеток листьев побега I порядка в зависимости от экологических условий колеблется от 17 до 22 мкм. У многолетних растений эпидермальные клетки мельче — 13—16 мкм.

Листья амфистоматичные, устьица аномоцитные, непогруженные. Количество и величина устьиц коррелируют с величиной клеток эпидермы. В этом признаке проявляется большая ксероморфность.

Тип жилкования закрытый. В дольках 3 основных пучка идут по длине долек, боковые соединяются с главной жилкой косыми пинастомозами. Флоэмная паренхима главной жилки одревесневает.

Мезофилл листа изолатеральнопалисадный (рис. 12), что ха-

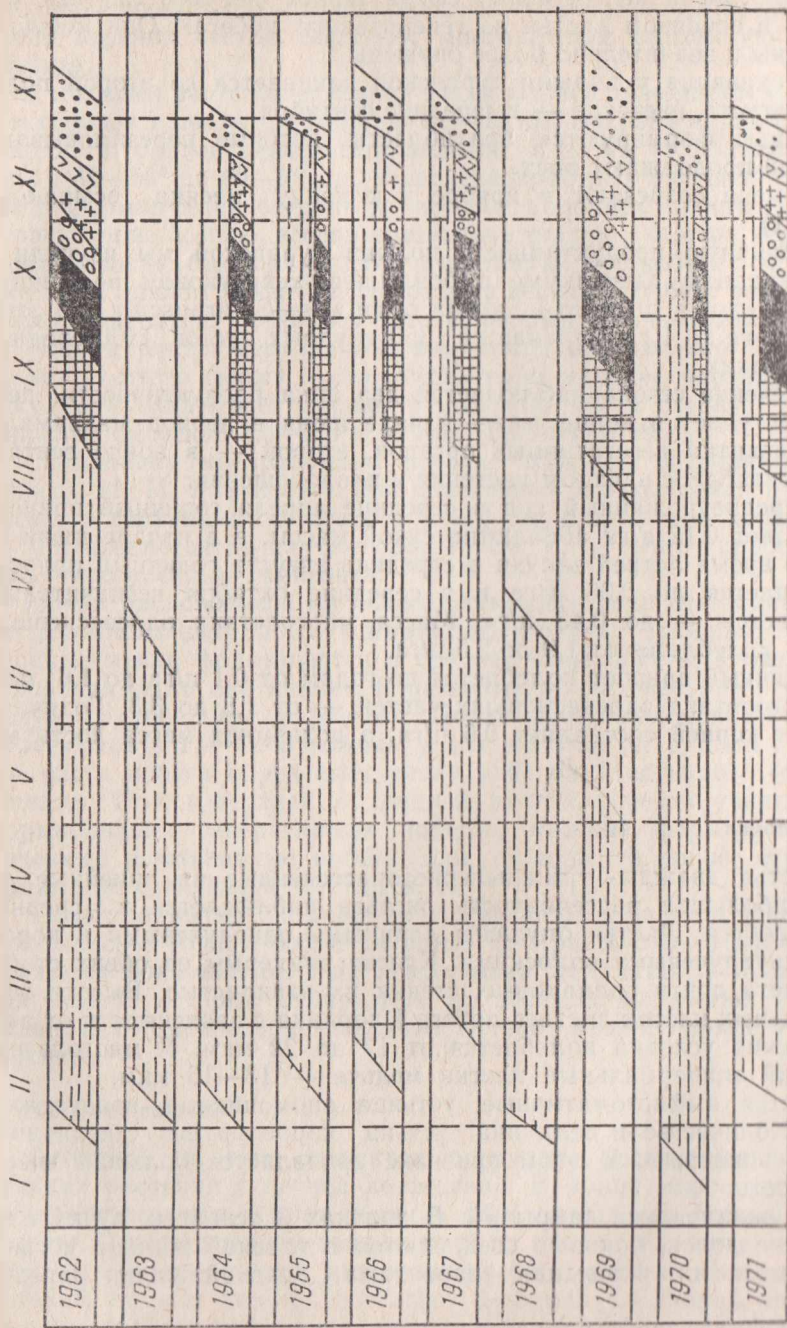


Рис. 11. Карты изменения площади Арктической тундры в соответствии с данными наблюдений (по данным наблюдений за 1962-1971 гг. и рис. 45).

характерно для многих ксерофитов (Мокеева, 1948; Василевская, 1954, 1955). С обеих сторон пластинки под эпидермой расположено по 2 ряда палисадных клеток, между ними губчатая ткань,

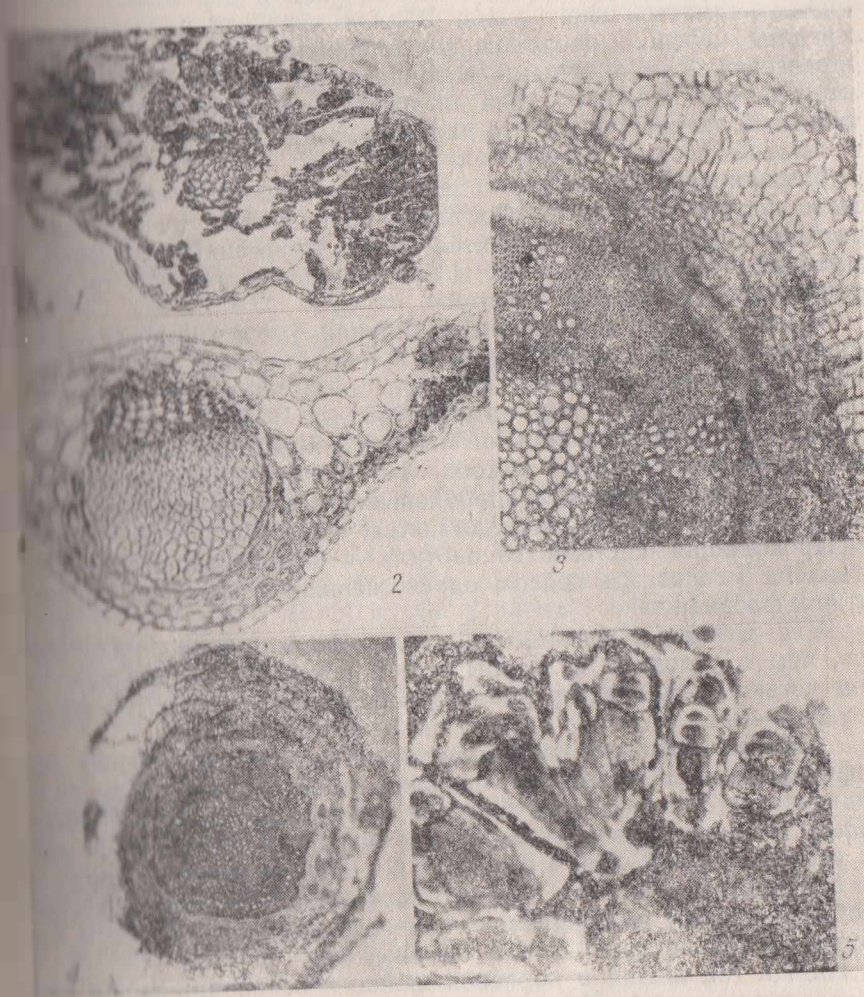


Рис. 12 *Artemisia turanica*.

1 — продольный разрез стебля с 7—8-го узла однолетнего побега; 2 — основание черешка; 3 — основание черешка; 4 — основание корня; 5 — основание корня. 1 — побег 1-го года вегетации в фазе цветения; 4 — основание корня того же растения в возрасте 4—5 лет.

Величина радиуса, которой из-за разности клеток трудно определить, средняя и боковых зоннок окружены клетками радиальной обкладки. Главные жилки листьев содержат по

9—10 сосудов диаметром от 4,5 до 10,5 мкм, боковые жилки состоят из 1—2 мелких сосудов.

Основание черешка в поперечном сечении крылатой формы. В черешке проходят крупная центральная и две мелкие боковые жилки коллатерального типа. Вблизи листовой пластинки и в середине черешка расположена хлоренхима с толстостенными одревесневшими лубяными волокнами. В середине и основании черешка расположена губчатая паренхима. Листовой след трехпучковый трехлакунный, что характерно для сложноцветных (Кондратьева-Мельвиль, 1956).

Верхние части стеблей годовичных побегов из 7—8 пучков, сосуды немногочисленные. Сосудисто-волоконистые пучки коллатерального типа, ниже находится кольцо древесины. Пучковый тип строения древесины верхних и нижних ярусов побегов сменяется кольцевым на разной высоте.

В 1-й год как в естественных условиях, так и в посевах одревеснение стебля выражено сильно. Стебель побега I порядка в начале 1-го года состоит из однорядной эндермы, гиподермы, за которой следует слой колленхимы из 1—2, реже 3—4 рядов клеток. Паренхима первичной коры 6—7-рядная, включая однорядную эндодерму. Уже в конце 1-го года в гипокотиле и основании стебля начинается опробковение стенок клеток первичной коры и в эндодерме закладывается феллоген.

Проводящая система гипокотыля и основания стебля представлена массивным поясом одревесневшей ксилемы и группами клеток флоэмы.

В естественных условиях в стеблях формируется больше сосудов, чем в условиях культуры, что в сочетании с большим числом устьиц позволяет предполагать более высокую интенсивность транспирации.

Стебли годовичных побегов многолетних растений также склерифицированы. В первом междоузлии от основания имеется 4-рядная колленхима, образующая по периферии побега сплошное кольцо. Кольцо древесины в первом междоузлии основания побега составляет 300—550 мкм. Самый большой диаметр сердцевинны отмечается на высоте 9—16-го междоузлий. Кольцо древесины особенно толстое от основания годовичного побега до 9—14-го междоузлия и только выше становится уже.

На 1-й год жизни в корневой шейке и основании корня образуется вторичная ксилема с большим количеством сосудов, площадь которой в разных экологических условиях различна. Расположение сосудов диффузное.

В возрасте одного года в зоне каудекса центральный цилиндр представлен сплошным широким, относительно объема органа, кольцом древесины, а под корневой шейкой — сплошным кругом древесины (рис. 12).

Партикуляция начинается в паренхиме радиальных лучей корневой шейки. В возрасте двух лет в центральном цилиндре

основания стебля и основания главного корня развитие древесины и луба идет очагами, разделенными паренхимной тканью. Чем старше растение, тем больше очагов. Паренхима между очагами древесины буреет, стенки ее клеток стареют и пробковеют, т. е. происходит партикуляция. Под напором растущих живых тканей и под воздействием погодных условий в паренхиме происходят разрывы, образуются щелевидные полости, участки ранее целого центрального цилиндра отделяются друг от друга и тем резче, чем старше растение. Партикуляция усиливается под воздействием сухости воздуха и высокой температуры.

У растений 3—4-го года корень покрыт трещиноватой коричневой корой. В паренхиме обнаруживаются крупные щелевидные полости, намечаются явные партикулы. С отмиранием надземных частей наблюдается некроз их следов в скелетообразующей оси, что, в свою очередь, усиливает процесс партикуляции, который проходит у полыней центробежно.

У взрослых растений 5—6-го года вегетации центральная часть древесины корня остается цельной, а каждый веточный след в целостности образует отдельную партикулу (рис. 12).

Происхождение партикуляции А. П. Штенко (1953) связывает с отмиранием надземных частей растения: центральная часть отмирает, новые ветви и побеги образуются только по периферии. Отдельные партикулы окружены несколькими слоями пробковевших паренхимных клеток. Целостность каудекса сохраняется за счет камбиального слоя и вторичной коры. В каждой партикуле имеется тяж ксилемы, связанный с другими партикулами общим камбием и флоэмой, окруженный несколькими слоями пробки.

При партикуляции не появляются самостоятельные растения, одна и та же особь расщепляется на части, более или менее связанные между собой. Поэтому в условиях пустыни нет оснований считать партикуляцию способом вегетативного размножения.

Анатомические признаки *Artemisia turanica* и *Artemisia diffusa*, произрастающих в условиях одного климатического региона, т. е. в условиях Юго-Западного Кызылкума, варьируют в зависимости от эдафического фактора.

В условиях большой сухости на суглинистой почве листья более мелкие, главная жилка листа утолщенная за счет большого опробковения, жилкование гуще, клетки водоносной обкладки крупнее. Мезофилл черешка толстостенный. Отмечается ранний переход ко вторичному старению. Древесина побегов сильнее развита. Диаметр и размер клеток сердцевинки мельче. Партикуляция проявляется раньше и выражена сильнее, партикул больше.

Полынь туранская приспособлена к более жестким условиям суглинистых почв, отзывчива на условия легких почв, ее можно культивировать на суглинистых и супесчаных почвах.

При посеве семян полыни в феврале первые всходы появляются в марте — апреле, в конце первого или на второй год цветения растения цветут и плодоносят. Весной на побегах многолетних растений закладываются корзинки, но образование цветков в них значительно запаздывает и в течение мая, июня корзинки состоят только из листочков обертки. С середины июля последовательно в акропетальном порядке в пазухах листочков обертки в каждой корзинке закладываются 3—8 цветочных бутонов, в середине августа видны зачатки органов цветка (Колычева, 1966). Так как бутоны закладываются неодновременно, то к 13 сентября в одних пыльниках формируется одноядерная пыльца, в других — тетрады микроспор. В середине сентября в корзинке находится от 3 до 11 цветков. Семяпочка анатропная, тунуликуллярная, с одним интегументом и одноклеточным архиспорием (Руми, 1945). После формирования материнская клетка делится, образуется диада; после второго деления формируется линейная тетрада мегаспор. Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры по Polygonum-типу. В микропиларном конце зрелого зародышевого мешка имеется яйцевой аппарат из яйцеклетки и двух синергид, в центральной клетке находятся два полярных ядра, которые сливаются перед оплодотворением, образуя вторичное ядро. Наблюдается варьирование в строении антиподального аппарата: наличие двух клеток антипод с 2 и 3 ядрами вместо трех антипод; две клетки антипод с двумя ядрами в одной и одним ядром в другой клетке; наличие четырех клеток антипод, которые содержат от одного до четырех ядер. Антиподы сохраняются в то время, когда в зародышевом мешке имеется несколько ядер эндосперма и многоклеточный зародыш.

При формировании зародышевого мешка наблюдаются случаи дегенерации клеток и, особенно, на стадии мегаспор. Зародышевый мешок может отмирать на разных стадиях развития.

В середине сентября в пыльниках цветка протекает микроспорогенез по симультанному типу, образующиеся тетрады распадаются на микроспоры, в которых проходит деление ядра с образованием вегетативной и генеративной клеток. Спермиогенез происходит в пыльце, спермии удлиненной формы.

Зрелая пыльца 15—23 мкм, на 95% фертильна.

Для выяснения соотношения нормально развитых и отмирающих зародышевых мешков фиксировали отдельные корзинки, а затем готовили постоянные препараты каждого цветка. В корзинках *A. turanica* до 50—54% цветков с нормально развитыми пыльцой и зародышевыми мешками. В годы с неблагоприятными климатическими условиями стерильных цветков может быть больше.

Цветение наблюдается в середине или конце сентября. Цветок

трубчатый, 2—2,5 мм высоты, вздутый в верхней части, где раз-
ширяются пыльники; состоит из 5 листочков околоцветника, рас-
ширяющихся до середины, 5 тычинок 2,5 мм длины с хорошо развиты-
ми пыльниками. Пестик 1,5—2 мм находится внутри трубки, об-
растившейся спаянными между собой пыльниками (Арипова, 1966).
В корзинке первыми зацветают краевые цветки, затем средние,
но без определенной последовательности.

В бутоне перед цветением лепестки сомкнуты, затем расходятся
и показываются кончики тычинок, которые вскоре лопаются и
масса светло-желтой пыльцы заполняет верхнюю часть рас-
ширившегося цветка (Коничева, 1966). В течение 2—3 ч тычинки
еще больше выдвигаются из цветка и пылят. В тихий солнечный
день пыльцу в цветке можно наблюдать в течение нескольких
часов, а при сильном ветре (в Кызылкуме) она выдувается до-
вольно быстро. В пылящем цветке внутри виден короткий стол-
бик и сближенные 2 лопасти рыльца. На них хотя и попадает соб-
ственная пыльца, но не прорастает, так как рыльце в это вре-
мя еще не зрелое.

Готовность рыльца к восприятию пыльцы определяется по
внешнему виду, размерам его лопастей и столбика. В цветке с
пыльными пыльниками верхний край лопастей рыльца находится
на уровне центральной части цветка. В просмотренных в йод-фе-
ноле рыльцах и столбиках этого возраста растущих пыльцевых
трубок не обнаружено.

К концу первого дня или на второй день цветения усиленно
растет столбик, рыльце выносятся над венчиком цветка и широ-
ко раздвигается. В это время рыльце упругое, блестящее, благо-
даря наличию на нем секрета. В таком состоянии цветок нахо-
дится еще один день. Так как своя пыльца к этому времени вся
высыпается, то рыльце опыляется только пыльцой другого цвет-
ка. На второй день после опыления рыльце теряет жизнеспособ-
ность, тургор и усыхает, но не всегда отваливается. Спустя много
дней после опыления в развивающейся корзинке видны высох-
шие рыльца нескольких отцветших цветков.

Одна корзинка цветет 4—12 дней в зависимости от количест-
ва цветков. Цветки полыни не способны самоопыляться, что под-
тверждено экспериментами с изоляцией отдельных корзинок и
полых генеративных побегов (Бутков, 1962; Коничева, 1966).
Следовательно, завязываемость семян у полыни происходит при
перекрестном опылении.

Отмеченный систематиками (Поляков, 1958, 1961) широкий диа-
пазон изменчивости признаков, выражающийся в бесконечном раз-
нообразии форм полыней в районах совместного произрастания
видов *A. turanica* и *A. diffusa* объясняется перекрестноопыляе-
мостью этих растений и наличием гибридизационных процессов
среди видов данной таксономической группы.

После оплодотворения первым делится центральное ядро. Зи-

тога делится после образования 8 ядер эндосперма, который вскоре становится целлюлярным.

Из базальной клетки поделившейся зиготы образуется многоклеточный подвесок, из апикальной делением в различных направлениях формируется зародыш. В шарообразном зародыше подвесок уже не виден, но заметна дифференциация тканей на семядоли, намечается первичная проводящая система. В дальнейшем число клеток эндосперма увеличивается, у зародыша формируются семядоли, корешок. У зародыша 390—480 мкм семядоли заметно отстают в развитии от остальной его части, в дальнейшем же рост их усиливается и в длину семядоли становятся больше корешка и гипокотиля вместе взятых.

В зародыше 900—1000 мкм между семядолями закладывается точка роста.

В связи с одновременным развитием цветков семяпочки оплодотворяются неодновременно, поэтому в одной корзинке за связи находятся на разных стадиях формирования. Так, 26—30 сентября одни зародышевые мешки могут быть еще неоплодотворенными, в другие вошли пыльцевые трубки, в третьих развиваются эндосперм и зародыш. В октябре в семяпочках можно видеть шарообразные зародыши, а также зародыши с наметившимися и уже длинными семядолями.

А. Я. Бутков (1962) изучал плодообразование при свободном опылении цветков в корзинках.

Вариант	Кол-во корзинок	В том числе с семянками	Из них					Кол-во корзинок без семянок
			с 1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	
I	100	60	30	16	5	—	—	40
II	100	74	34	25	10	4	1	26
III	100	68	25	25	14	3	1	32
Итого	300	202	98	66	29	7	2	98

Число плодоносящих корзинок составило 67,3%, в каждой из них от 1 до 5 семянок, но чаще 1 (48,5%) и 2 (32,7%).

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Ассимиляционную деятельность полыни туранской исследовали с 1957 г. — сначала в Южном, затем в Юго-Западном Кызылкуме (Захарьянц, 1961; Захарьянц и др., 1961б; Фазылова, 1981а).

Наибольшая потенциальная величина фотосинтеза, измеренная радиометрическим методом в естественных условиях, у полыни туранской составляет 55 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, наибольшая наблюдаемая величина — 41 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$. Потенциальные возможности фотосинтеза в естественных условиях в активный период развития растений (май) реализуются примерно на 75—78%.

Максимальное усвоение углекислоты в течение дня отмечается в утренние и послеполуденные часы. Продуктивность фотосинтеза (усвоение CO_2 за день) в наиболее благоприятных условиях произрастания (легкосуглинистые, супесчаные серо-бурые почвы) достигает 400 мг CO_2 на 1 дм².

За вегетационный период максимум интенсивности фотосинтеза наблюдается во время образования генеративных побегов. К июню с наступлением летнего вегетативного покоя интенсивность процесса снижается.

Область светового насыщения фотосинтеза полыни туранской 50 тыс. лк при низкой концентрации углекислоты, близкой к естественной (Захарьянц и др., 1971б).

Зона температурного оптимума фотосинтеза у полыни туранской в естественных условиях находится в пределах 12—35°. Ассимиляционный аппарат у полыни туранской, судя по положению температурного оптимума фотосинтеза (не выше 35°), очевидно, менее адаптирован к высоким температурам (Захарьянц и др., 1971б).

Недостаток влаги в почве (20% от ПВ) приводит к ослаблению интенсивности фотосинтеза на 26% против контроля (при оптимальной водообеспеченности). Искусственное обезвоживание листьев в условиях лаборатории в течение 4 ч приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. Это снижение у растений, выращенных при влажности почвы 50% от ПВ, составляет 94% первоначальной величины, а при дефиците влаги в почве — 88%. Последующее насыщение водой тканей листа в течение одного часа приводит к восстановлению интенсивности фотосинтеза у растений, выращенных в условиях 20% влажности почвы от ПВ, на 75% и на 68% у растений, выращенных в условиях 50% влажности почвы (Фазылова, 1981а).

Максимальная продуктивность фотосинтеза (чистая продуктивность фотосинтеза — Фч. пр.) у полыни туранской, наблюдаемая в естественных условиях в Юго-Западном Кызылкуме, отмечается в апреле — мае и составляет 4,17 г/м²·сутки. Максимум прироста сухой биомассы на одно растение за сутки приходится на май — 2,65 г (Захарьянц и др., 1971б).

Пигменты

Содержание зеленых и желтых пигментов, прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса у полыни туранской изучали в Юго-Западном Кызылкуме и приадырной зоне (г. Ташкент) на коллекционном питомнике (Захарьянц и др., 1971б; Таджиева, 1975).

В фазе бутонизации содержание хлорофиллов в ассимилирующих органах в Юго-Западном Кызылкуме составляет 1,7 мг на г сырой массы и 5,0 мг на г сухой массы, в Ташкенте — соответственно 1,2 и 4,3. Концентрация каротиноидов в листьях рас-

тений из Кызылкума и Ташкента различается мало (0,9 и 0,9 мг на г сырой и 2,7 и 3,3 мг на г сухой массы). Отношение хлорофилл:каротиноиды равно 1,9:1,3. Максимальная величина содержания хлорофилла у 9—10-летних растений, выращенных на коллекционном питомнике Ташкента, — 2,3 мг на г сырой и 7,7 мг на г сухой массы. Количество хлорофиллов в ходе вегетации изменяется: в фазе отрастания составляет 2,8 мг/г сырой массы, в период летнего вегетативного покоя — 1,9, в фазе бутонизации — 1,6. Прочность ХБЛК по мере развития растения увеличивается: извлечение лабильной формы хлорофилла в фазе отрастания (апрель) равно 65%, в фазе бутонизации (сентябрь) — 5 (Захарьянц и др., 1971б).

Дыхание

Сведений по дыханию полыни туранской немного (Алексеева, 1968, 1976; Захарьянц и др., 1971б; Абдурахманов, Алексеева, 1975; Семихатова, Алексеева, 1979).

Дыхание определяли у растений в естественных условиях произрастания (Юго-Западный Кызылкум, район Кызылкумской пустынной станции).

Дыхательная способность полыни туранской в фазе цветения (октябрь) — 410 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час.

В процессе вегетации наиболее интенсивное дыхание (дыхательная способность) — 680 мм³ O₂ на 1 г сырой массы в час отмечено весной, что совпадает с периодом энергичного роста. По мере развития интенсивность дыхания снижается, но резкого спада кривой дыхания не наблюдается. Изменения дыхания в процессе вегетации у полыни туранской имеют тот же характер, что у боялыша белого и чогона.

Критическая температура дыхания полыни туранской, измеренная весной (апрель—май), 47°. При изучении последствий высокой температуры на дыхание в это же время выявилось, что после 2-часового воздействия 47° дыхание угнетается почти на 50%. Дыхание, измеренное через 3 ч после воздействия температуры, не репарировалось, а осталось ослабленным и по отношению к контролю составило 60%. Следовательно, температура 47° вызывает глубокие повреждения дыхательной системы. Необходимо отметить, что при этом не происходит иссушения тканей — потеря воды составляет 7%. При подсушивании листьев полыни в течение 7 ч в лаборатории при комнатной температуре выявлено, что полынь обладает большой водоудерживающей способностью (потеря воды не более 10%), изменения дыхания при этом также незначительны (ослабление дыхания не более 13%). Таким образом, ведущим в изменении дыхания полыни туранской является температурный фактор, обуславливающий, видимо, торможение ростовых процессов и уход растений в летний вегетативный покой.

Водный режим

Водный режим полыни туранской изучался в пустынных условиях Казахстана (Бедарев, 1969), Карнабчуля (Шамсутдинов, 1975), Юго-Западного Кызылкума (Момотов и др., 1961; Майсаров, 1972; Эсанкулов, 1978, 1980); в полупустынных — в Ниньшаньской степи (Чалбаш, 1965), на Ферганских адырах (Рахимова, Мухитдинов, 1977; Рахимова, Хасанов, 1980).

Максимальные значения оводненности ассимиляционных побегов полыни туранской на Чартакских адырах Ферганской долины в различные по увлажнению годы колебались от 85,6 до 166,0%, а минимальные — от 76,5 до 36,5%. Дневные отклонения содержания воды в апреле незначительны (2,2—3,8), летом они возрастают (до 10,6—16,2%). Диапазон дневных колебаний оводненности побегов в засушливые годы значительно меньше (3,8—7%), чем во влажные (2,2—16,2). Наибольшее обезвоживание листьев в течение дня наступает в основном в полуденные и вечерние часы. Наиболее высокая оводненность в течение сезона отмечается в апреле, наименьшая — в июле. Содержание воды в побегах резко снижается в конце мая — начале июня. Во влажном году запас воды в побегах полыни туранской в среднем за день составлял от 79,1% до 42,1, в засушливом году — от 71,0% до 44,3 (Рахимова, Хасанов, 1980). Дневной максимум оводненности побегов в засушливом году также был ниже, чем во влажном: в апреле засушливого года — 73,6%, влажного — 78,7%, в мае — соответственно 52,4% и 85,6. В засушливом году листья полностью засыхали, а во влажном они сохранялись и в июне.

В Юго-Западном Кызылкуме оводненность полыни туранской составляет 79,0—40,9%, на целине и в культуре — 80,3—39,8 (Эсанкулов, 1980), что близко к нашим данным (79,1—42,1%). Более низкая оводненность полыни туранской отмечена в пустынных условиях в Казахстане (71,4—21,1%) (Бедарев, 1969), в Карнабчуле (76,0—33,7%) (Чалбаш, 1965) и полупустыне (Ниньшаньская степь) (71,1—44,8%) (Шамсутдинов, 1975).

Водный дефицит листьев полыни туранской на Чартакских адырах летом достигает 59,0%, в Юго-Западном Кызылкуме — 42,2%; минимальный — около 2% (Эсанкулов, 1978).

Интенсивность транспирации максимальная весной: во влажном году — до 2388 мг/г·ч, в засушливом году — 1080. В летний период она снижается до 60 мг/г·ч. В дни с максимальной транспирацией отмечается наибольший дневной диапазон — 148—540 мг/г·ч. В летние месяцы она уменьшается до 228 мг/г·ч. Наибольшая среднедневная величина транспирации весной во влажном году достигает 1342 мг/г·ч, в засушливом — 840, летом этот показатель снижается до 226 мг/г·ч. В засушливом году в апреле отмечена интенсивность транспирации в среднем за день 840 мг/г·ч, в мае — 336, в июне — 310, затем

листья засыхают. Во влажном году она значительно выше: в апреле — 1080 мг/г·ч, в мае — 1645, в июне — 657, в июле — 371—394, в августе — 231—224 и листья сохраняются дольше. В суточном ходе транспирации весной кривая транспирации двугорбная, пики отмечаются утром и во второй половине дня; минимальные величины зарегистрированы в 1—4 ч. В июне — июле транспирация резко понижается и дневные изменения ее менее значительны.

Интенсивность транспирации полыни туранской в пустынных условиях Казахстана равна 1100—1300 мг/г·ч (Бедарев, 1969); в Карнабчуле — от 1459 мг/г·ч в апреле до 378 в июне (Чалбаш, 1965). В Юго-Западном Кызылкуме фактическая транспирация снижается от весны к лету. По средним данным она колеблется в опыте от 170 до 2180 мг/г·ч, на целине — от 150 до 1840. В ходе вегетации потенциальная транспирация составляет соответственно 510—5660 мг/г·ч; 480—1710. Относительная транспирация весной в опыте равна 0,76—0,49 мг/г·ч, летом — 0,50—0,17, на целине — соответственно 0,62—0,40; 0,52—0,04. Эти данные свидетельствуют о том, что условия опыта более благоприятны для туранской полыни, чем целина (Эсанкулов, 1980).

Как видно, наши данные по фактической интенсивности транспирации полыни туранской близки к данным, полученным в условиях Юго-Западного Кызылкума.

Водный режим полыни туранской лабильный. Весной в благоприятный период оводненность побегов и интенсивность транспирации максимальные, летом они значительно снижаются, возрастают водный дефицит и осмотические показатели (до 65 атм), почти полностью засыхают листья, растения находятся в состоянии полупокоя, что позволяет им переносить засушливый период. Во влажные годы весной полынь туранская транспирирует более 2000 мг/г·ч, в засушливые — в 2 раза меньше, что свидетельствует о лабильности водного режима.

Обмен углеводов и азотсодержащих веществ

Обмен углеводов полыни туранской изучался в различных экологических условиях Южного (Захарьянц, 1955) и Юго-Западного Кызылкума (Алексеева, 1962; Сабиров, 1971; Захарьянц, Ошанина, 1981).

В весенний период до ухода в летний вегетативный покой общее содержание углеводов в листьях составляет около 30%. Растворимые углеводы содержатся в количествах (11—13%), превышающих легко мобилизуемые полисахариды (крахмал + гемицеллюлозы). Содержание нередуцирующих сахаров (фракция сахарозы + сахара сильного гидролиза) значительно преобладает над количеством моноз (в 3—4 раза). Среди моноз больше фруктозы, чем глюкозы.

Из передущирующих сахаров, помимо сахарозы, обнаружены фруктозиды различной полимерности, имеющие таксономическое значение. Из фруктозидов больше всего стартовой группы — высокой полимерности; остальные — более подвижные фракции — переходят в меньших количествах. В течение вегетации содержание сахарозы и фруктозидов в листьях полыни подвержено значительным колебаниям. В конце марта — начале апреля наблюдается интенсивный синтез этих соединений, затем они используются. В начале летнего вегетативного покоя в листьях вновь происходит накопление сахарозы, связанное, видимо, с ее ролью в устойчивости растений к засухе.

Количество моноз довольно постоянно в течение вегетации. Сахаринов содержится больше всего в фазе весеннего пробуждения (до 3%), затем к фазе ветвления с образованием обертков они исчезают (Захарьянц, 1955; Алексеева, 1962). Крахмала 1—2%, с наступлением жаркого периода его содержание уменьшается.

Гемипеллюлоз образуется немного (6—7%). Максимальное содержание их отмечено в фазе отрастания — до ветвления. В составе гемипеллюлоз больше всего содержится соединений средней полимерности, количество которых в течение вегетации увеличивается. Гемипеллюлозный индекс в фазе отрастания около 1,0, в фазе бутонизации невысокий — 0,7. Содержание клетчатки по мере развития растений увеличивается; у полыни в Южном Кызылкуме в фазе весеннего пробуждения отмечено 7,2% клетчатки, к периоду летнего вегетативного покоя — 15 (Захарьянц, 1955). В период бутонизации (начало летнего вегетативного покоя) в стеблях и корнях полыни обнаруживается значительный расход углеводов — до 40—50% (Захарьянц, 1955).

Исследование полыни, произрастающей в различных экологических условиях Юго-Западного Кызылкума (Алексеева, 1962), показало, что чем сильнее засоленность почвы, тем выше процент мобилизуемых углеводов, в основном за счет растворимых форм (главным образом сахарозы). При этом специфичный для обмена углеводов этого растения синтез фруктозидов сохраняется независимо от условий среды.

Таким образом, тип обмена углеводов у полыни — с преобладанием передущирующих форм сахаров (сахароза, фруктозиды).

Температурным порогом углеводного обмена полыни туранской, установленным в экспериментальных условиях в Юго-Западном Кызылкуме, является 45° (Захарьянц, Ошанина, 1981).

Мы располагаем данными по азотному обмену листьев полыни лишь по виду *Artemisia turanica*. Этот вид подробно исследовал в 1961 г. Н. Л. Захарьянц в различных экологических условиях в Юго-Западном Кызылкуме (Захарьянц и др., 1971б). Изменения содержания азотсодержащих веществ (по формам азота и содержанию свободных аминокислот) в листьях изучалось от фа-

зы отрастания (апрель) растений до ухода в летний вегетативный покой.

В листьях полыни, так же, как у рассмотренных видов маревых, максимальное количество азотсодержащих веществ в ранний период развития (апрель) в зависимости от условий произрастания достигает 3,5—4,9%. С образованием оберток корзинок (первая половина мая) содержание их снижается, особенно резко — к периоду ухода растений в вегетативный покой (июнь): на 30—50% относительно фазы отрастания.

Белковый индекс — высокий: содержание белкового азота в общем в фазе отрастания достигает 94%, в фазе бутонизации — 84%. Небелковые азотистые вещества накапливаются в период бутонизации, когда наступает заметный распад белковых веществ.

Содержание свободных аминокислот высокое в фазе отрастания (апрель), затем в фазе образования корзинок наблюдается их использование (май) и к периоду ухода растений в вегетативный покой количество их вновь возрастает (июнь). В эту фазу особенно отчетливо проявляется у полыни «амидная направленность» в азотном обмене листьев: в начале лета нарастает амидный азот и заметно снижается содержание аммиачного.

Азотный обмен у полыни туранской, произрастающей в различных условиях почвенного засоления, изменяется мало. Полынь, так же, как кейреук, лучше справляется с неблагоприятными почвенными условиями. При сильном засолении почвы в обмене азотсодержащих веществ не происходит распада белков, не накапливаются аминокислоты, но наблюдается значительное увеличение содержания растворимых сахаров в листьях (на 20—40% по сравнению с растениями участка со слабосуглинистой почвой с глубоким залеганием гипса).

Фосфорный обмен

Сведения по фосфорному обмену полыни туранской весьма ограничены. Первые исследования были проведены в 1978 г. в Юго-Западном Кызылуме (Нигматов, Захарьянц, 1980).

Содержание общего фосфора ($P_{\text{общ}}$) в листьях полыни наибольшее в фазу отрастания (0,28% на абсолютно сухую массу). Неорганического фосфора ($P_{\text{неорг}}$) в этот период не более 0,05%, что указывает на высокую синтетическую способность растения. В течение вегетации содержание общего фосфора и фракции кислоторастворимого ($P_{\text{кр}}$) резко уменьшается — к периоду летнего вегетативного покоя — до 40%. Это обусловлено, видимо, интенсивным обменом веществ. При этом минерализации фосфора не наблюдается. Содержание фосфора кислоторастворимого в максимуме (фаза отрастания) составляет 60% от $P_{\text{общ}}$. Количество фосфора нуклеотидов, так же, как других фракций $P_{\text{кр}}$, в течение вегетации уменьшается, однако удельное его содержание в фосфо-

кислоторастворимых фосфорорганических соединений несколько возрастает при практически постоянном соотношении $R_{\text{ЛЛВ}}$ и $R_{\text{ЛЛВ}}$ (1:1), т. е. нарушения энергетического обмена не происходит. В листьях отмечается высокое (0,04%) содержание фосфора в сахарах ($R_{\text{сах}}$), так как это растение синтезирует большое количество растворимых углеводов. Количество $R_{\text{сах}}$ от общего содержания $R_{\text{ср}}$ в листьях в начале вегетации составляет около 10%, по мере вегетации оно снижается (18%). Максимальное содержание фосфора ЗФГК + фитин наблюдается в начальные фазы развития, затем их количество резко снижается, что связано, видимо, с затратами этих соединений на обмен веществ.

Содержание фосфора кислотонерастворимого в листьях полыни в максимуме (отрастание) составляет 40% от $R_{\text{общ}}$. Из компонентов этой фракции нуклеиновые кислоты содержатся в наибольшем количестве (в фазе отрастания — 0,08% на абсолютно сухую массу). В течение вегетации сумма нуклеиновых кислот заметно снижается: к периоду летнего покоя в 2,5 раза по сравнению с началом вегетации (Нигматов, 1980б). Это снижение происходит в основном за счет РНК. Соотношение РНК/ДНК наибольшее в фазу отрастания (6,1), по мере вегетации оно снижается до 4,1.

Содержание фосфатидов в течение вегетации возрастает, при этом наблюдается, как уже отмечалось, уменьшение количества ЗФГК + фитин.

Таким образом, у полыни туранской, вегетация которой приурочена к более мезофитному периоду года, изменения фосфорных соединений в течение вегетации сильно выражены. К уходу в летний вегетативный покой резко снижается содержание всех фосфорных соединений, исключая фосфатиды, которые имеют тенденцию к повышению.

Минеральный состав

Зольность однолетних побегов полыни туранской (табл. 1), так же, как у полыни раскидистой, высокая до ухода в покой — 12–15% на абсолютно сухую массу (Ли, Беркович, 1970). Следует, однако, отметить, что у многолетних стеблей полыни туранской, произрастающей в условиях боялышево-кейреуковского полигона в Юго-Западном Кызылкуме, где почва характеризуется близким залеганием гипса, зольность почти вдвое выше, чем у многолетних побегов полыни раскидистой (табл. 1).

Годичные побеги полыни туранской аналогично полыни раскидистой содержат много азота (2,34%). Из зольных элементов и однолетних и многолетних побегах полыни преобладают кремний, кальций, калий и магний. Обнаруживается марганец (табл. 2).

Хозяйственная характеристика

Полынь туранская — ценное кормовое растение пустынных пастбищ. Является прекрасным кормом для мелкого рогатого скота и верблюдов, особенно осенью и зимой.

Средняя кормовая урожайность этого вида в различных сообществах составляет 1—1,5 ц/га, но значительно колеблется в зависимости от

Т а б л и ц а 5

Химический состав надземной массы полыни туранской (% на абсолютно сухую массу)

Дата сбора образц. (1965 г.)	Фаза	Часть растения	Гидротермич. вода	Сырой протеин	Сырая клетчатка	Сырой жир	Сырая зола	Сырой сахар	Белок	Сахар
21. IV	Вегетация	Многолетн. побеги	5,54	6,26	41,45	2,37	15,14	34,03	2,71	1,06
		Однолетн. побеги	5,63	10,33	19,00	4,41	14,64	41,62	7,96	3,12
		Сухая ветوشь	5,58	6,69	39,96	1,67	19,93	31,75	4,24	0,10
23. V	Разгар вегетации	Многолетн. побеги	5,43	6,75	40,65	3,50	17,94	31,16	3,65	1,71
		Однолетн. побеги	7,02	18,55	19,14	2,23	12,74	47,34	9,18	2,97
12. VI	Начало высыхания листьев	Многолетн. побеги	5,24	5,71	14,18	1,64	17,31	31,16	2,93	0,25
		Однолетн. побеги	7,28	13,43	27,01	3,50	11,75	44,32	6,48	1,90
15. VII	Начало бутонизации	Многолетн. побеги	5,40	2,58	43,18	5,33	12,95	35,55	2,51	0,81
		Однолетн. побеги	5,91	6,25	24,61	6,54	10,86	42,66	4,77	1,03
15. X	Начало плодоношения	Надземная часть	5,95	2,65	42,02	5,19	11,32	42,82	1,86	1,77

зависимости от гидротермических условий года. Так, в боялышево-кейреуковом полыннокейреуковом сообществе урожайность полыни колеблется от 0,2 ц/га до 1,8.

Отавность (после имитации пастыбы) при раннем отчуждении (15 апреля) варьирует от 0,18 ц/га до 0,66, при более поздних сроках (5 мая) небольшая отава отмечена только в благоприятные гидротермические годы.

В табл. 5 приводим химический состав полыни туранской из сборов в Юго-Западном Кызылкуме (Ли, Беркович, 1970). По данным таблицы, содержание сырого протеина и белка у годичных побегов полыни туранской в разгар вегетации (май) высокое — соответственно 18,55% и 9,18. В летний период, с началом высыхания листьев, и осенью, в период плодоношения, содержание сырого протеина и белка снижается соответственно до 2,65%.

1,86. Сырого протеина и белка в многолетних побегах немного: в максимуме соответственно 6,75% и 3,65. С увеличением вегетативной массы у полыни идет накопление сахара; у годовичных побегов сахара больше (1,96—3,12%), чем у многолетних (0,9—1,06%).

Наименьшее содержание клетчатки у полыни туранской наблюдается весной: 19% у годовичных побегов и 41% у многолетних, к осени оно увеличивается соответственно до 27% и 43. У многолетних побегов наибольшее количество золы приходится на весну (до 18%), к осени падает (до 12%). У годовичных побегов отмечена такая же закономерность, но золы содержится меньше. Содержание БЭВ у многолетних побегов колеблется от 31,06% до 35,56, у годовичных побегов оно несколько выше — от 41,6% до 47,3.

ARTEMISIA DIFFUSA Н. KRASCH. — ПОЛЫНЬ РАСКИДИСТАЯ, ОКЖУСАН

Полукустарничек из семейства Asteraceae, подрода Seriphidium, рода Artemisia, (20)30—50 см высоты, с древеснеющими стеблями. Годичные побеги с беловойлочным опушением, генеративные побеги зеленые или серо-зеленые.

Ареал и фитоценология

Эндемичный, но широко распространенный в Южном Туркменистане. Произрастает на сероземах различного механического состава, на супесчаных и хрящевато-щебнистых серо-бурых почвах равнин, реже — на холмистых предгорьях, бугристых и грядовых почвах Кызылкума, Каракума, Устюрта, Муюнкума и Голодной степи.

Наиболее сомкнутые и богатые по флористическому составу ассоциации с преобладанием полыни раскидистой отмечены в Южном и Юго-Западном Кызылкуме. Здесь И. И. Гранитов (1961), П. К. Закиров (1971, 1973), Р. Д. Мельникова (1973) и И. Ф. Момотов (1973б) в пределах раскидистополынной формации описали около 50 ассоциаций. Обычными спутниками *Artemisia diffusa* являются *Salsola orientalis*, *S. sclerantha*, *S. arbuscula*, *Asteragalus villosissimus*, *Iris songarica*, *Ferula assa-foetida*, *Halocharis subaphyllus*, *Poa bulbosa*, *Carex physodes*, *C. pachystylis*, *Stipa holzschekiana*, *S. caucasica*, *Artemisia turanica*, *Bromus tectorum*, *B. danthoniae*, *Eremopyrum buonopartii*, *E. orientale*, *Nanophyton ottense* и др., обилие и фитоценологическая роль которых в сообществах зависит от почвенно-климатических условий.

Флористический состав формации представлен 140 видами: из них 7 кустарников, 10 кустарничков, 17 полукустарничков, 28 многолетних и 77 однолетних. Общее проективное покрытие 20—66%, в том числе на полынь раскидистую приходится 20—30%. Урожайность ценоза 1—6 ц/га.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Онтогенез полыни раскидистой изучали в Юго-Западном Кызылкуме в эфемероидовом полынноке на супесчаной серо-бурой почве, в боялышево-кейреуковом полынноке на суглинистой серо-бурой гипсоносной почве, а также в посевах на опытном участке Института ботаники АН УзССР в г. Ташкенте.

Латентный период. Семянки мелкие, 1,7 мм длины, 0,8 мм ширины, буроватые, обратнойцевидные, поверхность ребристая.

После замачивания семян в лабораторных условиях проростки появляются на 2—4-й день, прорастание семян длится 12—14 дней. При хранении в лабораторных условиях всхожесть сохраняется в течение 3—4 лет, на 4-й всходы единичны.

Виргинильный период. Как и у полыни туранской, при посеве семенами, освобожденными от корзинок, всходы появляются раньше и процент всхожести выше, чем у семян, не очищенных от корзинок.

Проростки появляются в конце февраля — начале марта. Прорастание семян начинается с удлинения корешка, затем появляются округлые семядоли, которые выносятся на поверхность почвы.

Ювенильный этап. Первая пара листьев цельнокрайная, ланцетной формы. Затем формируется розетка из рассеченных листьев, расположенных в сближенных узлах стебля.

В естественных условиях рост побега прекращается в конце второй декады мая; первые ланцетные листья опадают в начале июня, рассеченные сохраняются до осени. К концу 1-го года вегетации надземная часть достигает всего 1—2 см и представлена одним укороченным вегетативным побегом, корень углубляется в почву на 20—25 см.

Главный стебель у растений первого года вегетации в сообществе на супесчаной почве несколько длиннее, период роста продолжительнее, междоузлия стареют медленнее, чем на суглинистой почве. Еще лучше развиваются растения в посевах в условиях Ташкента, где рост наблюдается примерно до 15 июня, а вегетация — до холодов.

В природе растения первого года заканчивают вегетацию в ювенильном состоянии, в условиях Ташкента достигают имматурного возрастного состояния, а некоторые особи вступают в генеративный период.

Имматурный этап. Ветвление в природе начинается с весны второго года вегетации. Побегов II порядка 5—6, реже 10—12, они 3—4 см длины.

Виргинильные растения в условиях культуры в Ташкенте в благоприятные годы формируют вегетативные побеги 20—25 см длины, состоящие в среднем из 46 метамеров с длиной междоузлий 5—6 мм. Летом в базальной части вегетативного побега закладываются зимние побеги.

Корень стержневой, боковые корни расположены в основном в горизонте 0—40 см и направлены сначала горизонтально, затем вниз.

Генеративный период. Отрастание побегов из зимующих почек начинается во второй половине февраля. На их основе в мае и июне формируются 60—70 генеративных побегов до 38 см длины.

У растений 2-го года вегетации генеративные побеги в среднем образуют 44 метамера.

Взрослые растения формируются при участии резидных частей различных побегов. Верхние почки на резидках формируют генеративные побеги, нижние образуют укороченные вегетативные побеги, или, находясь в покое, перезимовывают до следующей вегетации.

Как и у полыни туранской, с мая количество побегов почти не изменяется, а накопление зеленой массы куста происходит за счет их удлинения. В Юго-Западном Кызылкуме на суглинистой почве побеги прекращают рост в мае, на супесчаной — в июне, в результате на супесчаной почве побеги в 1,5—2 раза длиннее, чем на суглинистой. На суглинистой почве междоузлий на 3—4 больше, однако они короче примерно на 2 см. В большинстве случаев самые длинные междоузлия развиваются в средней зоне побегов, но у отдельных экземпляров наблюдается постепенное увеличение длины междоузлий от основания стебля к вершине.

Генеративный побег оканчивается соцветием, имеющим форму метелки. В среднем генеративный побег и соцветия на супесчаных почвах на 2 см длиннее, чем на суглинистых.

Листья у полыни раскидистой в Кызылкуме на супесчаной почве крупнее, чем на суглинистой, в условиях Ташкента в 3—4 раза крупнее, чем в Кызылкуме. Таким образом, размер листа является реакцией на условия существования. Наибольшая расчлененность листьев с максимальным количеством долек наблюдается в средней зоне побегов.

В природе вертикальные корни проникают в почву на 100 см, основная масса боковых корней располагается на глубине 30—40 см. Стержневой корень обычно отмирает или отстает в росте от боковых. На подстилаемых гипсом почвах корневая система, как и у полыни туранской, расположена выше гипсового горизонта.

Признаком старения у полыни является партикуляция. Разделение корня на партикулы отмечается с 4—5 лет.

Почки закрытого типа, их покровы складываются из ряда чешуй. Наружные 3—4 чешуй покровные, твердые, слабоопушенные, по краям с 3—5 зубчиками. Под ними располагаются 3—5 внутренних чешуй, мягких и сильно опушенных. Самые крупные почки закладываются в средней зоне побега. Почки возобновления образуются снизу до 13—14 узла на участке 8—9 см длины. Эти узлы определяют объем возобновляющей части следующего года вегетации.

Artemisia diffusa относится к группе растений весенне-осенней вегетации с летней депрессией. Если осень дождливая и теплая, почки пробуждаются осенью, однако зимнее похолодание тормозит рост побегов. Формируются брахиобласты, которые перезимовывают, на следующий год из них развиваются вегетативные и затем генеративные побеги (Шерматов, 1967; Бурыгин и др., 1969).

Если осень сухая, то вегетация начинается ранней весной, обычно во второй половине февраля. Наиболее интенсивный рост побегов наблюдается во второй половине апреля и в I декаде мая. С III декады мая начинают засыхать листья в нижней части побегов. К середине июня большая часть листьев на вегетативных и нижней части генеративных побегов опадает.

Бутонизация начинается с I декады августа, цветение регистрируется с начала сентября до I декады октября и длится 25—30 дней. Развитие и созревание плодов продолжается 30—40 дней. Зрелые семена образуются в конце I декады ноября. К концу ноября семена осыпаются и на кустах остаются пустые корзинки, которые зимой обламываются и разносятся ветром (рис. 13).

В природе генеративные побеги у полыни раскидистой в засушливые годы не образуются.

Продуктивность полыни раскидистой мы изучали в 1961—1970 гг. в Юго-Западном Кызылкуме на северной подгорной равнине горы Кульджуктау в эфемерондово-полынной ассоциации (асс. *Artemisia diffusa* + *A. turanica* + *Poa bulbosa* + *Carex physodes*). На 1 га зарегистрировано 3200 крупных кустов, 5100 средних и 5300 мелких.

У полыни раскидистой наблюдается два максимума в накоплении надземной массы. Первый приурочен к середине июня, в период интенсивного роста годичных побегов и листьев, второй отмечен осенью (сентябрь, октябрь), во время цветения и плодоношения. В среднем по гидротермическим условиям 1967 г. годичный прирост в середине апреля составил 0,9 ц/га абсолютно сухой массы, а максимальный регистрировался в I декаде июня — 3,29 ц/га. В июле—августе биомасса годичных побегов понизилась до 1,9—2 ц/га, а в середине октября ее количество вновь увеличилось до 2,86 ц/га. Биомасса многолетних побегов в течение сезона изменялась незначительно: от 4 до 4,5 ц/га.

Годичный прирост полыни раскидистой варьирует по годам от 1,2 до 6,4 ц/га. Фитомасса многолетних частей колеблется в разные годы от 4,2 до 6,1 ц/га.

Основная масса корней полыни раскидистой сосредоточена в верхнем полуметровом горизонте (90%). Годичная продукция корневой массы составляет 2,6 ц/га, а общая корневая масса достигает 36 ц/га.

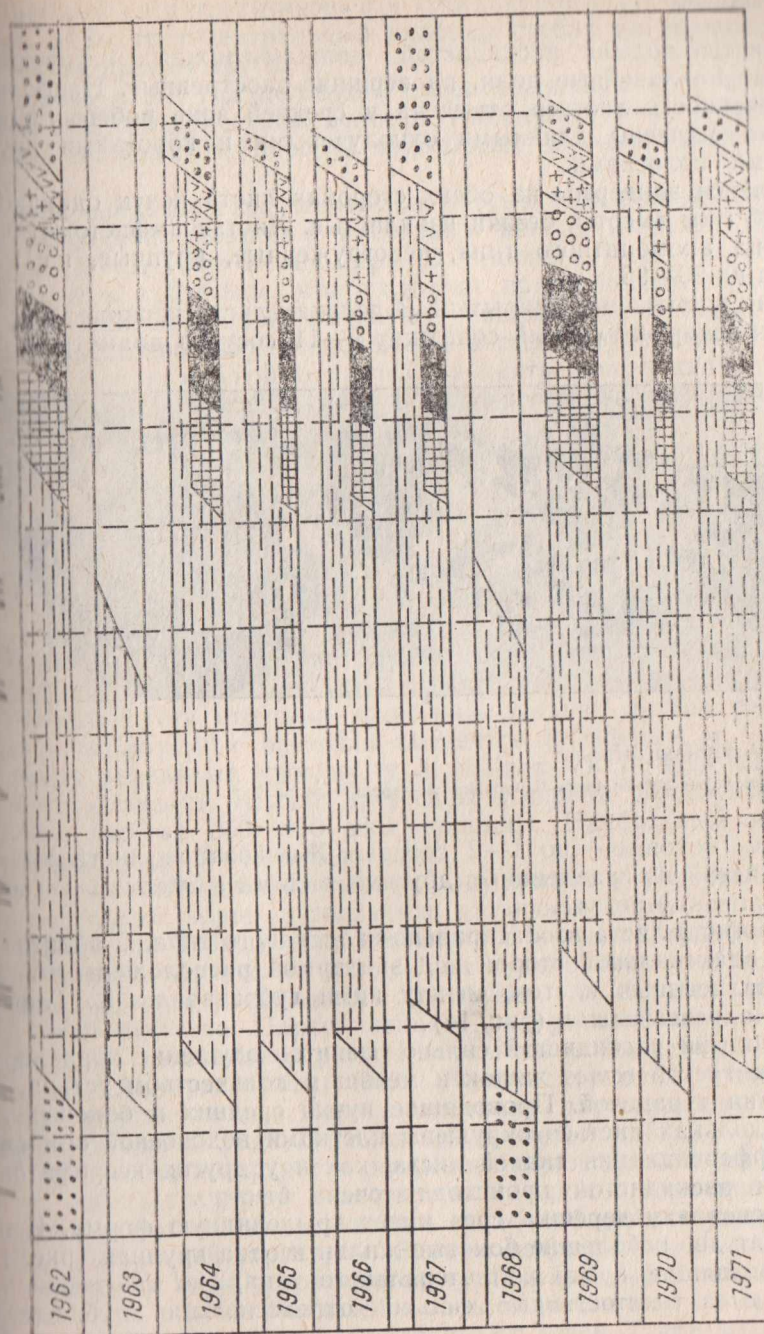


Рис. 13. Ход сезонного развития *Artemisia diffusa* в эфемерондово-полынной ассоциации (условные обозначения те же, что к рис. 4, 6 и 11).

Анатомия

Листья полыни раскидистой дважды-трижды перисторассеченные на линейные доли, на вершине заостренные. Наибольшая рассеченность листьев отмечена в средней зоне побегов. Листья сильно опушены длинными однолучевыми и короткими двухлучевыми волосками.

Клетки эпидермы на обеих сторонах листа почти одинаковы, 17—20 мкм высоты, стенки извилистые. Листья амфистоматичны, устьица аномоцитного типа, непогруженные, крупные, на 1 мм листа их 90—95.

Тип жилкования закрытый. В дольках листа проходят три пучка, из которых главный содержит 9—11 сосудов диаметром 4,7—



Рис. 1. *Artemisia diffusa*.

1 — поперечный срез дольки листа 11 порядка; 2 — черешок листа.

9,6 мкм, боковые — по 1—2 сосуда. Жилкование листа полыни раскидистой по сравнению с другими видами (*Artemisia turanica*, *A. ferganensis*) редкое.

Мезофилл листа изолатерально-палисадного типа. С абаксиальной и адаксиальной сторон под эпидермой расположены по два ряда палисадных клеток, между ними губчатая ткань. Главная жилка одревесневшая (рис. 14).

У полыни раскидистой сильно развитое опушение коррелирует с менее густой сетью жилок и меньшим количеством устьиц, чем у полыни туранской. Проводящие пучки средних и боковых жилок в дольках листьев окружены клетками водоносной обкладки.

Дифференциация тканей листа, как и у других ксерофитов, у полыни раскидистой происходит очень быстро.

В основании черешка срез имеет крыловидную форму. В нем проходят две небольшие боковые жилки и одна крупная (рис. 14).

Проводящие пучки коллатерального типа, во флоэмной части имеются толстостенные, сильно одревесневшие лубяные волокна.

Листовой след трехпучковый и трехлакунный. Пучки листовых жилок выходят в центральный цилиндр стебля на значительном расстоянии друг от друга.

Стебель в 1-й год вегетации имеет первичную кору из однослойной эпидермы, несущей волоски гиподермы, 1—2, реже 3—4-слойной колленхимы, коровой паренхимы и однокоричневой эндодермы.

Проводящая система гипокотыля и основания стебля представлена вторичной флоэмой и массивным поясом ксилемы. Сосуды мелкие, 20—23 мкм в диаметре. В условиях Ташкента сосудов меньше, чем в пустыне, что позволяет предположить в жестких условиях обитания более высокую транспирацию. Лубяные и периферические волокна расположены в стебле группами. В основании стебля кольцевой тип строения центрального цилиндра отмечается в фазе бутонизации в 1-й год вегетации, мелкие сосуды ксилемы рассеяны в массе либриформа.

Древесина годичных побегов склерифицирована, что в сочетании с мелкоклеточностью тканей является характерным признаком пустынных кустарников и полукустарников (Василевская, 1940; Fahn, Sarnat, 1963).

Клетки сердцевинны стебля и гипокотыля мелкие — 21—35 мкм. У некоторых растений в 1-й год вегетации в основании стебля наблюдается в сердцевине рыхлость и смятие клеток. В верхней части стеблей 1-го порядка строение центрального цилиндра пучковое.

Пучковый тип строения древесины верхних ярусов годичных побегов многолетних растений сменяется кольцевым у разных видов на различных уровнях, у *A. diffusa* — в 7—12-м междоузлиях от основания. Кольцо древесины в первом междоузлии (основание побега) 300—450 мкм толщины. Наибольший диаметр древесины в зоне 9—12 междоузлия.

К концу вегетации на первом году жизни в корневой шейке и в основании корня развивается вторичная кора.

У растений первого года вегетации в корневой шейке и в основании корня древесина толще, чем в основании стебля. Более крупные сосуды расположены диффузно. *A. diffusa* — партикулирующее растение. Партикуляция — возрастное явление, непосредственно связанное с ростом и развитием надземных органов растения (Алимухамедова, 1972). Жесткие аридные условия ускоряют партикуляцию. Первые признаки партикуляции появляются в паренхиме радиальных лучей корневой шейки. У растений 1—2-го года на поверхности основания корня появляются бороздки, но корень сохраняет целостность. Внешнее проявление партикуляции подготавливается задолго до обособления партикул развитием внутренней структуры. В этом возрасте в корневой шейке начиная от коры разрастаются лучи, связанные с изменениями деятельности камбия. Разделение коры на части идет от центрального цилиндра по паренхиме радиальных лучей. Такие же явления

в строении корня *Artemisia sacrorum* и *Medicago cretacea* в условиях Памира отмечали А. П. Стещенко (1956) и Г. И. Шакина (1963).

У полыни раскидистой, по классификации М. С. Шалыт, Э. Г. Барулевой, Г. И. Шокиной (1968), центробежный тип партикуляции. С. Ginzburg (1963) наблюдал у *Artemisia herba alba* в условиях пустыни Негев центростремительное направление суберизации.

У растений 3—4-го года вегетации корень покрыт трещиноватой коричневой пробкой. В паренхиме появляются крупные щелевидные полости, намечаются явные партикулы. С надземными органами ежегодно отмирают и их следы, что усиливает процесс партикуляции.

У 5—6-летних растений центральная часть древесины корня остается цельной, а каждый веточный след скелетообразующего побега в отдельности образует обособленную партикулу. Таким образом, у полыни раскидистой полицентричность возникает с раннего возраста подобно *Medicago sativa* L. (Моисеева, 1957). Каждая партикула связана с группой побегов. Отдельные партикулы окружены несколькими слоями опробковевших паренхимных клеток. Целостность оси сохраняется за счет камбиального слоя и вторичной коры. В каждой партикуле имеется тяж ксилемы, связанный общим камбием и флоэмой, окруженный несколькими слоями пробки.

Строение осевых органов уже на первом году жизни характеризуется развитием ряда ксерических признаков. В центральном цилиндре развивается мощная древесина, клетки основной ткани мелкие, сосуды многочисленные.

Анатомические признаки растений *Artemisia diffusa*, произрастающих в одном климатическом регионе в Юго-Западном Кызылкуме, варьируют в зависимости от эдафического фактора.

В условиях большой сухости на суглинистой почве у *Artemisia diffusa* листья мельче, рассечены сильнее, главная жилка листа утолщенная, жилкование гуще, устьица многочисленные и мелкие, клетки водоносной обкладки проводящих пучков крупнее.

Мезофилл черешка толстостенный.

Коровая паренхима стебля на суглинке уже, сосудов вторичной ксилемы на 1 мм² площади древесины меньше. Кольца древесины толще, лубяные пучки крупнее. Размер клеток сердцевинки мельче.

На суглинистой почве отмечается ранний переход ко вторичному старению. Партикул больше, старение тканей происходит раньше.

Цветение, эмбриология

На генеративных побегах многолетних растений в апреле — мае закладываются корзинки, в которых акропетально, последовательно с середины августа до середины сентября формируются бутоны. В каждой корзинке образуется 3—7 цветков.

Микроспорогенез протекает по симультанному типу. В пазухе проходит спермиогенез, зрелая пыльца трехклеточная, 10 мкм в диаметре, высокофертильна.

Семяночка анатропная, tenuinucellatная, с одним интегументом. Археспорий одноклеточный, зародышевый мешок развивается из халазальной клетки тетрады мегаспор по Polygonum-типу.

Цветок трубчатый, из 5 сросшихся наполовину листочков чашоцветника, 5 тычинок; пыльники образуют трубку, внутри которой находится пестик. Завязь нижняя, столбик короткий с двудольным рыльцем. Цветки протерандричные, раскрываются в утренние часы и пылят 3—4 ч, при сильном ветре — 0,5 ч, затем появляются рыльца, которые опыляются пылью других цветков. Опытами с изоляцией отдельных корзинок и целых побегов с несколькими корзинками доказано отсутствие самоопыления. Цветки опыляются перекрестно.

Массовое цветение происходит в конце сентября, плоды созревают в начале ноября.

Плодоносящих корзинок в среднем 57%, семян в этих корзинках 1—4, чаще 1 (62%).

Приводим данные о плодоношении у *A. diffusa* при естественном опылении (по А. Я. Буткову, 1962).

Вариант	Кол-во корзинок	В том числе с семянками	Из них				Кол-во корзинок без семян
			с 1-й	2-мя	3-мя	4-мя	
I	100	40	28	8	4	—	60
II	100	68	39	19	9	1	32
III	100	63	40	17	6	—	37
Итого	300	171	107	44	19	1	129

Плодообразование регулируется климатическими условиями: во влажные годы отрастает больше генеративных побегов, на них накладывается много корзинок с цветками и созревает большее число корзинок с 2—3 семянками.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Ассимиляционная деятельность полыни раскидистой исследована недостаточно подробно (Захарьянц и др., 1971б; Фазылова, 1981а).

Максимальная потенциальная величина фотосинтеза у полыни раскидистой, измеренная монострическим методом, составляет 11 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Наибольшее усвоение углекислоты в течение дня отмечается в утренние и послеполуденные часы. В фазе ухода в летний покой в дневном ритме фотосинтеза увеличивается полуденная депрессия, сопровождающаяся выделением углекислоты (Захарьянц и др., 1971б).

Область светового насыщения потенциального фотосинтеза около 50 тыс. лк.

Дефицит влаги в почве (20% от ПВП) приводит к снижению фотосинтеза на 32% по сравнению с растением, выращенным при оптимальных условиях водного режима. Искусственное обезвоживание листа в течение 3 ч в лабораторных условиях при 29–30° приводит к снижению фотосинтеза на 58% у растений, выращенных в условиях оптимального водного режима (50% от ПВ), на 54% от контроля (не подвергнутый подсушке) при низкой влажности почвы (20% от ПВ).

Фотосинтез, нарушенный 3-часовым подсушиванием листьев в комнатных условиях, с водонасыщением в течение 1 ч полностью восстанавливается, что свидетельствует о высокой репаративной способности фотосинтеза у полыни раскидистой (Фазылонов, 1981а).

Пигменты

Пигментный комплекс листьев полыни раскидистой исследован на растениях, произрастающих в Юго-Западном Кызылкуме, а также выращенных на Приташкентских адырах и коллекционном питомнике (Захарьянц и др., 1971б; Наабер, 1975; Таджиева, 1975).

Хлорофилла у полыни раскидистой, произрастающей в пустыне, содержится примерно в 1,5 раза меньше, чем в приадырной зоне: в фазе бутонизации — соответственно 1,76 и 2,49 мг/г сырой массы или 4,75 и 8,20 мг/г сухой. Каротиноидов в условиях пустыни содержится 0,85 мг/г сырой и 2,28 мг/г сухой массы, в приадырной зоне — соответственно 0,94 и 3,09. Соотношение хлорофилла к каротиноидам 2,1 и 2,6 (Таджиева, 1975).

Максимальное содержание хлорофилла — 2,4 мг/г сырой массы и 10,9 мг/г сухой у 9–10-летних растений, выращенных в приадырной зоне, отмечено в фазе бутонизации. В течение вегетации количество хлорофиллов изменяется: в фазе отрастания составляет 2,4 мг/г сухой массы, перед уходом в летний вегетативный покой (в фазе образования генеративных побегов) — 1,6, в период летнего вегетативного покоя — 2,11 (Захарьянц и др., 1971б).

Содержание слабосвязанного с липопротидным комплексом хлорофилла в листьях полыни раскидистой колеблется в течение вегетации от 52% в фазе отрастания (апрель) до 18% в фазе бутонизации (сентябрь), т. е. прочность ХБЛК повышается.

В условиях недостатка влаги в почве содержание хлорофиллов в листьях уменьшается на 40% в расчете на сырую массу или на 20% на сухую относительно количества зеленого пигмента в растениях, выращенных при оптимальном режиме влагообеспеченности (Наабер, 1975).

Дыхание

Данных по дыханию полыни раскидистой немного (Абдурахманов, Алексеева, 1975; Алексеева, 1968; Захарьянц и др., 1971б).

Изучение дыхания мы проводили у растений в естественных условиях произрастания (Юго-Западный Кызылкум, Кызылкумской пустынная станция). Определяли критическую температуру дыхания, влияние последствий высокой температуры на дыхание, зависимость дыхания от водообеспеченности тканей.

Дыхательная способность полыни раскидистой в апреле — мае составляет $300 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час, критическая температура дыхания — 50° . При изучении последствий высокой температуры на дыхание в это же время установлено, что дыхание подавляется уже начиная с 40° (после 2-часового воздействия). После $40\text{--}45^\circ$ дыхание ослабляется на 30%, резко угнетение дыхания на 65% наблюдается после воздействия 47° . Дыхание, измеренное через 3 ч после воздействия высокой температурой (в интервале $40\text{--}50^\circ$), не репарировалось. При температурном воздействии происходит иссушение тканей, но у полыни потеря воды настолько незначительна (например, после 47° — 4%), что не сказывается на дыхании. Опыты по выявлению связи дыхания с водоудерживающей способностью показали, что потеря 11% воды при подсушивании в течение 7 ч не изменяет дыхание. Таким образом, полынь раскидистая, как и туранская, больше подвержена действию температурного, а не водного фактора.

Водный режим

Водный режим полыни раскидистой изучен очень слабо и только в условиях Юго-Западного Кызылкума (Гранитов, 1964).

Содержание воды в листьях в апреле (фаза отрастания) составляет 76,05%, в начале мая (формирование обверток корзинок) — 73,64, в июне — августе (летний вегетативный покой) резко снижается до 32,3—44,25%, в октябре (фаза цветения) равняется 36,7%.

Интенсивность транспирации максимальная в мае — до $900 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$, минимальная в августе — $20 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$. Испарение воды в течение дня в мае колеблется от 350 до $900 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$, в августе — от 20 до 80. В среднем за день величина транспирации в мае составляет около $400 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$, в августе она снижается в 5 раз — до $80 \text{ мг/г}\cdot\text{ч}$.

Осмотическое давление у полыни раскидистой весной низкое — 12,3 атм, летом возрастает до 27,8, осенью — до 31,8.

Приведенные данные свидетельствуют о лабильности водного режима полыни раскидистой.

Углеводный обмен полыни раскидистой наиболее полно исследовал Б. Сабилов (1971) в Юго-Западном Кызылкуме.

По обмену углеводов этот вид очень сходен с полынью туранской. Общее содержание углеводов — 29,2%. Из растворимых углеводов (11%) в наибольшем количестве присутствуют сахара и фруктозиды (до 60%), из моносахаридов — фруктоза. Количество сахарозы на протяжении отрастания увеличивается (до 4,5%), с образованием генеративных побегов уменьшается, затем вновь накапливается, достигая максимума (7,5%) к наступлению жарополоя, тогда как содержание фруктозидов неуклонно снижается. Соотношение глюкозы к фруктозе, как уже отмечалось у полыни туранской, находится в обратной зависимости: в начале вегетации накапливается фруктоза, по мере развития количество ее уменьшается, в то время как содержание глюкозы увеличивается.

Декстринов в фазе отрастания до 4%, по мере вегетации содержание их уменьшается. Листья полыни бедны крахмалом (в максимуме 2,7%), с наступлением жаркого периода количество его уменьшается. Содержание гемицеллюлоз достигает максимума (~8%) в период образования обверток корзинок, затем снижается. В составе гемицеллюлоз, так же, как у полыни туранской, больше всего накапливаются соединения средней полимерности. Гемицеллюлозный индекс выше, чем у полыни туранской (в фазе бутонизации соответственно 0,9 и 0,7). Содержание клетчатки по мере вегетации увеличивается (до 8,2%).

Таким образом, тип углеводного обмена у полыней раскидистой и туранской аналогичен: в метаболизме преобладают сахара и фруктозиды.

Изучение влияния дефицита влаги в почве на обмен углеводов в листьях полыни раскидистой в эксперименте (вегетационные опыты) подтвердило отмеченные закономерности изменения содержания углеводов в течение вегетации (Захарьянц, Ошанина, Сабилов, 1972).

С засухой происходит накопление сахаров, в основном фракции сахарозы (на 20%); увеличение количества глюкозы и уменьшение фруктозы; снижение содержания крахмала; возрастание количества декстринов и гемицеллюлоз (в 1,2 и 1,3 раза), у гемицеллюлоз — за счет легкогидролизуемых соединений; повышение содержания клетчатки. В условиях недостатка влаги в почве наблюдается накопление почти вдвое пектиновых веществ (до 5,4%), что является показателем повышения устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды (Щепкина, 1933).

В экспериментальных условиях у полыни, произрастающей в Юго-Западном Кызылкуме, установлен также температурный порог обмена углеводов, который отмечается при 45° (Захарьянц, Ошанина, 1981).

Содержание и состав зольных элементов у полыни изучены дорожно (Ларин и др., 1956). Однако многие данные получены, когда не было четкого разграничения видов полыней. Мы приводим результаты, полученные в Южном и Юго-Западном Кызылкуме.

Аналитические данные (табл. 1) показывают, что листья, годичные побеги полыни раскидистой отличаются высокой зольностью. Содержание золы в листьях полыни, произрастающей на фероземных почвах в Южном Кызылкуме (окрестности совхоза Жалча), в апреле—мае составляет 12—14% на абсолютно сухую массу (Захарьянц, 1950); на серо-бурой, слабозасоленной почве в Юго-Западном Кызылкуме (Кызылкумская пустынная стация) — 20% (Ли, Беркович, 1974). С уходом растения в летний вегетативный покой содержание золы снижается. В многолетних побегах полыни в фазе отрастания (апрель) золы 11,4%, в дальнейшем ее количество уменьшается до 5,4% на абсолютно сухую массу (Ли, Беркович, 1970).

Полынь раскидистая содержит много азота (табл. 2). Среди зольных элементов преобладают кремний, кальций, калий и магний. Это растение отличается присутствием марганца (Ли, Беркович, 1974).

Хозяйственная характеристика

Полынь раскидистая — хороший нажировочный корм для мелкого рогатого скота и верблюдов. Охотно поедается осенью и зимой, когда уменьшается содержание эфирных масел, неплохо овцями весной и летом, особенно если отсутствуют эфемеры.

В Юго-Западном Кызылкуме широко распространены эфемероидно-полынные группировки, где полынь раскидистая составляет 70—75%. Урожайность эфемероидного полышника во многом зависит от гидротермических условий года. Так, в благоприятные годы урожайность достигает 4,3 ц/га, в сухие снижается до 0,6. Средняя многолетняя урожайность равна 2—2,5 ц/га.

После отчуждения (имитации пастбы) в середине апреля у полыни раскидистой хорошее отрастание отмечено во влажные годы, значительно меньшее — в поздневесенний период (5 мая), в сухие годы отава незначительная (см. вывода на с. 115).

В Кызылкуме главным объектом заготовки кормов служат полыни (*Artemisia diffusa*, *A. turanica*). Ранее их заготавливали рубкой кетменем, что приводило к уничтожению зарослей. Чтобы сохранились почки возобновления, необходимо скашивание производить сенокосилкой на высоте 10 см от поверхности почвы.

Заготовку полыни рекомендуется проводить в период максимального развития надземной массы, с 20 мая по 5 июня. В этот

период содержится меньше клетчатки, сохраняются белки и углеводы.

Л. С. Гаевская (1971) дает хорошую оценку полынному корму. В 100 кг в воздушно-сухом состоянии во второй половине июня содержится 66 корм. ед., летом — 25, осенью — 288, зимой —

Т а б л и ц а 6

Химический состав надземной массы полыни раскидистой (% на абсолютно сухую массу)

Дата сбора образцов (1965 г.)	Фаза	Часть растения	Гигроскопич. зола	Сырой протеин	Сырая клетчатка	Сырой жир	Сырая зола	БЭВ	Белок	Сахар
18. IV	Начало вегетации	Многолетн. побеги	8,94	4,33	43,18	3,05	11,35	38,11	5,99	0,00
		Однолетн. побеги	10,02	21,58	15,32	6,30	15,69	41,71	17,73	0,00
		Сухая веточка	7,35	6,95	51,84	1,25	8,1	31,86	5,27	1,11
24. V	Разгар вегетации	Многолетн. побеги	6,95	3,81	46,57	3,80	8,47	37,35	2,47	1,11
		Однолетн. побеги	5,1	16,29	17,02	4,66	19,95	42,08	9,67	1,11
11. VI	Начало высыхания листьев	Многолетн. побеги	6,57	4,94	41,37	2,63	8,86	38,23	4,48	0,00
		Однолетн. побеги	7,1	14,51	18,32	5,07	14,43	47,67	8,91	1,11
6. VII	Начало бутонизации	Многолетн. побеги	6,43	2,70	51,33	1,54	5,43	38,95	2,37	0,00
		Однолетн. побеги	6,32	5,07	32,05	7,32	16,03	39,53	3,91	1,11
19. X	Начало плодоношения	Надземная часть	6,13	2,50	41,58	3,83	8,46	43,57	2,09	0,00

22; перевариваемого белка весной 9 кг, летом — 5, осенью — 4, зимой — 1. По данным З. П. Чаплиной (1959), в 100 корма весной содержится 10,07 мг каротина, летом — 5,96, осенью — 21,3.

Химический состав полыни раскидистой в Узбекистане определяли Ш. М. Агабабян, И. И. Гранитов, М. В. Касименко (1934) с северных подгорных равнин Нуратинских гор, Н. Л. Морозов (1941) — из Южного Кызылкума, А. Д. Ли, Б. В. Беркович (1970) — из Юго-Западного Кызылкума.

По нашим данным (табл. 6), в начальной фазе развития в годичных побегах полыней раскидистой и туранской содержится большое количество сырого протеина и белка: соответственно 21,58% и 17,7. Осенью содержание сырого протеина снижается до 2,5%, белка — до 2,09. В многолетних побегах сырого протеина

и белка накапливается значительно меньше, их количество мало изменяется по сезонам. Содержание жира в годичных побегах увеличивается от весны к осени, достигая 7,32%. У годичных побегов клетчатка накапливается от весны (15,52%) к осени (до 32,05%). Безазотистых экстрактивных веществ у годичных побегов 42—48%, у многолетних — 37—39.

ARTEMISIA SOGDIANA B G E.— ПОЛЫНЬ СОГДИЙСКАЯ, ШУБАХ

Подукустарник 35—50 см высоты из семейства Asteraceae, относится к подроду *Seriphidium*, роду *Artemisia*.

Ареал и фитоценология

В Средней Азии *Artemisia sogdiana* распространена в Западном Тянь-Шане, Юго-Западном Памиро-Алае и в Бадхызе, обильно покрывает ландшафты на подгорных равнинах.

В УзССР произрастает в Ташкентской, Ферганской, Наманганской, Андижанской, Самаркандской и Сурхандарьинской областях (Флора Узбекистана, 1962). Доминант растительных сообществ в предгорьях и на подгорных равнинах хребтов Кураминского, Чаткальского, Нуратинского, Актау, Мальгузар, Туркестанского, Байсунского, Кугитауг, Бабатаг в 500—800 (1000) м над ур. м.

К почвам нетребовательна, образует сообщества на мелкоземистых, мелкоземисто-щебнистых и каменистых сероземах, а также на выходах пестроцветных пород и красных гипсированных глин, в той или иной степени засоленных (Майлун, 1976).

Формация и некоторые ассоциации полыни согдийской описаны в работах многих исследователей (Закиров, 1955; Бондаренко, 1956; Арифханова, 1967; Шаназаров, 1967; Закиров, 1969; Пратов, 1970; Худайбердиев, 1971; Верник и Рахимова, 1973; Майлун, 1976).

В бассейне р. Зарафшан К. З. Закиров (1955) в формации полыни согдийской выделил 4 ассоциации: кейреуково-согдийскополянную, горносолянково-согдийскополянную, тытрово-согдийскополянную, эбелеково-саганово-согдийскополянную.

На адырах Ферганской долины М. М. Арифханова (1967) описала 6 ассоциаций с доминантом *Artemisia sogdiana*: эфемерово-солянково-согдийскополянную, солянково-ковыльно-согдийскополянную, изеневово-согдийскополянную, терескеново-согдийскополянную, согдийскополянную, согдийскополянну-однолетнесолянковую.

Р. Шаназарова (1967) в адырной зоне Алайского хребта описывает 7 ассоциаций этой формации, из них наиболее широко распространена эфемерово-мятликово-согдийскополянная. Позже формацию полыни согдийской в этих условиях изучили Р. С. Вер-

ник и Т. Рахимова (1973), они выделили 23 ассоциации. 30 ассоциаций полыни согдийской указано для предгорий Узбекистана в «Растительном покрове Узбекистана» (Майлун, 1976).

Субдоминантами полыни согдийской являются кустарники *Zygophyllum atriplicoides*, *Atraphaxis zeravschanica*, *A. pyrifolia*, полукустарники и полукустарнички *Ceratoides eversmanniana*, *Salsola orientalis*, *Halothamnus subaphyllus*, *Artemisia turanica*, *Acanthophyllum albidum*, *Acantholimon nabievii*, *Petrovskia scrophulariifolia*, травянистые многолетники длительной вегетации *Psoralea drupacea*, *Phlomis thapsoides*, эфемеронды *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*, *Eremostachys lobiosa*, однолетние солянки *Salsola sclerantha*, *Gergensohnia oppositiflora*, *G. diptera*, *Ceratocarpus utriculosus* и некоторые другие.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Семянка обратнояйцевидная, буровато-серая, 1,6—1,8 (2,2) мм длины, 0,6—0,8 мм ширины, масса 1000 семян — 257 мг.

Период покоя у семянков длится 3—4 месяца, при неблагоприятных условиях — до 16—17 месяцев. В год созревания всхожесть семян достигает 90—95%. Оптимальная температура прорастания 20—24°; семена дружно прорастают через 2—3 дня после начала опыта. После 3 лет хранения в лабораторных условиях всхожесть составляет 30%, через 4 года утрачивается полностью.

Полевая всхожесть семян в посевах на Ферганских адырах в зависимости от почвенных и погодных условий составила 36—33%.

Виргинильный период. Проростки. В лабораторных условиях семянки полыни согдийской после увлажнения быстро набухают и ослизняются, на вторые-третьи сутки появляется корешок, и течение первых суток его длина 1—2 мм, на вторые сутки он увеличивается вдвое, в дальнейшем темп роста снижается. Длина гипокотыля 2—4 мм.

На Ферганских адырах при посеве осенью 1975—1981 гг. первые всходы появились в середине марта, массовые — в конце марта. На поверхность выносятся две зеленые овальной формы семядоли длиной около 3 мм и шириной 1,5 мм. Семядоли функционируют 1,5—2 месяца. После семядолей появляются два ланцетных, сизых от сильного опушения листа длиной 0,6—0,7 см и шириной 1,5 мм.

Ювенильный этап. Появление первых настоящих листьев, рассеченных на 3 доли, отмечено 4—5 апреля. В I декаде апреля высота растений не превышала 0,5—0,7 см, они несли 2 настоя-

ли листа, имели стержневой слабо ветвящийся корень 5 см длины. В середине апреля при высоте побега 1—2 см на нем было 3 собранных в виде розетки в связи с очень укороченными междуузлиями листьев. Семядольные листья функционировали до середины мая. К периоду их опадения стебель достиг 4—8 см длины и нес 8—9 листьев, а корень углубился на 25—30 см. К концу мая — середине июня на растеньях появились боковые по-

В естественных условиях растение в первый год вегетации или даже в течение нескольких лет не образует боковых побегов.

Имматурный этап. Когда растения достигают 10—20 см высоты образуется 2—5 боковых побегов 5—6 см длины с 10—11 листьями, а корень углубляется на 40 см, сохраняя стержневой характер. Нижние листья главного побега начинают засыхать, к концу остаются только 2—4 листа в верхней части побега. В этом возрастном состоянии наблюдается самый большой выпад растений (40—95% в зависимости от влажности почвы). В летний период и в посевах и природе сохраняются лишь те растения, корень которых углубляется быстрее, чем пересыхает почва.

В благоприятных условиях в культуре, например на Ташкентских адырах, к концу мая — июня побеги достигают 20—25 см длины, корень углубляется на 90—100 см; он сохраняет стержневой характер, слабо ветвится. Это взрослые виргинильные растения. Часть из них (до 30%) в июне образует генеративные органы. В менее благоприятных условиях культуры, например, на Панчустских адырах, большинство растений уходит в зимний покой в имматурном, меньшая часть — в виргинильном возрастном состоянии, лишь отдельные особи в первые годы вегетации достигают генеративного периода.

Продолжительность виргинильного периода в культуре 3,5—4 месяцев, в естественных условиях — несколько лет.

Генеративный период. У взрослых особей полыни согдийской, как и у многих других полукустарничков, побеги 3 типов: вегетативные, генеративные, розеточные. Розеточные встречаются сравнительно редко. Вегетативные побеги удлиненные (15—20 см) и укороченные (2—10 см).

Вегетативные укороченные побеги появляются весной или к концу лета (август). Когда почка трогается в рост, образуется два первых листа с короткими черешками и простой листовой пластинкой ($1-0,7 \times 0,3$ см). Постепенно отрастают остальные листья. К маю на таких побегах отрастает до 8—10 листьев: 6—8 листьев длинночерешковые, $3-4 \times 1$; 6×1 см; верхние сидячие листья $1,5 \times 0,4$; $0,6 \times 0,3$ см. К концу мая формирование побегов прекращаются, их средняя длина 2—2,5 см, максимальная до 10 см, количество листьев 12—13. В мае на одном растении насчитывается 9—20 вегетативных укороченных побегов. Для них характерны короткие междуузлия 0,3—0,4—1,0 см.

Первые листья начинают желтеть и подсыхать в конце мая. К концу мая — началу июня, когда рост побегов прекращается, зелеными остаются 6—7 листьев на конце побега. К концу июля сохраняются живыми только 2 верхушечных короткочерешковых листа, верхушечная почка и почки, заложившиеся в пазухах длинных черешковых листьев. Размеры верхушечной почки 1—1,5 мм. Почки открытого типа.

В культуре на Приташкентских адырах в конце июля — начале августа и на Ферганских в сентябре появляются 9—10 листьев второй генерации, но роста побега почти не происходит. При благоприятных погодных условиях или в местообитаниях с повышенной влажностью почвы между первой и второй генерациями листьев почти нет перерыва. В конце сентября — октябре 5—6 листьев второй генерации желтеют и засыхают, а 3—4 листа зимуют зелеными. На следующий год весной отрастает примерно 50% укороченных побегов, остальные засыхают осенью. У живых побегов верхушечная почка трогается в рост, продолжая моноподиальное нарастание. Как правило, такой побег отрастает в генеративный, но если год неблагоприятный, он может повторить вегетативный цикл развития.

Вегетативных удлиненных побегов обычно 1—2 (5), чаще встречаются у молодых кустов. Для них характерно 3—4-летнее моноподиальное нарастание. Они отрастают от основания резидюв из спящих почек. В кроне куста такие побеги чаще двухлетние. Длина вегетативных удлиненных побегов в различные годы неодинакова — от 10 до 20 см. Годишний прирост образуется 17—20 метамерами. Вегетативные побеги не ветвятся, часто отмирают, не перерастая в генеративные.

Генеративные побеги всегда образуются на основе вегетативных в результате их моноподиального роста. Их общая длина 35—45 (60) см, а длина соцветия в зависимости от метеорологических условий от 5—10 до 20—30 см.

Генеративный побег начинает отрастать из верхушечной почки вегетативного побега в середине мая. Наиболее интенсивный рост наблюдается в течение мая — начале июня. Побег 25 см длины, несет 18—20 листьев. Так же, как и у вегетативного, первые междоузлия укороченные, размер листа с черешком 3×1 см, пластинки 1,5×1 см; последующие листья длинночерешковые (5—6×1 см, пластинка 3×1 см) с удлиненными (1,5—2 см) междоузлиями и верхние сидячие (пластинка 2—1,5×1,5—0,8 см). Боковые побеги соцветия развиваются в пазухах листьев верхней половины генеративного побега.

В период формирования генеративных органов рост побега замедляется. Генеративная сфера занимает меньшую часть ($\frac{1}{3}$) побега, иногда половину. На одном побеге образуется от 20 до 180—300 корзинок, на одном кусте до 20—25 тыс. корзинок, в одной корзинке от 3 до 5—7 цветков и только 1—2 семянки. Корзинка почти шаровидной формы, диаметром 0,2 см.

Так же, как у вегетативных побегов, первые листья желтеют в конце мая, в течение июня и июля происходит дальнейшее подсыхание длинночерешковых листьев. Сначала засыхают листья в нижней части побега, затем на средней (в июле до 70%). К массовой бутонизации (август) остаются зелеными только листья

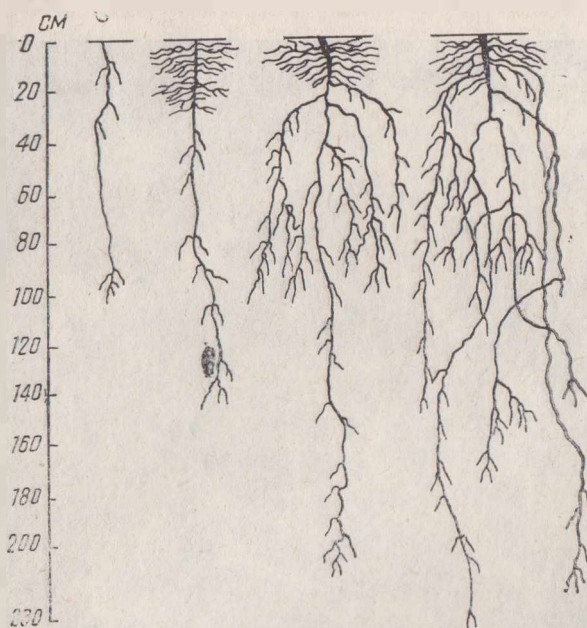


Рис. 15. Корневая система *Artemisia sogdiana* Bge (первого, второго, третьего, четвертого года вегетации слева направо) в условиях культуры на Ферганских адырах.

предшестней генерации. Последними, к моменту цветения (в конце сентября), подсыхают верхние сидячие листья.

После плодоношения генеративная сфера побега отмирает. На следующий год весной, при благоприятной осени в этом же году, отрастают побеги из пазушных почек на оставшейся части побега. Так из года в год нарастает многолетняя ветвь. Длительность ее жизни приблизительно 15—16 лет.

Главный корень достигает 140—230 см глубины и несет большое количество боковых корней (рис. 15).

В генеративном периоде онтогенеза четко выделяются три возрастных этапа: I — молодые генеративные растения, II — зрелые и III — стареющие.

У молодых генеративных особей генеративных побегов 1—5, вегетативных 13—15, партикуляция не выражена. Продолжительность этапа 1—4 года, в зависимости от погодных и других условий. У зрелых особей генеративных побегов 60 и более, ве-

ветивных до 20. Имеются отдельные мертвые многолетние побеги, начинают оформляться партикулы. Продолжительность этапа 5—10 лет. У стареющих особей генеративных побегов 25—30, вегетативных 8—10 (рис. 16, 1). Появляются первые мертвые партикулы. Продолжительность этапа 10—16 лет.

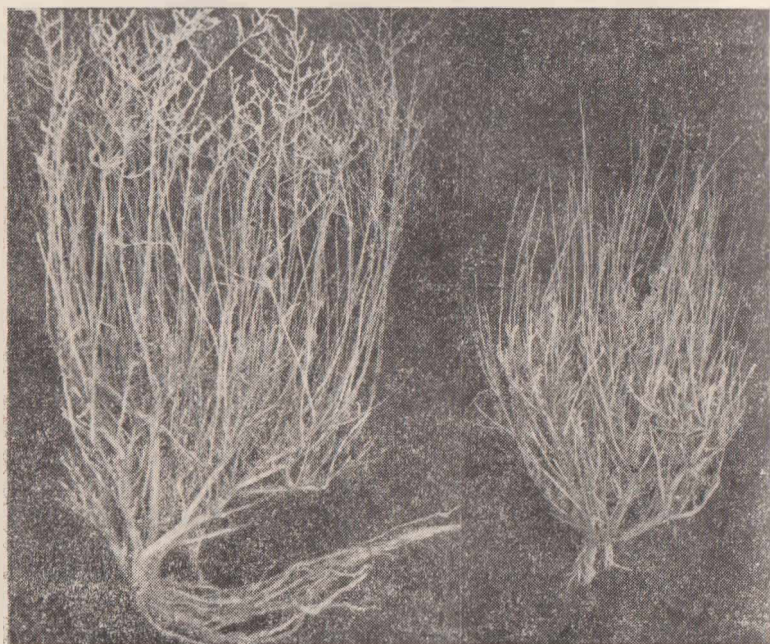


Рис. 16. *Artemisia sogdiana* Bge. Стареющие (генеративный период) (справа) и старые (сенильный период) особи (слева).

Сенильный период. В условиях культуры в сенильный период растения вступают после 16—17 лет жизни. Генеративные побеги почти не образуются или они недоразвиты (рис. 16, 2). Длина вегетативных побегов 2—10 см. В кусте преобладают мертвые партикулы, при выкапывании куст разделяется на 5—7 партикул, из них 3—4 мертвых, 2—3 живых. Одна партикула образует до 10 вегетативных побегов.

Продолжительность сенильного периода, как и предыдущего, установить трудно, но отдельные партикулы живут до 15—16 лет. Необходимо иметь в виду, что возраст выделенных возрастных групп относителен, так как разные особи могут проходить возрастные этапы с разной скоростью, а благоприятные метеорологические условия вызывают как бы «омоложение» растений и наоборот.

По ритму сезонного развития полынь согдийская относится к зимне-осенне-зимнезеленым растениям с летним полупокоем. Вегетационный период 9—10 месяцев, летний полупокой 2—3 месяца.

При благоприятных погодных условиях частичное отрастание побегов наблюдается осенью, после первых дождей. Зимует полынью согдийская с зелеными листьями осенней генерации, активный рост побегов происходит только весной.

Даты наступления основных фаз сезонного развития связаны преимущественно с метеорологическими условиями года. В засушливые годы соцветие (метелка) образуется в конце мая, в благоприятные — на 10—15 дней позже. К концу июня — началу июля на веточках метелки закладываются бутоны. К этому времени листья в нижней части побегов засыхают (до 70%), зелеными остаются лишь сидячие листья в верхней половине генеративного побега. Формирование бутонов продолжается до конца августа. Ко времени цветения сидячие листочки также подсыхают, и кусты полыни имеют почти безжизненный вид.

Раскрытие первых цветков в засушливые годы отмечалось с 20 сентября, в благоприятные — с 30 сентября. Цветение длится 30—35 дней, причем фаза плодоношения обычно перекрывает фазу цветения.

Плоды образуются в октябре, созревают к концу ноября, осыпание наблюдается в начале — середине декабря.

Анатомия

Листья дважды-трижды перисторассеченные на линейные доли 1—2—3 порядков, на вершине заостренные. По ярусам листовая пластинка имеет разную степень расчленения, нарастающую от основания к середине побега и убывающую к вершине. Листья слабо опушенные. Имеются простые одноклеточные и железистые волоски. Железистые волоски состоят из 2 пар клеток, расположенных одна над другой, видны перемишки между клетками. Железистые волоски крупные, овальные.

Листья амфистоматичные, устьица анамоцитные, непогруженные, количество и размер их на обеих сторонах листа почти одинаковые. Величина и расположение устьиц полыни согдийской и туранской сходны.

Толщина эпидермы по отношению к толщине пластинки листа у полыни согдийской больше, чем у других видов полыни, стенки эпидермы на обеих сторонах листа извилистые, что является метаморфным признаком.

Жилкование листа на дольках второго порядка закрытого типа и аналогично полыни туранской и раскидистой.

Три основных пучка в дольках расположены по длине долек,

боковые соединяются с крупной главной жилкой косыми линиями мозаики.

Лист полыни согдийской, как и у других ксерофитов, имеет палисадного типа; с абаксиальной и адаксиальной сторон по два ряда клеток палисадной паренхимы, между ними — 1-рядная, очень рыхлая губчатая ткань.

Проводящие пучки средних и боковых жилок в дольках листа полыни согдийской окружены клетками водоносной обкладки, высота которых по отношению к толщине пластинки листа больше, чем у полыни ферганской. Дифференциация тканей, как у всех ксерофитов, происходит очень быстро. Стенки склеролубяной части главной жилки сильно утолщенные и одревесневшие.

На поперечном срезе основания годичного побега в фазе тонизации видны одпорядная эпидерма с одноклеточными волосками, 4—5-рядное сплошное кольцо колленхимы, тонкая паренхима и центральный цилиндр.

У полыни согдийской на Чартакских адырах кольцевое строение древесины побегов сменяется пучковым в 3—6-м междоузлиях, тогда как у полыней туранской и раскидистой в Юго-Западном Кызылкуме — на 8—16-м.

Радиус коровой паренхимы в основании стебля 226,8 мкм. Древесина состоит из плотно сомкнутых, толстостенных, с тонкой одревесневших клеток либриформа, среди которых рассеяны сосуды. Паренхима вазикентрического типа. Сердцевина занимает сравнительно большую часть поперечника стебля. Самый большой диаметр сердцевин у полыни согдийской отмечается на узле и не 14—15 междоузлий.

Объем древесины по длине побега постепенно меняется и резко сокращается с 9—10-го междоузлий. Одревеснение побегов начинается со 2—3-го междоузлия сверху. У полыни согдийской в верхней части побега, кроме первичных сосудов, имеются вторичные сосуды ксилемы.

Таким образом, строение побегов полыни согдийской характеризуется такими ксероморфными признаками, как быстрый темп роста и сильное одревеснение центрального цилиндра, малый диаметр сосудов, мелкоклеточность сердцевин. Полынь согдийская хорошо приспособлена к ксеротермическим условиям Чартакских адыров и занимает здесь большие площади. В листьях наблюдается сочетание признаков суккулентности (утолщение листовая пластинка, водоносная обкладка) и склероморфоза (склеротическое опущение, одревеснение главной жилки и др.).

По всем анатомическим показателям полынь согдийская близка к пустынным видам полыни туранской и раскидистой, что характеризует ее как ксероморфное растение.

Приспособление к аридным условиям осуществляется за счет сокращения площади листа, листопадности, мелкоклеточности и склерификации всех органов.

Водного-физиологические особенности

Водный режим

Данных по водному режиму полыни согдийской в литературе нет. Исследования по этому виду впервые проведены нами в условиях Чиртакских адыров Ферганской долины в 1971—1972 гг. Содержание воды в листьях максимальное весной, с наступлением летнего периода резко снижается. Максимальные значения влажности в апреле—июле изменяются от 80,3 до 50,3%, минимальные — от 76,4 до 36,6%. Дневные отклонения содержания воды в апреле незначительны, в мае и июне возрастают до 3,8%. Наибольшее обезвоживание листьев в течение дня наблюдается чаще всего в 16—18 ч. Сезонные изменения содержания воды в побегах выражаются в следующем: наиболее высокая оводненность отмечается в апреле, наиболее низкая — в июле.

Содержание воды в побегах за период вегетации резко снижается в мае — начале июня в зависимости от условий увлажненности года (Рахимова, Хасанов, 1980): во влажном году — в пределах 80,6—46,6%, в засушливом — 77,4—46,0%. Дневной максимум в течение сезона в сухие и влажные годы изменялся в апреле от 80,1 до 80,3; в мае — от 73,4 до 86,3; в июне — от 61,8 до 66; в июле — от 52,2 до 50,3, в августе влажного года был равен 50,3, позже листья засохли.

Интенсивность транспирации весной высокая, летом резко падает. Наибольшие среднесуточные величины в засушливом году составляли 1320 мг/г·ч, во влажном — 1676. Летом транспирация снижалась до 230—257 мг/г·ч. Максимальная транспирация в засушливом году достигала 2040 мг/г·ч, во влажном году — 2946. В дни с максимальной транспирацией отмечался наибольший дневной диапазон — 1320—2400 мг/г·ч. В летние месяцы дневной диапазон невелик — 120—460 мг/г·ч. В суточном диапазоне транспирации минимальные величины регистрируются в 1—10 ч — 150 мг/г·ч.

Влияние чистоты встречаемости показал, что у полыни согдийской транспирация от 0 до 400 мг/г·ч выявлена в 54,8% случаев, от 400 до 700 мг/г·ч — в 29%.

Осмотическое давление в засушливом году возрастает от 10 атм в апреле до 54 в июне, позже листья засыхают. Во влажном году оно было низкое — 4—21 атм.

Для полыни согдийской характерен большой размах величин транспирации и резкое возрастание осмотических показателей, что свидетельствует о лабильности водного режима.

Кормовая характеристика

Полынь согдийская — прекрасное кормовое растение, хорошо поедаемое мелким рогатым скотом в зимне-осенний сезон.

В природных условиях урожайность полыни не превышает

3 ц/га. В культуре на Ферганских адырах со второго года вегетации в благоприятных почвенно-климатических условиях (восточная и северная группа адыров) формируется 7—9 ц/га воздушно-сухой кормовой массы, в наименее благоприятных условиях западных (Пап-Чустских) адыров — 4—4,5 ц/га.

По данным динамики накопления кормовой массы полыни соидийской в природе и культуре, ранней весной (март — до 15 апреля) прирост у полыни составляет 10—17,0% полной урожайности, весной (15 апрель — май) — 37,0, летом (июнь — август) — 70—80, осенью (сентябрь — ноябрь) — 100—60, зимой (декабрь — февраль) — 17. Наибольшей урожайностью полынные характеризуются осенью, рациональнее их использовать в этот сезон. Летом полынь не поедается.

Семенная продуктивность полыней сильно изменяется в зависимости от возраста растений (Рачковская, 1957; Синьковский, 1959) и характера хозяйственного использования (Нечаева, 1949; Бурыгин и др., 1956). Наиболее высокая она у молодых и зрелых растений; в посевах 4-го года вегетации с одного куста — 0,43—1,25 г, на 1 га — 0,37 ц; в природных условиях Ферганских адыров, как у полыни бадхызской (Кейзер, 1953) и полыни безземельной (Запрометова, 1956), не превышает 0,11 ц/га.

По данным отдела пастбищ Узгипрозема, в 1 кг полыни соидийской в воздушно-сухом состоянии содержится осенью 0,37 корм. ед., переваримого протеина 37 г, зимой — соответственно 0,32 и 30 (Методические указания, 1980).

ARTEMISIA FERGANENSIS H. KRASCH. — ПОЛЫНЬ ФЕРГАНСКАЯ, ОКШУВАХ

Полукустарничек 50—100 (150) см высоты, семейство Asteraceae, подрод Seriphidium, род Artemisia.

Ареал и фитоценология

Широко распространена в Средней Азии: в Кызылкуме, Бадхызе, Западном Тянь-Шане и Памиро-Алае. В Узбекистане встречается в Ташкентской, Андижанской, Ферганской, Наманганской, Самаркандской, Бухарской и Сурхандарьинской областях (Флора Узбекистана, 1962).

Экологическая амплитуда широкая, полынь ферганская распространена на склонах гор, в адырной зоне, на подгорных равнинах и речных долинах. В Ферганской долине встречается во всех хребтах до высоты 1500 м, но разреженно, чаще одиночными или глинистых, глинисто-щебнистых и супесчаных, нередко засоленных почвах по долинам рек, в равнине и предгорьях.

Полынь ферганская, как и все виды полыни из подрода Seriphidium, — тероиремоксерофит, в основном распространена по речным долинам, где высота ее иногда достигает 1 м. При близком залегании грунтовых вод растет одиночными крупными кустами.

ми с большим количеством побегов, отходящих от мощного основания корня. На адыре на каменисто-щебнистой почве становится низкорослой, многоветвистой и более опушенной (Арифханова, 1967).

В Узбекистане в Ферганской долине в предгорьях Алайского, Туркестанского, Ферганского, Кураминского и Чаткальского хребтов в 500—1800 м над ур. м формацию полыни ферганской описала М. М. Арифханова (1967). Автор выделила 5 ассоциаций: эфемерово-солянково-ферганскополянную, саганово-костеро-во-ферганскополянную, эфемероидово-ферганскополянную, эфемерово-ферганскополянную, присово-ферганскополянную.

Ассоциации полыни ферганской с эфемерами, эфемероидами и однолетними солянками описали З. А. Майлун, И. Я. Бутков и И. И. Акжигитова (Майлун, 1976) в Голодной степи. Они встречаются также в предгорьях Туркестанского хребта и по надпойменным террасам долины р. Чирчик. В предгорьях Кураминского хребта (в западной части) Р. С. Верник и М. М. Набиев описали кыттыково-ферганскополянную и эгилосово-ферганскополянную ассоциации (Майлун, 1976).

Р. Шаназаров (1967) в адырной зоне Алайского хребта признает 7 ассоциаций этой формации полыни, из них наиболее широко распространена эфемерово-ферганскополянная.

Субдоминантами полыни ферганской являются кустарнички *Zygophyllum atriplicoides*, *Atraphaxis pyrifolia*, полукустарнички и покровистарнички *Salsola orientalis*, *Kochia prostrata*, *Anabasis eriopoda*, *Halothamnus glauca*, *H. subaphyllus*, многолетники *Convolvulus pseudocantabrica*, *Nepeta olgae*, *Centaurea squarrosa*, однолетние злаки *Ceratocarpus utriculosus*, *Halimolobos lasiantha*, *Girgensohia oppositiflora*, *Climacoptera lanata*, эфемеронды *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*, *Eremostachys labiosa*, *Eremurus sogdianus*, эфемер *Tacnialtherum crinitum*, *Phleum paniculatum*, *Alyssum marginatum*, *Bromus macrostachys*, *Arenaria leptoclada*, *Strigosella tri-cladactra* и др.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

По онтогенезу полынь ферганская очень близка к полыни согдийской. По морфологически эти виды резко различны.

Вегетативные и генеративные побеги полыни ферганской более мощные, длиннее и сильнее опушены, чем у согдийской. Побеги и генеративными органами малочленены и более высокие: общая их длина 50—100 (150) см, длина соцветий 20—40 см. Листья на генеративных побегах 30—60, на удлинённых вегетативных 10—20, а на укороченных вегетативных 5—10. Цикл развития монокарпических побегов не больше трех лет.

Взрослые побеги резко увеличиваются количеством и мощностью генеративных побегов. На одних и тех же кустах в разные годы

число вегетативных и генеративных побегов неодинаково, оно зависит от влажности почвы. Генеративных побегов у полыни ферганской значительно меньше, чем у согдийской, но средняя длина их междоузлий больше — 13 мм против 9,5 мм у согдийской. Длинные междоузлия у обоих видов развиваются в нижней половине побега (у полыни ферганской это 6—16 междоузлия, а у полыни согдийской 4—7).

Корневая система у полыни ферганской более глубокая, разветвленная и растет быстрее, чем у согдийской. Корни в первый

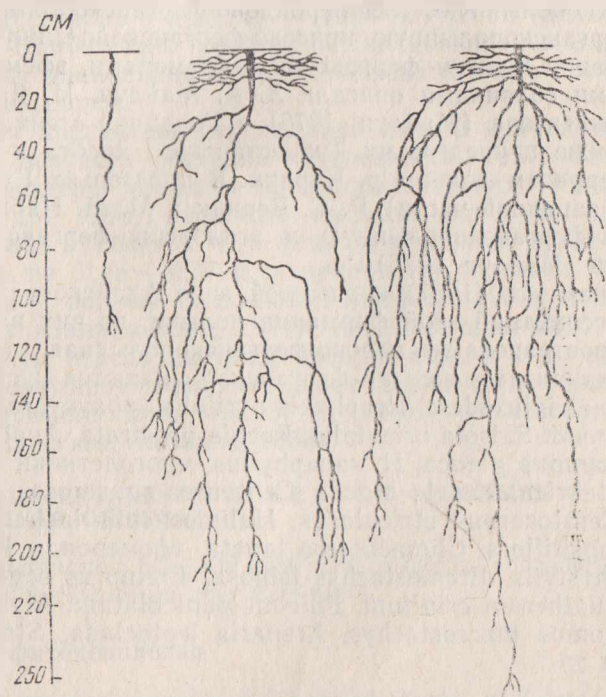


Рис. 17. Корневая система *Artemisia ferganensis* первого, второго, третьего года вегетации (слева направо).

год достигают 110 см длины, во второй — 200—210 см, в третий — более 250 см (рис. 17). На 3-й год вегетации стержневой корень теряет свое значение, так как многочисленные боковые корни опускаются на большую глубину. Они разветвленные и охватывают значительный объем почвы.

По фенологическому развитию полынь ферганская схожа с полынью согдийской, однако наблюдается некоторое запаздывание в прохождении цикла генеративных фаз (на 10—12 дней), вступление в состояние летнего покоя в одинаковых условиях произрастания отмечено позже, чем у полыни согдийской.

Листья полыни ферганской дважды-трижды перисторассеченные на линейные доли первого, второго и третьего порядков. Доли листа на вершине заостренные. Рассеченность листа в аридных условиях — приспособление к засухе (Сивцев, 1970). Наибольшая рассеченность листьев с максимальным количеством долек наблюдается в средней зоне побегов.

На эпидерме листа имеются простые одноклеточные и железистые волоски. Последние мелкие, округлые, состоят из двух пар клеток, расположенных одна над другой, между клетками видны перепошки.

Опушение эпидермы у полыни ферганской гуще, чем у полыней согдийской и туранской.

Листья амфистоматичные, устьица аномоцитные, непогруженные. На 1 мм^2 листа 70—76 устьиц, тогда как у полыней раскидистой, туранской и согдийской больше — 85—130. У полыни ферганской устьица крупные — 28—29 мкм, что подтверждают данные В. Р. Заленского (1904) об обратной корреляции этих признаков.

Жилкование листа закрытого типа. В дольках листа три пучка проходят по длине долек, боковые соединяются с главной жилкой косыми анастомозами, поэтому на поперечных срезах пучков может оказаться больше.

Мезофилл листа изопалисадного типа. С абаксиальной и адаксиальной сторон находятся 2 слоя палисады и между ними губчатая ткань. Проводящие пучки окружены клетками водоносной обкладки. Диаметр сосудов в главной жилке долек II порядка 8—8,5 мкм. В боковых жилках 1—2 сосуда, диаметром 1,5—2 мкм. Дифференциация тканей листа происходит очень быстро, как и у всех ксерофитов (Василевская, 1940, 1954). Стенки клеток флоэмной паренхимы сильно утолщенные и одревесневшие, что свидетельствует о быстром старении.

У полыни ферганской, как и у других полыней, вегетирующие побеги однолетние. На поперечном срезе в первом междоузлии стебля у основания растения однослойная эпидерма несет одноклеточные простые волоски, за ней расположены 1—2-рядная колленхима, 7—8-рядная коровая паренхима и центральный цилиндр. Первичное строение центрального цилиндра стебля годичного побега пучковое. Основание стебля имеет кольцевое строение, сменяется пучковым на уровне 3—4-го междоузлия, тогда как у полыни туранской и раскидистой в зависимости от места произрастания на уровне 8—16-го (Алимухамедова, 1976).

Основную массу древесины стеблей побегов составляют плотно сомкнутые, толстостенные, сильно одревесневшие клетки либриформа, среди которых рассеяны сосуды. Паренхима вазикентрического типа. Крупноклеточная сердцевина занимает большую часть стебля. Максимальный диаметр сердцевины у полыни фер-

ганской отмечается на уровне 9—10-го междоузлия от основания стебля годичного побега, тогда как у полыни согдийской — на уровне 14—15-го, на супесчаной почве у полыней раскидистой и туранской — 9—10-го, на суглинке — 12—16-го. По этим признакам видно, что у полыни ферганской паренхиматизация побегов выражена сильнее, чем у других видов.

У полыни ферганской эндодерма отмечается по всей длине побега, тогда как у полыней туранской и раскидистой по мере формирования вторичных тканей побегов происходит резкое изменение эндодермы.

Вторичная древесина развита с 5—6-го междоузлия от вершины. Диаметр сосудов 24,5 мкм.

В верхней части побега до 3-го междоузлия в структуре преобладают мягкие ткани.

Таким образом, полынь ферганская характеризуется следующими признаками строения листа: листья более крупные и сильнее рассеченные, устьиц на 1 мм² листа меньше, но они крупнее, чем у других видов полыни, жилкование листьев густое, главная жилка крупнее, чем у полыней туранской, раскидистой и согдийской за счет увеличения в ней числа мелких сосудов, клетки водоносной обкладки пучков крупнее. Приспособление к аридным условиям Чартакских адыров осуществляется следующим образом: за счет густого опушения уменьшается испарение, сокращается количество устьиц, укрупняются клетки водоносной паренхимы, листья более крупные и рассечены.

У полыни ферганской древесина стебля побегов менее развита за счет увеличения объема сердцевины, сильнее выражена паренхиматизация.

По морфо-анатомическим признакам полынь ферганская менее ксероморфный вид, чем туранская, раскидистая и согдийская полыни, в ксеротермических условиях Чартакских адыров она развивается хуже и встречается сравнительно реже.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Сведений об ассимиляционной деятельности полыни ферганской в литературе нет. Фотосинтез мы впервые исследовали в 1981 г. у растений, выращенных на коллекционном питомнике (Ташкент).

Максимальная потенциальная величина фотосинтеза, измеренная манометрическим методом, у этого вида достигает 44 мг СО₂/дм²·ч, т. е. находится в тех же пределах, что у полыни раскидистой.

В течение вегетации максимум фотосинтеза отмечается в период интенсивного роста полыни — в фазе отрастания, процент снижается с наступлением жаркого периода лета. К августу величина его интенсивности составляет 28 мг СО₂/дм²·ч.

Дыхание

Дыхание определяли в 1981 г. у 4-летних растений в условиях Чирчикских адыров.

Дыхательная способность полыни ферганской в фазе цветения — $360 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час.

В течение вегетации наибольшая величина дыхательной способности при постоянной температуре 25°C — $600 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$ на 1 г сырой массы в час отмечена весной в период энергичного роста растений. В летнее время (июнь — июль), когда ростовые процессы ингибируются, дыхательная способность ослабевает до $360 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$, в октябре вновь возрастает до $360 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$. Таким образом, прослеживается связь дыхательной способности с жизненным циклом развития растения, его ростовыми процессами.

Интенсивность дыхания, измеренная при температуре, близкой к естественной, в процессе вегетации от отрастания к цветению ослабляется незначительно — от 290 до $220 \text{ мм}^3 \text{ O}_2$, вероятно, температура не является фактором, ограничивающим вегетацию полыни ферганской.

Критическая температура дыхания в мае $\sim 50^\circ$, в июне — июле — 47° , октябре — $>45^\circ$. В летнее время, когда полынь находится в состоянии вегетативного полудокоя, стойкость дыхательной системы к температуре уменьшается, что связано, видимо, с ослаблением в этот период жизнедеятельности растения.

Водный режим

Сведений по водному режиму полыни ферганской в литературе нет. Приводим данные, полученные нами в условиях Чирчикских адыров Ферганской долины в 1971—1972 гг.

Наибольшее содержание воды в ассимиляционных побегах $77,9\%$ отмечается во влажном году весной, в среднем за день летом оно снижается до $48,8\%$. В засушливом году весной содержание воды $74,1\%$, летом — $53,8$. Дневной максимум оводненности во влажном и засушливом году заметно различается: в апреле в засушливом году составляет $78,6\%$, во влажном — $79,5$, в мае — соответственно $65,7$ и $78,6$, в июне — $55,1$ и $75,3$, в июле — $46,8$ и $62,8$, в августе — $43,6$ и $56,4$. Дневные изменения содержания воды в засушливом году незначительны — $1,8$ — $7,3\%$, во влажном году высокие — $5,8$ — 21% .

Полынь ферганская характеризуется высоким дефицитом влаги — в апреле он составляет $17,5\%$, в июне — $58,6$, в августе — $88,2$.

Интенсивность транспирации весной высокая: максимальная величина достигает $2172 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$. В дни с максимальной транспирацией регистрировался наибольший дневной диапазон изменений — до 1800 — $1998 \text{ мг/г} \cdot \text{ч}$.

Самые высокие показатели отмечены весной — до 1704 мг/г·ч, самые низкие — летом — 238 мг/г·ч. Кривые дневного хода транспирации в основном двухвершинные. Весной изменения транспирации в большей степени связаны с температурой и относительной влажностью воздуха, а летом это прослеживается в меньшей степени. В засушливом году резкое падение транспирации в 4,5 раза по сравнению с апрелем отмечалось в конце мая, во влажном году такое сокращение транспирации наблюдалось в июне. Снижение интенсивности транспирации в конце мая и начале июня связано с сокращением испаряющей поверхности за счет засыхания листьев.

Водоудерживающая способность ассимиляционных побегов (при грехасовом завядании) невысокая: максимальная весной — 87,6%, не более 56,6—64,4% летом.

Осмотическое давление в засушливом году повышалось от 14 атм в апреле до 56 атм в июле, во влажном году — соответственно от 5,5 до 45 атм. Значительное повышение осмотического давления отмечается в конце мая и начале июня.

Сосушая сила листьев во влажном году возрастает от 5,5 в апреле до 48 в июле, в засушливом году — от 13 в апреле до 61 атм в сентябре.

Таким образом, для полыни ферганской характерно резкое уменьшение оводненности ассимиляционных побегов от весны — июню — июлю, в июле — августе содержание воды снижается незначительно. Параллельно с обезвоживанием побегов происходит резкое уменьшение расхода воды. Высокая интенсивность транспирации весной вызывает быстрое нарастание водного дефицита. Признаком адаптации полыни ферганской к напряженному водному режиму является способность наращивать осмотические показатели до больших величин.

Водный режим полыни ферганской лабильный: транспирация от весны к лету уменьшается в 7 раз, осмотические показатели увеличиваются в 11 раз. Сокращение транспирации происходит за счет засыхания листьев в летний период. Летнюю засуху они переносят в состоянии полупокоя в фазе бутонизации.

Хозяйственная характеристика

Полынь ферганская в Узбекистане является основным пастбищным кормом для мелкого рогатого скота осенью и зимой. Летом поедается менее вследствие горечи и содержания в значительных количествах эфирных масел (Агабабян, Гранитов, Касименко, 1934). Выход эфирного масла в фазе бутонизации из воздушно-сухого вещества — 0,76% (Попова, Проскурникова, 1954).

Урожайность в естественных фитоценозах Ферганских адыров незначительна — до 1 ц/га, так как она редко встречается в большом обилии. Она отзывчива на условия культуры. В посевах на Ферганских адырах со второго года вегетации продуктив-

11 до 10—20 ц/га воздушно-сухой кормовой массы и до 20 кг/га семян.

В фазе бутонизации в зеленых побегах и листьях содержится 10,23% сырого протеина, 7,00% белка, 6,12% сырого жира, 42,04% сухой клетчатки (Никитина, Убукеева, 1964). По данным И. Н. Горяева и др. (1959), в растении имеются алкалоиды.

**ALHAGI PSEUDALHAGI (VIEV) DESV. — ВЕРБЛЮЖЬЯ
КОЛЮЧКА ОБЫКНОВЕННАЯ, ЯНТАК ЛОЖНЫЙ**

Представитель семейства Fabaceae, рода Alhagi.

Многолетнее корневищное травянистое растение 50—110 (130) см высоты.

Ареал и фитоценология

В Средней Азии встречается в Каракуме, Кызылкуме, Устюрте, в долинах рек Сырдарья и Амударья, Ферганской долине, Памиро-Алас (Нуратинский, Гиссарский хребты), на низкотеррасах Южного Таджикистана (Кугитанг). Произрастает в европейской части СССР (Нижняя Волга, Нижний Дон), на Кавказе (все районы, исключая Западное Закавказье), в Западной Сибири (Верхний Тобол). За пределами СССР отмечен в Малой Азии (Шапаренко, 1948; Шерматов, 1981).

Обитает на глинистых серо-бурых и слабозасоленных песчаных почвах, окраинах бугристых и закрепленных песков, часто по левым берегам и руслам рек, на залежах и заброшенных землях, на равнинах, среди холмов, в предгорьях, сорничает в богарных почвах (Майлун, 1973; Шерматов, 1981).

Формация янтাকা ложного генетически связана с растительностью речных долин, откуда она постепенно выходила на более высокие верхние террасы и подгорные равнины, где уровень грунтовых вод не особенно глубок. На нижних террасах речных долин янтাকা ложный является компонентом многих формаций, чаще всего встречается вместе с *Tamarix pentandra*, *Aeluropus litoralis*, *Glycyrrhiza glabra* и другими видами тугайной растительности. Роль янтাকা как эдификатора заметно проявляется на надпойменных террасах. Здесь основные сообщества его приурочены к супесчаным или легкосуглинистым почвам в разной степени засоленным, где уровень грунтовых вод колеблется в пределах 3—5 м.

На лугово-такрыных почвах в зависимости от степени засоления обычно встречаются тростниково-ложноянтачная и тростниково-шорореково-ложноянтачная ассоциации. Для засоленных почв характерны янтачники с более густым травостоем: маргано-ложноянтачная и акбашево-ложноянтачная ассоциации. Они формируются и на залежах переменного режима увлажнения и засоления. На перелогах, среди орошаемых земель или вблизи орошаемых каналов, с более или менее постоянным умеренным увлажнением корнеобитаемого горизонта создаются чистые травостои

ложноянтачной ассоциации или его сочетания с акбашем или кермеком. Реже встречаются гречишнево-янтачные ассоциации (*Poligonum aviculare* + *Alhagi pseudalhagi*).

Опыт по улучшению изреженных янтачников в условиях полупустыни показал, что их следует распахать и по фону пахоты высевать изень, кейреук, терескен, чогоп. В результате этих мероприятий возникают смешанные янтачно-изеньевые, янтачно-кейреуковые, янтачно-терескеновые и янтачно-чогоновые искусственные агрофитоценозы, значительно повышающие кормовую продуктивность естественных зарослей янтака (Мавланов, 1979).

Биолого-морфологические особенности Онтогенез

Латентный период. Семена мелкие, гладкие, почковидной и призмовидной формы, бурого, темно-бурого и коричневого цвета, различные по размерам. Для янтака ложного характерны как гетерокарпия, так и гетероспермия.

Всхожесть зрелых семян очень низка, что объясняется наличием твердых покровов, это же определяет длительную сохранность всхожести. Семена необходимо скарифицировать концентрированной серной кислотой (Давлетшина, 1974; Бурыгин, Давлетшина, 1976а). Семена восковой спелости прорастают без обработки (Давлетшина, 1974б).

Виргинильный период. Проростки. О семенином возобновлении янтака в природе сведений в литературе мало. По мнению Г. И. Балабан и Е. С. Строковой (по Гушину, 1955), в естественных условиях встречается только 6% растений янтака семенного происхождения, а 94 — вегетативного. К. З. Закиров (1955) пишет, что Б. К. Шишкин в 1914 г. в районе пустыни Сары-Ишик Отрару (Казахстан) зарегистрировал появление единичных особей. Появление всходов в природных условиях, по-видимому, связано с особенностями водного режима почвогрунтов. Так, сеянцы были отмечены в заливаемой части поймы Сырдарьи (по Гушину, 1955). В сходных условиях по берегам водосма всходы янтака были найдены Х. Мавлановым (1979) в Хорезмской области Узбекистана. Наши исследования также свидетельствуют о возможности семенного размножения янтака в природе (Давлетшина, 1974а; Бурыгин, Давлетшина, 1976а). Семениному возобновлению янтака в природе могут способствовать антропогенные факторы (Гранштов, 1964; и др.).

В лабораторных условиях обработанные серной кислотой семена янтака при 25—27° прорастают на 2—3-й день. На 3-й день на корне образуется масса корневых волосков. Корень стержневой, бесцветный, очень хрупкий, 1—1,5 см длины. На 5—6-й день появляются боковые корни первого порядка.

При посеве семян в почву всходы появляются независимо от сроков посева (январь — апрель) в середине — конце апреля.

когда устанавливается теплая погода и верхний слой почвы прогревается до 9—10°. При поливе всходы можно получать в течение всего лета и осени, вплоть до октября. При летнем посеве всходы появляются на 5—8-й день и раньше.

Температурный оптимум прорастания семян 40—42° (Гущин, 1955; Давлетишина, 1973).

Верхушечная почка трогается в рост до освобождения семядолей от семенной кожуры и формирует побег I порядка. Освобождение семядолей от семенной кожуры происходит в зависимости от внешних условий (температуры, освещенности, глубины заделки семян в почву и т. д.) на 1—2 (4)-й день после появления всходов. При достаточном освещении и наличии тепла семенная кожура сбрасывается чаще всего в момент появления проростка над землей. При слабом освещении и низкой температуре (10—15°) проростки развиваются значительно слабее, гипокотиль становится более удлинненным и тонким, быстро зеленеет. В этих случаях семенная кожура не сбрасывается в течение 25—35 дней и более. Проростки плохо растут, не развиваются и большинство их гибнет. С момента сбрасывания семенной кожуры семядоли приобретают интенсивно-красную окраску. Нижняя поверхность семядолей остается красноватой или имеет бурый оттенок. Такую же окраску имеет и верхняя часть гипокотыля.

Семядоли овальной формы, голые, на коротких черешках. Их длина в момент освобождения от семенной кожуры 4—5 мм, ширина — 1,5—2. Рост семядолей после освобождения их от семенной кожуры продолжается 7—10 дней, засыхают они в возрасте 45—60 дней. При хорошем увлажнении почвы семядоли растут дольше и достигают больших размеров (до 10 мм длины, 4,5—5,5 ширины).

У проростков корень углубляется на 3,5—5,5 см.

Ювенильный этап. Первые настоящие листья разворачиваются на 9—13-й день после появления всходов. Корень в это время углубляется в почву до 8—10 см, диаметр его в верхней части 0,5—1 мм. Он несет до 8—14 тонких боковых корней 1—7 мм длины.

В возрасте 1 мес. на побеге 2,5—3,0 см высоты формируется до 5 листьев. Длина главного корня 20—25 см, он ветвится на 10—45 корней II порядка до 6,5 см длины. Корни в этом возрасте еще сочные, белые, на воздухе быстро увядают. Однако уже начинают буреть.

Иматурный этап. В возрасте 40—45 дней происходит массовое ветвление побегов. Побеги II порядка чаще развиваются из семядольных пазушных почек. Эти почки не всегда трогаются в рост одновременно и тогда второй побег оказывается короче первого. Иногда из семядольных почек побеги не развиваются или возникает только один побег. Редже боковые побеги образуются сначала из пазушных почек первого, второго и других листьев, а затем из семядольных. Еще реже семядольные почки развиваются

одновременно с верхушечной и возникшие из них побеги достигают длины побега I порядка (рис. 18, 1). К особенностям цветения относится и формирование колючек, так как они стеблевого происхождения (Моксева, Веденеева, 1937). У однолетних особей первая колючка развивается на 22—27-й день в 2—5 узлах. На последующих этапах формирования куста колючки образуются почти в каждом узле побегов I и последующих порядков. Располагаются они не в самой пазухе листа, а несколько смещенно (колатерально), с правой или левой стороны.

У растений развиваются два типа узлов: двучленный, когда узел имеет только лист и колючку, и трехчленный, когда в узле образуются лист, колючка и боковой побег.

В трехмесячном возрасте на корневой шейке и главном корне закладываются придаточные почки.

К концу вегетационного сезона (возраст 5 мес.) особи материнского поколения представляют собой вполне сформировавшиеся растения 40 см высоты с большим количеством листьев (до 2,5 тыс.) и колючек (до 2 тыс.). Боковых побегов I порядка 18, II порядка 37, но они меньше, чем у взрослых особей (I порядка — 12,5 см, II — 5,4), листья (12,5×4,5 мм) и колючки (12,1 мм) также меньше.

Листья короткочерешковые, 1—2 мм длины, продолговатой формы, на верхушке небольшой зубчик. Верхние листья по форме почти не отличаются от нижних, т. е. гетерофиллия в 1-й год не выражена.

Корни вполне развиты. Главный корень древесневеет и только растущая часть его остается сочной и очень хрупкой. Окраска серовато-белая. Диаметр главного корня в верхней его части 4—4,5 мм. Он углубляется вертикально вниз до 190 см, на глубине 30—50 см обильно ветвится на корни II—IV порядков. На глубине 9 см и более формируется по 2—3 горизонтальных корневища с почками, некоторые из них развивают вертикальные побеги (корневища) 5—6 см длины.

О глубине залегания корневищ янтака существуют противоречивые мнения, указывается от 10 до 150 см (Гранитов, 1964; Гущин, 1955; Гранитов, 1964). Это объясняется различиями почвенных условий, в которых проводились исследования. На рыхлых супесчаных почвах корневища начинают развиваться на глубины 10—12 см, на уплотненных суглинках первые горизонтальные «шнуры» появляются в горизонте 80—100 см и глубже (Бурыгин, Давлетшина, 1975).

Главный побег отмирает к концу первого года вегетации и на следующий год развиваются побеги из почек, заложенных в области корневой шейки (зимующие почки) или на корнях (Бурыгин, Давлетшина, 1975). Впоследствии зимующие почки, из которых весной формируются надземные органы, закладываются у основания годичных побегов ежегодно. На растущих побегах в течение вегетации сохраняются верхушечные почки, обуславливающие моноподиальное ветвление побегов. При отмирании

минимальной почки под влиянием различных причин побег I порядка легко замещается побегами II порядка, возникающими из пазушных почек ниже повреждения и отличающимися тонкими колючками без колючек и мелкими листьями. У таких побегов отмечается интенсивный рост, в течение месяца они достигают 13—14 см длины, обычные побеги вырастают на 1—3 см.

Со 2-го года вегетации у растений на годичных побегах образуются листья двух типов: низовые (чешуевидные) (с 1-го по 11-й

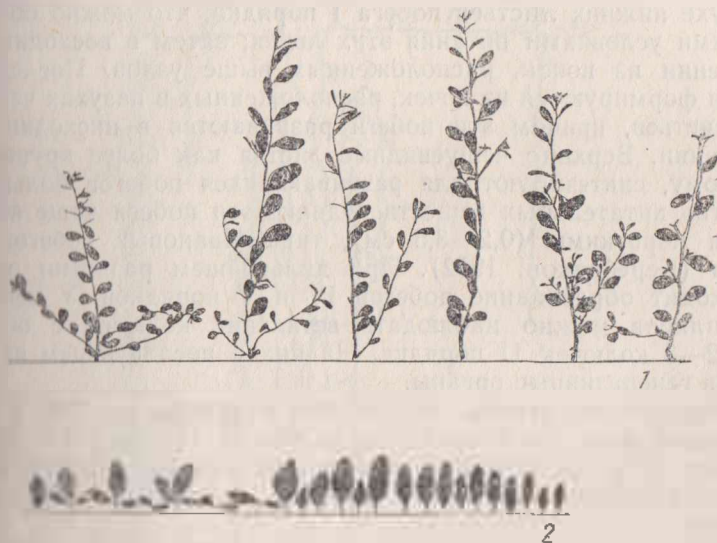


Рис. 18. Характер ветвления в первый год вегетации (1) и порядок расположения простых и сложных листьев (2) у *Alhagi pseudalhagi*.

узлов), и настоящие, ассимилирующие (с 14—18-го узлов и выше). В некоторых особей между низовыми и настоящими развиваются переходные листья. Низовые листья тонкие, коричневые, сидячие, лишены прилистников, на верхушке округлые. Вверх по оси они увеличиваются в размере, верхняя их часть становится заостренной и с 5—6-го узла появляются зеленые листья. Переходные листья сидячие, внизу с едва заметными прилистниками, бледно-розового цвета, вверх по оси увеличивающимися в размере, сидячими и приобретающими характерную шиловидную форму. Листовые листья на побегах всех порядков изменяются в направлении по величине: наиболее крупные располагаются в средней части побегов, промежуточные — на побеге I порядка в период его отрастания и вскоре засыхают и опадают. Таким образом, для взрослых растений янтака характерна гетероморфия.

Принято считать, что листья у верблюжьей колючки простые (Поповиченко, 1937; Флора Узбекистана, 1955). Однако наряду с

простыми могут развиваться и сложные листья (Бурыгин, 1976). Сложные листья состоят из двух или трех точек с короткими черешками, расположенными на одной оси (рис. 18, 2).

Колючки образуются на годичном побеге I порядка после появления листьев и располагаются в 5—12 узлах.

Одновременно с ростом побегов I порядка происходит ветвление. Первые побеги II порядка развиваются из почек, расположенных в пазухе нижних листьев побега I порядка, что можно объяснить лучшими условиями питания этих почек; затем в восходящем направлении из почек, расположенных выше узлов. Последующие побеги формируются из почек, расположенных в пазухах чешуевидных листьев, причем эти побеги развиваются в нисходящем направлении. Верхние чешуевидные листья как более крупные, в видимом, синтезируют для развивающихся побегов большее количество питательных веществ. Однако эти побеги чаще всего остаются короткими (0,2—3,5 см), типа Ивановых побегов у березы (Серебряков, 1952). При дальнейшем развитии растений происходит образование побегов IV и V порядков. У некоторых экземпляров можно наблюдать ветвление колючек с образованием 2—3 колючек II порядка. На них в последующем закладываются генеративные органы.

Генеративный период. В условиях культуры на ТЭУ в репродуктивную фазу на второй год вегетации (возраст 14—15 месяцев) вступило 60% растений. Взрослые виргинильные особи отличаются от половозрелых более крупными листьями и мелкими колючками.

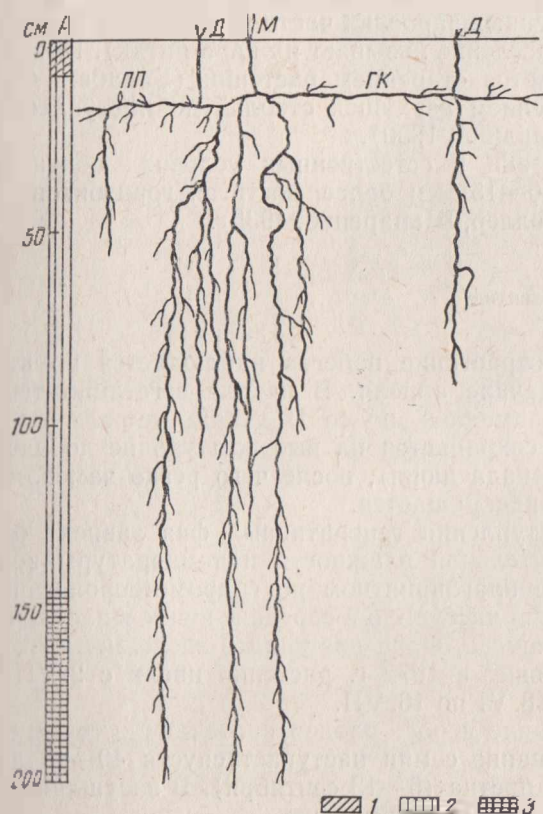
В культуре к концу 2-го года вегетации высота растений достигает в среднем 76,4 см. Увеличивается количество побегов (I порядка — 3,5; II — 71; III — 152), листьев (4,2 тыс.), колючек (3 тыс.) и их величина. Длина генеративных побегов II порядка — 21,6 см, вегетативных — 10; III порядка — соответственно 5,0 и 3,8. Размер листьев достигает 20,9×7,8 мм, длина колючек — 16,4 мм. Увеличивается сухая надземная масса растений.

Формирование куста во все последующие годы жизни принципиально не отличается от второго года.

Корневая система универсального типа. К концу второго года вегетации хорошо выражен каудекс (диаметром 8,5 мм), на котором формируется до 20 придаточных почек. Стержневой корень на глубине 54—100 см разделяется на 2—3 и более крупных корня, которые также ветвятся. Длина боковых корней до 20 см, диаметр 0,7—1 мм (рис. 19). На главном корне при достаточном увлажнении верхних горизонтов почвы на глубине 9—12 см развиваются белые питевидные сезонные корни, исчезающие по мере пересыхания верхнего почвенного слоя.

У двухлетних растений формируются крупные горизонтальные расположенные корневница I—III порядков. От них на поверхности летом выходит 2—3 надземных побега 10—60 см высоты. На них

наиболее крупные мало отличаются по внешнему виду от материнских особей, цветут и плодоносят. У большинства особей дочерние растения, развившиеся из корневищ, выходят на поверхность не на 2-й год вегетации, а на 3—4-й и т. д.



19. Корневая система *Alhagi pseudalhagi* второго года вегетации (15. 11)

Вегетативный состав почвы: 1—легкий суглинок; 2—средний суглинок; 3—тяжелый суглинок. М—материнское растение, Д—дочерние растения, ГК—горизонтальное корневище, ПП—подземная почка.

На 3-й год вегетации (1973) цвело и плодоносило 86% растений.

К концу 3-го года растения представляют собой мощные кусты 80—135 см высоты, несущие 4 побега I порядка, 48 генеративных побегов и 67 вегетативных II порядка, 36—167 побегов III порядк. Длина генеративных побегов II порядка 36,5 см, вегетативных 25,4, III порядка 14,6 и 10,3 см.

Цветущий куст развивает побеги до седьмого порядка. Побегом I порядка является часть главного побега, сформированная в первый год вегетации, предпоследним — колючка, последним — цветоножка. Листьев до 8,5 тыс., колючек 5,7 тыс. Размеры листьев 31,1×9,3 мм, длина колючек до 16,4 мм.

В естественных зарослях часто встречаются неплодоносящие экземпляры (население называет их кара янтак). Появление кара янтака объясняется старением растений (Балабан, Строкова, 1935) или повреждением верхушек стеблей до наступления фазы бутонизации (Колядина, 1950).

Корни янтака в естественных условиях обитания проникают в почву на 10—15 м и более, достигая горизонтов грунтового увлажнения (Келлер, Шапаренко, 1933).

Сезонное развитие

Весеннее отрастание побегов наблюдается во второй половине марта — начале апреля. В начале вегетации темп роста растений также замедлен, но со II декады апреля — начала мая он возрастает и сохраняется на высоком уровне до начала цветения (последняя декада июня), после чего резко замедляется и к концу вегетации прекращается.

Сроки наступления генеративных фаз зависят от влажности почвы, относительной влажности и температуры воздуха. Так, в 1972 г., более благоприятном по гидрометеорологическому режиму, бутонизация наступила в середине июня, в засушливом 1973 г. — на 15 дней раньше. Фаза цветения в засушливые годы также отсрочивается раньше: в 1972 г. растения цвели с 2. VII по 29. VII, а в 1973 г. — с 18. VI по 16. VII.

Формирование и рост плодов протекают в течение 33—45 дней. Полное созревание семян наступает спустя 40—45 дней с момента раскрытия цветка (5—13 сентября). В засушливые годы семена созревают на 10—15 дней раньше.

В период созревания семян наблюдается частичное сбрасывание стеблевых листьев. Полное сбрасывание листьев происходит с наступлением первых заморозков.

Анатомия

Листья *A. pseudahagi* простые, цельнокрайние, короткочерешковые, продолговатые, ланцетные, верхушки слегка заостренные, 2,5 см длины, 0,9—1,1 см ширины.

Стенки клеток эпидермы извилистые, покрыты толстым слоем кутикулы. Листья амфистоматичные, на нижней стороне устьиц больше. Преобладают устьица аномоцитного типа. В эпидерме встречаются водяные устьица, по форме и размерам отличающиеся

от обычных устьиц тем, что их замыкающие клетки неподвижны,
щели постоянно открыты.

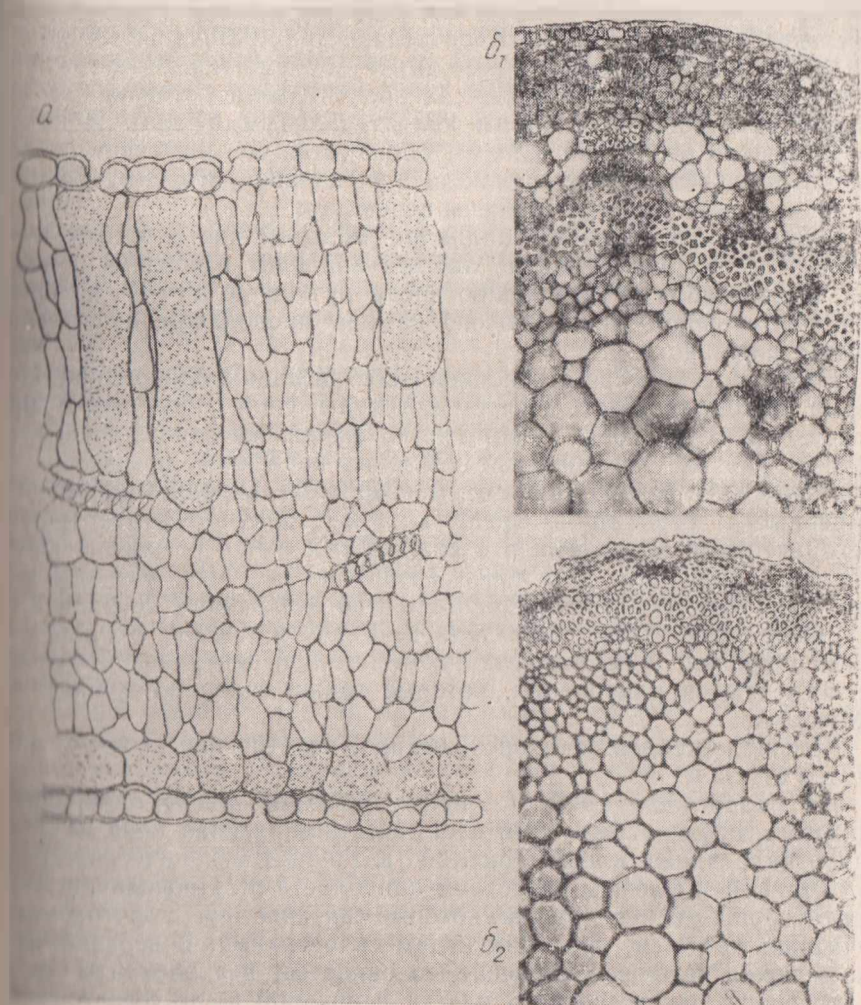


Рис. 20. Поперечный срез листа (а) и колючки (б) *Alhagi pseudalhagi*.
1 — листочек, 2 — верхняя одревесневшая часть.

Мезофилл изолатерально-паренхимный. На адаксиальной стороне листи клетки полисадной паренхимы плотно сомкнуты, на абаксиальной они менее вытянуты и имеют небольшие межклетники. Среди клеток мезофилла на адаксиальной стороне листа нахо-

дятся гигантские идиобласты, представляющие разросшиеся до перитрофических размеров субэпидермальные клетки, в которых содержатся дубильные вещества. Под нижней эпидермой эти клетки образуют один ряд, а под главной жилкой — 2—3 ряда (Келлер, Шапаренко, 1933; Короткова и др., 1937) (рис. 20 а).

Жилкование листьев сетчатое до III—IV порядка. В центре проходит одна слабовыступающая на абаксальной стороне листовая жилка, представленная одним коллатеральным пучком. В пучке из элементов первичной флоэмы образуются механические волокна, которые охватывают пучок с абаксальной стороны. Сосуды вторичной ксилемы расположены цепочками.

Строение центрального цилиндра молодой части стебля пучковое. Интенсивное развитие листьев приводит в средней и нижней части стебля к увеличению числа пучков до 15—17. С началом деятельности межпучкового камбия проводящие пучки сливаются в кольцо.

На поперечном срезе основания стебля видны однорядная эпидерма, покрытая толстым слоем кутикулы, слой гиподермы и широкая паренхима коры. В коре четко выражены первичная и вторичная флоэма, механические волокна первичной флоэмы. Радиальные лучи в коре широкие, многорядные, воронковидные, расширенные к периферии. Среди клеток вторичной коры, между механическими волокнами и в радиальных лучах находятся идиобласты, заполненные дубильными веществами. Широкая ксилемная зона состоит из либриформы и многочисленных сосудов. Радиальные лучи узкие, состоят из 2—3 рядов клеток. Сердцевина очень широкая; в перимедуллярной зоне и в центральной ее части встречаются идиобласты, которые также содержат дубильные вещества.

Колючки стеблевого происхождения, их строение сходно с молодым стеблем.

На поперечном срезе основания колючки видны однорядная эпидерма, субэпидермальный слой, ассимилирующая кора из 2—3 рядов палисадных клеток (рис. 20 б₁). Группы механических элементов первичной флоэмы разделены идиобластами. Проводящие элементы группируются в пучки, которые связаны друг с другом межпучковым камбием, продуцирующим склеренхиму. В верхней части колючки пучковое строение сохраняется, все элементы коры и древесины одревесневают, клетки первичной коры теряют свою форму, становятся сплюснутыми, края колючки ребристые (рис. 20, б₂).

Степень одревеснения колючек зависит от почвенных условий. У растений, выращенных на среднесуглинистом сероземе и перигийном субстрате, клетки одревесневают слабее, чем на супесчаном и гипсоносном фоне (Мавлянов, 1981).

Корень проростков состоит из однородной ризодермы, 5—6 рядной коровой паренхимы и центрального цилиндра. Первичные проводящие элементы группируются триархно.

Многолетние стержневые и боковые корни сверху покрыты многорядной пробкой из светло-бурых клеток, образованных феллогеном, возникающим в перицикле. Кора широкая, в наружных 1—4 слоях обильно расположены идиобласты.

Клетки внутренних слоев коры заполнены крахмалом. Во вторичной коре видны радиальные лучи и группы лубяных волокон. Между корой и ксилемной зоной находится 7—8-рядный камбий. Ксилемная часть корня разделена 3—5-рядными радиальными лучами на полосы, в которых расположены небольшими группами и одиночно сосуды, древесные волокна и клетки древесной паренхимы.

Корневища покрыты темной перидермой, за ней следует широкая вторичная кора с механическими волокнами, многорядная камбиальная зона и ксилема с узкими радиальными лучами, которые расположены между механическими тканями и древесной паренхимой. В центре расположена небольшого диаметра сердцевина. Среди клеток паренхимы коры и сердцевины встречаются идиобласты. Клетки коры, сердцевидных лучей и древесной паренхимы обильно заполнены крахмальными зернами.

Янтак — растение пустынных и полупустынных местностей, относится к группе фреатофитов, его корневая система достигает грунтовой воды, и растение в течение всего сезона обеспечено водой. Поэтому надземные органы растений при высоких летних температурах и засухе сохраняют свежесть. Это подтверждается структурными особенностями листьев и осевых органов. Многочисленные идиобласты обладают высокой водоудерживающей способностью и содействуют охлаждению листьев (Келлер, Шапаренко, 1933).

Таким образом, слабая извилистость очертаний стенок клеток перидермы, погруженные устьица аномоцитного типа, изопалисадность мезофилла, склерификация главной жилки листа, осевых органов и колючек, обилие сосудов с крупными просветами, сильно развитые запасающие ткани с большим количеством крахмала в сочетании с глубокой корневой системой свидетельствуют о высокой приспособленности *A. pseudalhagi* к засушливым условиям пустынь и полупустынь путем усиления поступления воды в растение.

Цветение

Цветок янтака мотыльковый, на цветоножке длиной 2—3 мм. Чашечка состоит из 5 сросшихся чашелистиков, до 3,5—4 мм длиной, светло-зеленого цвета. Венчик из 5 лепестков, 2 нижних срастаются и образуют лодочку. С обоих боков к лодочке прилегают крылья (весла), на верхней части венчика располагается отогнутый вверх парус. Венчик окрашен в красный, пурпурно-красный цвет. Встречаются особи с очень светлыми цветками. Чашечка 10, из них 9 срастаются между собой и окружают завязь.

пестика. Открытую часть завязи прикрывает свободная тычинка. Она короче остальных. В верхней части тычиночные нити не срастаются. Пестик простой или одночленный.

Цветение и плодоношение янтака в значительной мере зависят от условий существования растений. На сильно уплотненных почвах по обочинам дорог цветут только единичные экземпляры, тогда как на обрабатываемых участках наблюдается массовое цветение. Благоприятные условия для генеративного развития янтака в природе наблюдались в 1970, 1973 гг., когда его цветение было повсеместно очень обильным. В предыдущие 2—3 года и в последующие цветение и плодоношение было подавленным.

Генеративные органы (бутоны, цветки, плоды) формируются на колючках в верхней части побегов I—IV порядков. В пазухах чешуй закладываются сначала еле заметные бугорки (цветочные почки), из которых в течение 10—12 дней развиваются бутоны. Цветки по 1—8 на колючках.

Раскрытие цветков начинается в условиях Ташкентской области с 6 ч. Наибольшее количество раскрывается в самые жаркие часы при максимальной освещенности и сравнительно низкой влажности воздуха. Пик цветения в 1972 г. (20.VII) наступал в 18 ч при температуре 33—35°, в 1973 — в 16 ч, когда температура поднималась до 36,8°. Раскрытие цветков прекращалось в 1972 г. в 24 ч, в 1973 — в 22 ч. У некоторых особей наблюдалось единичное раскрытие цветков и в ночное время.

Раскрытие цветка начинается с отгиба паруса, затем отходят весла от лодочки, выбрасываются наружу тычинки и пестик. Растрескивание пыльников начинается к 10—11 ч. Цветки, раскрывшиеся в утренние часы, к вечеру бледнеют: красные становятся желтыми, темно-красные буроватыми. Особенно резко окраска цветков изменяется в жаркие дни. От окраски цветков зависит цвет семян. У растений с темноокрашенными цветками развиваются более темные семена и наоборот. К концу дня цветки увядают (сначала весла, затем парус и лодочка). Через сутки после раскрытия венчика лепестки сморщиваются и цветок вскоре засыхает. На 3—4-й день после раскрытия цветка рельефно обозначается завязь.

Янтак, перекрестноопыляемое, энтомофильное растение, в период цветения обильно посещается насекомыми, особенно пчелами.

Длительность цветения отдельного цветка от лета к осени (в сентябре) меняется. Раскрытие отдельного цветка продолжается осенью около трех дней. Это объясняется спадом летнего зноя (Короткова и др., 1937).

После опыления цветков формируются четковидные голые бобы, которые в пределах одного экземпляра отличаются формой (прямые, изогнутые), размерами (8—36—39 мм длины) и количеством семян в плоде. Почти 50% завязавшихся бобов в 1972 г. и 55% в 1973 г. содержали 1—2 семени; 36% в 1972 и 27% в

1973—3—4; 10—12%—5—6 семян. Среднее число полноценных семян на 1 растение составляет 1003—1400. Твердосемянность к моменту созревания всех плодов — 99—100%. Масса 1000 воздушно-сухих семян 3,64—4,92 г.

Характер плодоношения янтака связан с условиями обитания и метеорологическими особенностями года. В естественных условиях лучше всего плодоносят растения, растущие вдоль арыков, рек и других водоемов. В годы с большим количеством осадков наблюдается лучшее плодоношение, чем в засушливые и сухие годы. Так, в условиях культуры в 1972 г. из 60% бутонизировавшихся растений 10% сбросило бутоны, в 1973 г. все бутонизировавшиеся особи (86% общего числа растений) цвели и плодоносили.

Продуктивность образования плодов и семян: среднее число цветков на 1 растение в 1972 г. составило 578, в 1973 г. — 1158, завязавшихся плодов — соответственно 496 и 672, т. е. продуктивность плодообразования в 1972 г. была выше (85,8%), чем в 1973 г. (58%). Полноценных семян в 1972 г. с 1 растения получено 1000 шт., в 1973 г. — 1400; масса 1000 семян — соответственно 4,92 и 3,37 г.

Эколого-физиологические особенности

Фотосинтез

Ассимиляционная деятельность янтака изучена очень слабо. Впервые фотосинтез исследовали С. П. Костычев и Е. К. Кардо-Сысоева в 1928—1929 г. в условиях глинистой пустыни Средней Азии (1930), в начале 60-х годов С. Ф. Фазылова изучала фотосинтез растений адырной зоны Ташкентской области (Захарьянц и др., 1971б), в 1967 г. В. Л. Вознесенский (1977) — в условиях Юго-Восточных Каракумов.

Максимальная потенциальная величина фотосинтеза у янтака, произрастающего в условиях нижних адыров Ташкентской области, составляет около 57 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Дневные изменения наблюдаемой величины интенсивности фотосинтеза у янтака, по данным С. П. Костычева и Е. К. Кардо-Сысоевой, четко выражены, двухвершинные, с резкими переходами от энергичного усвоения к обильному выделению углекислоты.

Однако В. Л. Вознесенский (1977) обильного выделения CO_2 в дневном ритме янтака не зарегистрировал.

Наибольшая дневная продуктивность фотосинтеза достигает 229 мг CO_2 на дм^2 (Костычев, Кардо-Сысоева, 1930).

Кривая вегетационного изменения потенциального фотосинтеза у янтака одновершинная. Самая высокая величина фотосинтеза отмечена в начале вегетации (бутонизация). По мере развития растения кривая фотосинтеза сначала снижалась, а затем оставалась на одном уровне. В фазе плодоношения интенсивность фотосинтеза составляла 40 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$. Такая высокая фотосин-

тетическая активность на протяжении почти всего вегетационного периода, очевидно, объясняется тем, что янтак благодаря исключительно развитой корневой системе находится в условиях наилучшего водоснабжения. Возможно, высокая фотосинтетическая способность янтака связана и с систематическим положением этого растения.

Углекислотное насыщение фотосинтеза у янтака отмечается при более высокой концентрации — около 0,2%.

Зона температурного оптимума фотосинтеза — 20—35°C. При 40° и даже 45° фотосинтез еще не прекращается. Это свидетельствует о большой стойкости ассимиляционной системы к повышенной температуре.

Пигменты

Пигментный комплекс янтака изучен очень слабо. Имеются лишь единичные сведения в работах Л. Х. Наабер (1970), Захарьянца и др. (1971 б).

Максимальное содержание хлорофилла у янтака, произрастающего на нижних Ташкентских адырах, наблюдается в фазе отрастания (2,21 мг/г сырой массы), по мере вегетации оно уменьшается на 40%. Наиболее высокая прочность хлорофилла с белково-липидным комплексом отмечена в период цветения — 88%. В течение вегетации изменения прочности хлорофилл-белково-липидного комплекса незначительны.

Водный режим

Водный режим янтака изучали наиболее подробно в условиях пустыни Карнабчуль З. Ш. Шамсутдинов, Р. Чалбаш, В. Н. Ширинская (1961) и мы — на Чартакских адырах Ферганской долины.

Максимальное содержание воды в побегах янтака, произрастающего в адырной зоне, наблюдается в мае — в среднем 78,7% за день. В июне оно снижается и составляет 70,0%. В июле оводненность в разные годы 66,6—64,3%, а в августе — 64,5—66,7%. В сентябре содержание воды не превышает в среднем за день 57,9—61,3. Оводненность побегов постепенно уменьшается от весны к осени (на 9,2—20,8%) в зависимости от условий года. Содержание воды в побегах в течение дня изменяется незначительно: в пределах 77,6—79,6%. Максимум отмечается в утренние часы, минимум — в послеполуденное время. В мае в фазе начала цветения оводненность побегов составляет 73,5—66,8%. В июне по сравнению с маем амплитуда колебания содержания воды больше, причем дневной максимум наблюдается в 17 ч, минимум — в 11—13 ч. В июле оводненность побегов значительно меньше, чем в июне (60,5—66,5%). В августе в фазе плодоношения кривая дневного хода имела почти такой же характер

Снижение содержания воды отмечено в 11 и 15 ч. В сентябре и фазе прорастания семян количество воды в побегах наименьшее — 59,6% и 62,3—64,0% (данные двух лет). Для янтaka характерна оводненность ассимилирующих побегов с небольшим дневным диапазоном 2—6%.

Содержание воды в побегах янтaka в пустыне Карнабчуль — 79,3—50,9% (Шамсутдинов и др., 1961), в полупустыне (наше данные) — 78,7—57,9. Как видно, весной оводненность побегов на Чартакских адырах была низкой, но в сентябре она увеличилась, что свидетельствует о более благоприятных условиях водоснабжения.

Водный дефицит у янтaka небольшой, не превышает 14%, к концу августа снижается до 5,4%. Близкие данные по водному дефициту получены также в условиях Карнабчуля — 7—11%.

Интенсивность транспирации повышалась в среднем за день от 11—480 мг/г·ч весной до 799—1267 мг/г·ч летом. Во влажном году в июне и июле в течение дня она была невысокой: в июне — 686 мг/г·ч, в июле — 462—672. Дневной максимум регистрировался в 13—15 ч при максимальной температуре воздуха. Интенсивность транспирации благодаря постоянному водоснабжению грунтовыми водами больше зависит от температуры воздуха, чем от количества осадков. В связи с этим в более влажном и прохладном году интенсивность ее летом почти вдвое ниже, чем в засушливом и жарком 1973 г. В сентябре интенсивность транспирации снижалась, изменяясь за день в пределах 290—1100 мг/г·ч, причем наибольший расход воды наблюдался в 11—15 ч, максимум — в 13 ч. В июне и июле для дневного хода транспирации характерен наивысший расход воды в 9—11 ч, в 13—15 ч отмечался спад, затем интенсивность вновь повышалась (17—19 ч). За день транспирация изменялась от 840—1530 до 600—1380 мг/г·ч, причем наименьший расход воды регистрировался в 15 ч. Резкое повышение транспирации в июне — июле в сравнении с маем связано с увеличением температуры воздуха. В августе отмечался наибольший расход воды с максимумом в полуденные часы до 1596 мг/г·ч. В сентябре в течение дня транспирация была в пределах 90—1236 мг/г·ч. Наиболее частой, в 38% измерений, величина транспирации составляла от 200 до 800 мг/г·ч, в 25,2% — от 1200 до 1600 мг/г·ч. В условиях Карнабчуля (Шамсутдинов и др., 1961) транспирация янтaka в отличие от наших данных — 1110—317 мг/г·ч, интенсивность ее летом также значительно возрастает.

Осмотическое давление не достигает больших величин, изменяется в пределах 5—23 атм. Это объясняется постоянным подпитыванием янтaka грунтовыми водами.

Таким образом, особенность водного режима янтaka — высокая оводненность ассимилирующих побегов с небольшим дневным диапазоном (2—6%). Интенсивность транспирации высокая в течение всего вегетационного периода, максимальный расход наблю-

дается не весной, а летом. Однако в июне и июле в середине дня транспирация резко снижается, при высокой интенсивности транспирации в зоне корневой системы ощущается временный недостаток воды, который быстро восстанавливается и транспирация к вечеру повышается. Характерно преобладание средних величин транспирации от 400 до 1000 мг/г·ч (43,2% измерений), что свидетельствует о стабильном высоком расходе воды.

Обмен углеводов

Обмен углеводов янтака в литературе освещен слабо. По данным О. Н. Гранитовой (Гранитов, 1964), при исследовании содержания органических веществ в разных фазах вегетации в условиях Юго-Западного Кызылкума в 1935—1936 гг. максимальное количество углеводов отмечено в июле — в фазе плодоношения (до 30%). Доля сахаров в общем содержании углеводов небольшая (~20%). В наибольшем количестве представлены гемицеллюлозы (до 11%, что составляет около 50% суммы углеводов в фазе отрастания и около 40% в фазе плодоношения). Содержание клетчатки по мере вегетации увеличивается, достигая 13%. Количество других полисахаридов (декстринов и крахмала) ничтожно. Исследование суточного хода дифференцированно редуцирующих и нередуцирующих сахаров в фазе цветения и плодоношения показывает небольшое их количество и незначительные колебания содержания. Автор связывает это с благоприятными условиями водного режима растений: «...будучи обеспечено водой, это растение «не нуждается» в создании «молочного актива».

Минеральный состав

По данным И. В. Ларина и др. (1951), содержание воды в листьях и стеблях янтака в период май—август изменяется мало (табл. 3).

В листьях зольность колеблется от 14,2 до 16,6% на абсолютно сухую массу, в стеблях — от 6,9 до 7,6%.

Минеральный состав изучен слабо. По анализам М. Ф. Гусман и др. (1948), в янтাকে в значительном количестве находится натрий, кальций и калий и мало фосфора (табл. 4).

Хозяйственная характеристика

Янтак ложный среди различных видов янтака наиболее ценен в кормовом отношении (Ларин и др., 1951). Его заросли используются в районах полупустынного и пустынного животноводства, особенно в каракулеводческих хозяйствах, для летне-осенней зимней пастбы, а также для заготовки на зиму.

С наступлением летнего засушливого периода большинство растений пустынь и полупустынь высыхает и естественные пастбища

растения сильно беднеют. Янтак вегетирует с весны до осенних заморозков, оставаясь зеленым и сочным. Урожай зеленой массы колеблется от 12 до 100 ц/га, сена — от 6 до 40 ц/га.

Питательность янтака довольно высока (Морозова, 1940; Ларин и др., 1951; Гранитова, 1952; и др.), по питательности он приравнивается к люцерне, в молотом состоянии — к отрубям и даже ячменной муке (Ларин и др., 1951). Сено янтака, срезаемое во время цветения, приравнивается к лучшему злаковому селу и считается источником концентрированного корма. В 100 кг травы содержится 25,3 кормовых единиц и 2,8 кг переваримого белка, в сене — соответственно 33,5 и 4, в силосе — 10 и 2 (Дмитринева и др., 1974).

Янтак можно заготавливать на корм скоту в виде сена, сенажа, силоса, в размолотом и законсервированном виде (Флора СССР, 1945; Атаев, 1963; и др.).

В настоящее время освоено производство гранулированного грубого корма, состоящего из янтака (35%), каррака (30%), сена люцерны (15%) и ячменной муки (20%) (Лопатин, Петров, 1973).

Степень поедаемости янтакного корма различными домашними животными достаточно высокая. Янтак, заготовленный в снопах, сохраняется на 50%, измельченный на силосорезке — на 56%, размолотый в муку с добавлением концентратов — на 80,5%. Поедаемость овцами хорошего янтакного силоса достигает 87,5%, среднего — 60% (Ларин и др., 1951). Степень поедаемости янтака зависит от приученности животного к нему. Есть указания (Агабабян и др., 1934), что при отсутствии в рационе каракульских овец янтака качество смушек резко понижается. Среди чабанов также прочно бытует мнение о том, что янтак является хорошим пажировочным кормом для каракульских овец. Овцы, не получившие с осени янтакного корма, плохо переносят зимний период.

Янтак ценен и тем, что после укуса в благоприятные годы дает хорошую отаву (Короткова и др., 1937; Бурыгин, Давлетшина, 1976, и др.).

Приводим данные о продуктивности янтака ложного в культуре (Пашкентский экспериментальный участок, 1970—1973 гг.).

Показатель	Возраст, годы		
	1-й	2-й	3-й
Воздушно-сухая надземная масса 1 растения, г	12,20	53,00	71,65
Масса с 1 растения, %:			
листьев	31,50	21,80	18,50
колючек	20,50	11,70	16,20
ветвей	48,00	40,00	30,85
грубых веток	—	15,50	23,65
семян	—	11,0	7,00
плодоэлементов	—	—	3,80
Урожай сена, ц/га	9,5—10,5	25—35	35—40

Кроме кормовых достоинств, янтак обладает и другими полезными свойствами. Является хорошим медоносом (Шалыт, 1951; Флора Кирг ССР, 1957; и др.) и лекарственным растением (Ларин и др., 1929; Синельников, 1965; и др.). В нем содержатся витамин С, каротин, эфирное масло, алкалоиды, глюкозиды, красящие, дубильные и сахаристые вещества, каучук, органические кислоты, смолы, воск (Павлов, 1947). Янтак хорошо закрепляет пески и поддерживает движение барханов (Дробов, 1952; Закиров, 1955; и др.). в пустынных районах повсеместно применяется в качестве топлива (Закиров, 1955), используется в строительстве (Флора УзССР, 1955).

Следует отметить еще одну особенность янтака — способность накапливать в почве значительное количество азота (до 2000 кг и более на 1 га), что повышает ее плодородие (Келлер, Шаюренко, 1933). В Иране верблюжья колючка служит показателем плодородия почвы (Зарудный, 1916). В Туркмении янтак также считается индикатором богатства почвы и ее пригодности для полевых культур. При освоении перелогов и залежей местное население охотнее использует участки с янтаком. Кроме того, мощные корни играют роль живой дренажной системы, улучшают мелиоративное состояние почвы (Никитин, 1963).

ONOBRYCHIS CHORASANICA В. Г. Е. — ЭСПАРЦЕТ ХОРАСАНСКИЙ

Относится к семейству Fabaceae, трибе Hedysageae, роду *Onobrychis*, подроду *Sisyrosema*, секции *Humenobrychis*.

Многолетнее засухоустойчивое растение с многочисленными (до 20) прямостоячими, реже восходящими густо и оттопыренно опушенными побегами 30—100 см высоты.

Ареал и фитоценология

Эспарцет хорасанский — степное растение, произрастает на глинистых, опесчаненных, мелкоземисто-щебнистых субстратах подгорной равнины, на сухих мелкоземистых и каменисто-щебнистых склонах гор и низкогорий, а также на выходах пестроцветных пород до среднего пояса гор в Тянь-Шане, Памиро-Алае, Балхаш-Алакульской низменности и Копетдаге. За пределами СССР встречается на Иранском нагорье и в Северном Афганистане.

Является ассектатором полинно-злаковых, тилчаково-ковыльных, пырейно-разнотравных, пырейных и других растительных сообществ.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Рост, формирование побегов эспарцета хорасанского изучали в условиях Ташкентского экспериментального участка (ТЭУ) и

Кызылкумской пустынной станции М. К. Ахадова в 1968—1971 гг. (1975), на Чартакских адырах — С. Ф. Таджиев (1980).

Латентный период. Плод двухгнездный, режс одногнездный боб, с удлинненными острыми зубцами по гребню, крупными ячеиками околоплодника с сильным опушением. Семена почковидной формы. В лабораторных условиях необработанные семена обладают малой энергией прорастания и низкой всхожестью (10—12%), поэтому перед посевом их необходимо скарифицировать крупнозернистым песком, после чего всхожесть повышается до 85—90%.

В условиях адыров наилучший срок сева осенний, при котором семена в течение 3,5—4 месяцев проходят естественную стратификацию.

Виргинильный период. Проростки. В лабораторных условиях прорастание семян начинается на 7—8-й день после замачивания. Прорастание дружное, длится 10—12 дней. Семядоли освобождаются от покровов на 3—5-й день после прорастания, растут медленно в течение 10—15 дней.

Рост гипокотыля в первые 5 дней протекает интенсивно, затем замедляется. Корень с первого дня интенсивно растет, у 10-дневного проростка длина его достигает 9—12 см.

Средняя продолжительность возрастного состояния проростков 5—6 дней, продолжительность всего виргинильного периода — от 3 до 14—15 месяцев в зависимости от условий обитания.

Ювенильный этап. В условиях полевого опыта на Ташкентском экспериментальном участке всходы появляются через 10—20 дней после посева (в марте). Через 5—6 дней у всходов развивается первый простой, опушенный лист, который постепенно увеличивается в размере и через 10—15 дней прекращает рост.

Первый лист простой, продолговатой формы, второй тройчатый. Следующие листья очередные, сложные, непарноперистые, благодаря сближенным междоузлиям образуют розетку. Листочки на коротких черешках, число их в каждом следующем листе увеличивается (от 5 до 15), в связи с этим увеличивается длина сложного листа и его черешок. У основания черешка каждого сложного листа находятся сросшиеся прилистники, охватывающие стебель, в пазухах которых развиваются почки возобновления. Период жизни листьев равен 5—6 дням. В ювенильном возрастном состоянии прирост побега небольшой, 0,2—0,4 см в день.

Имматурный этап. Со второй половины апреля, после формирования на укороченном побеге (6) 8—10 розеточных листьев, развивается моноциклический побег с 7—8 междоузлиями. От основания к вершине длина листьев, черешков, длина и ширина листочков уменьшаются. Самые верхние листья округлой формы. Продолжительность жизни каждого листа — около месяца. Моноциклический побег в апреле увеличивается на 1—1,5 см в день. Он хорошо олистев, прямостоячий, сильно опушенный. Междоузлия у основания побега и в верхней части короткие (0,5—1 см), в средней части длинные (7—9 см).

Главный корень 30—35 см длины, образует много боковых корней и клубеньков. Клубеньки овально-удлиненные, 0,5—0,8 мм длины, иногда срастаются в гроздья по 2—3.

Генеративный период. На Ташкентском экспериментальном участке вступает в 1-й год, в условиях адыра — только в благоприятные годы и всего 10—15 растений. В конце первого года вегетации после отмирания верхней части моноциклического побега из пазушных почек, заложившихся в его основании, отрастают брахибласты 2—3 см длины с укороченными междоузлиями. Листья такого укороченного побега вегетируют в зимнее время. Развитие листьев и брахибластов задерживается с наступлением низких температур. В условиях Кызылкумской пустынной станции на резидной части побега также закладываются почки, но брахибласты не образуются, очевидно, в силу сухости воздуха и почвы. Вегетация в первый год жизни продолжается около 3 месяцев.

Корень стержневой, обильно ветвистый, в 1-й год жизни до 100 см глубины (Таджиев, 1977). Основная масса клубеньков размещается в горизонте 0—30 см.

На втором году жизни как в Ташкенте, так и на Кызылкумской пустынной станции весенние моноциклические побеги отрастают из пазушных почек или брахибластов, образовавшихся осенью.

Моноциклические побеги второго и последующих годов вегетации различаются по характеру роста и развития в зависимости от времени заложения пазушных почек: одни доходят до цветения и плодоношения, другие образуют только междоузлия и листья, третьи остаются в виде розетки. С возрастом число пазушных почек увеличивается, так как в основании каждого моноциклического побега также закладываются почки, в связи с чем увеличивается число побегов, а следовательно, и зеленая масса. Наибольшее в течение дня нарастание моноциклического побега (на 1,5—8 см) наблюдается в фазу бутонизации. В это же время в основании розеточных листьев формируются пазушные почки.

Развитие соцветий, бутонизация, цветение, формирование плодов и их созревание происходят акропетально. В посевах на Ферганских адырах и на Кызылкумской пустынной станции завязывается значительно меньше семян, чем в Ташкенте. После цветения и плодоношения большая часть моноциклического побега отмирает. Из остающихся живыми базальных частей (резидов) формируется многолетний каудекс.

Во втором году жизни в Ташкенте корни проникают на глубину до 190 см, а в условиях Кызылкумской пустынной станции — до 110—140 см. В отдельные благоприятные по осадкам годы после плодоношения наблюдалось вторичное отрастание, цветение и плодоношение. Таким образом, побегообразование идет за счет интенсивного ежегодного заложения почек возобновления. В условиях адыров и в пустыне закладывается меньше пазушных

почек, чем в Ташкенте, соответственно меньше развивается многопиклических побегов, но принцип побегообразования одинаков.

Многолетние наблюдения показывают, что эспарцет хорасанский в зимний период находится в состоянии вынужденного покоя, так как во время зимних оттепелей наблюдается рост листьев, прекращающийся с наступлением заморозков (Борисова, 1954; Голубев, 1965; Кузнецов, 1969).

Сенильный период. В посевах в Ташкенте наступает с 5—6-го года жизни, на Ферганских адырах — на 4—5-й год 60—70% растений не цветут, заметно уменьшаются размеры листьев, число и длина побегов, сокращается количество, величина цветочной кисти, число плодов и их размеры.

Сезонное развитие

Вегетация эспарцета хорасанского в природе в отрогах Западного Тянь-Шаня начинается в конце марта, выше в горах — в начале апреля после стаяния снежного покрова. К маю побеги отрастают на 10—15 см и в I декаде мая образуются бутоны. Цветение начинается в середине мая, в зависимости от метеорологических условий продолжается до начала или конца июня. В начале вегетации рост побегов замедленный, в фазе бутонизации и до массового плодоношения он ускоряется почти в 2 раза и средняя длина побегов достигает 35—40 см.

Плодоношение наблюдается с июля по август. С конца августа побеги начинают засыхать. В благоприятные годы осенью (в августе — сентябре) при июньском скашивании отмечено вторичное отрастание побегов до 30 см.

В богарных посевах на Ферганских адырах отрастание побегов наблюдается в течение всего марта. В апреле завершается цикл вегетативных фаз. Май характеризуется массовым вступлением в генеративную фазу. В фазе цветения длина генеративных побегов достигает 45—50 см. Плодоношение и созревание плодов начинается с конца мая и продолжается до июля.

Следует отметить, что в природе в большинстве случаев эспарцет хорасанский вступает в репродуктивный период на 3—4-й год вегетации. Но в посевах на Ферганских адырах прохождение виргинильного периода ускоряется и растения достигают репродуктивного возраста на 1—2-й год жизни.

Анатомия

Отдельные вегетативные органы эспарцета хорасанского изучали М. А. Шанидзе (1930), А. У. Убайдуллаев (1962), З. Т. Дадленова (1962), все растение в онтогенезе — М. А. Ахадова (1975). Листочки сложного листа этого вида опушены простыми одиночными волосками. Стенки клеток эпидермы слабо извилистые, на абаксальной стороне извилистость больше, наружные стенки кле-

ток утолщены, с тонкой кутикулой. Клетки адаксиальной эпидермы крупнее. Листья амфистоматичные, на абаксиальной стороне листа устьиц больше, они слегка погруженные. Преобладает аномичный тип устьиц.

Мезофилл изопалисадный, состоит из 9—11 слоев, с адаксиальной стороны листа клетки палисады плотно сомкнутые, с абаксиальной они менее вытянутые и имеют небольшие межклетники. Среди клеток мезофилла на обеих сторонах листа и вокруг главной жилки находятся идиобласты. Жилкование листьев сетчатое. В центре проходит одна слабовыступающая с абаксиальной стороны листа жилка, от которой отходят жилки второго порядка в свою очередь ветвящиеся. Центральная жилка листа представлена одним коллатеральным пучком, окруженным паренхимной обкладкой. Флоэма главной жилки по мере старения одревесне- невает.

В листьях растения эспарцета хорасанского, выращенного в засушливых условиях адыров и Кызылкумской пустынной станции, наблюдается увеличение толщины мезофилла, числа устьиц, некоторое увеличение клеток эпидермы и волосков на нижней стороне листа, т. е. усиливаются признаки ксероморфоза.

Листовой след трехпучковый и трехлакунный.

Стебель в ювенильный период имеет пучковое строение. С внедрением новых листовых следов, усилением деятельности пучкового и межпучкового камбия, закладывающихся у растения с двумя-тремя листьями, увеличивается диаметр побега, в основании его образуется сплошное кольцо ксилемы и наблюдается дифференциация, перициклических волокон. В этот период стебель характеризуется значительной паренхиматизацией и слабым одревеснением.

Моноциклический побег в фазе бутонизации в верхней части также имеет пучковое строение, кора его первичная, эпидерма однослойная, опушена простыми волосками, коровая паренхима 2—3-рядная. Клетки коры в молодом возрасте характеризуются наличием больших межклетников, в дальнейшем они сплюс- нываются, вытягиваются тангентально под давлением растущих внутренних тканей с одной стороны и образующейся пробки.

Побег ребристый, в ребрах находится колленхима. Сердцевин- ная паренхима крупноклеточная, тонкостенная. Крупные перици- нные пучки имеют до 30—35 сосудов. Основание моноциклического побега в фазе цветения одревесне- вает, центральный цилиндр имеет кольцевое строение. Лубяные волокна образуют группы кле- ток. Обилие побегов и заложившихся почек, внедряющихся в мно- голетний стебель, способствуют развитию в кольце ксилемы дре- весной паренхимы. К концу вегетации в июне происходит сильное одревеснение тканей по всей оси моноциклического побега, осо- бенно в его основании. Заложение феллогена происходит в пери- цикле в ювенильный период: к концу вегетации в основании по-

Всего полностью сбрасывается первичная кора и замещается пробкой.

В корне первичная проводящая система триархная. В возрасте одного месяца первичная кора главного корня в зоне перехода от гипокотыля к корню начинает разрушаться вследствие заложения феллогена, отсюда этот процесс распространяется вниз. Вторичная древесина корня полностью формируется к вступлению растения в генеративный период. С возрастом растения деятельность камбия корня усиливается, образуются новые элементы древесины, и к концу вегетации корень приобретает признаки, присущие корням многолетних растений. Древесина рассеянно-сосудистого типа. Механические ткани тонкостенные и слабо одревесневшие.

С возрастом число радиальных лучей в корне ежегодно увеличивается, причем вторичные радиальные лучи по ширине меньше, чем первые, что позволяет определить возраст эспарцета по радиальным лучам (Михайловская, 1968).

Таким образом, эспарцету хорасанскому свойственны крупные сложные листья с округлыми листочками, толстые моноциклические побеги, густое опушение всех органов. Характерным для него является изопалисадность и многослойный мезофилл семядолей и листьев, высокие клетки палисады и эпидермы, большое число устьиц на единицу площади листа, что свидетельствует о наличии некоторых признаков адаптации к аридным условиям. Однако это растение структурно еще недостаточно ксероморфное.

Цветение, эмбриология

Исследования проведены Л. П. Шевчук и В. И. Коньчевой (1972).

Соцветия — многоцветковая кисть до 50 см длины. Цветки бледно-желтые с пурпуровыми жилками. Андроцей представлен 10 тычинками, из которых 9 сросшиеся вокруг пестика и одна свободная. Бугорки пыльников в бутоне закладываются в апреле. Молодой микроспорангий состоит из эпидермиса, эндотеция, одного среднего слоя тапетума и многочисленных клеток вторичного архиспория. Клетки эпидермиса вытянуты в длину. Эндотеций в момент наличия археспориальных клеток изодиаметрической формы и почти не отличается от эпидермальных. С ростом пыльника клетки этого слоя разрастаются радиально и достигают максимума к периоду созревания пыльцы; в это время они приобретают характерное утолщение, сильно вакуолизируются, цитоплазма занимает постенное положение.

Средний слой во время мейоза деформируется, подвергаясь сминанию, с одной стороны, развивающейся спорогенной тканью и клетками тапетума, с другой, — клетками фиброзного слоя. Ядра клеток среднего слоя дегенерируют. В зрелом пыльнике это слой

в виде узкой полосы из сильно сжатых клеток, темноокрашивающихся гематоксилином.

Клетки тапетума в молодом пыльнике таблитчатой формы, с густой цитоплазмой и одним ядром. К моменту мейоза ядра могут делиться митотически, клетки тапетума становятся двухъядерными. Тапетум секреторного типа.

Клетки вторичного археспория многогранной формы, с густой цитоплазмой, более крупными ядрами, чем у других клеток пыльника, постепенно увеличиваясь в размере и вступая в мейоз, становятся микроспороцитами. Мейоз протекает без отклонений, но асинхронно в пределах пыльника и цветка.

Микроспорогенез проходит по симультанному типу. В профазе первого мейотического цикла происходит заметный рост ядер, достигающих наибольших размеров в диакинезе. В метафазе первого мейотического цикла хорошо выражено ахроматиновое ядро. В метафазе I выявлено число хромосом $2n = 14$.

В анафазе I наблюдается правильная синхронизация хромосом к полюсам, редко встречаются отстающие хромосомы. К концу телофазы первого мейотического цикла образуется диада ядер, перегородка между ними не закладывается. В стадии анафазы II отмечается также правильная синхронизация хромосом к полюсам. К концу телофазы второго мейотического цикла между ядрами закладываются фрагмопласты, которые приводят к образованию тетрады микроспор. Тетрады тетраэдрической формы, редко изобилатеральной. По два или группами микроспороциты могут быть соединены плазмодесмами или цитоплазматическими мостиками. Незначительные нарушения в ходе микроспорогенеза подтверждаются тетрадным анализом.

Молодая пыльца с тонкой оболочкой, мелковакуолизированной плазмой и ядром. По мере роста микроспора приобретает удлиненную форму, ядро увеличивается, вначале занимает центральное положение, затем смещается к одному из полюсов микроспоры. Спермиогенез проходит в пыльце. Размеры ее следующие: длина полярной оси $37,7 \pm 0,5$ мкм, фертильна на $92,4 \pm 2,1\%$.

Завязь у эспардета хорасанского одногнездная, вдоль линии срастания плодолистиков закладываются 2, редко 3 семязпочки. При высоте бугорка семязпочки 90 мкм дифференцируются 3—4 крупные археспориальные клетки с более крупным ядром и густой плазмой, чем у окружающих клеток. Только одна из археспориальных клеток разрастается и достигает стадии материнской клетки мегаспор.

Бугорок семязпочки увеличивается, погибает, у его основания закладываются и формируются внутренний и наружный интегументы. Вначале внутренний интегумент опережает в росте наружный, а в период формирования зародышевого мешка наружный интегумент развивается быстрее.

Зрелая семязпочка кампилотропная, красинуцеллярная, двупокровная. Внутренний интегумент состоит из 2—3 слоев, самый

внутренний слой является тапетальным, его клетки вытянуты радиально, заполнены более густой плазмой; наружный интегумент из 4—5 слоев клеток, мощный и многослойный в области микропиле.

В молодой семяпочке мегаспороцит расположен под 6—7 рядами кроющих клеток, его разрастание сопровождается вакуолизацией плазмы. В результате делений образуется диада, затем тетрада мегаспор, клетки которой располагаются линейно. Зародышевый мешок развивается из микропиларной или халазальной клеток тетрады по Polygonum-типу. После первого деления ядра зародышевого мешка 2 дочерних ядра расходятся к противоположным полюсам клетки. Цитоплазма располагается вокруг ядер и в виде тонкого постенного слоя по бокам вытянутого зародышевого мешка, центральная часть которого занята крупной вакуолью.

В результате следующих делений развиваются 2, 4 и 8-ядерный зародышевые мешки, ядра располагаются группами по полюсам, затем в микропиларном конце формируется яйцевой аппарат и верхнее полярное ядро. Яйцеклетка вдается в полость зародышевого мешка, она крупнее синергид, имеющих нитчатый аппарат. В халазальном конце образуются 3 клетки антиподы, располагающиеся линейно, Т-образно, или обратно Т-образно. Нижнее полярное ядро передвигается к микропиларной части зародышевого мешка и перед оплодотворением сливается с верхним полярным ядром.

У аспаргета хорасанского на соцветии образуется 30—100 цветков, одновременно цветет 3—9 цветков. Цветение начинается рано, цветки постепенно раскрываются к 9.30—10 ч утра, опыление происходит с помощью насекомых. Оплодотворение осуществляется в день цветения. Лепестки венчика к вечеру теряют тургор, цветок отцветает, венчик становится бледно-желто-коричневого цвета.

При проникновении в зародышевый мешок пыльцевой трубки синергиды темно окрашиваются гематоксилином. Оплодотворение происходит по постмитотическому типу.

На второй день после опыления и оплодотворения делится первичное ядро эндосперма; при наличии 4—6 ядер зигота делится в поперечном направлении (иногда через 2,5 дня после опыления). В момент формирования 4-клеточного проэмбрио в зародышевом мешке находится большое число ядер эндосперма, густо располагающихся в мелковакуолизированной цитоплазме. Через 5 дней после опыления эндосперм становится клеточным, а зародыш шарообразной формы на крупноклеточном широком подножке. На 7-й день после опыления заметно дифференцируются зародки двух семядолей, на 8-й день они хорошо выражены, развивается корешок, гипокотиль; из клеток верхней эпидермы наружного интегумента, вытянутых радиально, образуется семенная кожура, служащая защитой для развивающегося зародка.

Уже на 3-й день после опыления начинает развиваться боб, который на 8—10-й день достигает размера зрелого, с характерным опушением и гребнем. Вначале боб зеленый, по мере созревания приобретает коричневую окраску. Через 10—12 дней после опыления в бобе образуется семя, состоящее из сформированного зародыша и спермодермы. Окончательно плоды-бобы созревают через 23—25 дней после опыления.

У эспарцета хорасанского при свободном опылении из 1000 цветков образуется 58,3% плодов; в опытах с изоляцией отдельных цветков и целых соцветий плоды не завязывались.

Низкая температура и большая влажность воздуха отрицательно влияют на завязываемость, так как в дождливую погоду нет лета насекомых.

Эколого-физиологические особенности

Водный режим

Данные по водному режиму эспарцета хорасанского в литературе отсутствуют. Мы проводили исследования в условиях Чустских адыров Ферганской долины в культуре.

В апреле оводненность ассимиляционных побегов эспарцета в среднем за день достигает 78,7%, в максимуме — 82,7%, в мае значительно снижается — соответственно до 73,5% и 76,7. В дневном ходе максимальная оводненность листьев отмечается в апреле в 7 ч, минимальная — в 13 ч. Во второй половине дня содержание воды в них ниже, чем в первой. Диапазон изменений дневных величин оводненности в апреле составляет 7,5%, в мае — 4,3.

Водный дефицит листьев у эспарцета достигает 21,2% в среднем за день, в максимуме — 33,4. В дневном ходе водный дефицит возрастает от утренних часов к полуденным, к вечеру он понижается. Дневной диапазон водного дефицита достигает 20,5%.

Интенсивность транспирации эспарцета в апреле высокая: среднесуточная величина достигает 875 мг/г·ч, максимальная — 1536. В мае транспирация резко падает до 479 мг/г·ч в среднем за день в связи с сокращением испаряющей поверхности (защитным опущением листьев) до 50%. В мае среднесуточная величина транспирации по сравнению с апрелем снижается в 2 раза, максимальная — в 1,7 раза. Дневной ход интенсивности в апреле двувершинный. Отмечается сильное возрастание транспирации в утренние часы до 1988 мг/г·ч, в 13 ч зарегистрировано 536 мг/г·ч, к вечеру транспирация уменьшается. В мае кривая дневного хода транспирации также двувершинная — с пиком в 11 ч (906 мг/г·ч) и 19 ч (432 мг/г·ч).

Диапазон дневных величин транспирации в апреле составлял 1201 мг/г·ч, в мае — 786.

Осмотическое давление клеточного сока в апреле — 10—11 атм. в среднем за день. Дневной диапазон не превышает 6—7 атм.

Сосущая сила листьев в апреле — 12 атм, в мае — 14 атм, выше осмотического давления, что свидетельствует об отрицательном тургорном давлении, наблюдаемом при недостатке влаги.

Эспарцет хорасанский на адырах Ферганской долины в условиях культуры характеризуется укороченным вегетационным периодом. Листья засыхают при высокой оводненности, невысоких осмотических показателях и небольшом водном дефиците.

Таким образом, эспарцет не адаптирован к перенесению засушливого лета, поэтому вегетирует до наступления засухи.

Хозяйственная характеристика

Ценное пастбищное и сенокосное растение. Охотно поедается всеми видами животных и домашней птицей, особенно до созревания плодов. При возделывании на Чартакских адырах Ферганской области отличается хорошей урожайностью (до 18 ц/га) и высокой питательностью (сырого протеина 15—19%, белка 10—14%, сырого жира 1,5—2,0%), по некоторым кормовым показателям не уступает люцерне. Кроме того, эспарцет при скормлении крупному рогатому скоту ни в свежем, ни в сухом виде (в любом количестве) не вызывает у животных тимпанита, что часто наблюдается при кормлении люцерной или донником.

Менее поражается вредителями и более устойчив к болезням, чем люцерна. Кроме того, обладает довольно высокой жаро- и засухоустойчивостью, в связи с чем представляет большой интерес для введения в культуру или фитомелиорации адырных и низкотравных пастбищ. К тому же благодаря специфическим особенностям азотного питания он обогащает почву фиксированным азотом, а также может являться ценным объектом в селекционно-генетических работах по выведению высокоурожайных, засухоустойчивых и устойчивых к болезням и вредителям сортов эспарцета.

GRAMBE AMABILIS BUTK ET MAJLUN — КАТРАН ПРИЯТНЫЙ

Относится к роду Grambe, секции Leptogrambe, семейству Спирейные. Многолетнее травянистое растение. Стебли крупные, раскидисто-ветвистые, 1,5—2,5 м высоты, с редкими жесткими железистыми волосками.

Ареал и фитоценология

Условно локализованный эндемичный вид предгорий Западного Тянь-Шаня по морфобиологическим особенностям близок к катрану. Растение более жаро- и засухоустойчиво. Произрастает на залежах после посева злаковых культур, на легкосуглинистых мелкозернистых субстратах подгорной равнины, на сухих мелкоземистых склонах низкогорий, местами на выходах известняков.

но-пырейной растительности предгорий Чаткальского и Пскемского хребтов, а также на холмистой равнине между Ташкентом и Чимкентом. Катран не образует сомкнутые ценозы, а является ассектатором пырейно-разнотравных, пырейных, полинно-злаковых, эгилопсово-злаковых и др. растительных сообществ.

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Латентный период. Плод двухчленный нераскрывающийся стручок, нижний членник стручка пустой, бессемянный, удлиненной формы и кажется продолжением цветоножки. Верхний членник шаровидный и обычно слабо сетчато-жилковатый, с одним семенем, находящемся в висячем положении. Хорошо созревшие семена шаровидной или несколько сплюснутой формы, твердые, с темно-коричневой оболочкой, легко отделяющейся при смачивании и набухании семени. Оптимальная температура прорастания 25—31°, за 3 дня прорастает 60% семян, за 20—80. Всхожесть семян с плодами не выше 24%.

У семян пятилетней давности всхожесть снижается на 20—25%, у плодиков — на 6—7%.

Полевую всхожесть определяли перед посевом в октябре, декабре, январе и марте. Наибольший процент всхожести наблюдался при октябрьском и ноябрьском посевах. При весеннем посеве семена давали единичные всходы. Часть непроросших семян оказались потенциально всхожими и 2—3% их проросли на следующий год.

Виргинильный период. Проростки. При осенних и подзимних посевах появляются в начале марта, при зимних — во второй половине марта. Прорастание надземное, семядольные листья при осеннем (27.X) и подзимнем (11.XII) посевах появляются 14 марта, следовательно продолжительность возрастного состояния проростков примерно 10 дней.

В марте прирост растения в среднем составляет 0,3—0,5 мм за 1,5—2 дня; в апреле с повышением температуры воздуха, рост ускоряется до 0,8—0,9 см за сутки. В мае в среднем суточный прирост 1—1,5 см. В начале июня рост листьев замедляется, что связано с понижением влажности почвы.

В фазе развития 3—4 настоящих листьев (5.VI 1967) в естественных условиях стержневой корень на суглинистой почве проникает на глубину 36—40 см. В средней и нижней части главного корня наблюдается образование значительного количества боковых корней I и в некоторых случаях II порядков. Диаметр стержневого корня в базальной части 0,5—0,7 см. В условиях культуры в момент появления настоящих листьев главный корень достигает 6—9 см, позже, в фазе 3—4 листьев в розетке, его длина составляет 12—17 см. Количество боковых корней в это время значительно увеличивается и на некоторых из них образуются

корни III порядка. Длина корня в этот период в 6—7 раз превышает высоту надземной части растения.

Во второй половине мая, при 6—7 листьях на побеге, корневая система достигает 50—70 см вглубь и 50—55 см по горизонтали. В начале июня, в фазе 8—9 листьев, корень углубляется на 80—90 см. Главный стержневой корень становится толще, увеличивается число боковых корней, от которых отходят корни II и III порядков, оканчивающиеся тонкими корешками.

В конце июня — начале июля прекращается образование новых листьев, они достигают 21—23 см длины и 13—15 см ширины. После прекращения роста растений листья начинают постепенно высыхать, но 1—3 листа сохраняются живыми до осени.

В августе вновь начинается рост и образование новых листьев, однако темп роста августовских листьев сравнительно замедлен.

К концу вегетации образуются прикорневые розетки из 8—12 листьев 18—25 см длины и 13—15 см ширины. В наиболее благоприятных условиях образуется до 25 листьев 40—70 см длины.

Корень углубляется на 120 см. Диаметр корневой шейки равен 1,5—2 см. Первый ярус боковых корней расположен в верхнем 10—15 см слое почвы, они отходят от стержневого корня почти горизонтально. Корни второго яруса вначале расположены параллельно главному корню, затем углубляются на 25—40 см. Третий ярус боковых корней регистрируется на глубине 60—65 см.

На второй год вегетации почки, расположенные на базальной части корня под почвой, прорастают в начале марта и молодые листья выходят на поверхность. Вначале листья светло-фиолетового цвета, через 3—4 дня они зеленеют, постепенно распрямляются и принимают свойственную им перистораздельную форму. После первого листа появляется второй, формирующийся в пазухе черешка первого листа, и т. д. Так формируется розетка из листьев разной величины, возраста и формы (гетерофилия). Это взрослые виргинильные растения. На втором году жизни они растут интенсивнее, чем в 1-й год, и в условиях культуры 30% особей катрана достигают генеративного периода.

Генеративный период. После образования значительного количества прикорневых листьев на стебле образуются многоцветковые метельчатые соцветия шаровидной или овальной формы. В начале весны рост стебля замедлен, но в конце апреля и в начале мая темп прироста равен 3—4 см за сутки. С середины апреля по мере роста стебля в акропетальном порядке формируются боковые побеги, которые в свою очередь образуют побеги следующего порядка. Генеративный побег в условиях культуры достигает 90 см. Он одиствен относительно мелкими и ясно рассеченными листьями. Корневая система достигает глубины 155 см, диаметр у основания корня 2—3,5 см. В 5—10 см горизонте почвы образуется множество тонких нитевидных боковых корней. Немного ниже, в 20—25 см горизонте, располагается следующий

ярус боковых корней протяженностью в стороны до 60—70 см. Иногда образуются боковые корни II порядка, растущие вертикально вниз. На глубине 70—80 см главный корень разветвляется. В период прохождения генеративной фазы корень продолжает интенсивно расти, достигая к июню 270 см.

В июне, к моменту созревания и осыпания плодиков, рост катрана приятного, так же, как и на первом году вегетации, прекращается, стебли и листья высыхают, растения вступают в период летнего покоя. В августе, когда жара уменьшается, вновь возобновляется рост и формирование новых листьев и усиливается рост корневой системы. В 160—170 см горизонте почвы образуется густая сеть тонких боковых корней, оканчивающихся корневыми волосками. В конце 2-го года вегетации корневая система катрана приятного углубляется на 295 см, при горизонтальном распространении — на 110—120 см. Высота надземных частей катрана достигает 90—100 см, что в 3 раза меньше глубины проникновения корней. В среднем растение формирует 15—30 прикорневых листьев 30—40 см длины.

На 3-м году вегетации отрастание катрана начинается в первой половине марта. В условиях культуры на Самаркандских адлярах к репродукции приступили 76—80% особей, некоторые растения занимали площадь около 1 м², а высота стебля 130—135 см.

В естественных пастбищах катран приятный вступает в репродуктивный период онтогенеза на 5—6-й год.

Базальная часть корневой системы 10—15-летних экземпляров катрана приятного в естественных условиях достигает 8—12 см в диаметре с почками возобновления, которые к концу вегетации достигают 0,5—2 см. Корни толстые, мясистые, углубляются в почву более чем на 2 м. Они обладают регенеративной способностью: при разделении на отдельные отрезки от каждого из них в первом году жизни отрастает несколько листьев 15—20 см длины и 2—8 см ширины. На второй год образуется по 2—3 стебля, заканчивающихся соцветиями. Все эти растения-регенеранты цвели и плодоносили нормально. Продуктивность и качество семян их несколько не уступали растениям, выросшим из семян. Растения, выросшие из отрезков базальной части корня, к цветению приступают чаще на 1-м году вегетации. Таким образом, корни катрана приятного обладают хорошей регенеративной способностью, что дает возможность размножать его не только семенами, но и вегетативно.

Сезонное развитие

Катран приятный размножается в природе семенами и корневыми отпрысками. Вегетация растений начинается на равнинно-холмистых местообитаниях во второй-третьей декаде марта, и предгорьях — в начале апреля.

С наступлением благоприятных условий, особенно на хорошо прогреваемых мелкоземисто-щебнистых субстратах подгорных

Вывин, начиная со второй половины апреля растения приступают к активному росту, а к концу месяца при средней высоте побегов 55 см образуются бутоны. В начале мая начинается цветение, которое продолжается до конца месяца. Плодоношение наблюдается в конце мая — июне. Семена созревают в конце июня — начале июля.

В культуре на богарных посевах отрастание побегов наблюдается в начале марта. В апреле завершается цикл вегетативных фаз. В начале мая растения приступают к генеративному развитию.

В августе отмечено возобновление вегетации и образование новых прикорневых листьев, что не наблюдается у других средиземноморских видов рода катрана.

Цветение, плодоношение

Цветок правильный, из 4 зеленых чашелистиков и венчика из 4 супротивно расположенных белых лепестков. Тычинок 6, из них 2 с более короткими нитями расположены во внешнем круге, 4 на более длинных — во внутреннем. Завязь сидячая, столбик короткий, с головчатым рыльцем. Начало распускания цветков — от 21 ч 30 мин до 1 ч; вначале отгибание лепестков медленное, с 3—4 ч — быстрее. После 5 до 7 ч распускание замедляется, возобновляется после 7 ч. К 13 ч раскрытие цветков прекращается, возобновляется лишь после 18 ч и продолжается до 23—24 ч. Таким образом, основное распускание цветков происходит после полудня и в утренние часы при 12—20° и относительной влажности воздуха 87—93%. В пасмурную дождливую погоду цветки раскрываются с 13 ч и в малом количестве. Продолжительность жизни цветка — 2—3 дня. В ясную, теплую, солнечную погоду при 18—20° пыльники доходят через 4—5 ч после раскрытия цветка, при более низкой температуре растрескивание пыльников затягивается до 8 ч после распускания цветка.

Пыльца катрана после сбора остается жизнеспособной 20—24 ч при 6—8° в комнатных условиях.

Цветение продолжается 40—60 дней. Растение энтомофильное, однако завязываемость семян может происходить от самоопыления. В естественных условиях завязывается до 70% плодов, в культуре — 75—76%. У растений, выросших из корневых черенков, взятых с базальной части корня, завязывается 85,2% плодов. Семенная продуктивность отдельных растений различна и зависит от возраста и размеров растений. Наиболее крупные особи 8—10-летнего возраста давали до 50000 или 235—250 г семян, а молодые 4—5-летние — 15—20000 семян. В среднем на каждом растении катрана в естественных условиях образуется 109—1000 г семян. При пересчете на гектар из расчета 4—5 растений на 100 м², урожайность семян катрана в культуре в неблагоприятный 1968 г. была равна 36,2—96,3 кг/га, в благоприятный 1969 — 100—140.

Эколого-физиологические особенности

Водный режим

Данных литературы о водном режиме катрана приятного нет. Единственным источником по видам рода катран является работа В. А. Бурыгина и Н. С. Запрометовой (1959), касающаяся водного режима катрана Кочи. Мы проводили исследования катрана приятного в аридной зоне Самаркандской области (Амирханов, 1974).

Содержание воды в листьях катрана приятного в условиях культуры на Самаркандских адырах по данным двух лет составляет 84,4—74,6% в среднем за день. Максимальная величина оводненности наблюдалась в мае (85,4), минимальная — в августе (74,6%). В течение дня содержание воды было максимальное в утренние часы, к вечеру уменьшалось. В течение вегетации от мая к августу среднее содержание воды снижалось на 10%.

Водный дефицит листьев невысокий — 6,7—17,8%. Минимальная среднесуточная величина его отмечена в мае (6,7%), максимальная — в июле — августе (17,8%). В течение дня наибольший водный дефицит отмечен в полуденные и вечерние часы. Максимальный водный дефицит листьев — 22,7%, минимальный — 5,4. В период вегетации водный дефицит возрастает на 11% в среднем за день.

Интенсивность транспирации в мае была равна 1008 мг/г в среднем за день. В июне отмечена наибольшая среднесуточная величина транспирации — 2189 мг/г·ч при наивысшей среднесуточной температуре воздуха 39,7°. В июле и августе транспирация составляла 1298—1955 мг/г·ч в среднем за день. Максимальная величина транспирации за сезон отмечена в июне — 2957 мг/г·ч при температуре воздуха 45,4° и относительной влажности 22%.

Интенсивность транспирации в дневные часы в течение вегетационного периода и на втором году жизни заметно колеблется. Относительно высокий показатель интенсивности транспирации отмечался в середине мая в 14 ч при температуре воздуха 23,2° и относительной влажности 56%, с 1 г сырой массы транспирировалось 1339,7 мг влаги в час, а к вечеру (18 ч) — только 341,8. Максимальная среднесуточная интенсивность транспирации наблюдалась в конце июля (1 г сырой массы транспирировал 3448,2 мг влаги за час); минимальная — в конце апреля — 571,4 мг/г·ч.

Сезонный ход транспирации катрана второго года вегетации имеет определенную закономерность — ее интенсивность зависит от температуры и относительной влажности воздуха. С самого начала вегетации и в ксеротермический период повышение среднесуточной интенсивности транспирации следует за повышением температуры и понижением относительной влажности воздуха. Но затем, видимо с уменьшением доступной влаги в корнеобита-

мых горизонтах и с дальнейшим понижением температуры и резким повышением относительной влажности воздуха, кривая интенсивности транспирации в сентябре идет на снижение. Это снижение сопровождалось повышением осмотического давления (от 4,71 до 20,1 атм.), концентрации клеточного сока (5,76—19,9%), солевой силы (4,8—7,6 атм.) растений.

Следует подчеркнуть, что данные о значительном содержании воды в тканях листа и незначительном водном дефиците свидетельствуют об исключительной способности катрана приятного обеспечивать себя водой и в засушливый период времени.

Другое, не менее важное приспособление катрана приятного к ксеротермическому периоду, на наш взгляд, — высыхание в засушливый период больше половины прикорневых листьев и замедленное образование новых листьев. Это приводит к значительному сокращению испаряющей поверхности листьев и, следовательно, дает возможность растениям лучше переносить засуху.

Хозяйственная характеристика

Катран приятный — ценное кормовое растение, хорошо поедается всеми видами скота на пастбище и в сене. Относится к группе сочных кормов. В отличие от многих растений горной полупустыни, способен вегетировать и давать сочный зеленый корм в конце-осенний период, что ставит его в число хороших кормовых растений.

В зеленой массе катрана приятного содержится значительное количество сырого протеина и жира, причем наибольшее количество протеина отмечено в фазе бутонизации (28,8% на абсолютно сухое вещество), наименьшее (15,2%) — в фазе плодоношения.

Надземная масса катрана по содержанию кальция и фосфора в 2—4 раза превосходит люцерновое сено (2,9—0,94%). По содержанию микроэлементов и витаминов не уступает другим видам катрана.

Из зеленой массы можно приготовить силос, сенаж и сенинную массу. Питательная ценность 100 кг сена составляет 0,45 кормовых единиц.

Урожай кормовой массы в условиях культуры в первом году вегетации составляет в среднем 25,9—26,7 ц/га воздушно-сухой кормовой массы. При двухкратном скашивании в условиях культуры можно получить 56 ц/га воздушно-сухой кормовой массы.

AGROPYRON CRISTATUM (L.) GAERTN. — ЖИТНЯК ГРЕБЕНЧАТЫЙ

Относится к семейству Poaceae, подсемейству настоящие злаки — Poideae, трибе пшеницевые — Triticaceae (Цвелев, 1976).

Это многолетний рыхлокустовый дерновинный злак 40—75 см высотой.

Ареал и фитоценология

Характерное растение степей. Распространен в Казахстане, Средней Азии, на юге европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири, в Забайкалье, Средней Европе, Средиземье и Иране. В Средней Азии и Казахстане встречается на каменистых склонах нижнего и среднего пояса гор, в пустыне Бетпакдала, по Казахстанскому мелкосопочнику, в долине р. Или, в горах Тарбагатай, Джунгарском Алатау, Тянь-Шане, северной и восточной части Памиро-Алая (Флора СССР, 1934; Определители растений Средней Азии, 1968).

В Узбекистане житняк гребенчатый в природе распространен ограниченно. Субдоминант в формации полыни тонкорассеченной на северном склоне Алайского хребта (Майлун, 1976). В Казахстане встречается в степных сообществах на каштановых почвах, реже в зоне полупустыни (в понижениях рельефа), в основном в западных областях (Иванов и др., 1981).

На северном склоне хребта Тарбагатай отмечен в составе карагано-типчаковой и полынно-восточно-ковыльной и карагано-овсецовой ассоциаций (Степанова, 1962).

В Киргизской ССР является субдоминантом фригановых сообществ, произрастая совместно с видами акантолимона (Исаков, 1975).

Биолого-морфологические особенности

Онтогенез

Онтогенез мы изучали в культуре на Приташкентских адырах (400 м над ур. м) и на Ферганских адырах (южные предгорья Чаткальского хребта, 750 м над ур. м).

Латентный период. Плоды — светло-желтые зерновки овально-продолговатые, желобчатые с внутренней стороны. Длина 5—7 мм, ширина 1—1,5 мм. Масса 1000 плодов репродукции с посевов на Приташкентских адырах — 2,4 г, районированного в Киргизии сорта Маркинский 27—1,9—2 г (Романдина, 1979). По данным Всесоюзного института кормов, абсолютная масса плодов составляет 1,85 г. Лабораторная всхожесть семян природной репродукции (без стратификации) 82—94%. При 23—25° семена начинают прорастать на 3-й день, продолжительность прорастания — 20 дней.

Виргинильный период. Проросток. В условиях культуры на Приташкентском участке массовое прорастание семян наблюдается в первой половине марта, на Ферганском — на 15 дней позже. На этом этапе растения однобогове, сохраняющие связь с зерновкой. Побег 5—6 см длины имеет колеоптиль (1,4 см) и 3 коротких узколинейных листа (4—6 см длины, 1—2 мм ширины). Пластинки листьев опушены простыми волосками, на ниж-

ней стороне и у основания листа волосков больше, чем на верхней и на конце. Влагалище беловато-фиолетовое, густо опушено простыми длинными и короткими волосками.

Корневая система состоит из зародышевого и придаточных корней. Средняя длина корня 2—3 см, придаточных 6,5 (11) см. Придаточные корни ветвистые, с 10—13 боковыми корнями длиной 0,3—3,5 см. Продолжительность этапа проростка 30—45 дней.

Ювенильный этап. Средняя высота ювенильных особей 7—9 см, они несут 3—4 листа. Листовые пластинки 5—8 см длины, 2 мм ширины. Опушение и цвет влагалища у листьев на Приташкентском участке проросткового типа, на Ферганском влагалища коричнево-фиолетовые, коротко опушенные или голые. Связь с зерновкой сохраняется.

Корневая система образована зародышевым и 4—5 ветвящимися придаточными корнями. На Приташкентском участке зародышевый корень 6—8 см длины, придаточные — 12—15 см. Корней II порядка до 40, их длина 0,5—4 см. На Ферганском участке придаточные корни у ювенильных растений длиннее и более ветвистые, достигают 23—29 см, боковых корней до 50.

Продолжительность ювенильного этапа 30 дней.

Имматурный этап. В этом возрастном состоянии сформирована небольшая дерновина из 1—3 вегетативных розеточных побегов I—II порядков. Ветвление житняка гребенчатого интравагинальное. Интравагинальные побеги образуются внутри влагалища из почки главного (материнского) побега (Серебрякова, 1971). Эта особенность ветвления имеет адаптивное значение, так как молодой растущий побег защищен от высыхания и резких колебаний температур влагалищем кроющего листа, что важно в условиях недостаточного увлажнения.

На Приташкентском участке массовое кущение житняка гребенчатого в 1981 г. регистрировали в конце апреля первого года вегетации, на Ферганском — на месяц позже. На Приташкентском участке длина главного побега 14—18 см, побега II порядка — 6—14 см, их по 2—3 (5). У одного среднего растения 11—14 (25) листьев, их длина 7—8 см, ширина 3—5 мм, из них 1—2 засохших.

На Ферганском участке у растений этого возрастного состояния побегов меньше и они короче, длина главного побега 12—14 (18) см, побегов II порядка 5—9 см (их 1—2). Листьев 7—10 (17), 6—8 см длины, 4—3 мм ширины: из них 3—4 засохших.

Главный корень слабо отличается от придаточных. Среднее количество придаточных корней на Приташкентском участке 5—8, длина корней I порядка 15—20 см, II порядка 0,7—6 см, на Ферганском адыре у растений в среднем 7—9 придаточных корней, а длина корней I порядка 27—31 см, II порядка — 0,5—7 см.

Таким образом, имматурные растения отличаются от ювенильных кущением, большим количеством листьев и корней.

Виргинильный этап. Данное возрастное состояние характеризуется увеличением размеров листьев, высоты побегов и числом отмерших листьев. Взрослые вегетативные растения имеют побеги I—III порядков, а также полурозеточные боковые побеги с укороченными междоузлиями. В этом возрастном состоянии усиливаются различия в габитусе растений, произрастающих на двух опытных участках.

Растения на Ташкентском участке более крупные: высота 25—30 (35) см против 17—23 см на Ферганском, листьев в 2—3 раза больше — 35—42 и они крупнее: длина пластинки 8—12 см, ширина 4—5 мм, против 7—11 см × 3—4 мм на Ферганском участке. Побегов II порядка также вдвое больше — 4—6, и они длиннее — 20 (25) см, а на Ферганском участке — 9—13 см. Летом на Ташкентском 5—6, на Ферганском участке 7—8 листьев засыхают.

Осенью виргинильные растения на Ташкентском участке образуют 15—20 новых побегов III—IV порядка длиной 12—15 см, чешущих 4—6 листьев с пластинкой 5—11 см длины, 3—4 мм ширины. Диаметр дерновины 2—4 см.

На Ферганском участке также отмечено осеннее кущение, но новых побегов образуется меньше — 13—17 и они короче, с 3—4 листьями.

Корневая система более мощная, чем у имматурных растений, обильно ветвится на корнях II—III порядка.

Осенью появляются новые придаточные корни, они толще и короче, менее ветвистые, чем весенние корни, и одеты чехликом из почвенных частиц, налипших на корневые волоски.

Генеративный период. Появление генеративных побегов в первый год жизни в 1981 г. наблюдалось только на Приташкентском участке у 50% растений. Молодые растения формируют побеги IV порядка. В конце вегетации у одного генеративного растения в среднем отмечено 5—11 генеративных побегов и 12—15 (25) вегетативных. Соцветие — колос, двухсторонний, почти линейный или овально-продолговатый, формируется на побегах I—II порядков. Длина генеративного побега в среднем 55 см, вегетативных — от 5 до 45 см. Длина колоса 5,5—7,5 см, шириной 1,2—2 см.

К концу июня на генеративном побеге отмечено 5 зеленых листьев 10—12 см длины, 5—6 мм ширины и 5—6 сухих листьев. Длина междоузлий снизу вверх увеличивается от очень сближенных у основания побега до 26,7 см под колосом. Наиболее длинный вегетативный побег (II порядка) несет 11—13 листьев с пластинкой 7—10 см длины и 4—5 мм ширины, из них 4—5 сухих. Наибольшей длины междоузлия достигают в средней части вегетативного побега — до 6 см.

Осенью молодые генеративные растения образуют 17—23 побегов III—IV порядка 14—16 см длины, на каждом побеге 5—6 листьев с пластинкой 7—11 см длины, 3—4 мм ширины, диаметр дернины 4—5 см.

Корни углубляются в почву на 35—40 см, придаточных корней 12—16, они обильно ветвятся, образуя боковые корни до IV порядка. Длина корней II порядка 1—8,2 см, III—0,7—5 см, IV—1—2,5 см. Осенью летние корни сохраняются живыми и появляются новые придаточные корни 8—17 см длины, ветвящиеся до III порядка.

Наибольших размеров достигают генеративные растения в старшем возрасте. На Ферганском участке генеративных побегов в среднем 35—55, их длина 65—70 см. Вегетативных побегов 30—40, длина 18—40 см. В степных ассоциациях Забайкалья житняк образует до 114 побегов, из них 92 вегетативных 10—25 см высоты и 22 генеративных 25—30 см (Полюшкин, Горшкова, 1979). Генеративные побеги в наших условиях несут по 4—5 листьев с пластинкой 11—20 см длины и 5—6 мм ширины. Нижние листья длиннее верхних.

Корневая система достигает 90—100 см глубины, что отмечено и в естественных условиях обитания (Полюшкин, Горшкова, 1979). Различаются корни тонкие разветвленные и более толстые, шишуровидные, в чехле из песчинок и почвы. Дерновина 13—16 см в диаметре, округлой формы. В центре дерновины встречаются отмершие побеги, от них отходят мертвые корни.

На Ферганском участке в зависимости от погодных условий растения достигают этого возрастного состояния на 3—4-й год вегетации, а на Ташкентском — на 2—3-й.

Сезонное развитие

Отрастание новых побегов у житняка начинается осенью, после первых дождей. Они образуются из почек возобновления, зачаточных в пазухах листьев, т. е. происходит кушение. Эта фаза на Приташкентском участке отмечена с начала сентября, а на Ферганском — на 15—20 дней позже.

Зимой кушение приостанавливается, а рано весной продолжается вновь, до начала июня. Но весной кушение менее активно, в основном наблюдается рост побегов.

На Приташкентском участке выход в трубку отмечен с начала мая, колошение — с 15 мая по 20 июня. Продолжительность колошения одного генеративного побега — 15—20 дней. Первые листочки раскрываются в начале июня (5 июня), продолжительность фазы цветения 30—32 дня. Так, 10 июня цвело 10% растений, 15 июня — 50, 15 июня — 70, конец цветения отмечен 1—8 июля. Семена созревают в июле, начинают осыпаться в сентябре.

На Ферганском участке цикл генеративных фаз начинается раньше и проходит быстрее: выход в трубку наблюдается с конца

апреля, колошение — в мае, цветение — со второй половины мая до начала июня, созревание семян отмечено в конце месяца и продолжается до июля. Семена осыпаются в августе (рис. 21).

Летом растение находится в состоянии покоя. Продолжительность легкого покоя на Ферганском участке с начала июля до середины сентября — 60—65 дней, на Приташкентском — около 30 дней (с середины августа до начала сентября).

Таким образом, житняк в наших условиях является весенне-осенне-зимнезеленым растением с летним покоем. Вегетационный период продолжается с осени до лета, т. е. 9 месяцев, или 270 дней.

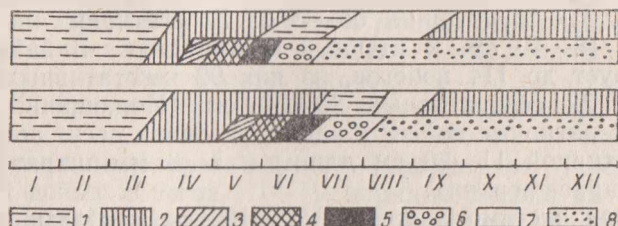


Рис. 21. Сезонное развитие житняка гребенчатого в условиях культуры на Ферганских (сверху) и Приташкентских (снизу) адырах.

1—вегетация, 2—кущение, 3—трубкование, 4—колошение, 5—цветение, 6—созревание, 7—опсывание листьев, 8—обсеменение.

В более суровых климатических условиях с низкими зимними температурами — это растение весенне-летней вегетации, заканчивающее вегетационный период за 80—85 дней (Полюшкин, Горшкова, 1979).

Цветение, плодоношение

Цветение житняка гребчатого начинается с верхней части или с половины колоса и распространяется вниз и вверх. Первыми зацветают нижние, последними верхушечные цветки. Продолжительность цветения одного растения в жаркую безветренную погоду 3—5 дней, а при дождливой и прохладной погоде 8—15 дней.

В наших условиях цветки раскрываются с 17 ч до 20. По данным С. С. Шаина, Б. А. Карунина (1950), в Юго-Восточной Сибири цветение происходит также во второй половине дня. В Актюбинской области цветение житняка отмечено между 17 и 18 ч, в Волгоградской области — с 15 до 19 ч (Косарев, 1941; Косарев и др., 1952). Таким образом, высокая температура воздуха имеет решающее значение для раскрытия цветков житняка.

На Ферганском участке пятилетние растения несли от 13 до 32 генеративных побегов с 14—20 цветками в колосе. У шестилетних растений насчитывается от 20 до 55 генеративных побегов длиной 65—70 см. Но в колосе завязывается в среднем только 3—4 зерновки, всхожесть семян составляет 12%. Очевидно,

жесткие ксеротермические условия Ферганских адыров неблагоприятны для плодоношения житняка. При возделывании в более благоприятных условиях (Киргизия) даже в засушливые годы в колосе формируется 25—54 семян (Романдина, 1979).

Эколого-физиологические особенности

Водный режим

Изучен недостаточно. Данные по водному режиму в условиях Южного Казахстана приводит С. С. Юсумбаев (1979). По нашим данным, содержание воды в листьях житняка за вегетацию в посевах на Ферганском участке 74,5—55,7% в среднем за день.

Приводим данные (Чартакские адыры, 1975 г.).

Показатель	Дата	Часы наблюдения							В среднем за день
		7	9	11	13	15	17	19	
Содержание воды, %	24. IV	75,1	73,5	73,7	73,4	74,9	76,6	76,6	74,8
	17. V	—	—	—	55,7	64,7	59,7	64,0	60,2
	29. V	—	55,5	—	58,7	53,5	53,0	58,1	55,7
Интенсивность транспирации, мг/г·ч	24. IV	360	120	940	740	502	502	210	482
	29. V	230	736	—	750	810	730	570	637
Водный дефицит, %	23. IV	17,1	—	—	25,1	—	—	25,8	22,6
	16. V	16,0	—	—	26,4	—	—	27,3	23,2
	27. V	30,6	—	—	26,2	—	—	23,0	26,6

Как видно из приведенных данных, максимальная величина оводненности листьев (76,6%) отмечалась в апреле, минимальная (53%) — в конце мая. Диапазон дневных колебаний оводненности в апреле составлял 3,2%, в мае — 5,7—9,0. Значительное уменьшение содержания воды в листьях в ходе вегетации (на 18%) привело в конце мая к их засыханию.

В условиях Южного Казахстана содержание воды в листьях житняка колеблется в течение сезона в пределах 69—50% (Юсумбаев, 1979).

Водный дефицит листьев невелик — 22,0—26,6% в среднем за день. Максимальная величина водного дефицита (30,6%) наблюдалась в конце мая, минимальная (17,1%) — в апреле. Диапазон дневных величин — 7,6—11,3%.

Интенсивность транспирации за сезон колебалась от 482 до 637 мг/г·ч в среднем за день, т. е. была сравнительно стабильной. Максимальная величина транспирации — 940 мг/г·ч, минимальная — 120. Кривые дневного хода транспирации одноволновые, с пиком в полуденные часы. Диапазон дневных колебаний — 820—680 мг/г·ч. По данным С. С. Юсумбаева (1979), интенсивность транспирации житняка в Южном Казахстане составляла в начале вегетации 100 мг/г·ч, в фазе трубкования возрастала до 260 мг/г·ч, в фазе колошения — до 292 мг/г·ч, в фазе цветения

снижалась до 119 мг/г·ч. Таким образом, в условиях Чартаковского адыра интенсивность транспирации житняка выше, чем в Южном Казахстане.

Сосущая сила листьев по мере вегетации возрастала: от 5 атм в апреле до 13 атм к началу мая, к концу мая — до 19 атм, затем растения заканчивали вегетацию.

Хозяйственная характеристика

Житняк гребенчатый — высокопитательное сенокосно-пастбищное кормовое растение, хорошо поедается всеми видами скота и свежем виде и в сене. Кроме того, житняк улучшает структуру почвы и поэтому его посевы имеют значение для окультуривания целинных земель. Он обладает высокой засухоустойчивостью и зимостойкостью. По Г. А. Баян (1980), не вымерзает при -41° , так как с возрастом узел кущения у него закладывается все глубже в почве.

Житняк — один из самых долговечных видов кормовых трав. В посевах в Павлодарской области он сохранялся до 30 лет (Баян, 1980). По нашим наблюдениям, на Ферганском участке хорошо отрастал на 7-й год вегетации.

Урожайность житняка зависит от условий произрастания. По данным М. Д. Романдина (1979), в Киргизии она колеблется от 25 до 40 ц/га воздушно-сухой (50—80 ц/га зеленой) массы, в Казахстане на Приаральской опытной станции ВИРа — 30—35 ц/га зеленой массы (Иванов и др., 1981). В сухостепной зоне Кустанайской области урожайность сена житняка составляет 10—16 ц/га, семян — 3—3,5 ц/га (Бекмухамедов, 1977). В Актюбинской области (Казахстан), где температура воздуха в июле поднимается до 40° , а почва прогревается до $49,4^{\circ}$ и выпадает 207 мм осадков, урожайность в среднем за 10 лет составляет 10 ц/га сена (Баян, 1980). В Саратовской области урожайность в 1-й год вегетации 7,3 ц/га, на 5-й год — 20 ц/га (Шанин, Каруин, 1950). По нашим предварительным данным, на Ферганском участке урожайность растений третьего года вегетации составляет 7 ц/га, пятого года — 10—11 ц/га, а на Ташкентском участке уже в первый год жизни получено около 8 ц/га сена, на второй год — 25 ц/га.

Глава V. ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ

Решение проблемы коренной фитомелиорации аридных пастбищ в значительной степени зависит от подбора для введения в культуру видов, наиболее приспособленных к условиям среды.

Разнообразие условий среды в аридной зоне обуславливает формирование различных адаптивных признаков растений. Однако среда влияет лишь на общее направление адаптации (к ксеротермическим, почвенным и другим факторам). Конкретные особенности растений, даже произрастающих в одних и тех же экологических условиях, определяются генотипической природой вида, представляющей комплекс структурно-функциональных особенностей, выработавшийся в процессе эволюции в условиях, значительно отличающихся от современных. Исходя из этого, в процессе адаптации растений к современным условиям существования как в процессе историческом следует различать: эволюцию вида, его происхождение, как основу, определяющую весь структурно-функциональный комплекс; процесс приспособления вида к современным условиям существования (Коровин, 1958; Василевская, 1965б). Исключение могут составить лишь отдельные реликтовые сообщества, где растения сохраняются в тех же условиях (в рефугиумах), в которых они возникли как виды.

Среди приспособительных признаков следует различать более древние, консервативные, и молодые, относительно лабильные, способные к адаптивной реакции на условия существования.

Не касаясь общих особенностей, свойственных всем ксерофитам как большому и неоднородному экологическому типу, мы попытались выделить те различия у изученных видов, которые определяют степень их устойчивости к ксеротермическим условиям (табл. 7).

Наиболее приспособлены к ксеротермическим условиям сакзал, черный, чогон малолитный, кейреук и боялыш. Плоды этих видов имеют хорошо развитые, сохраняющиеся и разрастающиеся околоцветники (перигонияльное покрывало). Усиление элементов инцита предохраняет зародыши от высыхания и перегрева, от повреждения при перетирании песком, от вымерзания зимой; наличие ингибиторов в покрове — пусковой механизм прорастания после выпадения определенной нормы осадков (Бутник, 1981).

Саксаул черный — афилльное растение; чогон, кейреук, больш — микрофилльные. Сокращение листовой поверхности — пространенный способ уменьшения испарения. Он сочетается с небольшим числом устьиц на 1 мм² площади листа.

Ассимилирующие органы этих видов имеют Kranцевую структуру с признаками суккулентности. Удержание влаги в листьях осуществляется специализированной водоносной паренхимой, тонкостенной, крупноклетной эпидермой и гиподермой. Стенки эпидермальных клеток листьев содержат гемицеллюлозу и пектиновые вещества, обладающие высокой гигроскопичностью (Lyshe-de, 1977), в клеточном соке отмечено высокое содержание солей. Местомная обкладка проводящих пучков слабо развита или отсутствует. Хлоренхима занимает незначительную площадь поперечного среза листа (Бутник, 1977).

Суккулентность ассимилирующих органов сочетается со значительной склерификацией осевых органов: корней и побегов всех систем.

Корень молодых растений стержневой, углубляется в почву быстрее, чем она пересыхает. У взрослых растений корневая система универсального типа, глубоко проникает в почву (до 5—10 м и более).

Водный режим сбалансирован. Интенсивность транспирации невысокая: наибольший среднедневной показатель 349—660 мг/г·ч, наименьший — 240—123 (приводим крайние для данной группы растений показатели). Оводненность сохраняется высокой в течение всего вегетационного периода, в среднем за день максимальная 80,6—86,5%, минимальная — 55,7—72,4%. Осмотическое давление клеточного сока возрастает от 5—7 атм. весной до 17—43 атм. летом. Водоудерживающая способность достигает 82—84% (от первоначальной массы при трехчасовой экспозиции). Водный дефицит не более 7,6—12,2%.

Помимо водного режима указанные выше растения различаются общими особенностями других физиологических показателей. Определенная в тех же условиях, что и водный режим, максимальная жароустойчивость равна 59,5—62,8° (Запрометова, 1977).

Для данных растений характерны низкие величины потенциального (не выше 21—31 мг СО₂/дм²·ч) и наблюдаемого (13—27 мг СО₂/дм²·ч) фотосинтеза, а также усвоение углекислого газа за день (100—240 мг СО₂/дм²), высокое световое насыщение фотосинтеза (до 70—80 тыс. лк), большая зона оптимальных температур (15—48°) и очень низкий порог углекислотного насыщения — 0,04%. Широкая зона температурного оптимума, видимо, является приспособлением к обитанию в условиях с резкими перепадами суточных температур (Захарьянц и др., 1971б).

Они отличаются также устойчивым, относительно равномерным дневным сезонным ходом фотосинтеза и максимальной степенью реализации его потенциальных возможностей.

Т а б л и ц а 7

Основные адаптационные особенности растений различных экологических групп

Морфо-биологич. и структурно-функ- циональные при- знаки	Экологические группы				
	Гиперксеро- фиты	Эуксерофиты	Тероксерофиты	Гемиксерофи- ты	Ксероморфо- фиты
Типы водного питания	Трихогидрофиты	Трихогидрофиты или омброфиты	Омброфиты	Фреатофиты	Омброфиты
Период вегета- ции	Весенне-лет- не-осенний	Весенне-лет- не-осенний (с зимним покоем)	Весенне-осе- нный (с лет- ним полупо- коем и зим- ним покоем)	Весенне-лет- не-осенний (с зимним покоем)	Весенне-лет- ний (с позд- нолетне- осенне-зим- ним покоем)
Биоморфа	Низкорос- лое дере о, полукустар- ник	Полукустар- ники, полу- кустарнички	Полукустар- нички	Травянистые многолетни- ки	Травянис- тые много- летники
Летнее засыха- ние листьев, %	15—20	35—70	70—100	—	—
Горная систе- ма, м	5—10	4—5	2—2,5	20—30 (достигает грунтовых вод)	до 2
Содержание воды, в сред- нем за день, %:					
наименьшее	55—73	36—37	42—45	61	56—74
наибольшее	81—87	78—80	77—81	73	75—79
Водоудержива- ющая способ- ность, %	82—84	72—73	40—57	—	—
Наибольший водный дефи- цит	8—12	22—49	58—63	14	21—27
Среднедневная интенсивность транспирации, мг/г·ч:					
наименьшая	123—240	175—180	226—230	414	479—484
наибольшая	349—660	900—1170	1670—1704	1267	637—875
Среднедневное осмотическое давление, атм.	17—43	65—67	56—65	23	5—19
Максимальная интенсивность фотосинтеза, мг СО ₂ /дм ² ·ч:					
потенциаль- ная	21—31	31—50	44—55	57	—
наблюдае- мая	15—22	26—40	41	56	—

Продолжение таблицы 7

Морфо-биологич. и структурно-функ- циональные при- знаки	Экологические группы				
	Гилерксеро- фиты	Эуксерофиты	Тероиреомксе- рофиты	Гемиксерофи- ты	Ксероморф- ны
Усвоение угле- кислого газа, мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$, день	100—240	316—441	300—400	229	—
Зона темпера- турного опти- мума фотосин- теза, °C	15—45	15—35	12—35	—	—
Световое насы- щение фотосин- теза, тыс. лк.	70—80	50—60	40—50	—	—
Углекислотное насыщение фо- тосинтеза, %	0,04	0,17	—	0,17	—
Хлорофилл, прочко связан- ный с белково- липидным комплексом, % общего содер- жания	70—90	80—90	35—48	—	—
Критическая температура дыхания, °C	51—52	50—53	47—50	—	—
Порог коагуля- ции водно-рас- творимых бел- ков, °C	59,5—62,8	59,5	52—55	—	51

Примечание. Показатели приведены для группы У и на-
илней определены в период активной вегетации (апрель—май).
Функциональная активность установлена в ксеротермический период (июль,
август).

В то же время суточная продуктивность фотосинтеза, как от-
мечалось, низкая.

Характерна устойчивость фотосинтеза к водному стрессу (сни-
жение интенсивности не превышает 20%) и его высокая репара-
ционная способность после воздействия засухи (Фазылова, 1981а).

Эти растения обладают высоким содержанием прочно связан-
ного с липопротендным комплексом хлорофилла (70—90%). Боль-
шая прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса сохри-
няется в этих же пределах в ксеротермический период вегетации
(Захарьянц и др., 1971б).

Этим видам свойственна высокая стойкость дыхательной сис-
темы к экстремальным температурам. Критическая температура
дыхания — 51—52°.

Таким образом, черный саксаул, чогон малолитственный, кейреук и боялыш характеризуются глубокой структурно-функциональной адаптацией в пустынных условиях. В связи с этим данные виды отличаются длительной (с весны до осени) вегетацией, почти не сбрасывают ассимиляционные органы в летний период. Эти растения, учитывая их разностороннюю и глубокую приспособленность к обитанию в условиях недостатка влаги и высоких температур, мы называем гиперксерофитами.

Указанные выше виды, отнесенные к гиперксерофитам, часто доминируют в типичных пустынных растительных сообществах, иенъ и терескен же характерны для полупустынных условий, а в пустыне встречаются локально, хотя, безусловно, являются растениями высокозасухоустойчивыми.

Семена у иенъ и терескена имеют сформированный, подготовленный к прорастанию зародыш и тонкие паренхимные покровы, благодаря чему быстро прорастают в благоприятных условиях.

Сокращение испаряющей поверхности у этих видов достигается различными путями. Иенъ — растение микрофильное, листья у него крапцевидного типа, но менее специализированы, чем у видов предыдущей группы, со слабо развитой водоносной паренхимой. У терескена листья пластинчатые, относительно крупные, перистые, крапцевидного типа, сбрасываются в жаркий и сухой период. У обоих видов, по сравнению с описанными ранее, признаки склероморфоза более выражены, суккулентность — менее. У терескена семенные органы склерифицированы сильнее, чем у иенъ (Бутник, 1977).

В первый год вегетации у иенъ и терескена основное значение имеет стержневой корень, который быстро углубляется. На 2—3-й годы главный корень частично отмирает и за счет развития боковых корней образуется колоколовидная интенсивно ветвящаяся и глубоко проникающая корневая система (до 5 м).

Вегетация продолжается до поздней осени, в августе формируются листья новой летней генерации. У иенъ в благоприятные годы отрастание зимующих почек наблюдается с осени, т. е. вегетация круглогодичная, однако летом ясно выражены депрессия ростовых процессов и сбрасывание части листьев.

Водный режим более лабильный, чем у гиперксерофитов.

Интенсивность транспирации снижается от 900—1170 мг/г·ч весной до 175—180 мг/г·ч летом. Высший предел интенсивности транспирации в аридных условиях у представителей этой группы достигает 1490 мг/г·ч.

Оподисненность ассимиляционных побегов ниже, чем у гиперксерофитов, и в среднем за день от весны к лету резко уменьшается почти вдвое (минимум 36,1—37,2%, максимум 78,5—79,9%).

Осмотическое давление в течение вегетационного периода возрастает более значительно: от 6—7 атм весной до 65—67 атм летом (в среднем за день из 3 измерений). Водоудерживающая

способность ниже (71,7—72,6%), водный дефицит выше (22—49%), чем у гиперксерофитов.

У *изень* и *терескена* максимальная величина фотосинтеза ниже, чем у растений предыдущей группы, хотя между этими двумя видами существуют значительные различия. По фотосинтезу они ближе к гиперксерофитам, максимальная потенциальная величина фотосинтеза у него составляет 31—34 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, наблюдаемая — 26, 27 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$, в то время как у *терескена* — соответственно 50 и 40 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$ (Захарьянц и др., 1971б).

Меньшая структурная адаптация *терескена* к засухе возмещается устойчивостью его фотосинтетического аппарата к дефициту влаги: менее ослабляется интенсивность фотосинтеза, мало снижается количество хлорофилла. Однако в условиях водного стресса (подсушивание растений на корню) интенсивность фотосинтеза по сравнению с гиперксерофитами (*кейреук*) значительно ослабляется (до 80%). Вместе с тем они также обладают высокой репарационной способностью фотосинтетического аппарата (Фазылова, 1981а; Таджиева, 1977; Рахимов и др., 1981).

У обоих видов продуктивность фотосинтеза выше, чем у гиперксерофитов — 336—444 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$ за день, углекислотное насыщение также намного выше — 0,17, а плато светового насыщения (50—60 лк) и верхний предел температурного оптимума (15—35°) фотосинтеза ниже (Захарьянц и др., 1971б).

Содержание хлорофилла, прочно связанного с липопротеиновым комплексом, такое же, как у гиперксерофитов (80—90%).

Критическая температура дыхания как у гиперксерофитов высокая (50—53°) (Захарьянц и др., 1971б).

Изень и *терескен* по степени засухоустойчивости мы отнесли к одной группе — эуксерофитам.

Широко распространены в пустынях и полупустынях Узбекистана полыни из секции *Seriphidium* (*Artemisia turanica*, *A. diffusa*, *A. sogdiana*, *A. ferganensis*). Однако в структурном и функциональном отношении они менее приспособлены к ксеротермическим условиям, чем названные выше виды из группы эуксерофитов. Их высокая жизнеспособность в аридных условиях определяется в основном особенностями сезонной ритмики и специфической морфологического строения вегетативных органов, в меньшей мере адаптация затронула консервативные анатомические и функциональные особенности.

Семена полыни быстро набухают благодаря ослизнению клеток перикарпия. Это определяет прорастание после первых же осенних дождей, благодаря чему проросток хорошо укореняется осенью еще до наступления холодов.

Строение семядолей ксероморфное, изолатерально-палисадное, что позволяет им функционировать длительный период (1,5—2 месяца).

Листья у полыней мелкие, рассеченные, опушенные, но по анатомическим признакам менее ксероморфные, чем у предыдущих

видов: мезофилл тонкостенный, с незначительным числом водонесных клеток, расположенных только вокруг жилок (Алимухамедова, 1972, 1973).

Водный режим у полыней еще более лабильный, чем у эуксерофитов.

Интенсивность транспирации весной достигает до 1704 мг/г·ч, летом сокращается в 7 раз (224—230 мг/г·ч).

Оводненность ассимиляционных побегов весной 76,1—80,6%, летом уменьшается до 35,4—46,0%.

Водоудерживающая способность значительно ниже, чем у представителей рассмотренных выше групп — 40,5—56,8%, водный дефицит самый высокий — до 57—63%. Вынужденный период летнего полупокоя, когда ассимиляционные процессы сведены до минимума, указывает на несбалансированность их водного режима.

Максимальная жароустойчивость 52—56°.

Фотосинтетическая деятельность у полыней в мезотермический период года активная, потенциальный фотосинтез достигает 44—55 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$. Дневное усвоение углекислоты значительное (до 400 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2$). Однако фотосинтез, как и водный режим, неустойчив, резко изменяется с изменением внешних условий. Приспособленность фотосинтеза к высоким температурам и освещенности ограничена: световое насыщение в диапазоне 40—60 тыс. лк, а температурная зона оптимума находится в пределах 12—35°. Критическая температура дыхания 47—50°, что несколько ниже, чем у всех описанных выше растений (Захарьянц и др., 1971б).

Реакция фотосинтетического аппарата на дефицит влаги у полыней выражена сильно — ослабление интенсивности фотосинтеза достигает 50% (Фазылова, 1981а). Прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса в активный период вегетации — 36—48% (Захарьянц и др., 1971б). Корневая система неглубокая — до 2 м.

Сохранение водного запаса в летний период осуществляется благодаря резкому сокращению транспирации при нарастании осмотических показателей, а также уменьшению испаряющей поверхности путем сбрасывания листьев (70—100% листьев опадает).

В связи с характерной особенностью полыней аридной зоны — снижением функциональной и биологической активности в ксеротермический период, т. е. «убеганием» от неблагоприятных условий, — мы их называем тероиремоксерофитами, т. е. летнепокояющимися ксерофитами (хотя летний покой относителен).

Оригинальными ксерофитами являются растения, имеющие чрезвычайно глубокую, до 20—30 м корневую систему, проникающую в горизонты с постоянным увлажнением, т. е. фреатофиты. Наиболее распространенный в аридной зоне представитель фреатофитов — янтак ложный. Это растение вегетирует с весны до

поздней осени, сохраняя высокую жизнедеятельность в течение всего летнего периода. Максимальная интенсивность транспирации — 1267 мг/г·ч, а нижний предел скорости транспирации — 414 мг/г·ч. В летний период транспирация возрастает, что не свойственно представителям других групп ксерофитов. Оводненность ассимиляционных побегов в течение вегетации снижается незначительно — от 78,7% весной до 61,3 осенью, дневной диапазон также небольшой — 2—6%. Осмотическое давление не более 23 атм. Водный дефицит невелик — 14%.

Как видно, янтак — растение с относительно стабильным водным режимом, но в отличие от гиперксерофитов устойчивости показателей транспирации, оводненности и осмотического давления обеспечивается постоянным грунтовым увлажнением.

Интенсивность фотосинтеза у представителей гемиксерофитов более высокая, чем у названных выше групп. По данным И. М. Захарьянца и др. (1971б), под Ташкентом у *Alhagi sparsifolia* интенсивность фотосинтеза 57 мг CO_2 на $\text{дм}^2 \cdot \text{ч}$.

Таким образом, представители типа ксерофитов неравноценны по приспособительным особенностям, определяющим их устойчивость в аридных условиях.

Поскольку в адырной зоне в условиях богарной культуры оказались жизнеспособны и некоторые представители типа мезофитов, остановимся на их приспособительных особенностях. Это растения более влажных местобитаний высоких адыров и нижнего горного пояса — *Onobrychis chorassanica* (эспарцет хорасанский), *Crambe amabilis* (катран приятный) и степной злак *Agropyron cristatum* (пырей ширококолосый или житняк гребенчатый).

У представителей рода *Onobrychis* семена покрыты многослойной спермодермой, защищающей их от высыхания. Тип строения листьев мезоморфный дорсивентральный. Большое количество устьиц и развитая сеть жилок обеспечивают интенсивную транспирацию, которая несколько сокращается за счет густого опушения листьев (Ахадова, 1975).

У житняка приспособительное значение имеет интравагинальное ветвление, при котором молодые побеги защищены от внешних воздействий влагалищем кроющего листа.

С наступлением лета у житняка резко сокращается интенсивность транспирации, возрастают водоудерживающая способность (Юсумбаев, 1979) и осмотическое давление (от 5 атм весной до 19 летом).

В водном режиме эспарцета и катрана не отмечено приспособительных особенностей для экономного расхода воды. В связи с этим определяющее значение для их выживания приобретает способность изменять вегетационные циклы. У катрана приятно сокращается длительность вегетационного периода, одновременно ускоряется прохождение генеративных фаз. В культуре на Самаркандских адырах он вегетирует с апреля по июль, т. е. до наступления летней засухи.

У эспарцета хорасанского и житняка также цикл генеративных фаз завершается в начале лета, но после летнего покоя вегетация осенью возобновляется и ассимилирующие органы сохраняются всю зиму. В условиях адыра это зимнезеленые растения с летним покоем.

Как видно из изложенного выше, приспособления к обитанию в аридных условиях у ксеромезофитов в основном затронули такой подвижный признак, как ритм сезонного развития, что характерно для первой стадии ксерофилизации мезофитов в условиях аридной зоны.

В связи с разнообразием адаптационных признаков у разных видов растений (отсутствие интегрального показателя засухоустойчивости) нельзя ориентироваться на какой-либо один из них, следует учитывать их комплекс, отраженный в характеристике каждой экологической группы (табл. 7). Мы полагаем, что характеристика экологических групп поможет при подборе и районировании вводимых в культуру кормовых растений.

Глава VI. ОСНОВНЫЕ АГРОТЕХНИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ И ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСКУССТВЕННЫХ КОРМОВЫХ УГОДИЙ

Введение в культуру дикорастущих кормовых растений требует применения комплекса агротехнических приемов их возделывания. Поскольку единственным источником влаги являются атмосферные осадки, техника возделывания растений должна быть направлена прежде всего на накопление влаги в почве и ее рациональное использование. В этом отношении в Средней Азии, в частности, в Узбекистане накоплен большой опыт (Бурятия и др., 1956; Чалбаш, 1958; Нечаева, Приходько, 1966; Алимов, 1967, 1973, 1978; Головченко, Расулов, 1967; Шамсутдинов, 1968, 1973, 1975; Головченко, 1971; Камилов, 1972; Момотов, 1973а; Хасанов и др., 1974, 1977; Саидов и др., 1975, 1980; Урманалиев, 1977; Хасанов, Верник, 1979; Темирбаев и др., 1979; Мухамедов, 1979, 1981; и др.).

Следует отметить, что результативность (создание высокопродуктивного травостоя) сеяных кормовых угодий в аридной зоне зависит от ряда взаимосвязанных факторов, основными из которых являются правильный выбор земельных участков и размещение посевов, подбор перспективных кормовых растений в соответствии с почвенно-климатическими условиями и т. д. В частности, изень очень перспективен на сероземах предгорной полупустыни, но малоэффективен на серо-бурых почвах гонимой пустыни, полынь раскидистая наоборот. В связи с этим каждый природный комплекс (типы почв и растительности, климат, рельеф и т. д.) требует индивидуальных фитомелиоративных мероприятий.

Выбор участка и ассортимента кормовых растений. Выбор массивов для фитомелиорации пастбищ производится по согласованию с руководителями хозяйств, на территории которых проектируется работа. В первую очередь используются малопродуктивные пастбища, а также участки в местах зимовок и окотных стад с целью создания высокопитательных зеленых кормов в этот период.

Малопродуктивными называются как природно бедные по флористическому составу пастбища, например биюргуновые, татровые, тасбиюргуновые в пустынной зоне и разреженные южные

ые, эфемерово-полынные, ранговые, эфемерово-солянковые в полупустыне, так и деградированные в результате нерационального использования. Большие массивы деградированных пастбищ и залежных земель имеются в адырной зоне. Для фитомелиорации следует выделять массивы с рельефом, обеспечивающим возможность нормальной работы механизмов. При этом необходимо стремиться как можно меньше нарушать природную среду, сохраняя типичные естественных пастбищ, которые не нуждаются в фитомелиорации, например полынные, эфемерово-полынные, полынно-солянковые, считающиеся золотым фондом пустынных и полупустынных пастбищ. И только там, где естественная растительность уничтожена в результате нерационального использования, можно рекомендовать методы коренной фитомелиорации.

При подборе фитомелиорантов необходимо учитывать биологические особенности кормовых растений, их требования к почвенно-климатическим условиям. В частности, на типичных и залежных сероземах северной и восточной группы адыров Ферганской долины целесообразны посевы серого подвита изеня, кейреука, терескена, черного саксаула, полыней ферганской и согдийской, эспарцета хорасанского, катрана приятного, житняка гребенчатого, мятлика луковичного, из однолетников — вайды пустынной, видов костров (*Bromus oxyodon*, *B. macrostachys*, *B. scoparius*) в различных сочетаниях. Посевы черного саксаула рекомендуется проводить полосным способом в 3—5 рядков вокруг засоленных, терескеновых, кейреучниковых, полынных и других сеяных пастбищ.

На более засушливых и щебнистых Чуст-Папских адырах перспективны изень серый, терескен, кейреук и вайда.

Деградированные эфемеровые пастбища Келесских чучей, где активизирующие виды растений почти отсутствуют, следует восстанавливать путем подсева изеня, кейреука, чогона, терескена, полыней раскидистой и туранской (Хасанов и др., 1970, 1974, 1977; Саидов и др., 1975, 1980; Усманиев, 1977; Хасанов, Верник, 1979; Темирбаев и др., 1979).

В предгорной полупустыне и на подгорных равнинах юга республики для создания долгодетных осенне-зимних и летних пастбищ, а также пастбищно-защитных полос наряду с черным саксаулом рекомендуются изень, терескен, кейреук, чогон, черкез, тамариска, полыни и др. При этом полыни, изень и терескен можно высевать почти на всех разновидностях сероземов пустынной и полупустынной зоны, за исключением сильно засоленных почв. Черный саксаул хорошо растет на суглинистых сероземах, на тапальных почвах, черкез и кандым на песчаных и супесчаных субаридных (Сергеева, 1954; Гаевская, Шамсутдинов, 1961; Шамсутдинов, 1963, 1975; Николаев, Шамсутдинов, 1981).

В экстрааридных условиях Кызылкума и Устюрта, где почвенный покров представлен в основном гипсоносными серо-бу-

рыми почвами и количество выпадающих осадков не превышает 100—120 мм, наиболее устойчивыми оказались черный саксаул, боялыш и кейреук, пригодны также терескен, полынь, чогоп и некоторые другие виды, которые дают хороший эффект на песчаных и супесчаных серо-бурых почвах при посеве по обычной полосной пахоте, а на солонцеватых и суглинистых разностях серо-бурых почв — по глубокой отвальной пахоте (до 35 см) и по песконакопительным и влагонакопительным бороздам (Алимов, 1967, 1973; Момотов, 1973а; Момотов и др., 1977; Алланизов, Таджимуратов, 1977, 1981).

Кроме того, в гипсовой пустыне необходимо создавать ветрозащитные полосы вокруг зимовочных загонов из черного саксаула в два ряда по полосной пахоте шириной 3 м.

Обработка почвы. Установлено, что в пустынных и полупустынных условиях подсевы семян кормовых растений в естественную растительность не дают положительных результатов из-за высокой конкурентной способности растений природных растительных сообществ (Бурыгин и др., 1956; Нечаева и др., 1959; Синниковский, 1961; Гаевская, Шамсутдинов, 1961; Алимжанов, 1967; Головченко, Расулов, 1967; Шамсутдинов, Чалбаш, 1969; Камбаров, 1972; Шамсутдинов, 1975; и др.). Хорошее укоренение проростков и их выживаемость возможны только при высевах по пахоте, которая способствует впитыванию и сохранению влаги в почве, улучшает ее водно-физические свойства и воздушный режим. Вспашку почвы для закладки пастбищно-сенокосных угодий в предгорной полупустыне и подгорных равнинах следует проводить весной и оставлять как пар для накопления влаги. Осенью в октябре—ноябре, необходима повторная вспашка отвальным плугом на глубину 25—30 см, что способствует уничтожению сорняков, сохранению влаги, лучшему росту и развитию пастбищных растений. Предпосевная осенняя обработка почвы после пахоты включает боронование в 1—2 следа бороной зиг-заг в зависимости от рельефа местности. Перед посевом по необходимости проводится боронование, что обеспечивает равномерный ход сеялки, одинаковую заделку семян и сохраняет прямолинейность рядков (Головченко, Расулов, 1967; Саидов и др., 1975, 1980; Усманалиев, 1977; Хасанов и др., 1977).

В Кызылкуме для фитомелиорации эфемеровых и эфемеро-солянковых полынных на супесчаных и песчаных серо-бурых почвах целесообразно создание полос из черного саксаула, кейреука, чогона. Предпосевная обработка сводится к тракторной пахоте на глубину 20—22 см с последующим боронованием для выравнивания поверхности и уборке выкорчеванных кустарничков. Обычно на таких почвах не образуется корка, легкий механический состав обеспечивает хорошее впитывание влаги.

Ширина фитомелиоративных полос 3—5 м, междоузья между полосами на массивах изреженных пастбищ в 5 раз шире полосы.

на обычных полынно-эфемеровых пастбищах — в 10 раз. Длина полос определяется рельефом и обычно составляет 1—2 км.

На суглинистых гипсоносных серо-бурых почвах Кызылкума и Устюрта рекомендуется глубокая пахота (30—35 см) с оборотом пласта, что препятствует образованию корки, рыхлая поверхность хорошо впитывает атмосферные осадки, растения дают нормальные всходы, сеянцы лучше сохраняются.

На такырах, а также сильно уплотненных с поверхности солонцеватых серо-бурых почвах рекомендуется создание влагонакопительных борозд, так как в силу слабой водопроницаемости почвы влага скапливается на поверхности и стекает по уклону рельефа.

Влагонакопительные борозды нарезают одноотвальным плужным плугом ППН—40 или ППН—50, располагая их перпендикулярно уклону рельефа, открытой стороной против стока так, чтобы вода, стекающая по плотной поверхности почвы, свободно скапливалась в борозду.

Нарезка борозд осуществляется осенью, в расчете на влагозарядку за счет скопления в них снега, или ранней весной по влажной почве. Расстояние между бороздами — не менее 10—15 м с тем, чтобы сток осадков с промежутков обеспечил достаточную влагозарядку. За счет стока весенних дождей вод почва в бороздах увлажняется на глубину 100—120 см.

При нарезке плантажным плугом борозды достигают глубины 35—40 см, их ширина на уровне поверхности почвы — 60—70 см, в отвальной части — до 120 см.

Метод создания влагонакопительных борозд при фитомелиорации пастбищ наиболее перспективен на Устюрте, где широко распространены глинистые почвы, такыры с изреженным покрытием биюргуна.

В Кызылкуме участки гипсовой пустыни расположены среди крупных песчаных массивов, отсюда с ветровым потоком песок поступает на равнины гипсовой пустыни, где распределяется более или менее равномерно, образуя холмики-косы вблизи кустарников или накапливается в виде мелкобугристых песков. Наличие песка у растений может служить основанием для создания песконакопительных борозд.

Песконакопительные борозды нарезают так же, как и влагонакопительные, плантажным плугом ППН—40, ориентируя их перпендикулярно направлению господствующих ветров. Если местность имеет уклон, то во избежание долевого стока атмосферных осадков борозды необходимо ориентировать перпендикулярно уклону рельефа. В зависимости от интенсивности ветропесчаного потока борозды можно располагать через 5, 10, 15 м. Борозды, ориентированные в сторону ветра, быстрее наполняются песком и в течение летнего сезона могут быть заполнены до краев. Борозды обратного хода плуга заполняются медленнее, так как замедления и снижение скорости ветра происходит у отвала, где

начинается оседание песка, который уже потом, переметываясь через отвал, попадает в борозду. Песконакопительные борозды следует нарезать весной, в марте-апреле, в расчете на более интенсивное заполнение их песком в летний период.

Сроки сева. Важнейший фактор, определяющий сроки сева в аридной зоне, — распределение атмосферных осадков по сезонам и, как следствие, — влагообеспеченность верхних горизонтов почвы. Поскольку осадки в пустынной и полупустынной зонах выпадают в осенне-зимне-весенний период, оптимальными являются позднеосенний и подзимний (октябрь—декабрь) сроки посева. При этом семена проходят естественную стратификацию и прорастают при наступлении устойчивых положительных температур и оптимальной влажности почвы. Это обуславливает хорошее выживание всходов и благоприятные условия для дальнейшего роста и развития растений. При достаточном снежном покрове и прохладной затяжной весне посевы изеня, терескена, кейреука, чогона, боялыша, полыни и других засухоустойчивых кормовых растений в полупустынной зоне можно проводить и в зимне-ранневесенний период (в феврале — начале марта).

Техника сева. Посев изеня и других мелкосемянных растений на сероземах целесообразно проводить универсальной зерновой сеялкой типа СЗТ-3,6 или СУ-24 и СОН-2,4, которые позволяют регулировать густоту высева семян и значительно сокращать их расход на единицу площади; при необходимости с семенами можно вносить органические удобрения. Как показали опыты С. Г. Головченко и М. Р. Расулова (1967), при полном отяжелении заслонок сеялководов сеялки примесь органических удобрений к семенам может достигать 100 кг/га. Лучшие органические примеси — перегной или размельченный и просеянный через сито овечий навоз.

Специализированные сеялки для посева крылатых (чогон, саксаул, кейреук и др.) и сильноопушенных (терескен) семян отсутствуют, их можно высевать вразброс по фону гребнистой вспашки с последующим боронованием в 2 следа. В рядковых посевах изеня, кейреука, терескена, полыни, эспарцета хорасанского, чогона, катрана и житняка ширина междурядий должна составлять при создании пастбищных угодий 40—50 см, сенокосных и семеновников — 60—70, при высеве черного саксаула — 150—200. На такырах, такырных, а также солонцеватых сильно уплотненных гипсоносных серо-бурых почвах посев проводится сеялками СЗТ-3, СЗТ-3,6 и только при их отсутствии вручную разбросом семян с автомашины или тракторного прицепа под борону. Для посева оплодотворяющих и песконакопительных борозд можно применять посевное приспособление из металлической трубы, перпендикулярный конец которой укрепляется на борт прицепа, на нем устанавливается воронка для засыпания семян. На нижнем конце с помощью шарнира укрепляется сошник, он производит углубление в почве на уровне нижнего конца трубы, из которой семена попадают

вают в почву. Боронкой, прикрепленной в конце сошника, высевные семена заделываются в почву.

Нормы высева и заделки семян. Лучшие нормы высева семян в условиях адырной зоны и на подгорных равнинах у изеня — 3—4 кг/га, для пастбищных целей — 3,5—4,5; у терскена — соответственно 5 и 6; у кейреука и черного саксаула — 10 и 15; эспарцета хорасанского — 25 и 30; янтака ложного — 8 и 12; катрана приятного и житняка — 8 и 10; видов пыльной — 1,0 и 1,2. Данные приведены из расчета 100% хозяйственной годности семян. Однако после сбора ворох семян дикорастущих растений предварительно не очищается и содержит не более 50% чистых семян, поэтому нормы высева следует соответственно увеличивать.

В гипсовой пустыне в связи с недостаточным увлажнением, а также неблагоприятными водно-физическими свойствами почв не все семена дают полноценные всходы. Поэтому приходится допускать нормы, полученные в результате полевых опытов. Для гипсовой пустыни мы рекомендуем следующие нормы: саксаул — 16 кг/га, чогон — 33, кейреук — 21, полынь — 4,5, терскен — 20, изень — 13. В песконакопительных и влагонакопительных бороздах норма высева рассчитывается на длину борозды. На 2 км борозды принимается норма, соответствующая одному гектару полосных посевов.

Семена необходимо заделывать на глубину 0,5—1 см, что повышает их грунтовую всхожесть и способствует лучшему укоренению проростков. Исключение составляют семена янтака ложного, эспарцета хорасанского и катрана приятного, у которых допускается заделка семян на глубину 1,5—2 см.

Создание агрофитоценозов из представителей различных жизненных форм. Многолетними исследованиями в пустынной и полупустынной зонах выявлена возможность создания наряду с чистыми посевами изеня, кейреука, терскена, саксаула и других кустарников растений смешанных двух-, трех-, четырех- и пятикомпонентных пастбищных агрофитоценозов из представителей различных жизненных форм: кустарников, полукустарников, полукустарничков, многолетних и однолетних трав, пригодных для круглогодичного использования (Алимжанов, 1967, 1973; Саидов и др., 1972, 1980; Шамсутдинов, 1975; Маркова, 1977; Хасанов, Верник, 1979 и др.).

При подборе компонентов необходимо учитывать их биоэкологические и хозяйственные особенности, строение и глубину проникновения корневой системы. Так, например, у саксаула черного корни проникают в почву до 10 м и более, у изеня, терскена и кейреука — до 5—6 м, у полыней, катрана приятного, эспарцета хорасанского — на 1,5—2 м, у эфемеров — всего на 20—60 см. При создании агрофитоценозов следует подбирать виды, корни которых располагаются в разных горизонтах почвы.

Варианты смешанных посевов могут быть различными. Для пастбищно-сенокосных целей растения можно высевать рядковым способом с междурядьями 60 или 70 см, чередуя рядки изюна с терескеном, изюна с кейреуком или трех и более компонентов. На таких агрофитоценозах в весенний и раннелетний сезоны животные будут охотно поедать сочные листья и побеги терескена, в летне-осенний период — изюна и кейреука. Посевы изюна, терескена и кейреука рекомендуется обрамлять несколькими рядами черного саксаула (3—5 рядов с междурядьями 2—2,5 м).

Сплошной посев саксаула на больших площадях в адырной зоне не рекомендуется. На участках, где зарастание посевов фермерами происходит медленно, для обогащения ассортимента кормовых растений сочными весенними травами со второго или третьего года вегетации в зависимости от почвенно-климатических условий в междурядья изюна, терескена, кейреука, саксаула целесообразно подсеивать вайду Буассье, костер кровельный (таракбош), костер крупноколосковый (каттабош), костер Дантона (ялырбош), мятлик луковичный (конгурбош) и однолетние бобовые (люцерна зубчатая, Мейера, округлая, пажитник крупноцветковый, астрагал тонкостебельный). Эти растения не только увеличивают урожайность кормовой массы, но создают структуру и обогащают почву фиксированным азотом. Подсев семян мелкотравья в междурядья следует проводить в октябре-ноябре, после культивации или боронования междурядий. За счет внесения кормов из эфемеретума продуктивность двухкомпонентного агрофитоценоза повышается на 2—4 ц/га.

Уход за посевами. Площади под посевами засухоустойчивых кормовых растений и пастбищно-защитных полос в предгорной и подгорной полупустыне при получении нормальных всходов необходимо исключить из хозяйственного оборота до конца второго года вегетации, в песчаной и гипсовой пустыне — до конца третьего года, обеспечить их охрану от вытаптывания и поедания животными, а также от пожаров.

Посевы в богарных условиях, особенно на залежах, с первого же года вегетации зарастают сорняками, что затрудняет нормальный рост и развитие проростков кормовых растений. Поэтому необходимо проводить в первый-второй годы вегетации культивацию междурядий в мае, а в последующие годы — через каждые 4—5 лет в марте-апреле с целью рыхления почвы, уничтожения сорных видов и уменьшения загущения за счет естественного возобновления.

Эксплуатация сеяных пастбищ. Использование изюна, терескеновых, кейреучниковых, полынных и других пастбищно-сенокосных угодий в адырной зоне и на подгорных равнинах, как отмечено выше, рекомендуется с конца второго года вегетации, в пустынной зоне — с четвертого. На пастбищезащитных полосах из черного саксаула выпас скота разрешается с третьего — чет

второго года вегетации, когда не менее 75—85% растений достигнет 1,5 м высоты.

Сеяные пастбища из кустарников (черный саксаул, боялыш), полукустарничков (терескен, чогон), полукустарничков (изень, кейреук, полыни) в зависимости от состава кормовых растений рекомендуется использовать для выпаса в два срока — весной и ранне-зимние месяцы или в один сезон — летом. Выпас скота на посевах мягкостебельчатых кормовых растений (эспарцет хорганский, катран приятный, житняк гребенчатый) также желателен со второго года вегетации, в фазе начала цветения (апрель-май) и в зимний период. Укос целесообразно проводить сенокосной косилкой в фазе цветения растений.

Уборка семян мелкоплодных растений (изень, катран, янтак) производится комбайном СК-4 или «Нива» в сроки полного созревания семян: изень — в конце октября или в ноябре в течение одной недели, так как его семена быстро осыпаются. Сразу после уборки семена рассыпают для просушки на открытой площадке слоем 10—12 см и периодически перемешивают до тех пор, пока содержание влаги в них не уменьшится до 10—12%. Семена катрана приятного убирают в конце июня — начале июля, янтака — в сентябре — октябре зерноуборочными комбайнами.

Семена черного саксаула, кейреука, чогона, терескена, боялыша и других растений с большекрылыми плодами в связи с отсутствием специальных уборочных машин собирают вручную.

Эффективность создания искусственных пастбищ. Экономическая эффективность улучшения и обогащения пустынных и полупустынных пастбищ путем создания многолетних высокоурожайных пастбищно-сенокосных угодий доказана многими исследованиями (Яриш и др., 1951; Бурьгин и др., 1956; Алимжанов, 1967; Голубенко, Расулов, 1967; Момотов, 1973а; Хасанов и др., 1977; Яриш, 1980; Мухаммедов, 1979; и др.).

Установлено, что количество и качество получаемой продукции при выпасе скота на сеяных пастбищах значительно выше, чем на естественных угодьях. По предварительным данным, создание одного гектара сеяных богарных пастбищно-сенокосных угодий в пустынной зоне обходится хозяйствам 50—60 руб. Однако эти затраты полностью окупаются на 2—3-й год. Причем угодья можно эксплуатировать без пересева в течение 12—15 лет и более.

Основные расходы составляют: закупка семян, вспашка, планировка и посев. Учитывается труд трактористов, сеяльщиков, рабочих на топливно-смазочные материалы, а также дотации на технику. Например, для засева 1 га изневого пастбища требуется 1 кг семян. Государственная цена 1 кг 6 руб. 60 коп. Следовательно, стоимость посевного материала 32—40 руб., затраты на прочие расходы — 9—15 руб. Если хозяйства будут использовать для посева собственные семена, выращенные для этих целей на семенниках, как это делается в общенациональном хозяйстве

им. Ахунбабаева Калининского района Ташкентской области, расходы снизятся почти наполовину. Поэтому для широкого и быстрого внедрения богарного кормопроизводства в колхозах и совхозах республики целесообразно создавать на условиях поливных, местами на вновь орошаемых землях семенные питомники перспективных кормовых растений (изеня, терескена, кейреука, полыни, житняка и др.).

Производительность сеяных долголетних богарных пастбищ в пустынной зоне в 2—3 раза превышает урожайность естественных угодий, в полупустынной — в 5—6 раз. Экономический эффект на 100 га искусственных пастбищ составляет 4995 руб. в год.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов А., Алексеева Л. Н. Зависимость дыхания пустынных растений от водоснабженности тканей. — В сб.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 127—139.
- Абдубакиев Ш. М., Гранитов И. И., Касименко М. П. Кормовая характеристика наиболее распространенных дикорастущих растений Узбекской ССР. Ташкент; Самарканд: Госиздат, 1934, 95 с.
- Абдулов К. Среднеазиатские виды саксаула. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент: Фан, 1968, 29 с.
- Аджигитова Н. И. Галофильная растительность — Halophyta — В кн.: Растительный покров Узбекистана. Ташкент: Фан, 1973, т. 2, с. 211—302.
- Алианиязов А., Тажимуратов П. Эколого-биологические особенности некоторых видов кормовых растений в культуре в различных почвенных условиях Устюрта. — В сб.: Флора и растительность Северо-Западного Устюрта и пути улучшения пастбищ. Ташкент: Фан, 1977, с. 77—101.
- Алиев Идров В. Я. Клетка, макромолекулы и температура. Л., Наука, 1975, 330 с.
- Алиев Идровский Е. С. К изучению эмбриологии черного саксаула *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin. — Узб. биол. журн., 1974, № 4, с. 32—36.
- Алексеева Л. Н. Углеводный обмен у некоторых кустарников и полукустарников, произрастающих в различных эколого-фитоценологических условиях Юго-Западных Кызылкумов. — Узб. биол. журн., 1962, № 6, с. 13—19.
- Алексеева Л. Н. К вопросу об особенностях углеводного обмена у некоторых эдификаторов Юго-Западных Кызылкумов. — Узб. биол. журн., 1964, № 2, с. 10—14.
- Алексеева Л. Н. Об интенсивности дыхания некоторых пустынных растений. — В сб.: Вопросы рационального использования и улучшения пустынных пастбищ. Ташкент: Наука, 1965, с. 219—222.
- Алексеева Л. Н. Дыхание растений Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент: Фан, 1968, 34 с.
- Алексеева Л. Н. Последствие высокой температуры на дыхательную способность пустынных растений. — Тез. докл. Всесоюзной научной конференции по комплексному изучению и освоению пустынных территорий СССР, секция 3 «Растительность и пастбища пустынь». Ашхабад: Ылим, 1976, с. 52—53.
- Алексеева Л. Н. Дыхание. — В кн.: Продуктивность растительности аридной зоны Азии (итоги советских исследований по международной биологической программе, 1965—1974 гг.), в разделе «Кызылкумская пустынная станция». Л.: Наука, 1977, с. 78—80.
- Алексеева Л. Н. Дыхательная способность корней *Ceratoides evermanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikon. при разном режиме влажности почвы. — Узб. биол. журн., 1978, № 5, с. 58—59.
- Алексеева Л. Н. Влияние последствие высокой температуры на дыхательную способность пустынных растений. — В сб.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981, с. 80—89.
- Алексеева Л. Н., Захарьянц И. Л., Фазылова С. Ф. Фотосинтез и

дыхание растений Кызылкумов в зависимости от фактора влажности. Тез. докл. VI Делегатского съезда Всесоюзного бот. общества. Л.: Наука, 1978, с. 276.

- Алимжанов А. Г. Опыт улучшения пастбищ Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1967, 24 с.
- Алимжанов А. Г. Эколого-биологическая характеристика важнейших кормовых растений в культуре. — В кн.: Теоретические основы и методы фитомелиорации пустынных пастбищ Юго-Западного Кызылкума. Ташкент: Фан, 1973, с. 60—74.
- Алимжанов А. Г. Искусственные экосистемы в посевах по полосной пашне. — В кн.: Искусственные экосистемы пастбищного назначения в Юго-Западном Кызылкуме. Ташкент: Фан, 1978, с. 75—107.
- Алимухамедова С. Морфолого-анатомические особенности полыней туранской и раскидистой в различных экологических условиях. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1972, 21 с.
- Алимухамедова С. Партикуляция полыни туранской и раскидистой. — В сб.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент: Фан, 1973, с. 22—30.
- Алимухамедова С. Влияние экологических условий на партикуляцию видов полыней. — В сб.: Биологические и морфологические особенности полных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1976, с. 36—43.
- Аллапзарова У., Бутков А. Я., Набиев М. М. Растительность пустынных низкорослых растений *Oreogypsophyta*. — В кн.: Растительный покров Узбекистана, т. 3. Ташкент: Фан, 1976, с. 227—272.
- Амелин И. С. Об улучшении естественных пастбищ пустынь Средней Азии. Бюллетень ВНИИК, 1941, № 4, с. 49—64.
- Амелин И. С. Пастбищеобороты в каракулеводстве Средней Азии. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1944, 198 с.
- Амирханов Н. А. Катран (*Crambe* (Tournef.) L.) в Узбекистане. Автореф. дис... докт. биол. наук. Ташкент, 1974, 41 с.
- Арипова Н. О цветении долины туранской и раскидистой. — Узб. биол. журн., 1966, № 2, с. 43—44.
- Арифханова М. М. Растительность Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1967, с. 295.
- Арциховский В. М. Рост саксаула и анатомическое строение его стебля. Тр. по прикл. бот. ген., ссл., т. 19, № 4. Л., 1928, с. 287—358.
- Асамов Д. К. Обмен фитина и некоторых других фосфорных соединений в процессе созревания семян хлопчатника. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент: Узгипрозем, 1972, с. 30.
- Атаев Б. Янтак — полноценный корм. — Сельское хозяйство Туркменской Республики, № 1, 1963, с. 31—33.
- Ахадова М. К. Морфолого-анатомические особенности некоторых видов рода *Onobrichis* (Tournef.) Adans. в различных экологических условиях Узбекистана. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент: Фан, 1975, 22 с.
- Багаева Л. М. К биологии прорастания семян изюна. — В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент: Фан, 1965, с. 145—149.
- Багаева Л. М. Водный режим разноопушенных форм изюна в условиях культуры. — В кн.: Материалы по физиологии и экологии растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966, с. 49—58.
- Багаева Л. М. Водный режим некоторых форм изюна в различных экологических условиях. Автореф. дис... канд. биол. наук, Ташкент, 1970, 25 с.
- Балабан Г. И., Строкова Е. С. Янтак. — Социалистическая наука и техника. Ташкент: изд-во Комитета наук УзССР, № 3, 1935, с. 60—75.
- Балаян Г. А. Прутник простертый и его культура в Киргизии. Фрунзе: Киргизстан, 1972, 262 с.
- Балаян Г. А. Культурные пастбища для овец. М.: Колос, 1980, с. 63—70.
- Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: изд. МГУ, 1964, с. 328.
- Бахиев А., Бутков К. И., Таджитдинов М. Т. Динамика растительных сообществ юга Приаралья в связи с изменением гидрорежима Аральского бассейна. Ташкент: Фан, 1977, с. 125.

- Бегучев П. П., Материалы к изучению ареала иезня — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — В кн.: Иезень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 6—10.
- Бегучев П. П., Леонтьев А. П. Прутьяк (зултурган) — ценная кормовая культура в Калмыкии. Элиста: Элиста, 1960, с. 40.
- Бедарев С. А. Динамика урожайности и химизм пастбищной растительности пустыни Сары-Ишик-Отрау. — Труды Ин-та ботаники АН КазССР, 1959, т. 6, с. 74—99.
- Бедарев С. А. Транспирация и расход воды растительностью аридной зоны Казахстана. — Труды КазНИГМП, 1968, ч. I, вып. 30, 275 с.
- Бедарев С. А. Эколого-физиологическая характеристика. — В кн.: Биокмплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969, с. 299—300.
- Бикмухамедов Э. Л. К улучшению малопродуктивных пастбищ и сенокосов в сухостепной зоне. — В кн.: Улучшение и рациональное использование степных пастбищ Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1977, с. 86—96.
- Болозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М.: Советская наука, 1951, с. 388.
- Боспалова З. Г. К биологии полукустарничков — эдификаторов фитоценозов Ногайских степей и сухих степей Центрального Казахстана. — Бот. ж., 1960, т. 45, № 10, с. 1462—1475.
- Боспалова З. Г. О цветении терескена *Eurotia ceratoides* (L.) C. A. M., сведы *Suzeda physophora* Pall. и петросимонии *Petrosimonia brachyphylla* (Bge) Hiji. — Бот. ж., 1964, т. 49, № 12, с. 1800—1804.
- Бобровская Н. И. Краткая характеристика водного режима некоторых растений центрально-казахстанского мелкосопочника. — Бот. ж., 1968, т. 53, № 10, с. 1400—1407.
- Бобровская Н. И. О водном балансе древесных и кустарниковых видов песчаной пустыни Каракум. — Бот. ж., 1971, т. 56, № 3, с. 361—368.
- Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников Юго-Восточных Каракумов. Автореф. дис... канд. биол. наук. Л.: ВИР, 1972, с. 16.
- Бондаренко О. Н. Растительность Наманганской области и ее хозяйственное значение. Автореф. дис... канд. биол. наук, 1956, Ташкент: САГУ 16 с.
- Борисова М. М. Побегообразование и ритм сезонного развития северо-степных растений. Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1954, 15 с.
- Бочанцев В. П. Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Bge. — Бот. ж., 1944, т. 29, № 1, с. 36—48.
- Бочанцев В. П. Обзор рода *Halothamnus* Taub. et Spach (*Chenopodiaceae*). — «Новости систематики высших растений», т. 18. Л.: Наука, 1981, с. 146—176.
- Бритиков Е. А. К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. — Труды Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1954, т. 8, вып. 2, с. 3—58.
- Бурятин В. А., Закиров К. З., Запрометова Н. С., Пауэнер Л. Е. Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кызылкума. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1956, с. 232.
- Бурятин В. А., Запрометова Н. С. О водном режиме некоторых растений пизкогорий Нуратау. — В сб. Материалы по растительности пустынь и низкогорий Средней Азии. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1959, с. 6—49.
- Бурятин В. А., Запрометова Н. С., Маркова Л. Е. Характер роста и развития зимневегетирующих растений. — В кн.: Биология и экология растений аридной зоны. Ташкент: Фан, 1969, с. 3—26.
- Бурятин В. А., Давлетшина М. Н. Некоторые особенности вегетационно-размножения янтака. — Научные труды ТашСХИ, вып. 43, Ташкент: Изд. 1975, с. 8—15.
- Бурятин В. А., Давлетшина М. Н. Некоторые биологические особенности семян *Alhagi Tourn ex Adans.* — Проблемы освоения пустынь, 1976, т. № 6, с. 48—52.
- Бурятин В. А., Давлетшина М. Н. Об изменчивости листьев верблюжьей

- колючки (*Alhagi pseudalhagi* (Bieb) Desv.) — Бот. ж., 1976, т. 61, № 12, с. 1615—1616.
- Бутков А. Я. К изучению биологии цветения и плодоношения полыней — Узб. биол. журн., 1962, № 6, с. 38—42.
- Бутник А. А. Некоторые особенности роста и формирования структуры основных органов *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Сообщ. 1. К морфогенезу ионизации в культуре. — Узб. биол. ж., 1966, № 2, с. 39—43.
- Бутник А. А. Об адаптивных признаках листьев маревых. — В кн.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, вып. 2, 1977, с. 4—15.
- Бутник А. А. Типы развития проростков маревых (*Chenopodiaceae* Vent.) — Бот. ж., 1979, т. 64, № 6, с. 834—842.
- Бутник А. А. Карпология характеристика представителей сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. ж., 1981, т. 66, № 10, с. 1433—1443.
- Бутник А. А., Саидов Д. К. Структурные особенности форм ионизации в культуре. — В кн.: Ионизация — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 68—94.
- Быков Б. А., Бедаев С. А. О рациональном использовании и улучшении пастбищ Северного Приаралья. — В кн.: Биоэкологические основы использования и улучшения пастбищ Северного Приаралья. Алма-Ата: Наука, 1968, с. 127—132.
- Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений жарких и жарких пустынь Средней Азии. — Ученые записки ЛГУ, сер. биол. наук, 1940, № 62: вып. 14, с. 48—158.
- Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Алма-Ата: изд. АН ТуркмССР, 1954, 182 с.
- Василевская В. К. Особенности строения афилльных ксерофитов (*Haloxylo arphyllum* (Minkw.) Pjin). — Изв. АН ТуркмССР, 1955, т. 1, с. 53—60.
- Василевская В. К. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений. — Вестник ЛГУ, сер. бот., 1959, № 3, с. 5—19.
- Василевская В. К. Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана. — В кн.: Биология и экология растений целинных районов Казахстана. М.; Л.: Наука, 1965а, с. 125—134.
- Василевская В. К. Структурные приспособления растений жарких и жарких пустынь Средней Азии и Казахстана. — Проблемы соврем. ботаники. М.; Л.: Наука, 1965б. Т. 2, с. 5—18.
- Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) — Бот. ж., 1981, т. 66, № 7, с. 992—1001.
- Василевская В. К., Кондратьева-Мельвилль Е. А. О некоторых особенностях строения верхушки вегетативного побега. — В кн.: Проблемы ботаники, вып. 3, 1958, с. 288—298.
- Верник Р. С., Рахимова Т. Естественная растительность Чартакских адыров и ее пастбищная характеристика. — В сб.: Биология и экология растений, вводимых в культуру в адырной зоне. Ташкент: Фан, 1979, с. 14—26.
- Верник Р. С., Маркова Л. Е., Рахимова Т., Таджиев С. Ф., Умарналиев А., Хасанов О. Х. Биологические особенности являющиеся в культуру кормовых растений. — В кн.: Эколого-биологические основы создания искусственных пастбищ и сенокосов на адырах Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1977, с. 16—77.
- Вознесенская Е. В., Стещенко А. П. Морфологические и анатомические особенности побегов ульксаула. — Бот. ж., 1974, т. 59, № 1, с. 102—110.
- Вознесенская Е. В. Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. ж., 1976, т. 61, № 3, с. 342—351.
- Вознесенский В. Л. Фотосинтез пустынных растений (Юго-Восточные Каракумы). Л.: Наука, 1977, 256 с.
- Воронов А. Г. О перезимовании травянистых растений. — Бот. ж., 1952, т. 47, № 2, с. 173—180.

- Борошилова Г. И. Строение зародыша и проростка дикой и культурной сои Дальнего Востока. — Вестник ЛГУ, сер. биол., 1964, вып. 2, № 9, с. 45—51.
- Гневская Л. С. Каракулеводческие пастбища Средней Азии. Ташкент: Фан, 1971, 322 с.
- Гневская Л. С., Сальманов Н. С. Пастбища пустынь и полупустынь Узбекистана и пути их рационального использования. Ташкент: Фан, 1975, с. 3—139.
- Гневская Л. С., Шамсутдинов З. Ш. Агротехнические указания по улучшению каракулеводческих пастбищ Узбекистана посевом дикорастущих кормовых растений. Ташкент: Б. и., 1961, 11 с.
- Гпраева Ф. Г. Рост и развитие разноопушенных форм изеня в различных экологических условиях. — В кн.: Изень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 16—29.
- Гроздилов А. В., Умаров Г. Т. Зависимость всхожести семян черного саксаула от продолжительности их хранения. — Труды Ташк. с.-х. ин-та, Ташкент: Б. и., 1968, с. 192—200.
- Годлев Т. Н., Терентьев В. М. О количественном определении хлорофилла и некоторых каротиноидов. — Труды Ин-та физиологии растений, 1950, т. 7, вып. 1, с. 250—264.
- Головченко С. Г. Испытание экологических форм изеня в различных условиях аридной зоны Узбекистана. — В кн.: Изень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 101—106.
- Головченко С. Г., Расулев А. Р. Изень и его возделывание в каракулеводческих районах Узбекистана. Ташкент: Фан, 1967, 31 с.
- Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ дестепи. М.: Наука, 1965, 286 с.
- Горьев М. И., Круглихила Г. К., Сатдарова Э. И. Химия природных соединений. Алма-Ата: изд-во АН КазССР, 1959, 147 с.
- Гранитов А. И. Биология янтaka. — В сб.: Янтak и его использование в корм скоту. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1951, с. 5—13.
- Гранитов А. И. Динамика метеорологических факторов, кормовой массы полыни и песчаной осоки в связи с вопросом прогноза урожая кормов на пастбищах пустыни Кызылкум. — Труды Узбекского н.-и. ин-та животноводства, 1959, вып. 3, с. 145—165.
- Гранитов И. И. Растительный покров Юго-Западного Кызылкума. Ташкент: Наука, 1964, с. 335.
- Гранитова О. Н. Материалы к динамике органических веществ и золы у главных кормовых растений Юго-Западных Кызылкумов. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1952, вып. 1, с. 128—148.
- Гранитова О. Н. Влияние температуры и влажности на прорастание семян некоторых среднесазиатских растений. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1955, вып. 3, с. 63—101.
- Григорьев Ю. С., Запрудетова Н. С. Сравнительно-экологическое исследование некоторых полукустарниковых солянок. — В сб.: Материалы по физиологии и экологии растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966, с. 38—48.
- Грубов В. И. Растения Центральной Азии. М.; Л.: Наука, 1966, вып. 2, марсилья, с. 133.
- Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: изд-во АН СССР, 1960, с. 61.
- Гушви П. О. Биология янтaka (Alhagi). — Труды нов. сер., вып. 76, биол. науки, кн. 21. Ташкент: изд-во САГУ, 1955, с. 115.
- Давлатшина М. Н. Повышение всхожести семян янтaka. — Корма, 1973, № 6, с. 40—41.
- Давлатшина М. Н. Эффективный способ получения всходов семян янтaka. — Узб. биол. журн., 1974а, № 1, с. 61—63.
- Давлатшина М. Н. Всхожесть семян янтaka рыхлолистного в зависимости от сроков сбора. — ДАН УзССР, 1974б, № 1, с. 66—67.

- Дадашева Ш. Г. Сравнительно-анатомический анализ приспособления листьев и древесины некоторых растений Азербайджана к засушливым условиям. — ДАН СССР, 1963, т. 148, № 5, с. 1211—1215.
- Данилова М. Ф. О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. — Бот. ж., 1963, т. 48, № 9, с. 1249—1270.
- Девис Д. Д., Джованелли Дж., Рис Т. Биохимия растений. М.: Мир, 1966, 582 с.
- Демьянова Е. И. О протогении у маревых. — Научные докл. высшей школы, биол. науки, М.: Высшая школа, 1974, № 9, с. 64—70.
- Дмитриева С. И., Игловиков В. Г., Конюшков Н. С., Рамеевская В. М. Растения сенокосов и пастбищ. М.: Колос, 1974, 195 с.
- Доброхотов В. А. Семена сорных растений. М.: Сельхозгиз, 1961, 414 с.
- Дробов В. П. Экология некоторых древесных и кустарниковых форм Узбекистана. — Изв. АН УзССР, 1950, № 2, с. 87—95.
- Дробов В. П. Укрепление и зарашение песков в УзССР. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1952, с. 32.
- Есенова С. Водный режим основных псаммофитов Таукумов (Южное Прибалхашье). Автореф. дис., канд. биол. наук, Алма-Ата, 1975, 24 с.
- Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968, с. 230.
- Завадская И. Г., Горбачева Г. И., Мамушина Н. С. Количественное определение углеводов резорциновым и анилинфталитовым методами с помощью бумажной хроматографии. — В кн.: Методика количественного анализа бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот. М.; Л.: изд-во АН СССР, с. 17—26.
- Завадская И. Г., Шухтина Г. Г. Влияние предварительного обезвоживания клеток листьев высших растений на их устойчивость к повторной дегидратации и способность к тепловому закаливанию. — Тез. докл. конференции по физиологии растений, 1968, В. и., с. 165—167.
- Завадская И. Г., Шухтина Г. Г. Влияние комбинированного действия обезвоживания и супeroптимальной температуры на теплоустойчивость клеток листьев засухоустойчивого ячменя. — Цитология, 1971, т. 10, вып. 10, с. 1304—1308.
- Завадская И. Г., Шухтина Г. Г. Влияние водного режима на теплоустойчивость клеток листьев растений *Tradescantia fluminensis* Vell. при длительном нагревом. — Бот. ж., 1974, т. 59, вып. 7, с. 1055—1058.
- Зайцева М. Г., Мещярекова Е. А. Фосфорный обмен дикорастущих растений Восточного Памира. — Изв. Тадж. АН СССР, 1971, № 1, с. 17—24.
- Закиров К. З. Флора и растительность бассейна р. Зеравшан. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1955, т. 1; 206 с. 1961, т. 2, 446 с.
- Закиров П. К. Растительный покров Нуратинских гор. Ташкент: Фан, 1964, с. 136.
- Закиров П. К. Ботаническая география низкогорий Кызылкума и хребта Нуратау. Ташкент: Фан, 1971, с. 201.
- Закиров П. К. Растительность аридных низкогорий. — В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования. Ташкент: Фан, 1973, т. 2, с. 192—210.
- Закржевский Б. С., Коровин Е. П. Экологические особенности дикорастущих растений Бетпакалы. — Тр. САГУ, 1935, сер. VIII, вып. 23, с. 71.
- Заленский В. Р. Материалы по количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. — Изв. Киевского политехн. ин-та, 1904, т. 4, с. 1—112.
- Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.: Л.: изд-во АН СССР, 1955, с. 90.
- Запрометова Н. С. Основные растительные объекты, предназначенные для обогащения пастбищной растительности Южных окраин Кызылкума. В кн.: Ботанические основы реконструкции пастбищ Южного Кызылкума. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1956, с. 127—176.

- Дипрометова Н. С. Кустарниковые солянки пустынь Узбекистана (к вопросу о введении их в культуру). — В кн.: Материалы по растительности пустынь и низкогорий Средней Азии. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1959, с. 309—386.
- Дипрометова Н. С. Жароустойчивость вводимых в культуру растений. — В кн.: Эколого-биологические основы создания искусственных пастбищ и сенокосов на адырах Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1977, с. 98—110.
- Дружный Н. А. Третья экскурсия по Восточной Персии. — Записки ИРГО, 1916, т. 50, Петроград, 448 с.
- Захарьянц И. Л. Обмен веществ некоторых пустынных растений. I. Углеродный обмен. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР, вып. 3. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1955, с. 47—62.
- Захарьянц И. Л. Ассимиляционная деятельность растений Южных Кызылкумов. — В кн.: Пастбища Узбекистана. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1961, с. 134—150.
- Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. Ф., Алексеева Л. Н. Фотосинтез и дыхание изеня. — В сб.: Изень — *Kochia prostrata* (L.). Schrad. Ташкент: Фан, 1971а, с. 48—68.
- Захарьянц И. Л., Наабер Л. Х., Фазылова С. Ф., Алексеева Л. Н., Ошанина Н. П. Газообмен и обмен веществ пустынных растений Кызылкума. Ташкент: Фан, 1971б, с. 264.
- Захарьянц И. Л., Ошанина Н. П., Сабиров Б. Влияние дефицита влаги на углеводный обмен пустынных растений. — Узб. биол. журн., 1972, № 6, с. 32—35.
- Захарьянц И. Л., Алексеева Л. Н., Абдурахманов А. Содержание фосфорных соединений у пустынных растений в условиях различного водоснабжения. — Узб. биол. журн., 1978, № 2, с. 23—25.
- Захарьянц И. Л., Ошанина Н. П. Содержание углеводов в листьях пустынных растений под влиянием высокой температуры в фазах инактивации и реактивации. — В сб.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981, с. 89—102.
- Захарьянц И. Л., Фазылова С. Ф., Алексеева Л. Н., Абдурахманов А. Репарационная способность газообмена некоторых видов растений Юго-Западного Кызылкума в условиях дефицита влаги в почве. — В сб.: Продуктивность наземных фотосинтезирующих систем в экстремальных условиях. Улан-Удэ: Б. и., 1977, с. 112—115.
- Званов А. И., Бухтеева Н. В., Сосков Ю. Д. Мобилизация и изучение ресурсов многолетних кормовых растений Казахстана. — Проблемы освоения пустынь, 1981, № 3, с. 20—26.
- Званов А. А., Сирина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого измерения для определения транспирации в естественных условиях. — Бот. ж., 1950, т. 35, № 2, с. 171—185.
- Зданова Е. М. О сериальных почках трибы *Salicorniceae* сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. ж., 1936, № 3, т. 21, с. 271—280.
- Зоресова А. С. К вопросу об органических кислотах в связи с углеводным обменом у хлопчатника и *Salsola crassa*. — Изв. АН УзССР, 1948, № 3, с. 44—49.
- Зорков К. И. Пастбища и сенокосы Киргизской ССР. Фрунзе: Кыргызстан, 1975, с. 345.
- Зынгин Ю. Н. Особенности роста и цветения изеня в Юго-Западном Кызылкуме. — В кн.: Изень — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 29—37.
- Зынгин Ю. Н. Биология и цитозембриология двух подвидов изеня — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. в условиях Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1974, с. 20.
- Зынгин Ю. К. К. Агротехника возделывания изеня в равнинно-холмистой зоне богирь Узбекистана. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1972, с. 20.
- Зынгин Л. В., Ходоренко Л. А. О методике взятия проб и пересчета содержания хлорофилла. — Физиология растений, 1964, т. 2, вып. 5, с. 933—936.

- Качинский Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа (Исследование в связи с водным и питательным режимом почв). — Труды Московской с.-х. опытной станции. 1925, ч. I, № 7, с. 89.
- Кейзер И. А. Опыты улучшения пастбищ пустынной зоны Узбекистана. — В сб.: Кормовая база и перспективы развития животноводства в Узбекистане. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1963, с. 88—96.
- Келлер В. А., Шапаренко К. К. Материалы к систематико-экологической монографии рода *Alhagi Tournef. ex Adans.* — Советская ботаника, 1934, № 3—4, с. 150—185.
- Кожанов С. Влияние минеральных удобрений на продуктивность луговой и пырейной формаций Чирчик-Ангренского бассейна. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Ташкент: ТашУИ, 1970, 25 с.
- Коккина С. И. Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Кара-Кум. — В сб.: Проблемы растениеводства в пустынях, 1935, Л. Вып. 4, с. 99—197.
- Кокшарова Н. Е. Фенологические наблюдения за саксаулом *Haloxylon aphyllum* (Minkw.) Iljin. — Бот. ж., 1960, т. 45, № 2, с. 254—259.
- Колпиков Д. И. Новые данные о водном режиме кормовых растений целинных земель Ставрополя. — Труды Ставропольского с.-х. ин-та 1936, Вып. 7, с. 85—91.
- Колпиков Д. И. Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости степиксерофитов. — В кн.: Памяти акад. Н. А. Максимова, М.: изд-во АН СССР, 1957, с. 57—68.
- Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М.: Высшая школа, 1959, с. 182.
- Кондратьева-Мельвилль Е. А. Структурные процессы, происходящие при выщипывании веток у томатов. — Труды Ленингр. общ-ва естествоиспыт. 1950, т. 70, вып. 3, с. 288—301.
- Кондратьева-Мельвилль Е. А. О строении проводящей системы стеблей травянистых двудольных. — Бот. ж., 1956, т. 41, с. 1273—1293.
- Кондратьева-Мельвилль Е. А. Развитие структуры в онтогенезе однодольного двудольного растения. — Труды Ленингр. об-ва естествоисп. 1970, т. 74, Вып. 3, с. 115.
- Коньчева В. И. К биологии цветения и плодоношения *Salsola arbuscula* Pall. — Узб. биол. журн., 1963, № 2, с. 22—25.
- Коньчева В. И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. — Бот. ж., 1966, т. 51, с. 567—569.
- Коньчева В. И. Биологические и эмбриологические особенности элдений. — Узб. биол. ж., 1971, № 5, с. 33—36.
- Коньчева В. И. Строение зародышевого мешка у некоторых маревых в тычиночную фазу цветения. — В сб.: Биологические и морфологические особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1976, с. 93—101.
- Коньчева В. И., Шевчук Л. П. Эмбриология терескена. — В сб.: Морфологические особенности дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1974, с. 115—121.
- Коровин Е. П. Биологические формы и потребность в воде растений аридных видов аридной зоны. — Труды САГУ, 1958, вып. 136, ботаника, кн. 12, с. 79—96.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1961, т. 1, с. 452; т. 2, с. 547.
- Коровин Е. П., Гранитов И. И. Растительный покров. — В кн.: Устарт Кара-Калпакский и его природа и хозяйство. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1949, с. 72—144.
- Короткова Е. Е., Гранитова О. Н., Мокеева Е. А., Веденеева Р. С. Янтак и его сахароносность. Ташкент: изд. Комитета наук УзССР, 1937, с. 3—32.
- Косарев М. Г. Житник М.: Сельхозгиз, 1941, с. 168.
- Косарев М. Г., Иванов А. Ф., Ювенская С. И. Многолетние травы. Сталинград: областное книгоиздательство, 1952, с. 96.

- Костычев С. П., Кардо-Сысоева Е. К. Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 1930, Сер. 7, № 6, с. 467—498.
- Кузнецов В. М. Новые для культуры виды эспарцета, ценные в кормовом отношении. М.: Наука, 1969, 127 с.
- Курочкина Л. Я. Растительность песчаных пустынь Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1966, т. 1, с. 191—582.
- Курочкина Л. Я. Псаммофильная растительность пустынь Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978, с. 272.
- Ладыгина Г. М. О высотном распределении пустынь Горно-Бадахшанской области. — Проблемы ботаники. М.—Л.: изд. АН СССР, 1960, т. 5, с. 254—264.
- Ларин И. В., Щелоков Б. К., Казбеков И. С., Ищенко М. М. Естественные корма Юго-Западного Казахстана. М.: изд-во АН СССР, 1929, 364 с.
- Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. Т. 2, двудольные (хлорантовые-бобовые). М.—Л.: гос. изд-во с.-х. лит., 1951, с. 948; Т. 3. Двудольные (гераниевые-сложноцветные), 1954, с. 879.
- Ли А. Д., Беркович Б. В. Химический состав основных доминантных растений Юго-Западного Кызылкума и его изменения по сезонам. — В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 163—170.
- Ли А. Д., Беркович Б. В. Содержание азота и зольных элементов у эдификаторных растений Юго-Западных Кызылкумов. — ДАН УзССР, 1974, № 8, с. 52—54.
- Липаева Л. И. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья. — Бюлл. МОИП, 1952, т. 62, № 5, с. 67—73.
- Лозина-Лозинская А. С. Материалы по изучению рода *Eurotia* (пластичность в пределах рода и вида). — Изв. АН СССР, 1930, сер. 7, № 9, с. 977—1007.
- Лонгати И., Петров П. Не надеясь на дедовский бальбог... (Резервы пустынных пастбищ) — Корма, 1973, № 2, с. 28—31.
- Майлданов Х. Биолого-экологические особенности янтака (*Alhagi Tourn. ex Adans.*) и пути повышения продуктивности его зарослей в полупустынной зоне Узбекистана. Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент: Фундаментал. биол. АН УзССР, 1979, 22 с.
- Майлун З. А. Тугайная растительность — Potamophyta. — В кн.: Растительный покров Узбекистана, Ташкент: Фан, т. 2, 1973, с. 368—371.
- Мийлуи З. А. Ксерофильная полукустарниковая растительность — *Xerohemithamnisca*. — В кн.: Растительный покров Узбекистана. Ташкент: Фан, 1976, т. 3, с. 72—138.
- Мийсаров Д. А. Транспирация и водный баланс естественных и фитомелиоративных пастбищ подгорных равнин Кульджуктау Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис... канд. биол. наук, Ташкент, Узгипрозем, 1972, 35 с.
- Максимов Н. А., Ломинадзе Т. Ю. К вопросу о соотношении между внешними условиями и осмотическим давлением у растений. — Журн. Русск. бот. общ-ва, 1916, т. 1, № 3—4, с. 166—178.
- Максимов Н. А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. М.: Изд-во АН СССР, т. 1, 1952, с. 576.
- Мамасалиев И. Морфология и биология надземной и подземной части кайреука, жизненный цикл в природе и культуре. Автореф. дис... канд. биол. наук, Ташкент, 1970, с. 20.
- Маркова Л. Е. Опыт создания агрофитоценозов из представителей различных жизненных форм. — В кн.: Эколого-биологические основы создания искусственных пастбищ и сенокосов на адырах Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1977, с. 111—134.
- Маслова Т. Г. К вопросу о состоянии хлорофилла в пластидах зеленых растений. — Бот. ж., 1958, т. 43, № 1, с. 103—106.

- Мельникова Р. Д. Псаммофильная растительность—Psammophyta.—В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования. Ташкент: Фан, т. 2, 1973, с. 4—80.
- Методические указания по геоботаническому обследованию естественных кормовых угодий Узбекистана. Ташкент: изд-во МСХ УзССР, 1980, 170 с.
- Методы агрохимических, агрофизиологических и микробиологических исследований поливных хлопковых районов. Ташкент: изд-во СоюзНИХИ, 1966, с. 438.
- Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосемянных растений. Л.: Наука, 1974, с. 120.
- Михайловская И. С. Разнообразие корней стержнекорневых бобовых и их анатомическая структура. — Биологические науки, 1968, № 12, с. 68—79.
- Моисеева Е. А. К биологии пустынной полыни. — Бюлл. САГУ, 1945, вып. 23, с. 111—113.
- Моисеева Е. А. К методике изучения анатомии листа. — Изв. АН УзССР, 1948, № 1, с. 18—26.
- Моисеева Е. А. Люцерна сизая (*Medicago sativa* L.). Ташкент: САГУ, 1957, 162 с.
- Моисеева Е. А., Веденеева Р. С. Анатомия *Alhagi persarum* в связи с сахароносностью. — Труды сектора растительных ресурсов комитета науки, 1937, вып. 6, с. 33—45.
- Момотов И. Ф. Растительные комплексы Усть-Урта. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1953, с. 130.
- Момотов И. Ф. Теоретические основы и методы фитомелиорации пустынных пастбищ. — В кн.: Теоретические основы и методы фитомелиорации пустынных пастбищ Юго-Западного Кызылкума. Ташкент: Фан, 1973, с. 5—32.
- Момотов И. Ф. Гипсофильная растительность — Gypsophyta. — В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования. Ташкент: Фан, т. 2, 1973, с. 81—191.
- Момотов И. Ф., Темников А. И., Диденко М. С. Интенсивность транспирации некоторых видов растений гипсовой пустыни Юго-Западных Кызылукмов. — В сб.: Пастбища Узбекистана. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1961, с. 191—196.
- Момотов И. Ф., Акжигитова И. И. Строение корневых систем некоторых полкустарниковых солянок в Юго-Западном Кызылкуме. В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ. Ташкент: Наука, 1966, с. 162—167.
- Момотов И. Ф., Мамасалиев Н. К изучению экологических форм кейраука в связи с его использованием для фитомелиорации пастбищ. — В кн.: Рациональное использование пустынных пастбищ, Ташкент: Наука, 1966, с. 94—100.
- Момотов И. Ф., Алланиязов А., Тажимуратов П. А. Опыт улучшения пастбищ по фону влагонакопительных борозд. — В сб.: Флора и растительность Северо-Западного Устюрта и пути улучшения пастбищ. Ташкент: Фан, 1977, с. 113—119.
- Морозов Н. Л. Полынные пастбища пустынной зоны. — Труды ВНИИК, 1941, вып. 3, с. 61—105.
- Морозова О. И. Химический состав пастбищных растений пустынной зоны Узбекистана и изменения его по фазам вегетации и по сезонам года. — Труды ВНИИК, 1940, вып. 2, с. 205—275.
- Морозова О. И. Пастбищное хозяйство в каракулеводстве Средней Азии. М.: Международная книга, 1946, 300 с.
- Мусаев И. Ф. Северные пределы распространения характерных компонентов Туранской пустынной флоры. — В сб.: Ареалы растений флоры СССР. Л.: изд-во ЛГУ, 1965, с. 13—139.
- Мухаммедов Г. Улучшение пастбищ Центральных Каракумов. Ашхабад: Ылым, 1979, с. 216.
- Мухитдинов Н. Биолого-экологические особенности и водный режим кор-

- мовых растений, вводимых в культуру на адырах Ферганской долины. Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Ташкент: Фундаментал, биол. УзССР, 1980, с. 22.
- Паабер Л. Х. Извлекаемость хлорофилла у пустынных растений. — В сб.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 117—120.
- Паабер Л. Х. Влияние влажности почвы на пигментный комплекс пустынных растений. — В сб.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 84—98.
- Паканова Э. Г. Биологические особенности роста и развития черного саксаула в условиях Коскудукского лесхоза Джамбулской области (Муюн—Кумы). Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Алма-Ата: КазСХИ, 1969, с. 19.
- Пасинов Т. Г., Хасанов О. Х. Динамика изменения белковых веществ у представителей сем. маревых в культуре на Чартакских адырах Ферганской области. — ДАН УзССР, 1977, № 10, с. 52—54.
- Пекрасова Л. Ф. Сезонная динамика запасных углеводов у пустынных растений Карсакпайского плато. — Бот. ж., 1949, т. 34, № 1, с. 51—64.
- Печаева Н. Т. Материалы к биологии полыни *Artemisia herba alba*. — Бот. ж., 1949, т. 34, № 1, с. 96—98.
- Печаева Н. Т. Фитоценологические и агрометеорологические основы улучшения пустынных пастбищ. — Проблемы освоения пустынь, № 3, 1969, с. 15—19.
- Печаева Н. Т., Приходько С. Я., Башкетова А. И., Киянова Р. М. Опыт улучшения пустынных пастбищ в Туркменистане. Ашхабад: изд-во АН ТуркССР, 1959, 245 с.
- Печаева Н. Т., Приходько С. Я. Искусственные зимние пастбища в предгорных пустынях Средней Азии. Ашхабад: Туркменистан, 1966, с. 226.
- Печаева Н. Т., Василевская В. К., Айтонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973, 243 с.
- Печаева Н. Т., Шамсутдинов З. Ш., Мухаммедов Г. М. Улучшение пустынных пастбищ Средней Азии. Ашхабад: Ылим, 1978, 61 с.
- Пигматов М. М. Влияние влажности почвы на содержание фосфора нуклеиновых кислот и нуклеотидов в листьях пустынных растений. — Узб. биол. ж., 1980 а, № 4, с. 17—20.
- Пигматов М. М. Изменения содержания фосфатидов и нуклеиновых кислот в листьях некоторых растений Юго-Западных Кызылкумов в течение вегетации. — ДАН УзССР, 1980 б, № 12, с. 44—47.
- Пигматов М. М., Захарьянц И. Л. Изменение содержания кислото-растворимых фосфорорганических соединений листьев некоторых растений Юго-Западного Кызылкума в течение вегетации. — Узб. биол. ж., 1980, № 6, с. 24—27.
- Пигматов М. М., Алексеева Л. И., Зайцева М. Г. Влияние водного стресса на фосфорный обмен листьев видов пустынных полукустарников. — Узб. биол. ж., 1982, № 1, с. 22—25.
- Пикитин С. А. Древесная и кустарниковая растительность пустынь СССР. М.: Наука, 1966, 254 с.
- Пикитин В. В. Флора и растительность пастбищ и сенокосов хребта Киргизского Ала-Тоо. Фрунзе: изд-во АН КиргССР, 1962, 286 с.
- Пикитин В. В. Верблюжья трава и использование ее зарослей в Туркмении. — Сельское хоз-во Туркменистана, 1963, № 1, с. 29—31.
- Пикитин В. В., Убукеева А. У. Полыни Киргизии и их хозяйственное значение. Фрунзе: изд-во АН КиргССР, 1964, 53 с.
- Николаев В. Н., Шамсутдинов З. Ш. Пустынные и полупустынные пастбища, их оценка, использование и улучшение. — Проблемы освоения пустынь, 1981, № 6, с. 4—48.
- Никзулина Г. Н. Обзор методов колориметрического определения фосфора по образованию «молибденовой сини», М.; Л.: Наука, 1965, 44 с.
- Нилова В. П. Методика последовательного фракционного определения

- фосфорных соединений в растениях. — Труды Всесоюзного научно-исследовательского Ин-та защиты растений. 1964, вып. 21, ч. 2, с. 71—80.
- Ничипорович А. А. О потере воды срезанными частями растений в процессе увядания. — Журнал опытной агрономии Юго-Востока, 1926, т. 3, вып. 1, с. 76—92.
- Ничипорович А. А., Строгонова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М.: изд-во АН СССР, 1961, 133 с.
- Нурмухамедова Т. Материалы по физиологии растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1966, 33 с.
- Нухимовский Е. Л. О каудексе растений. — В кн.: Рефераты докладов всесоюзной межвузовской конференции по морфологии растений. М. МГУ, 1968, с. 207—209.
- Определитель растений Средней Азии, в 10-ти т. Под ред. Введенского А. И. и др. Ташкент: Фан, 1968, т. 1, 228 с.; 1972, т. 3, 228 с.
- Османова Л. Т., Курочкина Л. Я. Продуктивность растительности Тауьмов. — В кн.: Биологическая продуктивность растительности Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1974, с. 167—177.
- Ошанина Н. П. Гемипеллюдозный комплекс пустынных растений. — В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 27—35.
- Ошанина Н. П., Азимова Т. Изменение содержания азотсодержащих веществ в ассимилирующих органах некоторых пустынных растений в условиях дефицита влаги и высоких температур. — В кн.: Физиология и биохимия дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1975, с. 140—151.
- Павлов Н. В. Растительное сырье Казахстана. М.; Л.: изд-во АН СССР, 1947, 331 с.
- Пазий В. К. Род *Eurotia*. — В кн.: Флора Узбекистана. Ташкент: изд-во АН УзССР, 1953, т. 2, с. 231—233.
- Пайзиева С. А. К морфогенезу члони *Aellenia subaphylla* (CAM) Aellen. — Узб. биол. ж. 1969, № 4, с. 47—49.
- Пайзиева С. А. Структурные особенности листьев *Aellenia subaphylla* (CAM) Aellen. — Узб. биол. ж., 1970, № 6, с. 36—38.
- Пайзиева С. А. Формирование почек возобновления *Aellenia subaphylla* (CAM) Aellen. — В сб.: Морфологические структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972, с. 59—69.
- Пайзиева С. А. Формирование годичных побегов у представителей сем. *Chenopodiaceae*. — В сб.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1976, с. 9—15.
- Пайзиева С. А. Формирование годичных побегов у двух подвидов иземы *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — В сб.: Биологические и структурные особенности полезных растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1976, с. 52—59.
- Пайзиева С. А. Формирование почек возобновления у представителей сем. *Chenopodiaceae*. — В тез. докл. VI делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1978, с. 127—128.
- Пайзиева С. А., Саидов Д. К. Морфолого-анатомическое строение *Aellenia subaphylla* (CAM) Aellen. в онтогенезе. — В сб.: Структурные и функциональные особенности полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 11—19.
- Петербургский А. В. Практикум по агрохимии. М.: Изд. сельхозгиз, 1954, 456 с.
- Поваляева И. А. Морфолого-анатомические особенности некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. — Вестн. ЛГУ, 1965, вып. 1, № 3, с. 52—57.
- Подольская О. И. Биология *Salsola rigida* Pall. — Труды ин-та ботаники АН УзССР, Ташкент, 1952, т. 1, с. 43—53.
- Полюшкин А. П., Горшкова А. А. Способность степных пастбищных растений к повторному отрастанию. — В кн.: Биоморфология и продуктив-

- ность степных растений Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сибирское отд., 1979, с. 50—116.
- Поляков П. П. К биологии полыни подрода *Scrophidium* (Bess) Rony. — Бот. ж., 1958, т. 43, № 4, с. 579—580.
- Поляков П. П. Материалы к систематике рода полынь *Artemisia* L. — Труды Ин-та ботаники АН КазССР, Алма-Ата, 1961, т. 11, с. 134—178.
- Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: изд. АН СССР, 1960, т. 2, с. 9—19.
- Попова Л. И., Проскурникова Т. А. Исследование некоторых видов полыней Тянь-Шанской области КиргССР. — Труды Ин-та АН КиргССР, Фрунзе, 1955, с. 71—79.
- Порейский А. С., Русанов Ф. Н., Афанасьев К. С. Растительные группировки Кара-Калпакских Кызылкумов. Кара-Калпакия. — Труды Кара-Калпакской комплексной экспедиции. М.; Л.: 1936, с. 9—210.
- Пославская О. Ю. Рельеф и геологические особенности. — В кн.: Растительный покров Узбекистана и пути его рационального использования. Ташкент: Фан, 1971, т. 1, с. 17—47.
- Пратов У. Маревые Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1970, с. 167.
- Пратов У. Вопросы внутривидовой систематики *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — В сб.: Изень. — *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Ташкент: Фан, 1971, с. 6—10.
- Радкевич О. Н. Материалы к анатомии псаммофитов пустыни Каракумы. — В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. М.; Ташкент, СаогНЗ, 1934, с. 83—133.
- Радкевич О. Н., Шубина Л. Н. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-дала. — Труды САГУ, сер. 8—в, ботаника, 1935, вып. 25, 22 с.
- Райкова И. А., Бородин Е. С. Сдвиги в онтогенезе у намирского терескена (*Eurotia ceratoides* С. А. М.) в условиях Ташкента. — Труды ТашГУ им. В. И. Ленина, ботаника, 1961, вып. 187, с. 149—158.
- Расулев А. Р. О биологических основах культуры изеня. — В сб.: Разработка научных основ улучшения и рационального использования каракулеводческих пастбищ. Ташкент: Фан, 1967, с. 100—101.
- Рахимов Г. Т. Последствие высоких температур на активность фотосинтетического аппарата некоторых пустынных растений, выращенных в различных условиях влажности почвы. — В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 92—106.
- Рахимов Г. Т. Об активности хлоропластов пустынных растений. — Узб. биол. журн., 1971, № 4, с. 20—22.
- Рахимов Г. Т., Таджиева Ф. Н. Фотохимическая активность хлоропластов и прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса некоторых пустынных растений под воздействием высокой температуры. — В кн.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981, с. 65—80.
- Рахимов Г. Т., Таджиева Ф. Н., Хайдаров Э. Структурное и функциональное состояние хлоропластов листьев терескена — *Ceratoides evermanniana* (Stschegl.) ex Losinsk. Botsch et Ikonn. в условиях различной водообеспеченности почвы. — В кн.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981, с. 15—22.
- Рахимова Тура. Материалы по водному режиму некоторых полукустарниковых солянок. — ДАН УзССР, 1966, № 1, с. 61—64.
- Рахимова Тура. Некоторые эколого-биологические особенности видов рода *Aellenia* Vib. в культуре в южных Кызылкумах. — В сб.: Полезные дикорастущие растения Узбекистана. Ташкент: Фан, 1968, с. 81—85.
- Рахимова Тура. Сравнительно-экологическое исследование средиземноморских видов эленин. Ташкент: Фан, 1975, 114 с.
- Рахимова Тура, Мухитдинов Н. Водный режим вводимых в культуру кормовых растений. — В сб.: Эколого-биологические основы создания искусственных пастбищ и сенокосов на адырах Ферганской долины. Ташкент: Фан, 1977, с. 75—97.

- Рахимова Т., Мухитдинов Н. О водном режиме некоторых представителей маревых в культуре на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1978, № 11, с. 59—60.
- Рахимова Т., Хасанов О. Х. Водный режим некоторых видов рода *Artemisia* L. — Проблемы освоения пустынь, 1980, № 6, с. 55—59.
- Рачковская Е. И. К биологии пустынных полукустарничков. — В кн.: Геоботаника, М.; Л.: изд-во АН СССР, 1957, вып. 11 (Труды БИН им. Комарова АН СССР), с. 5—87.
- Родин Л. Е. Динамика растительности пустынь. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961, 227 с.
- Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965, 254 с.
- Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968, 144 с.
- Рожановский С. Ю. Сравнительная ксероморфность основных видов растений Усть-Урта. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР, Ташкент, 1962, т. 1, с. 69—76.
- Рожановский С. Ю. О видовых структурно-анатомических различиях белого и черного саксаула. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР, Ташкент, 1953, вып. 2, с. 91—98.
- Рожановский С. Ю. Анатомические особенности листьев *Salsola arbuscula* Pall., *S. arbusculiformis* Drob. как видовые диагностические признаки. — В кн.: Материалы по структурным и функциональным особенностям полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1970, с. 7—10.
- Романкина М. Д. Руководство по апробации кормовых культур в Киргизской ССР, Фрунзе, 1979, 12 с.
- Ротов Р. А. Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. М.: Наука, 1969, 100 с.
- Руми В. А. Развитие зародышевого мешка у некоторых средне-азиатских полынй. — Бюлл. АН УзССР, 1945, № 7, с. 22—24.
- Руми В. А. Развитие вегетативных и генеративных побегов черного и белого саксаула пустыни Кызылкума. — Труды Ин-та ботаники АН УзССР, Ташкент: изд-во АН УзССР, 1955, вып. 3, с. 113—127.
- Рыжов С. Н., Хасанов А. Х. Удобрение естественных сенокосов и пастбищ Узбекистана. Ташкент: Фан, 1982, 160 с.
- Сабиров Б. Углеводный обмен кустарников, полукустарников и деревьев Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Ташкент: Фан, 1971, 29 с.
- Сабиров Б., Захарьянц И. Л. Гемизеллюлозы и их изменения у некоторых пустынных кустарников и полукустарников в условиях дефицита влаги в почве. — Тезисы II Всесоюз. биохимического съезда, Ташкент: Фан, 1969, с. 134—135.
- Савинкин А. П. Транспирация растений серополынных пастбищ Северного Приаралья. — Проблемы освоения пустынь, 1977, № 3, с. 14—23.
- Саидов Д. К. и др. Инструкция по созданию искусственных пастбищ и сенокосов на малопродуктивных землях Чартакских адыров Ферганской долины. — Информационное сообщение; Ташкент: Фан, 1975, № 134, 24 с.
- Саидов Д. К. и др. Инструкция по созданию искусственных пастбищ и сенокосов на деградированных землях Андижанских, Арсифских и Гумбадорских адыров Ферганской долины. — Информационное сообщение. Ташкент: Фан, 1980, № 241, 19 с.
- Свешникова В. М. Осмотическое давление у высокогорных растений. — Труды Ин-та ботаники АН ТаджССР, 1956, т. 45, с. 3—54.
- Свешникова В. М. Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. — Труды Бот. ин-та АН ТаджССР, 1962, т. 19, с. 3—245.
- Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Водный дефицит и абсорбция водяных паров надземными частями у растений Каракумов. — Проблемы освоения пустынь, 1970, № 5, с. 30—36.

- Свешникова В. М. и др. Продуктивность пустынных сообществ (поступление воды, транспирация). — В кн.: Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975, вып. 1, с. 143—148.
- Свешникова В. М., Бобровская Н. И., Ценд Ш. Водный режим растений в южной части Монгольской Народной республики. — Бот. ж., 1976, т. 61, вып. 1, с. 106—111.
- Семихатова О. А. Показатели, характеризующие дыхательный газообмен растений. — Бот. ж., 1968, т. 57, № 8, с. 1069—1084.
- Семихатова О. А., Денько Е. И. О воздействии температуры на дыхание листьев растений. — Экспер. бот., сер. 4, 1960, вып. 14, с. 112—137.
- Семихатова О. А., Чулановская М. В. Манометрические методы изучения дыхания и фотосинтеза растений. М.; Л.: Наука, 1965, 168 с.
- Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Дыхание растений песчаной пустыни. — Проблемы освоения пустынь, 1973, № 3, с. 66—70.
- Семихатова О. А., Алексеева Л. Н. Некоторые итоги изучения дыхания пустынных растений. — Экология, 1979, № 3, с. 13—22.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952, с. 135—136.
- Сергеева Г. А. Из опыта улучшения пастбищ глинистой пустыни Средней Азии. — Каракулеводство и звероводство, 1954, № 3, с. 19—22.
- Синцев М. В. Состояние воды в связи с формой листа у *Sambucus nigra* L. — Бюлл. науки, 1970, № 8, с. 75—78.
- Синельников Н. А. Лекарственное растение янтак, или верблюжья трава, и ее врачебное применение. Ашхабад: Туркменистан, 1965, 218 с.
- Синьковский Л. П. Всхожесть семян некоторых пустынных сложноцветных и приемы повышения ее. — Бюлл. МОИП. отд. биол., 1954, т. 59, вып. 2, с. 39—56.
- Синьковский Л. П. Полыни из подрода *Seriphidium*, как кормовые растения и опыт введения их в культуру в Средней Азии. — Труды ИЖИ, Сталинабад: 1959, т. 3, вып. 4, 167 с.
- Синьковский Л. П. Пути повышения производительности пастбищ низкотравных полусаванн Средней Азии. Автореф. дис... докт. биол. наук, Душанбе: Доник, 1961, 42 с.
- Силекор Дж. У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии: (Пер. с англ.). М.: изд-во с.-х. литературы, журналов и плакатов, 1961, 503 с.
- Ситов А. М. О состоянии фитина в аллейроновых зернах зрелых и прорастающих семян. — Физиология растений, 1966, т. 13, вып. 2, с. 193—200.
- Скородов В. С. Алкоголидоносные растения СССР. М.; Л.: АН СССР, Бот. инст. им. В. Л. Комарова, 1952, 380 с.
- Степанова Е. Ф. Растительность и флора хребта Тарбагатай. Алма-Ата: изд. АН КазССР, 1962, 433 с.
- Терексена Т. Я. Биология терескена Эверсмanna. — Труды УзГУ, сер. биол. и физиол., 1957а, № 67, с. 29—43.
- Терексена Т. Я. Терескены Узбекистана и пути их введения в культуру. Автореф. дис... канд. биол. наук, Самарканд: УзГУ, 1957 б, 15 с.
- Тешенко А. П. Формирование структуры полкустарников в условиях высокогорий Памира. Автореф. дис... канд. биол. наук, Л.: Мин. морск. и речн. флота, 1953, 15 с.
- Тешенко А. П. О приросте и отмирании побегов у некоторых растений песчаной пустыни Каракумы. — Проблемы освоения пустынь, Ашхабад: Изданим, 1971, № 3, с. 28—33.
- Трапезников И. И. Использование термодинамических принципов и методов при стационарных исследованиях водного режима почв и влагообеспеченности растений. — В кн.: Принципы организации и методы изучения почв. М.: Наука, 1975, с. 216—245.
- Трапезников И. И., Муромцев Н. А. Способ определения потенциальной транспирации растений, в полевых условиях. — Вестник МГУ, серия б, биология, почвоведение, 1974, № 4, с. 113—116.
- Трусов С. Ф. Дикорастущие эспарцеты в фитомелиорации пастбищ Чар-

- тисских адыров Ферганской долины. — В кн.: Биология и экология полезных дикорастущих растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1977, с. 120—123.
- Таджиев С. Ф. Эколого-биологические особенности дикорастущих кормовых бобовых, перспективных для введения в культуру на адырах Ферганской долины. Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Ташкент: ТашГУ, 1980, с. 25.
- Таджиева Ф. Н. Содержание пигментов в ассимилирующих органах кустарников, полукустарников и деревьев Юго-Западного Кызылкума. — Узб. биол. журн., 1975, № 4, с. 15—17.
- Таджиева Ф. Н. О связи хлорофилла с белково-липидным комплексом у двух подвидов *Kochia prostrata* (L.) Schrad. в условиях водного и теплового стресса. — В тезисах докл. Вопросы ботанических исследований в Узбекистане. Ташкент: Фан, 1977, с. 123—124.
- Тажимуратов И. А. Эколого-биологические особенности и продуктивность растений в опытах по фитомелиорации пастбищ Каракалпакского Устюрта. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент: Узгипрозем, 1981, с. 21.
- Темирбаев Н., Кожахметов С., Нурахунова Х., Гимадиева С. Экономическая эффективность применения минеральных удобрений на сенокосах и пастбищах Чирчик-Ангренского бассейна. — ДАН УзССР, № 2, 1972, с. 56—57.
- Темирбасов Т., Мавлаев Х., Бабаев Х. Рекомендации по повышению продуктивности ячичников в полупустынной зоне Узбекистана. Ташкент: МСХ УзССР, 1979, 10 с.
- Томма М. Ф., Ксантопуло О. М., Сементовская И. М. Минеральный состав кормов СССР. М.: Сельхозгиз, 1948, 256 с.
- Туремуратов У. Растительный покров Северо-Западных Кызылкумов. Ташкент: Фан, 1978, 275 с.
- Убайдуллаев А. У. Анатомия вегетативных органов эспарцета красивого (*On. pyllichella* Schrenk.). — Узб. биол. журн., 1962, № 2, с. 5—11.
- Усманалиев А. Биолого-экологические основы создания искусственных кормовых угодий на Чартакских адырах Ферганской долины. Автореф. дис. ...канд. биол. наук, Ташкент: Узгипрозем, 1977, 25 с.
- Фазылова С. Ф. О фотосинтетической продуктивности *Ceratoides eversmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Botsch. et Ikonn. (терескен), выращенного в условиях различного водного режима почвы. — Узб. биол. журн., 1980, № 5, с. 21—24.
- Фазылова С. Ф. Влияние водного фактора на фотосинтетическую способность и ее реактивацию у некоторых видов пустынных растений. — В сб.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981 а, с. 4—15.
- Фазылова С. Ф. Последствие теплового стресса на фотосинтетическую способность пустынных растений при различном режиме влажности почвы. — В сб.: Физиология и биохимия пустынных растений. Ташкент: Фан, 1981 б, с. 57—64.
- Фазылова С. Ф., Алексеева Л. И., Рахимова А. Газообмен и продуктивность саксаула черного. — В тезисах: Новые пищевые и кормовые растения в народном хоз-ве. — Киев: Наукова думка, 1981, ч. 2, с. 234.
- Фазылова С. Ф., Рахимова А. Продуктивность фотосинтеза *Haloxylon* (Minkw.) Iljin и *Salsola orientalis* S. G. Gmel. — Узб. биол. журн., 1981, № 5, с. 25—29.
- Флора Киргизской ССР. В 11-ти т. (Под ред. Введенского А. И.), Фрунзе: изд. АН КиргССР, 1957, т. 7, 643 с.
- Флора СССР. В 30-ти т. (Под ред. Комарова В. Л. и др.). М.; Л.: изд. АН СССР, 1934, т. 2, 778 с.; 1936, т. 6, 954 с.; 1945, т. 11, 432 с.; 1962, т. 27, 757 с.
- Флора Узбекистана. В 6-ти т. (Под ред. Коронина Е. П.), Ташкент: изд. АН УзССР, 1955, т. 3, 825 с.; 1962, т. 6, 630 с.
- Фомина А. П. К характеристике анатомических особенностей листьев терескена. — Современная ботаника, 1936, № 4, с. 124—130.
- Хатагаева О. Р. Руководство по зоотехническому анализу кормов. Улан-Удэ: Бурят. кн. изд-во, 1971, 130 с.

- Хамзин Х. В. Некоторые водно-физические свойства и режим влажности почв основных сообществ Юго-Западных Кызылкумов. — В сб.: Вопросы биологии и краевой медицины. Ташкент: изд. АН УзССР, вып. 4, 1963, с. 150—158.
- Хасанов О. Х., Верник Р. С., Усманиалиев А. Опыт культуры дикорастущих кормовых растений на Чартакских адырах Ферганской долины. — ДАН УзССР, 1970, № 5, с. 63—64.
- Хасанов О. Х., Верник Р. С., Усманиалиев А. О морфо-биологических формах черного саксаула. — ДАН УзССР, 1972, № 5, с. 57—58.
- Хасанов О. Х., Верник Р. С., Усманиалиев А., Абдуллажанов Э. Создание искусственных пастбищ и сенокосов на Чартакских адырах Ферганской долины. — Проблемы освоения пустынь, 1974, № 6, с. 68—71.
- Хасанов О. Х., Верник Р. С., Рахимова Т. Особенности поведения растений различных экологических групп в культуре на Чартакских адырах Ферганской долины. — Экология, 1977, № 1, с. 92—94.
- Хасанов О. Х., Верник Р. С. Эффективное использование адырных земель Ферганы (на узб. языке). Ташкент: Узбекистан, 1979, 34 с.
- Худайбердыев Г. Семейство Lamiaceae в растительном покрове северного ската Алайского хребта. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент: Узгипрозем, 1971, 35 с.
- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976, с. 788.
- Цельникер Ю. Л. К вопросу о физиологических причинах ритмичности роста у деревьев. — Бот. ж., 1950, т. 35, № 5, с. 445—460.
- Чалбаш Р. М. Опыт введения в культуру изюна в условиях полынно-эфемеровой пустыни Узбекистана. — Труды ВНИИК, 1958, т. 9, с. 131—140.
- Чалбаш Р. К. К экологии изюна в культурных посевах. — Труды ВНИИК, 1961, т. 11, с. 87—105.
- Чалбаш Р. Особенности водного режима изюна в Карнабчуле. — В кн.: Вопросы рационального использования и улучшения пустынных пастбищ. Ташкент: Наука, 1965, с. 223—229.
- Чаплина З. П. Химический состав кормовых растений пастбищ пустыни и предгорий полупустыни Средней Азии. — Труды ВНИИК, вып. 8, 1959, с. 148.
- Шабанова Л. В. Особенности фотосинтеза пустынных растений Северного Приаралья. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент, 1981, с. 24.
- Шаин С. С., Карунин Б. А. Житняк. М.: Сельхозгиз, 1950, с. 356.
- Шалыт М. С. Дикорастущие полезные растения Туркменской ССР. М.: Изд-во МОИП, 1951, 223 с.
- Шалыт М. С., Бирюлева Э. Т., Шокина Г. И. О биологии цветковых растений аридных областей. — Тезисы докл. Всесоюз. научн. конф. по изучен. и освоению пустынь, территор. Средней Азии и Казахстана. Ашхабад: Ылым, 1968, с. 28—29.
- Шамсутдинов З. Ш. Опыт полевого кормодобывания в условиях полынно-эфемеровой пустыни Узбекистана. — Труды ВНИИК, 1958, №7, с. 137—149.
- Шамсутдинов З. Ш. Улучшение пастбищ и полевое кормопроизводство в каракулеводческих хозяйствах Узбекистана. — В кн.: Природные условия, животноводство и кормовая база пустынь. Ашхабад: изд-во АН ТуркмССР, 1963, с. 347—355.
- Шамсутдинов З. Ш. Эколого-биологические основы повышения продуктивности пастбищ аридной зоны Узбекистана. Автореф. дис. ...докт. биол. наук. Ашхабад: Сам СХН, 1973, 52 с.
- Шамсутдинов З. Ш. Создание долготеления пастбищ в аридной зоне Средней Азии. Ташкент: Фан, 1975, 175 с.
- Шамсутдинов З. Ш., Чалбаш Р., Ширинская В. П. О водном режиме питания и поопыли в условиях Еарнабской пустыни. Труды ВНИИК, т. 11, 1961, с. 69—69.
- Шамсутдинов З. Ш., Чалбаш Р. М. Агротехнические указания по улучшению пустынных и полупустынных пастбищ Узбекистана. Ташкент: 1969, 29 с.

- Шамсутдинов З. Ш., Шегай В. Ю. Некоторые биологические особенности *Aellenia subaphylla* (С. А. Мей) Aellen. в культуре в зоне предгорной полупустыни Узбекистана. Растительные ресурсы, 1969, т. 5, № 2, с. 254—260.
- Шаназаров Р. Эфемеретум западной части Алайского хребта. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент, 1967, 26 с.
- Шапаренко К. К. Верблюжья колючка — *Alhagi Adans.* — Флора СССР, т. 13, М.: Л.: изд-во АН СССР, 1948, с. 368—369.
- Шардаков В. С. Определение сосущей силы растительных тканей методом струек. Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, № 5—6, с. 1297—1310.
- Шардаков В. С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений. ДАН СССР, новая сер., 1940, т. 26, № 3, с. 273—276.
- Шардаков В. С. Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953, с. 96.
- Шацкая М. Г. О всхожести семян саксаула черного и кейреука. — В тезисах докладов: Разработка научных основ улучшения и рационального использования каракулеводческих пастбищ. Ташкент: Фан, 1967, с. 78—81.
- Шевчук Л. П., Коннычева В. И. К эмбриологии *Onobrychis grandis* Lipsky и *O. chotossanica* Bge. — В сб.: Морфо-биологические и структурные особенности кормовых растений Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972, с. 85—94.
- Шевчук Л. П., Коннычева В. И. Микроспорангий, микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у саксаула безлистного. — В сб.: Морфогенез растений аридной зоны. Ташкент: Фан, 1973, с. 55—60.
- Шерматов Г. М. Лабораторная и полевая всхожесть семян некоторых полукустарников подгорных равнин Кульджуктау. — В сб.: Вопросы рационального использования и улучшения пустынных пастбищ. Ташкент: Наука, 1966, с. 130—138.
- Шерматов Г. М. Особенности возобновления эдификаторов основных сообществ и пути улучшения пастбищ Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент, 1967, 22 с.
- Шерматов Г. М. *Alhagi Gagneb.* — янтак, верблюжья колючка. Янтюк. — В кн.: Определитель растений Средней Азии, т. 6. Ташкент: Фан, 1981, с. 321—322.
- Шилова Н. В. Приспособление вечнозеленых кустарничков в условиях Севера. Л.: Наука, 1967, с. 62.
- Шлык А. А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов «а» и «б». — Биохимия, 1968, т. 33, вып. 2, с. 275—286.
- Шокина Г. И. Морфолого-анатомические основы партикуляции некоторых растений. — Реф. докл. Всесоюзн. межвузовской конф. по морфологии растений МГУ. М.: Изд. МГУ, 1968, с. 333—334.
- Шувалов С. А. Почвенный покров Усть-Урта в пределах Каракалпакской АССР. — В кн.: Усть-Урт Каракалпакский, его природа и хозяйство. Ташкент, 1949, с. 30—72.
- Щепкина Т. В. Исследование пектиновых веществ как коллоидов у растений. Значение коллоидных веществ при засухе и при некоторых физиологических процессах вообще. — Бот. ж., 1933, т. 18, № 3, с. 137—161.
- Эсанкулов С. Основные показатели водного режима растений в искусственных экосистемах. — В кн.: Искусственные экосистемы пастбищного назначения в Юго-Западном Кызылкуме. Ташкент: Фан, 1978, с. 113—127.
- Эсанкулов С. Биолого-экологические особенности растений искусственных пастбищ Юго-Западного Кызылкума. Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Ташкент: Фан, 1980, 20 с.
- Юсумбаев С. С. Некоторые физиологические особенности дикорастущих кормовых растений при интродукции. — В кн.: Селекция и семеноводство кормовых трав на Юге и Юго-Востоке Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1979, с. 93—101.
- Яковлев М. С., Жукова Г. Я. Покрытосемянные растения с зеленым и бесцветным зародышем. Л.: Наука, 1973, с. 116.

- Bisalputra T. Anatomical and morphological studies in Chenopodiaceae. — *Australium journal of Botany*, 1961, v. 9, N 1, p. 1—19.
- Carolin R. C., Jacob S., W. Vesk Maret. Leaf structure in Chenopodiaceae. — *Bet. Jahrb. Syst. Pflanzenges. und Pflanzengeogr.* 1975, V. 95, N 2, p. 226—255.
- Catsky J. Determination of Water deficit in disks cut of foliage leaves. — *Bot. Caz.* 1960, v. 53, p. 76—78.
- Fahn A. Some anatomical adaptation of desert plants. — *Phytomorphology*, 1964, V. 4, N 1, p. 93—102.
- Fahn A., Arzee T. Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. — *American Journal of Botany*, 1959, V. 46, N 5, p. 330—338.
- Fahn A., Dembo N. Structure and development of the epidermis in articulated Chenopodiaceae. — *Israel Journal of Botany*, 1964, V. 13, p. 177—192.
- Fahn A., Sarnat C. Xylem structure and annual rhythm of development in trees and shrubs of desert. — *Bulletin of the Research Council of Israel*, 1963, V. 112, N 14, p. 198—209.
- Lyshede O. B. Anatomical features of some stem assimilating desert plants of Israel. — *Botanisk tidsskrift* 1977, V. 71, N 3—4, 225—230.
- Metcalfe C. R., Chalk L. *Anatomy of the dicotyledons*. Oxford, 1950, V. 11, p. 1074—1084.
- Schmidt G., Thannhauser S. J. A metod forthe determination of resoxy-ribonucleic acid and phosphorproteins in animal tussnes. — *J. Biol. Chem.*, 1945, v. 161, N 1, p. 83—89.
- Varwood E. C. Adaptation and sensitization of bean leaves to heat. — *Phytopatology*, N 2, 1964, v. 54, p. 936—940.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение (Д. К. Сандов).	3
Глава I. Краткая характеристика физико-географических особенностей пустынных и полупустынных районов Узбекистана (З. А. Майлун).	4
Пустынная зона.	4
Полупустынная зона.	12
Глава II. Методы исследований.	17
Глава III. Научные основы фитомелиорации (О. Х. Хасанов, И. Ф. Момотов, Р. С. Верник, А. Г. Алимжанов).	27
Глава IV. Дикорастущие кормовые растения, используемые при создании пастбищно-сенокосных угодий, их биоэкологическая характеристика (О. Х. Хасанов).	32
<i>Ceratoides eversmanniana</i> (Stschegl. et Losinsk.) Botsch. et ikon. — терексен Эверсмана.	34
Ареал и фитоценология (О. Х. Хасанов).	34
Биолого-морфологические особенности.	35
Онтогенез (Р. С. Верник, А. А. Бутник).	35
Строение почек (С. А. Пайзиева).	38
Сезонное развитие (Р. С. Верник).	40
Анатомия (А. А. Бутник).	40
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	44
Эколого-физиологические особенности.	48
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	49
Пигменты (Г. Т. Рахимов, Ф. Н. Таджиева).	50
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	51
Водный режим (Тура Рахимова, Н. Мухитдинов).	53
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	55
Фосфорный обмен (М. М. Нигматов).	57
Хозяйственная характеристика (О. Х. Хасанов).	59
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad. — кохия стелющаяся, изень.	59
Ареал и фитоценология (О. Х. Хасанов).	60
Биолого-морфологические особенности.	60
Онтогенез (Р. С. Верник, А. А. Бутник).	60
Строение почек (С. А. Пайзиева).	60
Сезонное развитие (Р. С. Верник).	61
Анатомия (Д. К. Сандов, А. А. Бутник).	62
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	72
Эколого-физиологические особенности.	75
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	75
Пигменты (Г. Т. Рахимов, Ф. Н. Таджиева).	76
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	78
Водный режим (Тура Рахимова, Н. Мухитдинов, С. Эсанкулов).	80
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	81
Фосфорный обмен (М. М. Нигматов).	81
Минеральный состав (А. Д. Ли).	86

Хозяйственная характеристика (О. Х. Хасанов).	86
<i>Salsola orientalis</i> S. G. Gmel. — солянка восточная, кейреук.	89
Ареал и фитоценология (О. Х. Хасанов).	89
Биолого-морфологические особенности.	92
Онтогенез (Р. Нигманова, С. А. Пайзиева).	92
Строение почек (С. А. Пайзиева).	95
Сезонное развитие (Р. Нигманова, А. Д. Ли).	96
Анатомия (Р. Нигманова).	98
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	102
Эколого-физиологические особенности.	105
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	105
Пигменты (Г. Т. Рахимов, Ф. Н. Таджиева).	106
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	106
Водный режим (Тура Рахимова, Н. Мухитдинов, С. Эсанкулов).	108
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	111
Фосфорный обмен (М. М. Нигматов).	113
Минеральный состав (А. Д. Ли, Б. В. Беркович).	114
Хозяйственная характеристика (А. Д. Ли).	114
<i>Salsola arbuscula</i> Pall. — солянка деревцевидная, белый боялыш.	117
Ареал и фитоценология (И. Ф. Момотов, А. Г. Алимжанов).	117
Биолого-морфологические особенности.	118
Онтогенез (А. Д. Ли).	118
Строение почек (С. А. Пайзиева).	119
Сезонное развитие (А. Д. Ли).	120
Анатомия (А. А. Бутник).	120
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	123
Эколого-физиологические особенности.	126
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	126
Пигменты (Г. Т. Рахимов, Ф. Н. Таджиева).	126
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	126
Водный режим (Тура Рахимова).	127
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	127
Минеральный состав (А. Д. Ли, Б. В. Беркович).	129
Хозяйственная характеристика (А. Д. Ли).	130
<i>Halolamprus subaphyllus</i> (C. A. Mey.) Botsch. (= <i>Salsola subaphylla</i> (C. A. Mey.) = <i>Aellenia subaphylla</i> (C. A. Mey.) Aellen) — чоюн.	131
Ареал и фитоценология (Тура Рахимова).	131
Биолого-морфологические особенности.	131
Онтогенез (С. А. Пайзиева).	131
Строение почек (С. А. Пайзиева).	133
Сезонное развитие (Тура Рахимова).	133
Анатомия (С. А. Пайзиева).	134
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	136
Эколого-физиологические особенности.	138
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	139
Пигменты (Ф. Н. Таджиева).	139
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	140
Водный режим (Тура Рахимова).	141
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	143
Минеральный состав (А. Д. Ли).	144
Хозяйственная характеристика (Тура Рахимова).	144
<i>Haloxylon aphyllum</i> (Minkw.) Hjin — саксаул безлистный, или чернял.	145
Ареал и фитоценология (Р. С. Верник).	145
Биолого-морфологические особенности.	146
Онтогенез (Р. С. Верник).	146
Строение почек (С. А. Пайзиева).	150
Сезонное развитие (Р. С. Верник).	151
Анатомия (А. А. Бутник).	151

Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	155
Эколого-физиологические особенности.	158
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	158
Пигменты (Г. Т. Рахимов, Ф. Н. Таджиева).	160
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	160
Водный режим (Тура Рахимова, Н. Мухитдинов, С. Эсанкулов).	163
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	165
Фосфорный обмен (М. М. Нигматов).	167
Минеральный состав (А. Д. Ли, Б. В. Беркович).	168
Хозяйственная характеристика (А. Д. Ли).	169
<i>Artemisia turanica</i> Н. К. Грасч.— полынь туранская, коражусан.	169
Ареал и фитоценология (В. М. Падункина, И. Ф. Момотов).	170
Биолого-морфологические особенности.	170
Онтогенез (С. Алимухамедова, А. Д. Ли).	170
Сезонное развитие (С. Алимухамедова, А. Д. Ли).	172
Анатомия (С. Алимухамедова).	173
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	173
Эколого-физиологические особенности.	180
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	180
Пигменты (Ф. Н. Таджиева).	181
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	182
Водный режим (Тура Рахимова).	185
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	184
Фосфорный обмен (М. М. Нигматов).	186
Минеральный состав (А. Д. Ли, Б. В. Беркович).	187
Хозяйственная характеристика (А. Д. Ли).	188
<i>Artemisia diffusa</i> Н. К. Грасч.— полынь раскидистая, окжусан.	188
Ареал и фитоценология (В. М. Падункина, И. Ф. Момотов).	189
Биолого-морфологические особенности.	189
Онтогенез (С. Алимухамедова, А. Д. Ли).	189
Сезонное развитие (С. Алимухамедова, А. Д. Ли).	190
Анатомия (С. Алимухамедова).	191
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).	191
Эколого-физиологические особенности.	197
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	197
Пигменты (Ф. Н. Таджиева).	198
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	199
Водный режим (Тура Рахимова).	199
Обмен углеводов и азотсодержащих веществ (И. Л. Захарьянц).	200
Минеральный состав (А. Д. Ли, Б. В. Беркович).	201
Хозяйственная характеристика (А. Д. Ли).	201
<i>Artemisia sogdiana</i> В. Г. — полынь согдийская, шувах.	203
Ареал и фитоценология (А. Рахимова, Ташхон Рахимова).	203
Биолого-морфологические особенности.	204
Онтогенез (А. Рахимова, Ташхон Рахимова).	204
Сезонное развитие (А. Рахимова, Ташхон Рахимова).	205
Анатомия (С. Алимухамедова).	205
Эколого-физиологические особенности.	211
Водный режим (Тура Рахимова).	211
Хозяйственная характеристика (Ташхон Рахимова, А. Рахимова).	211
<i>Artemisia ferganensis</i> Н. К. Грасч.— полынь ферганская, окшухав.	211
Ареал и фитоценология (А. Рахимова, Ташхон Рахимова).	212
Биолого-морфологические особенности.	212
Онтогенез (А. Рахимова, Ташхон Рахимова).	212
Анатомия (С. Алимухамедова).	213
Эколого-физиологические особенности.	213
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).	216
Дыхание (Л. Н. Алексеева).	217
Водный режим (Тура Рахимова).	217
Хозяйственная характеристика (Ташхон Рахимова, А. Рахимова).	218

<i>Alhagi pseudalhagi</i> (Bieb.) Desv. — верблюжья колючка	обыкновенная, янтак ложный	219
Ареал и фитоценология (М. Давлетшина).		219
Биолого-морфологические особенности.		220
Онтотенез (М. Давлетшина).		220
Сезонное развитие (М. Давлетшина).		226
Анатомия (Л. Шамсувалиева, М. Давлетшина).		226
Цветение (М. Давлетшина).		229
Эколого-физиологические особенности.		231
Фотосинтез (С. Ф. Фазылова).		231
Пигменты (Ф. Н. Таджиева).		232
Водный режим (Тура Рахимова).		232
Обмен углеводов (И. Л. Захарьянц).		234
Минеральный состав (А. Д. Ли).		234
Хозяйственная характеристика (М. Давлетшина).		234
<i>Onobrychis chorasapica</i> Bge. — эспарцет хорасанский.		236
Ареал и фитоценология (О. Х. Хасанов, С. Ф. Таджиев).		236
Биолого-морфологические особенности		236
Онтотенез (Л. Шамсувалиева).		236
Сезонное развитие (О. Х. Хасанов, С. Ф. Таджиев).		239
Анатомия (Л. Шамсувалиева).		239
Цветение, эмбриология (В. И. Коньчева).		241
Эколого-физиологические особенности.		244
Водный режим (Тура Рахимова).		244
Хозяйственная характеристика (О. Х. Хасанов, С. Ф. Таджиев).		245
<i>Crambe atabilis</i> Butk. et Majum — катран приятный.		245
Ареал и фитоценология (Н. А. Амирханов, Н. Т. Темирбаев).		245
Биолого-морфологические особенности.		246
Онтотенез (Н. А. Амирханов, Ш. С. Хамракулов).		246
Сезонное развитие (Н. А. Амирханов, Ш. С. Хамракулов).		248
Цветение, плодоношение (Н. А. Амирханов, Ш. С. Хамракулов).		249
Эколого-физиологические особенности.		250
Водный режим (Н. А. Амирханов).		250
Хозяйственная характеристика (Н. А. Амирханов, Н. Т. Темирбаев).		251
<i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn. — житняк гребенчатый.		251
Ареал и фитоценология (В. Махмудов).		252
Биолого-морфологические особенности		252
Онтотенез (В. Махмудов).		252
Сезонное развитие (В. Махмудов).		255
Цветение, плодоношение (В. Махмудов).		256
Эколого-физиологические особенности.		257
Водный режим (Тура Рахимова).		257
Хозяйственная характеристика (В. Махмудов).		258
Глава V. Приспособительные особенности растений (Д. К. Саидов, О. Х. Хасанов, Р. С. Верник, Тура Рахимова).		259
Глава VI. Основные агротехнические приемы возделывания и эффективность искусственных кормовых угодий (О. Х. Хасанов, Н. Темирбаев, И. Ф. Момотов, А. Г. Алимжанов).		268
Список использованной литературы		277

АДАПТАЦИЯ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ АРИДНОЙ ЗОНЫ
УЗБЕКИСТАНА

*Утверждено к печати
Ученым советом Института ботаники,
Отделением биологических наук АН УзССР*

Редактор Т. В. Голубева
Художник Е. И. Владимиров
Технический редактор Х. У. Бабамухамедова
Корректор А. А. Пизренко

ИБ № 2374

Сдано в набор 26.09.83. Подписано к печати 10.11.83. P05426. Формат 60×90/16. Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 19,0. Уч. изд. л. 20,0. Тираж 1200. Заказ 210. Цена 3 р. 30 к.

Издательство «Фан» УзССР, Ташкент, 700047, ул. Гоголя, 70.
Типография Издательства «Фан» УзССР, Ташкент, проспект М. Горького, 79.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ФАН»
УзССР

ВЫШЛИ ИЗ ПЕЧАТИ

Иллюстрированный определитель высших растений Каракалпакии и Хорезма, т. 2. Семейства бобовых по семейство сложноцветных.

Второй том определителя включает 43 семейства, 221 род и 432 вида дикорастущей флоры, а также сельскохозяйственных и наиболее распространенных декоративных растений Каракалпакии и Хорезма. Описываются морфологические признаки растений, приводятся данные по экологии, географии, фенологии и хозяйственному значению отдельных видов.

Для ботаников, агрономов, преподавателей и студентов вузов.

А. Бахиев, К. Н. Бутов,
С. Даулетмуратов. **Лекарственные растения Каракалпакии.**

В монографии описан флористический состав лекарственных растений Каракалпакии. Приведена экологическая характеристика их по природным районам (водоемы дельты Амударьи, тугайные массивы, песчаные пустыни, плато Устюрт), намечены ближайшие перспективы использования. Дана ресурсоведческая оценка зарослей и массивов наиболее ценных лекарственных растений на территории республики.

Для ботаников, фармацевтов, преподавателей и студентов биологического профиля.

ВЫХОДЯТ ИЗ ПЕЧАТИ

Определитель растений Средней Азии, т. 7.

Справочное издание включает 33 семейства, содержащих 194 рода и 1100 видов, в том числе ценные пищевые, лекарственные, медоносные и кормовые растения. Выяснены некоторые спорные вопросы номенклатурного порядка, распространения и объема видов. Уточнены количество видов родов Гераниум и Тамарикс для территорий Средней Азии, ареалы и экология видов. Даны ключи определения родов и видов, синонимика видов, их экология, география и фенология.

Для ботаников, педагогов, студентов и любителей природы.

**Дендрология Узбекистана, т.
XIII. Роды дуб, ломонос, шел-
ковица.**

В монографии приведены результаты изучения интродуцированных Ташкентским ботаническим садом родовых комплексов дуб, ломонос, шелковица. Описаны филогения, систематика, география, природные местообитания их представителей, особенности биологии, экологии и фенологии при введении в культуру в условия Узбекистана. Даны рекомендации по размещению и выращиванию интродуцентов в народном хозяйстве.

Для ботаников, лесоводов, агрономов-озеленителей, преподавателей и студентов-биологов.

Заявки следует направлять по адресу:
Ташкент, 700129, Навои,
30, Узбекское объедине-
ние книжной торговли.