УДК 581.412, 581.522.4, 581.543

СТРУКТУРНО-РИТМОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ ВИДОВ РОДА *TAMARIX* L. (TAMARICACEAE), ОБУСЛАВЛИВАЮЩИЕ АДАПТАЦИЮ ЭТИХ ВИДОВ В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ

М.В. Костина[1], *Н.С. Барабанщикова*[2], *И.В. Павлова*[3]

Тамариксы – аэроксильные кустарники или невысокие деревья, растущие в жарком и сухом климате на засоленных почвах по берегам рек, широко используются в озеленении. Выявлены структурно-ритмологические характеристики побеговых систем тамариксов, определяющих сроки и длительность цветения, а также способность ряда видов даже после обмерзания до уровня почвы цвести во второй половине лета, сохраняя высокую декоративность. Описание побеговых систем проводили с позиций структурно-ритмологического подхода И.Г. Серебрякова (1962). В качестве конструктивных единиц использовали вегетативные и генеративные побеги, а также оси видимых порядков ветвления. Объектами исследования служили *Tamarix hohenackeri*, *T. litwinowii* и *T. ramosissima*. Сроки цветения во многом определяются длиной генеративного побега и степенью разветвленности соцветия. Продолжительность цветения зависит от того, насколько велико разнообразие генеративных побегов, присущее данному виду. У *T. litwinowii* формируются два варианта генеративных побегов, *у T. hohenackeri* и *T. ramosissima* – семь. Длина генеративных побегов у *T. litwinowii* варьирует от 10 до 60 см, у двух других видов – от 6 см до 1,8 м. У *T. litwinowii* функции стволиков выполняют вегетативные побеги. У *T. hohenackeri* и *T. ramosissima* все побеги, в том числе и выполняющие функции стволиков, являются генеративными. При обмерзании *T. litwinowii* до уровня почвы от основания материнского стволика отрастают вегетативные побеги, у двух других видов – генеративные. С учетом всех показателей интродукции (зимостойкости, способности к цветению и восстановлению жизненной формы после обмерзания до уровня снежного покрова) можно заключить, что самым адаптированным из исследованных тамариксов является *T. ramosissima*.

Ключевые слова: Tamarix, зимостойкость, декоративность, генеративные побеги, побег формирования, скелетные оси, сроки и длительность цветения.

Тамариксы – аэроксильные кустарники или невысокие деревья, растущие в жарком и сухом климате на засоленных почвах по берегам рек, где они входят в состав пойменных лесов (тугаев) (Русанов, 1949). Тамариксы широко используют в озеленении городов и поселков в пустынной зоне. Они отличаются высокой устойчивостью к пыли, дыму и газам, могут расти на участках с засоленными почвами (Алексеев и др., 1997). Представители этого рода обладают высокой декоративностью как во время вегетации (благодаря своей ажурной кроне), так и в период цветения. Одни виды цветут только весной, другие – с весны до глубокой осени. С морфологической точки зрения тамариксы интересны тем, что у многих видов на одном растении могут формироваться соцветия, сильно различающиеся внешне. Они описываются как пучки, кисти и метелки (Русанов, 1949).

Три среднеазиатских вида рода *Tamarix* L. – *T. hohenackeri* Bunge, *T. litwinowii* Gorschk. и *T. ramosissima* Ledeb. – более шестидесяти лет выращиваются в Главном ботаническом саду РАН (Растения природной флоры…, 2013). Эти виды различаются по зимостойкости, времени и длительности цветения.

Успешность выращивания растений в новых для него условиях обусловлена наличием ре-

[1] Костина Марина Викторовна – профессор кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (mkostina@list.ru); [2] Барабанщикова Наталия Сергеевна – доцент кафедры ботаники Института биологии и химии, Московский педагогический государственный университет (baraba@list.ru); [3] Павлова Ирина Вадимовна – науч. сотр. Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН) (irpavlova@list.ru).

продуктивной фазы, высокой зимостойкостью и устойчивостью ритмов их сезонного развития. Одним из показателей зимостойкости служит степень обмерзания годичных побегов, которая оценивается от I до III баллов (Древесные растения …, 2005). У зимостойких видов годичные побеги не обмерзают, и их зимостойкость оценивается I баллом. У красивоцветущих растений с сезонной ритмикой связаны декоративность вида, определяемая сроками, длительностью цветения и вегетации. В последнее время в качестве интегрального признака для оценки экологических условий произрастания, а также адаптации растений к городской среде и успешности интродукции используют такой показатель, как сезонная динамика накопления фотосинтетических пигментов (Захарова, 2014; Турбина, Кравченко, 2018).

Результаты многолетних фенологических наблюдений, проводимых кураторами экспозиции Средней Азии, позволили установить, что у тамариксов отсутствует зависимость между степенью обмерзания растения и регулярностью цветения. У *T. litwinowii*, растущего в виде раскидистого куста высотой до 3 м, зимой годичные приросты обычно отмирают на одну треть (зимостойкость II балла). Обильное цветение этого вида приходится на конец весны – начало лета. Семена созревают в августе. В суровые зимы, когда *T. litwinowii* обмерзает сильнее, он образует генеративные побеги только через год. *T. ramosissima* по показателям зимостойкости несколько уступает *T. litwinowii*, т.е. побеги обмерзают сильнее. На экспозиции Средней Азии растет в виде куста высотой до 2–2,5 м. Цветет обычно два раза в год: очень обильно в конце мая и в июне, в конце августа вызревают семена, в это же время происходит его повторное цветение, в зиму уходит в стадии бутонизации. В суровые зимы *T. ramosissima* обмерзает до уровня снежного покрова и цветет только в конце лета. Самую низкую зимостойкость (III балла) имеет *T. hohenackeri*. Практически каждый год растения этого вида обмерзают до уровня снежного покрова, а иногда и до корневой шейки, но весной из спящих почек образуются несколько мощных побегов высотой до 150–170 см, которые переходят к цветению в начале июля и цветут до начала августа, а затем с конце августа до начале сентября (Павлова, Воронина, 2016). Семена образуются в августе одновременно со второй волной цветения.

Цель настоящего исследования состояла в выявлении структурно-ритмологических особенностей организации побеговых систем *T. hohenackeri, T. litwinowii* и *T. ramosissima*, позволяющих найти зависимость между сроками, регулярностью и длительностью цветения, зимостойкостью и декоративностью этих видов в условиях интродукции в Московском регионе.

Материалы и методы

Исследование проводили на экспозиции растений Средней Азии Главного ботанического сада РАН в Москве. Тамариксы выращивают на экспозиции с 1954 г., их черенки привезены из Узбекистана (Ташкент, ЦБС НАН) (Павлова, Воронина, 2016, с. 34).

При описании побеговых систем тамариксов использовали структурно-ритмологический подход И.Г. Серебрякова (1962), суть которого состоит в выделении в теле растения повторяющихся конструктивных единиц и выявлении их взаимосвязи в пространстве и времени.

В качестве конструктивных единиц использовали годичные побеги и скелетные оси. Под годичными побегами понимают структуры, которые формируются в течение одного вегетационного периода из почки регулярного возобновления или из спящей почки. Годичные побеги могут быть генеративными и вегетативными. Генеративные побеги, в отличие от вегетативных, включают помимо листьев, почек и стеблей еще и цветки.

При изучении генеративных побегов обращали внимание на такие признаки, как длина, строение вегетативной зоны и соцветий. Определяли степень участия генеративных побегов в построении куста, выявляли зависимость между степенью обмерзания тамариксов, временем их цветения и строением генеративных побегов. Составляли схемы строения генеративных побегов, а также схемы строения кустов с указанием положения этих побегов в побеговом теле растения. В течение 2017–2019 гг. наблюдали за отрастанием кустов тамариксов (*T. hohenackeri* – 16 кустов, *T. litwinowii* – 3 куста, *T. ramosissima* – 32 куста) после обмерзания до уровня снежного покрова в зиму 2016–2017 гг.

Результаты исследования

Строение побегов формирования и побегов ветвления тамариксов. У тамариксов, как и у других кустарников, в зависимости от роли, которую играет тот или иной тип побега в построении побеговой системы растения, можно выделить побеги формирования и побеги ветвления (Мазуренко, Хохряков, 1977). Побеги формирования – мощные побеги, развивающиеся из спя-

щих почек в надземной или подземной части растения. В дальнейшем они обычно превращаются в скелетные оси – стволики, несущие крону. Побеги ветвления – развиваются из почек регулярного возобновления и образуют крону стволика.

У *T. litwinowii* годичные побеги дифференцированы на вегетативные и генеративные. Побеги формирования (длиной до 2 м) и побеги ветвления у этого вида являются вегетативными и устроены следующим образом. В их основании находятся почечные чешуи со спящими почками, затем следуют мелкие чешуевидные листья (рис. 1, *а*). В пазухах листьев с неравномерными промежутками (от 2 до 10 листьев) образуются силлептические побеги, также несущие чешуевидные листья. Силлептические побеги достигают в длину 30 см, ветвятся до третьего порядка (рис. 1, *в*) и в конце вегетационного сезона обычно полностью опадают. Основная их функция – увеличение фотосинтезирующей поверхности. В дальнейшем будем называть такие ветвящиеся побеги веточками. В пазухах остальных чешуевидных листьев годичного побега закладываются генеративные и вегетативные почки возобновления (рис. 1, *а*). Верхушки вегетативных побегов *T. litwinowii* отмирают в конце вегетационного сезона.

На следующий год из почек возобновления развиваются вегетативные и генеративные побеги. Генеративные побеги после цветения и плодоношения полностью отмирают и не принимают участия в формировании многолетней системы растения. Их строение будет рассмотрено ниже. Самые мощные вегетативные побеги появляются в средней части материнского побега (рис. 1, *б*).

У *T. hohenackeri* и *T. ramosissima* генеративные побеги выполняют функцию побегов как формирования, так и ветвления. Размеры генеративных побегов в зависимости от выполняемых функций могут варьировать от 8 до 150–170 см. Более подробно строение генеративных побегов описано ниже.

Побеги формирования и наиболее мощные побеги ветвления, на основе которых формируется многолетняя скелетная основа куста, отличаются от таковых у *T. litwinowii* тем, что они завершаются системой цветоносных осей разной степени сложности (рис. 2, *а*). Из почек регулярного возобновления, которые закладываются на таких побегах, образуются генеративные побеги разной длины и строения. Самые мощные формируются в средней части материнского побега (рис. 2, *б*).

У всех видов тамариксов нарастание скелетных осей происходит мезосимподиально. Еще одна особенность тамариксов состоит в том, что у них широко распространено внутрипочечное ветвление, в результате которого в пазухе листа

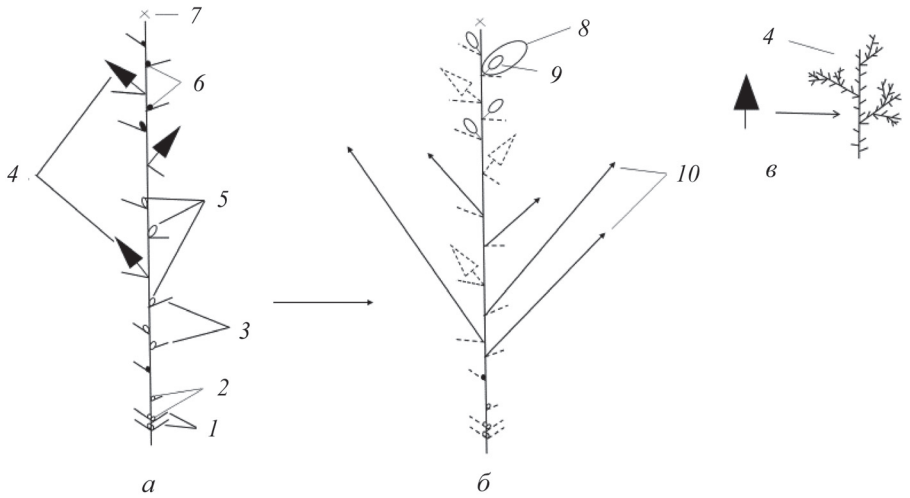

Рис. 1. Побег формирования и развивающаяся на его основе система побегов у *T. litwinowii*. *а* – строение разветвленного в результате силлептического ветвления побега формирования; *б* – система побегов, образовавшихся из почек регулярного возобновления на побеге формирования; *в* – строение веточки (*1* – почечные чешуи; *2* – спящие почки; *3* – чешуевидные листья; *4* – веточки; *5* – вегетативные почки регулярного возобновления; *6* – генеративные почки; *7* – завершение нарастания; *8* – генеративные побеги; *9* – соцветие; *10* – вегетативные побеги). Строение генеративных и вегетативных побегов, образовавшихся из почек регулярного возобновления дано схематично. Пунктиром отмечены отмершие части

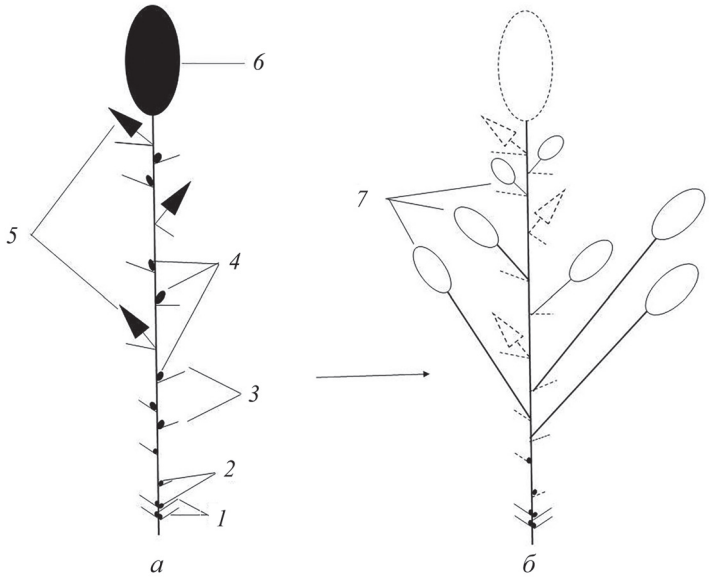

Рис. 2. Побег формирования и развивающаяся на его основе система побегов у *T. hohenackeri* и *T. ramosissima*: *а* – генеративный побег формирования; *б* – система побегов, образовавшихся из почек регулярного возобновления напобеге формирования (*1* – почечные чешуи; *2* – спящие почки; *3* – чешуевидные листья; *4* – почки регулярного возобновления; *5* – веточки; *6* – соцветие; *7* – генеративные побеги. Строение генеративных побегов дано схематично. Пунктиром отмечены отмершие части

формируется не одна почка возобновления, а группа почек (рис. 3, *а*). Пазушные комплексы состоят из материнской почки и дочерних почек I–II порядков. Материнская почка может быть вегетативной и генеративной. Весной из групповых почек побеги начинают развиваться практически одновременно. Визуально такие структуры выглядят как пучки. Пучки могут состоять только из генеративных и реже вегетативных побегов (рис. 3).

Строение генеративных побегов. Результаты исследования показали, что у рассматриваемых видов тамариксов все наблюдаемое разнообразие генеративных побегов можно свести к нескольким основным типам.

У *T. litwinowi*i формируются следующие основные типы генеративных побегов.

Генеративные побеги I типа длиной 10–16 см имеют в основании почечные чешуи, чешуевидные листья и завершаются кистью. К цветению такие генеративные побеги переходят в конце весны – начале лета и после плодоношения полностью засыхают и опадают. Веточки на таких побегах обычно не формируются (рис. 4, *а*).

Генеративные побеги II типа длиной от 20 до 60 см в основании имеют почечные чешуи и чешуевидные листья. Выше по оси генеративного побега располагаются флоральная зона, представляющая собой кисть длиной до 16 см, и вегетативная зона с веточками (рис. 4, *б*). Цветут генеративные побеги II типа примерно в то же время, что и генеративные побеги I типа, но ось генеративного побега с вегетативной зоной нередко сохраняется до конца лета.

Нередко генеративные побеги I и II типов входят в состав пучков, образующихся в результате внутрипочечного ветвления из групповых почек.

Генеративные побеги T. ramosissima и T. hohenackeri. У этих видов формируются следующие типы генеративных побегов.

Генеративные побеги I типа длиной 6–10 см, завершающиеся открытой кистью (рис. 4, *а*). Они переходят к цветению в конце весны – начале лета. Генеративные побеги II типа имеют те же характеристики, что и у *T. litwinowii*.

Генеративные побеги III типа длиной до 12 см имеют почечные чешуи и завершаются открытой кистью, ниже которой располагаются боковые кисти (рис. 5, *а*, *в*). В основании более мощных побегов длиной до 20 см хорошо выражена вегетативная зона с веточками (рис. 5, *а*). К цветению генеративные побеги этого типа переходят в начале июня, а к концу июня они обычно полностью отмирают.

Генеративные побеги IV типа длиной до 70 см отличаются от побегов III типа тем, что после об-

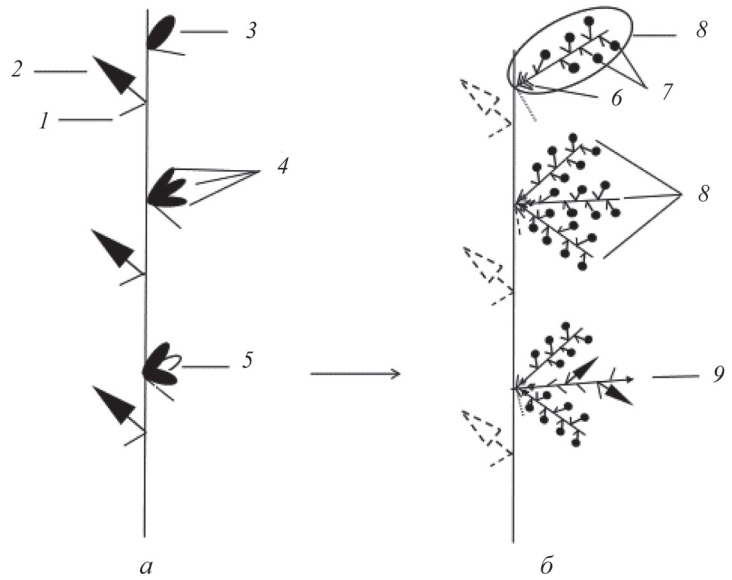

Рис. 3. Формирование системы побегов из групповых почек у *T. litwinowi*i: *а* – осень 2018 г., *б* – весна 2019 г. (*1* – лист; *2* – веточка; *3* – генеративная почка; *4* – генеративные почки, образовавшиеся в результате внутрипочечного ветвления; *5* – вегетативная почка; *6* – почечные чешуи; *7* – цветки; *8* – генеративный побег; *9* – вегетативный побег). Показан участок побега с одиночными и ветвящимися почками

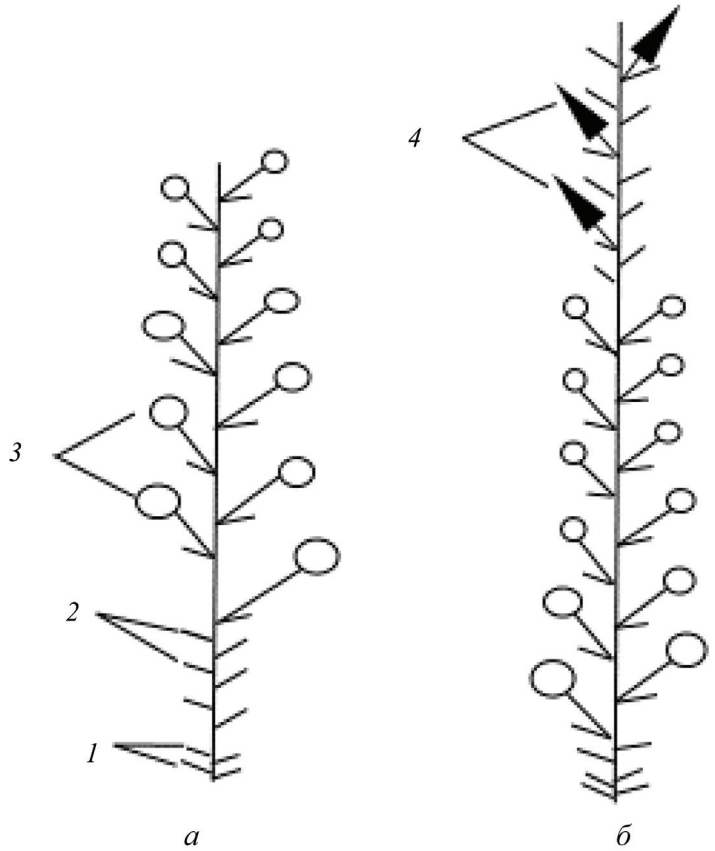

Рис. 4. Строение генеративных побегов I и II типов: *а* – строение генеративного побега I типа; *б* – строение генеративного побега II типа (*1* – почечные чешуи; *2* – листья; *3* – цветки; *4* – веточки)

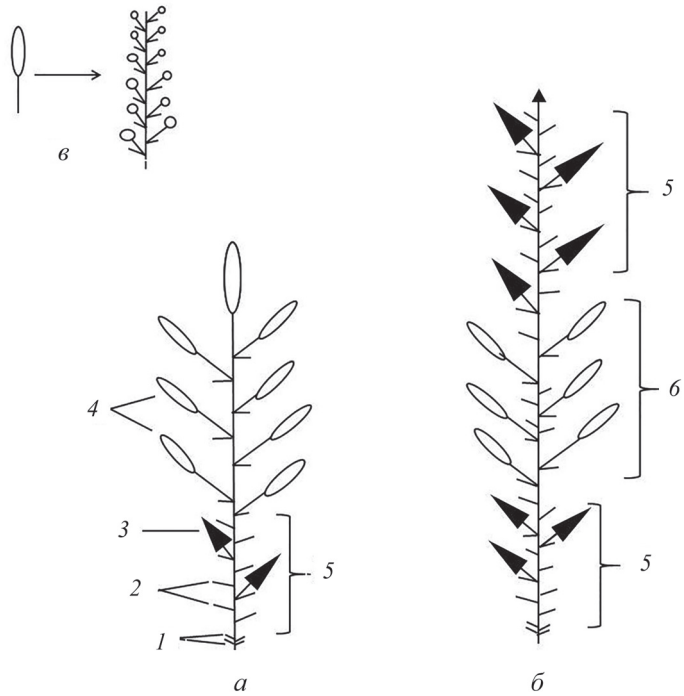

Рис. 5. Генеративные побеги III и IV типов: *а* – генеративный побег, завершающейся закрытой кистью из кистей (III тип); *б* – генеративный побег, имеющий две вегетативных зоны и флоральную зону – кисть из кистей (IV тип); *в* – соцветие кисть (*1* – почечное кольцо; *2* – листья; *3* – веточки; *4* – кисти; *5* – вегетативная зона; *6* – флоральная зона)

разования соцветия (сложная кисть из кистей), ось этого соцветия продолжает нарастать с образованием силлептически ветвящейся вегетативной зоны, которую можно обозначить как верхнюю вегетативную зону (рис. 5, *б*). К цветению такие побеги переходят в то же время, что и генеративные побеги III типа. Генеративные побеги IV типа после отмирания пазушных цветоносов нередко принимают участие в формировании многолетней побеговой системы растений.

Генеративные побеги V типа длиной от 60 до 160 см имеют хорошо выраженную вегетативную зону длиной до 1 м и верхушечное соцветие – метелку из кистей (рис. 6, *а*). Образование таких генеративных побегов происходит в конце июля у *T. hohenackeri* и в конце августа у *T. ramosissima.*

Генеративные побеги VI типа длиной до 160 см имеют нижнюю вегетативную зону, флоральную метелковидную зону и верхнюю вегетативную зону (рис. 6, *б*). Такие побеги переходят к цветению в то же время, что и генеративные побеги V типа.

Генеративные побеги VII типа длиной до 2 м имеют верхнюю и нижнюю вегетативные зоны, флоральную зону и завершаются метелкой из кистей (рис. 6, *в*).

Генеративные побеги I, II и III типов после цветения, как уже отмечалось выше, полностью отмирают. У генеративных побегов V, VI и VII типов (нередко и у генеративных побегов IV типа) после цветения и плодоношения соцветие отмирает, а вегетативная зона с почками возобновления входит в состав многолетних скелетных осей.

У *T. litwinowii* регулярно образуются генеративные побеги I и II типов, а у *T. ramosissima* – I, II, III и IV типов, чем обусловлено обильное весеннелетнее цветение этих видов (за исключением 2017 г., когда эти виды сильно обмерзли). Высокая декоративность *T. litwinowiiu* и *T. ramosissima* в начале лета достигается также и за счет ветвления пазушных почек, в результате которого увеличивается число генеративных побегов, собранных в пучки. Здесь следует отметить, что наиболее интенсивно ветвятся на этапе внутрипочечного развития генеративные побеги I и II типов, имеющие самые небольшие размеры и малоцветковые соцветия. У *T. ramosissima* регулярно образуются также генеративные побеги V–VII типов, благодаря которым эти виды цветут в конце лета.

У *T. hohenackeri* генеративные побеги I–IV типов мы наблюдали весной 2016 г., когда некоторые из прошлогодних скелетных побегов сохра-

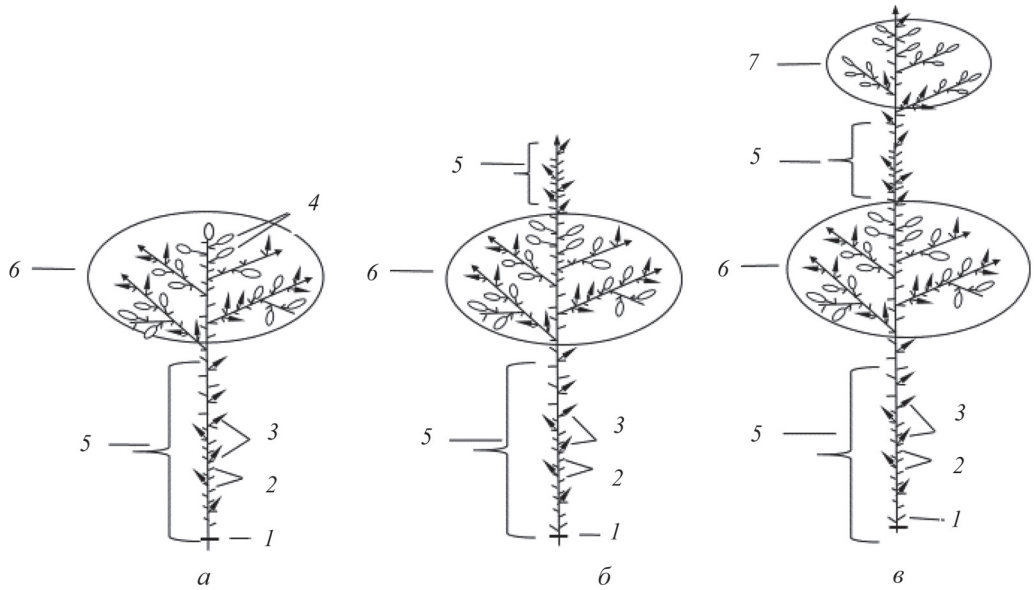

Рис. 6. Генеративные побеги V–VII типов: *а* – генеративный побег, завершающийся метелкой из кистей (V тип); *б* – генеративный побег, имеющий две вегетативных зоны и флоральную зону в виде открытой метелки (VI тип); *в* – генеративный побег, имеющий две вегетативных зоны, флоральную зону и верхушечную метелку (VII тип) (*1* – почечное кольцо; *2* – листья; *3* – веточки; *4* – кисть; *5* – вегетативная зона; *6* – флоральная зона; *7* – открытая метелка)

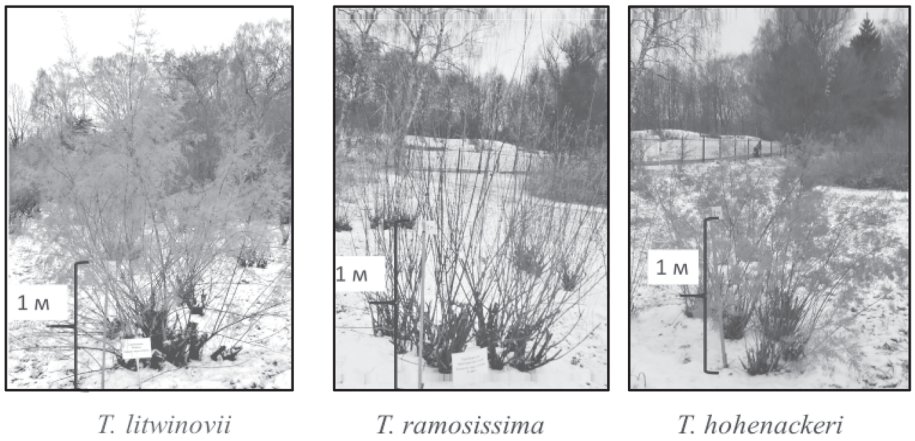

Рис. 7. Внешний облик тамариксов на экспозиции Средней Азии в ГБС РАН осенью 2019 г.

нились живыми до высоты 70 см. Если принять во внимание особенности весеннего цветения *T. hohenackeri* в 2016 г., то можно предположить, что этому виду присущи все типы генеративных побегов, характерные для *T. ramosissima*. Однако из-за низкой зимостойкости и регулярного обмерзания в Москве генеративные побеги этих типов у *T. hohenackeri* обычно не образуются. Наше предположение подтверждается литературными данными (Русанов, 1949), согласно которым *T. hohenackeri* обильно цветет не только летом, но и весной, а также гербарными материалами (МНА).

Восстановление жизненной формы тамариксов после обмерзания. Для жизненной формы «кустарник» характерна постоянная смена стволиков в течение жизни растения. Стволики, как отмечалось выше, образуются на основе побегов формирования. Различного рода травматические события, например омолаживающая обрезка, сильное обмерзание, повреждение животными и т.д., вызывают инициацию спящих почек и образование побегов формирования.

В зиму 2016–2017 гг. все три вида тамариксов обмерзли до уровня снежного покрова. Это позволило провести в 2017–2019 гг. наблюдение за

восстановлением кустов в сравнительном аспекте. На рис. 7 показано, как выглядели тамариксы осенью 2019 г.: *T. hohenackeri* практически в два раза ниже *T. litwinowii* и в полтора раза ниже *T. ramosissima*.

Восстановление куста у *T. litwinowii* происходило следующим образом. Весной 2017 г. из спящих почек, расположенных в основании погибшего материнского стволика, образовались вегетативные побеги формирования длиной до 2 м (рис. 8, *а*), которые зимой 2017–2018 гг. частично обмерзли. В начале лета 2018 г. из почек, заложившихся в дистальной части этих побегов в 2017 г., развились генеративные побеги I и II типов, а из расположенных ниже почек – вегетативные побеги. Генеративные побеги после цветения и плодоношения полностью опали. Мезосимподиальное нарастание и ветвление стволиков осуществлялось на основе вегетативных побегов (рис. 8, *б*). Сформировавшиеся на вегетативных побегах в 2018 г. генеративные и вегетативные почки обусловили цветение, а также дальнейшее нарастание и ветвление стволиков в 2019 г. Из спящих почек, расположенных в основании материнских стволиков, образовались мощные побеги формирования (рис. 8, *в*).

Таким образом, у *T. litwinowii* многолетняя осевая система восстанавливается после обмерзания за счет образования мощных вегетативных побегов, на основе которых формируются стволики и мощные ветви. Функции генеративных побегов в основном сводятся к образованию цветков и плодов. Участия в формировании многолетней побеговой системы растения они не принимают.

У *T. ramosissima* весной 2017 г. из спящих почек образовались побеги формирования длиной до 190 см, которые в конце августа перешли в стадию цветения. Данные побеги по нашей классификации можно отнести к генеративным побегам V–VII типов (рис. 9, *а*). В 2018 г. из почек, которые заложились на побегах формирования в предыдущем году ниже отмершего соцветия, развились генеративные побеги. Их размеры, число листьев и веточек в вегетативной зоне, а также степень разветвленности соцветий определялись положением на материнском побеге формирования. Самые мощные образовались в средней части материнского побега (рис. 9, *б*). В начале лета перешли к цветению генеративные побеги I–IV типов, в конце августа зацвели генеративные побеги V–VI типов, а генеративные побеги VII типа ушли в зиму в стадии бутонизации. Генеративные побеги I–Ш типов после цветения и плодоношения полностью опадали и не принимали участия в формировании многолетней осевой системы растения. У более мощных генеративных побегов вегетативная зона сохранялась. За счет этих побегов происходило мезосимподиальное нарастание и ветвление куста. В 2019 г., так же как в предыдущем, практически из всех почек возобновления образовались генератив-

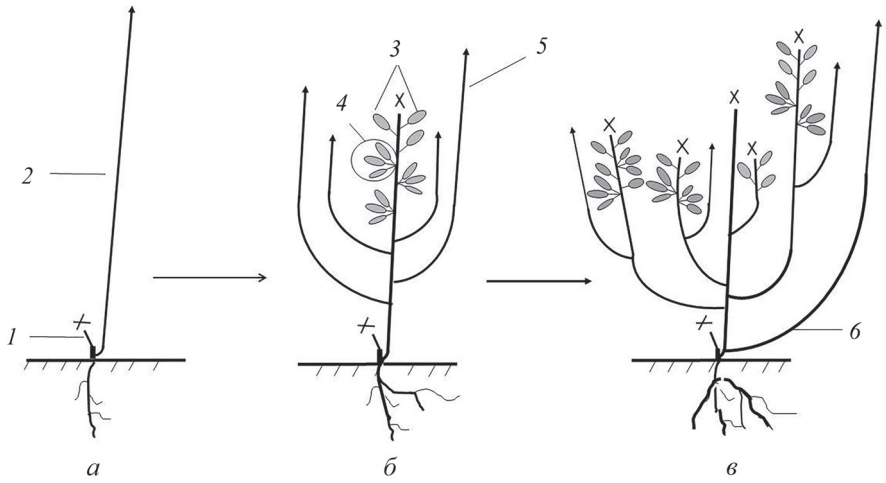

Рис. 8. Восстановление куста *T. litwinowii* после обмерзания в течение 2017 (*а*), 2018 (*б*), 2019 (*в*) гг. на примере развития одного из побегов формирования: *1* – обмерзший до основания материнский стволик; *2* – вегетативный побег формирования; *3* – генеративные побеги I–II типов, цветущие в начале лета; *4* – генеративные побеги, образовавшиеся из групповых почек; *5* – вегетативные побеги, за счет которых происходит формирование кроны стволика; *6* – вегетативный побег, образовавшийся из спящей почки

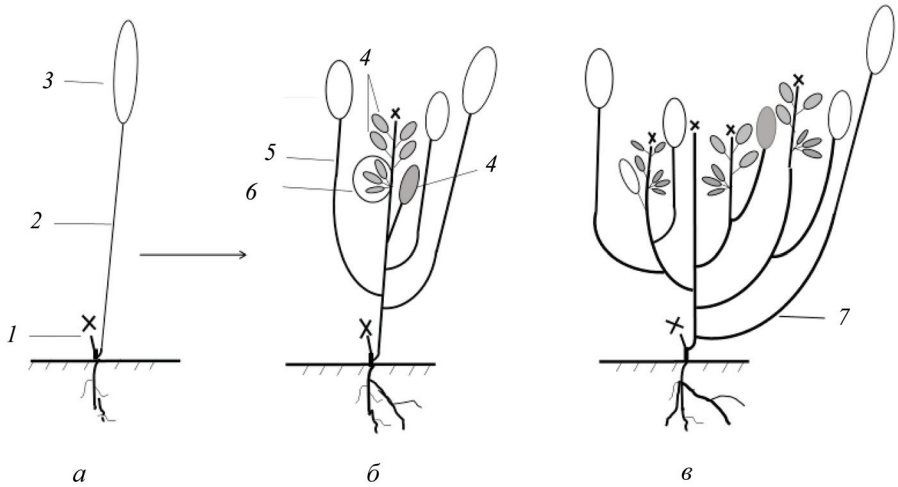

Рис. 9. Восстановление куста T. ramosissima в течение 2017 (*а*), 2018 (*б*), 2019 (*в*) гг. на примере развития одного из побегов формирования: *1* – обмерзший до основания материнский стволик; *2* – генеративный побег формирования; *3* – соцветие; *4* – генеративные побеги I–IV типов, цветущие в начале лета; *5* – генеративные побеги V–VI типов, цветущие в конце лета; *6* – генеративные побеги, образовавшиеся из групповых почек; *7* – генеративный побег формирования следующего порядка (VII типа), образовавшийся из спящей почки

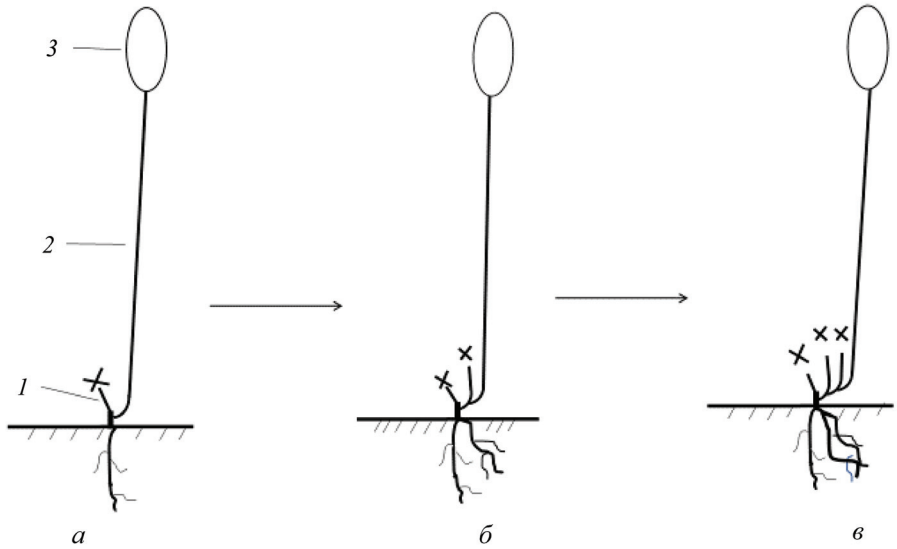

Рис. 10. Ежегодное образование и обмерзание генеративных побегов формирования *T. hohenackeri* в 2017–2019 гг.: *1* – обмерзший до основания материнский стволик; *2* – генеративный побег формирования, выполняющий функцию стволика (VI–VII типов); *3* – соцветие

ные побеги, а из расположенных в основании стволика спящих почек – мощный генеративный побег формирования (рис. 9, *в*). Таким образом, куст у *T. ramosissima* восстанавливается на основе генеративных побегов, выполняющих как скелетные функции, создавая остов куста, так и функции, связанные с ассимиляцией и репродукцией.

У *T. hohenackeri* весной 2017 г. из спящих почек, расположенных в основании погибшего материнского стволика, образовались побеги формирования, которые в середине июля перешли в стадию цветения (VI тип генеративных побегов) (рис. 10, *а*). Эти же побеги за счет пролификации могли процвести еще раз в конце августа. Зимой 2017–2018 гг. они обмерзли практически до осно-

вания (рис. 10, *б*). В 2018 и в 2019 гг. картина повторилась: образовавшиеся весной побеги летом цвели, а зимой обмерзали (рис. 10, *б*, *в*). Таким образом, у *T. hohenackeri* восстановления жизненной формы, присущей этому виду в природе, в Москве не происходит.

Общим для *T. hohenackeri* и *T. ramosissima* является способ формирования куста на основе генеративных побегов: соцветия после цветения и плодоношения отмирают, а вегетативные зоны генеративных побегов сохраняются и образуют скелетную основу растения.

Обсуждение

Изучение специфики побеговой организации тамариксов позволило установить ряд корреляций между сроками и длительностью цветения и способностью сохранять декоративность после сильного обмерзания.

Сроки цветения во многом определяются размерами генеративных побегов – чем меньше их длина, тем быстрее они переходят в репродуктивное состояние.

Продолжительность цветения зависит от того, насколько велико разнообразие генеративных побегов, присущее данному виду. Так, у *T. litwinowii,* цветущего только в начале лета генеративные побеги имеют небольшие размеры и неразветвленные или малоразветвленные соцветия. Повторное цветение двух других видов обусловлено их способностью к формированию мощных генеративных побегов, имеющих сильно разветвленные соцветия.

Отсутствие прямой зависимости между зимостойкостью и способностью к цветению объясняется структурной организацией куста. У *T. hohenackeri* и *T. ramosissima* практически все побеги, в том числе развивающиеся из спящих почек, расположенных в основании материнского стволика, могут перейти в генеративное состояние. Поэтому даже после сильного обмерзания растения цветут во второй половине лета. У *T. litwinowii* все мощные побеги, в том числе образующиеся из спящих почек, являются вегетативными, поэтому после обмерзания до уровня снежного покрова цвести растения не будут. Следует также отметить, что обмерзание вегетативных побегов *T. litwinowii* более чем на половину может резко снизить декоративность растения. Это обусловлено приуроченностью генеративных почек к дистальной и средней частям материнского вегетативного побега.

Отсутствие корреляции между способностью к цветению и зимостойкостью можно наблюдать в Полярно-ботаническом саду (Апатиты, Мурманская обл.) у *Spiraea japonica* L.f*., Symphoricarpus albus* (L.). Blake. Эти виды не теряют декоративности, регулярно цветут и плодоносят, хотя и обмерзают до уровня снежного покрова (Мазуренко, 2001). В условиях Москвы сходным образом ведут себя *Amorpha fruticosa* L., *Buddleja davidii* Franc., которые ежегодно восстанавливают надземную часть и регулярно цветут.

Важнейшим показателем успешности акклиматизации того или иного вида во вторичном ареале является его способность сохранять и восстанавливать присущую ему жизненную форму. Так, летом 2017 г. все три вида имели высокий прирост побегов, отрастающих из спящих почек и выполняющих функции побегов формирования. Образовавшиеся у *T. litwinowii* и *T. ramosissima* в 2017 г. побеги формирования в 2018–2019 гг. активно нарастали и ветвились, что позволило этим видам восстановить присущую им жизненную форму. *T. hohenackeri* каждый год, начиная все с нуля, тратит свои ресурсы на образование побегов формирования. Такую биоморфу *T. hohenackeri* по классификации можно охарактеризовать как вынужденный травянистый многолетник (Мазуренко, 2001).

Полученные нами данные не совпадают с результатами исследования физиологических показателей адаптации тамариксов коллекции Средней Азии ГБС (максимум накопления Хл a + b и ежегодный прирост побегов), согласно которым *T. hohenackeri* имеет по сравнению с *T. litwinowii* и *T. ramosissima* наибольшую пластичность и высокий уровень адаптации (Воронина, 2018, 2019).

Результаты проведенного нами исследования показывают, что объективно оценить итоги интродукции кустарников, в том числе и тамариксов, можно на основании трех показателей: зимостойкости, способности к цветению и плодоношению, в том числе и после сильного обмерзания, а также способности к восстановлению жизненной формы.

Заключение

T. hohenackeri, имеющий самую низкую зимостойкость из всех рассматриваемых видов и практически каждый год сильно обмерзающий, благодаря отрастанию из спящих почек мощных генеративных побегов, выполняющих функцию побегов формирования, регулярно цветет во второй половине лета. Однако этот вид не способен сохранять в условиях интродукции присущую ему жизненную форму раскидистого кустарни-

ка. Кроме того, из-за регулярного обмерзания он не реализует возможность весенне-летнего цветения. *T. litwinowii*, имея самую высокую зимостойкость, в силу специфики расположения генеративных почек на материнском вегетативном побеге формирования, может не перейти к цветению даже при обмерзании годичных приростов до половины длины. Отсутствие цветения в значительной степени уменьшает декоративные качества этого вида. *T. ramosissima* по зимостойкости уступает *T. litwinowii*, но сохраняет способность к цветению даже после сильного обмерзания. У *T. ramosissima*, как и у *T. hohenackeri*, функцию побегов формирования выполняют генеративные побеги. Однако, в отличие от *T. hohenackeri*, *T. ramosissima* обладают способностью восстанавливать после обмерзания присущую ему жизненную форму раскидистого кустарника, имеет обильное весенне-летнее и летнее цветение. Таким образом, если оценивать итоги интродукции с учетом всех показателей, в том числе и сохранения декоративности, то самым адаптированным из тамариксов является *T. ramosissima*. Все три вида прекрасно дополняют друг друга и представляют собой одну из достопримечательностей экспозиции Средней Азии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ
[REFERENCES]

Алексеев Ю.Е., Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А. Деревья и кустарники. Энциклопедия природы России. М., 1997. 552 с. [*Alekseev Yu.E., Zhmylev P.Yu., Karpukhina E.A.* Derev'ya i kustarniki. Entsiklopediya prirody Rossii. M., 1997. 552 s.].

Ботанико-географические экспозиции растений природной флоры. Итоги сохранения биоресурсов ex situ. М., 2007. 226 с. [Botaniko-geograficheskie ekspozitsii rastenii prirodnoi flory. Itogi sokhraneniya bioresursov ex situ. M., 2007. 226 s.].

Воронина О.Е. Показатели качества интродукции трех видов тамариксов в Средней России // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2018. Т. 20. № 5 (85). С. 37–42 [*Voronina O.E.* Pokazateli kachestva introduktsii trekh vidov tamariksov v Srednei Rossii // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk. 2018. T. 20. № 5 (85). S. 37–42].

Воронина О.Е. Физиологические подходы мониторинга адаптации *Tamarix* L. Коллекции Средней Азии Главного ботанического сада РАН // Инновации и традиции в современной ботанике. Тезисы докладов Всерос. науч. конф. с международным участием, посвященной 150-летию со дня рождения В.Л. Комарова. Санкт-Петербургский Ботанический сад им. ВЛ. Комарова РАН 2019. С. 22 [*Voronina O.E.* Fiziologicheskie podkhody monitoringa adaptatsii Tamarix L. Kollektsii Srednei Azii Glavnogo botanicheskogo sada RAN // Innovatsii i traditsii v sovremennoi botanike. Tezisy dokladov Vseros. nauch. konf. s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoi 150-letiyu so dnya rozhdeniya V.L. Komarova. Sankt-Peterburgskii Botanicheskii sad im. VL. Komarova RAN 2019. S. 22].

Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции / Коллектив авторов: Плотникова Л.С., Александрова М.С., Беляева Ю.Е и др. М., 2005. 586 с. [Drevesnye rasteniya Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Tsitsina RAN: 60 let introduktsii / Kollektiv avtorov: Plotnikova L.S., Aleksandrova M.S., Belyaeva Yu.E i dr. M.: Nauka, 2005. 586 s.].

Захарова Е.И. Содержание основных пигментов в перидерме однолетних побегов древесно-кустарниковых видов семейства Fabaceae Lindl., при интродукции в нижегородском Поволжье // Лесной вестник. 2014. № 4. С. 71–76 [*Zakharova E.I.* Soderzhanie osnovnykh pigmentov v periderme odnoletnikh pobegov drevesno-kustarnikovykh vidov semeistva Fabaceae Lindl., pri introduktsii v nizhegorodskom Povolzh'e // Lesnoi vestnik. 2014. № 4. S. 71–76].

Мазуренко М.Т. Направления изменения биоморф при интродукции // Бюл. ГБС. 2001. Вып. 182. С. 87–97 [*Mazurenko M.T.* Napravleniya izmeneniya biomorf pri introduktsii // Byull. GBS. 2001. Vyp. 182. S. 87–97].

Сарсацкая А.Н. Содержание фотосинтетических пигментов у древесных пород городских насаждений / Вестн. КемГУ. Сер. биологические технические науки и науки о Земле. 2017. № 4. С. 9–14 [*Sarsatskaya A.N.* Soderzhanie fotosinteticheskikh pigmentov u drevesnykh porod gorodskikh nasazhdenii / Vestn. KemGU. Seriya biologicheskie tekhnicheskie nauki i nauki o Zemle. 2017. № 4. S. 9–14].

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с. [*Serebryakov I.G.* Morfologiya vegetativnykh organov vysshikh rastenii. M., 1952. 391 s.].

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с. [*Serebryakov I.G.* Ekologicheskaya morfologiya rastenii. M., 1962. 378 c.].

Растения природной флоры в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции // Отв. ред. А.С. Демидов. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. М., 2013. 657 с. [Rasteniya prirodnoi flory v Glavnom botanicheskom sadu im. N.V. Tsitsina Rossiiskoi akademii nauk: 65 let introduktsii // Otv. red. A.S. Demidov. FBGU nauki Glavnyi botanicheskii sad im. N.V. Tsitsina RAN. M., 2013. 657 s.].

Русанов Ф.Н. Среднеазиатские тамариксы // Ташкент, 1949. 158 с. [*Rusanov F.N.* Sredneaziatskie tamariksy // Tashkent, 1949. 158 s.].

Павлова И.В., Воронина О.Е. Опыт интродукции видов рода *Tamarix* L. в Главном ботаническом саду РАН в Москве / Белгород: Периодический научный сборник Современные тенденции развития науки и технологий. 2016. № 10. Ч. 3 С. 83–86 [*Pavlova I.V., Voronina O.E.* Opyt introduktsii vidov roda *Tamarix* L. v Glavnom botanicheskom sadu RAN v Moskve / Belgorod: Periodicheskii nauchnyi sbornik Sovremennye tendentsii razvitiya nauki i tekhnologii. 2016. № 10. Ch. 3 S. 83–86].

Турбина И.Н., Кравченко И.В. Результаты интродукции *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch в таёжной зоне Западной Сибири // Изв. Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. 2018. Т. 23. С. 43–53 [*Turbina I.N., Kravchenko I.V.* Rezul'taty introduktsii Bergenia crassifolia (L.) Fritsch v taezhnoi zone Zapadnoi Sibiri // Izv. Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser. Biologiya. Ekologiya. 2018. T. 23. S. 43–53].

Поступила в редакцию / Received 18.05.2020
Принята к публикации / Accepted 30.10.2020

STRUCTURAL AND RHYTHMOLOGICAL FEATURES OF SHOOT SYSTEMS OF SPECIES OF THE GENUS TAMARIX L. (TAMARICACEAE), CONDITIONING THE ADAPTATION OF THESE SPECIES IN THE MOSCOW REGION

M.V. Kostina[1], *N.S. Barabanshchikova*[2], *I.V. Pavlova*[3]

Tamarix are aeroxyl shrubs or low trees that grow in hot and dry climates on saline soils along the banks of rivers. They are widely used in landscaping. The aim of the study was to identify structural and rhythmological shoot system characteristics determining the flowering time, duration and the ability of some species to bloom in late summer even after freezing to ground level, thus maintaining a high decorative effect in *Tamarix*. The description of shoot systems was conducted according to I. G. Serebryakov's structural-rithmological approach (1962). Vegetative and generative shoots, as well as axes of visible branching orders, were used as constructive units. The subjects of the study were *Tamarix hohenackeri*, *T. litwinowii*, *T. ramosissima*. The time of flowering is largely determined by the length of the generative shoot and the degree of branching of the inflorescence. The duration of flowering depends on large variety of generative shoots inherent in this species. In *T. litwinowii*, two generative shoots variants are formed, and seven in *T. hohenackeri* and *T. ramosissima*. The generative shoot length in *T. litwinowii* varies from 10 to 60 cm, in two other species from 6 cm to 1.8 m. In *T. litwinowii*, the functions of stems are performed by vegetative shoots. In *T. hohenackeri*, *T. ramosissima* all shoots, including those that perform the functions of stems, are generative. When *T. litwinowii* freezes to the ground level, vegetative shoots grow from the base of the parent stem, while generative shoots grow in the other two species. Taking into account all the indicators of introduction – winter hardiness, ability to bloom and restore life form after freezing to the level of snow cover, the most adapted of the studied *Tamarix* is *T. ramosissima*.

Key words: *Tamarix*, winter hardiness, decorative properties, generative shoots, formation shoot, skeletal axes, time of flowering and duration.

[1] Kostina Marina Viktorovna, professor, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University (mkostina@list.ru); [2] Barabanshchikova Nataliya Sergeevna, Institute of Biology and Chemistry, Moscow State Pedagogical University (baraba@list.ru); [3] Pavlova Irina Vadimovna, researcher, Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (MBG RAS) (irpavlova@list.ru).