

В миоценовых и плиоценовых отложениях Европы и частью Азии встречается *Vitis tautonica* A. Br. Этот вид представлен не только листьями, но также гроздьями, ягодами и семенами. Он был распространён до Западной Сибири. Другой западноевропейский вид винограда — *Vitis praevinifera* Sap. — был распространён от Франции до Украины, где он встречается в верхнемиоценовых отложениях по реке Крынка севернее Азовского моря.

Наиболее замечательным видом из ископаемых виноградов, несомненно, является *V. silvestris* Gmel., появление которого в Европе датируется верхним олигоценом; на юге Европы он пережил ледниковый период, хотя нигде в отложениях междуледникового времени не был обнаружен. В последующее тёплое послеледниковое время дикая виноградная лоза была распространена по всей Европе до юга Швеции. Повидимому, она была широко распространена и в эпоху палеолита. Относительно неолита имеются уже определённые сведения об использовании человеком виноградной лозы.

Европа в продолжение четвертичного периода являлась важным очагом развития ряда родичей виноградной лозы; появились типы лоз, сходные с современными; к числу их относятся *Vitis vinifera diluviana* Sap. и др. Все эти виды более или менее близки между собой. В некоторых случаях они представляют, быть может, лишь отпечатки листьев мужских и женских особей одного и того же вида. Вместе с тем все они в целом близки к современному виду *V. silvestris* Gmel., семена которого найдены не только в четвертичных отложениях Средней и Южной Европы, но и в первобытных стоянках неолитического времени — в свайных постройках и террамарках.

Эволюция виноградных растений, приближающихся к культурной лозе, судя по ископаемым находкам, особенно интенсивно проходила в Средней и Южной Европе в течение второй половины третичного периода и затем особенно в четвертичный период. Однако и на территории СССР известно уже довольно много находок ископаемых, относящихся к родам *Cissites*, *Ampelopsis*, *Parthenocissus* и особенно к роду *Vitis*: *V. sachalinensis* Kryshch. и *V. crenata* Heer — на Сахалине, *V. tautonica* A. Br. — близ Таганрога, на реке Иртыш и на юге Донецкого бассейна, а также *V. praevinifera* Sap. — на реке Крынка, *V. silvestris* Gmel. — на реке Аракс. Всё это даёт полное основание признавать, что в нашей стране, так же как и в странах Западной Европы, эволюция виноградной лозы протекала с древнейших времён. Это видно из того, что у нас и теперь во многих районах произрастает дикий виноград *V. silvestris* Gmel.

Целый ряд данных свидетельствует, что многие районы нашего юга являются древнейшими центрами культуры винограда и переработки его сока на вино.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов П. А., Дикий виноград Средней Азии. 1. Западный Тянь-Шань, Труды Ак-Кашакской опытно-оросительной станции, Ташкент, 1927, вып. 4, стр. 1—78.
- Баранов П. А., Три года исследований дикорастущего винограда Средней Азии. В кн.: Труды Всес. съезда по генетике, селекции, семеноводству... Ленинграде 10—16 января 1929 г., Л., 1930, т. 3, стр. 69—73.
- Баранов П. А. и Райкова П., Дикий виноград Средней Азии. II. Дарваз. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929—1930, т. 24, вып. 1, стр. 319—352.
- Босаевский В. Л., Крито-миоценовая эпоха. История древнего мира. Под ред. С. И. Ковалёва, т. II. История древней Греции, М., 1936.
- Виноградов-Никитин П. Э., Плодовые и пищевые деревья лесов Закавказья, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929, т. 22, вып. 3, стр. 3—211, с илл.
- Воронов Ю. И., Дикорастущие родичи плодовых деревьев и кустарников Кавказского края и Передней Азии, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1924, т. 14, вып. 3, стр. 44—72.
- Вульф Е. В., О диком винограде *Vitis silvestris* Gmel. в Крыму, Советская ботаника, М.—Л., 1939, № 2, стр. 80—85, с илл. и табл.
- Гарнич-Гарницкий Ф., Дикорастущие виноградные лозы в горах Туркестанского края, Плодоводство, СПБ., 1903, № 2, февр., стр. 121—123.
- Ком Ф., Растение. Популярные лекции из области ботаники, перев. со 2-го нем. изд., под ред. акад. С. И. Коржинского, СПБ., А. Ф. Девриен, 1901.
- Коржинский С. И., Ампелогография Крыма, Труды по прикладной ботанике, СПБ., 1910, т. 1—3, стр. 323—478; 1911, т. 4, стр. 267—540.
- Кристофович А. И., К третичной флоре провинции Шинань на о. Хоньшоу в Японии. Ежегодник Русского Палеонтологического общества, 1930, т. 8.
- Кристофович А. И., Некоторые представители китайской флоры в сарматских отложениях на реке Крынке (область Войска Донского), Известия Академии наук, СПБ., 1916, серия 6, № 14, стр. 1285—1294.
- Кристофович А. И., Открытие остатков флоры покрытосемянных и меловых отложениях Уральской области, Известия Академии наук, СПБ., 1914, серия 6, т. 8, № 9, стр. 603—612.
- Кристофович А. И., Палеонтологическая история винограда, Ботанический журнал СССР, М.—Л., 1938, т. 23, № 5—6, стр. 365—374.
- Кристофович А. И., Сарматская флора реки Крынки, Труды Геологоразведочного института, 1931, вып. 98, стр. 5.
- Кристофович А. И. и Борзун М. И., Миоценовые растения с реки Иртыша близ г. Тары в Западной Сибири, Проблемы палеонтологии, М., 1939, т. 5, стр. 375—396.
- Пегуров А. М., Эволюция культурных форм винограда, Доклады Академии наук СССР, М., 1938, т. 18, № 8, стр. 585—588.
- Пачоский П. К., Дикий херсонский виноград (*Vitis silvestris* Gmel.), Труды по прикладной ботанике, СПБ., 1912, т. 5, вып. 7, стр. 205—260.
- Попов М. Г., Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929, т. 23, вып. 3, стр. 241—483.
- Промленко А. В., Верхнемеловая флора северо-западного Кара-тау, Труды Среднеазиатского гос. университета, Ташкент, 1935, серия 86, Ботаника, вып. 28, стр. 1—36.
- Berry E. W., Lower Cretaceous. Baltimore, Maryland Geological Survey, 1911.
- Berry E. W., Upper Cretaceous floras of the World. Text and atlas. Baltimore, Maryland Geological Survey, 1917.
- Buschek G., Vorgeschichtliche Botanik der Kultur- und Nutzpflanzen der alten Welt auf Grund prähistorischer Funde. Breslau, 1895, SS. I—XII, 1—268.
- Engelhardt H. und Kinkeldey F., Oberpliocene Flora und Fauna des Untermaintales insbesondere des Fränkfurter Klärbeckens. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a/M., 1908, Bd. 29, H. 3.
- Franchino A., Sull'origine della *Vitis vinifera*. Macerata, 1931, p. 1—47. Оттиск из *Corriere Vini* di Roma, 1931, anno 9, № 33, 36, 37, 38.
- Franchino A., La *Vitis vinifera silvestris* Gmel. Descrizione delle viti selvatiche studiate sull'Appennino bolognese. Roma, 1935, p. 1—46.
- Gaudin G. T. et Strozzi C., Contribution à la flore fossile Italienne. *Neue Denkschr. d. all. Schweiz. Gesel. d. Naturw.* Zürich, 1859, Bd. 10.
- Gayer Julius, Die systematische Gliederung von *Vitis vinifera*, Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft, Thyrow, 1925, Bd. 35, SS. 284—287.

- Gilg L., Vitaceae (Ampelidaceae). В кн.: Engler A. und Prantl K., Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896, Teil 3, Abt. 5, SS. 427—456.
- Glutz G., La civilisation égéenne. Paris, 1923, VIII, p. 472.
- Gmelin K. *Ob.*, Flora Badensis Alsatica et confinium regionum Cis et Transrhodanae plantas a lacu Bodamico usque ad confluentem Mosellae et Rheni sponte nascentes exhibens. Carlsruhae, 1805, T. 1 (Vitis silvestris, p. 543—545).
- Heer O., Contributions à la flore fossile du Portugal. Zürich, 1881, p. XIV, 51.
- Heer O., Flora fossilis arctica. Zürich, 1868—1883, Vol. 1—7.
- Heer O., On the fossil flora of Bovey Tracey. Philosophical Transactions of the Royal Society, London, 1863, Vol. 152.
- Heer O., Die Pflanzen der Pfahlbauten. Zürich, 1865, S. 54.
- Heer O., Primitiae florae fossilis Sachalinensis. Miocene flora der Insel Sachaliné. Mémoires de l'Académie des Sciences de St. Petersburg, 1878, Ser. 7, t. 23, № 7, p. 1—61.
- Hegi G., Vitaceae (Ampelidaceae) Rebengewächse. В кн.: Hegi G., Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1925, Bd. 5. T. 1, SS. 350—426.
- Hehn V., Kulturpflanzen und Haustiere in ihrem Übergang aus Asien nach Griechenland und Italien sowie in das übrige Europa. 7-te Aufl. mit botanischen Beiträgen von A. Engler. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1902, SS. 1—651 (Vitis vinifera L., SS. 398—403). То же: 8-те Aufl., 1913.
- Hollick A., The Cretaceous flora of Southern New York and New England. Monographs of the United States of the Geological Survey, 1906, Vol. 50.
- Hu Hsen-hsu and R. Chaney, A Miocene flora from Shantung Province, China. Palaeontologia Sinica, New Series A, № 1. Whole series № 112, 1940, X p. 66, t. 41, fig. 6, 9X p. 67, t. 42, fig. 1, 2, 3.
- Keimer L., Die Gartenpflanzen im alten Aegypten. Aegyptolog. Studien. Berlin, 1924, SS. XV, 187.
- Kirchheimer F., Beiträge zur näheren Kenntnis von Vitaceen Samenformen tertiären Alters. Planta. Berlin, 1938, Bd. 28, Heft 4, SS. 582—598.
- Kirchheimer F., Beiträge zur Kenntnis der Tertiärflora. Früchte und Samen aus dem deutschen Tertiär. Paleontographica. Cassel, 1937, Bd. 82, Abt. B.
- Kirchheimer F., Das Hauptbraunkohlenlager der Wetterau. Hanau, 1934 (Wett. Ges. ges. Naturkunde).
- Kirchheimer F., Tertiäre Dicotyledonenreste und ihr systematischer Wert. Flora. Neue Folge. Jena, 1939, Bd. 33.
- Kirchheimer F., Über die fossilen Reste der Rebengewächse. Wein und Rebe. Mainz, 1939, № 4, SS. 85—105.
- Kirchheimer F., Vitaceae. В кн.: Jongmans Fossilium Catalogus. 1939, T. 2, Plantae, Pars 24.
- Knowlton F. H., A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic Plants of North America. United States Geological Survey, Washington, 1919, Bulletin 696.
- Knowlton F. H., Fossil flora of the Yellowstone National Park. Monographs of the United States Geological Survey, 1889, Vol. 32.
- Kolenati F. A., Versuch einer systematischen Anordnung der in Grusien einheimischen Reben, nebst einem oekonomisch-technischen Anhang. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Moscou, 1846, p. 279—371.
- Latin G. de, Über den Ursprung und die Verbreitung der Reben. Der Züchter. Berlin, 1939, Jahrg. II, H. 8, SS. 217—225.
- Lawent L., Flore pliocène des cinérites de Pas-de-la-Mougué et de Saint-Vincent la Sabie (Cantal). Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille. Géologie. Marseille, 1904—1905, Vol. 9, part. 1.
- Lesquereux L., Contributions to the fossil flora of the Western Territories, Part. 2. The Tertiary flora. Report of the United States Geological Survey of the Territories. Washington, 1878, p. XV, 366.
- Lesquereux L., Contributions to the fossil flora of the Western Territories, Part. 3. The Cretaceous and Tertiary floras. Ann. Report of the United States Geological Survey. Washington, 1883.
- Mädler K., Die pliozäne Flora von Frankfurt am Main. Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a/M., 1939, Abh. 446. SS. 1—202.
- Mattirolo O. e Sacco F., Semi di vite rinvenuti nell'Alessandrino. Atti R. Accad. Sc. Torino, 1932, Vol. 67, p. 369—375.
- Mobius M., Pflanzenbilder der minoischen Kunst in botanischer Betrachtung. Jahrbuch. d. Deutschen Archeologisch. Inst. 1933, Bd. 48, SS. 1—39.
- Müller K., Woher stammen unsere Kulturreben? Wein und Rebe. Mainz, 1937, H. 9, SS. 271—277.
- Nilbäst A. G., Contributions à la flore fossile du Japon. Kongl. Svenska Vetenskaps Handlingar. Stockholm, 1883, Vol. 20, № 2, pp 1—92.

- Neuweiler E.*, Die Pflanzenreste der Pfahlbauten in Pfahlbautenbericht (Zusammenfassenden Bericht). Mitteilungen Antiq. Gcs. Zürich, 1924, Bd. 29, Heft 4.
- Newberry J. S.*, The flora of the Amboy Clays. Monographs of the United States Geological Survey. Washington, 1895, Vol. 26.
- Newberry J. S.*, The later extinct floras of North America. Monographs of the United States Geological Survey. Washington, 1898, Vol. 35.
- Planchon J.*, Etude des tufs calcaires de Montpellier au point de vue géologique et paléontologique. Paris, 1864, p. 73.
- Portes L. et Rayssen P.*, Origine de la vigne. Revue Internationale des Sciences, 1883, T. 12, p. 525—545.
- Reid C. and Reid E. M.*, The Pliocene floras of the Dutch-Prussian Border. Mededeelingen van de Rijksopsporing van Delfstoffen. Gratenhager, 1915, T. 17, p. 139.
- Reid C. and Reid E. M.*, The lignite of Bovey Travey. Philosophical Transactions of the Royal Society. London, 1911, Vol. 201, p. 161—178.
- Reisse K. S.*, Über die wilde Vegetation der Rebe im Wiener Becken. Schriften d. Zool. Bot. Ver. Wien, 1856.
- Saporta G.*, Origine paléontologique des arbres cultivés ou utilisés par l'homme. Paris, 1888, p. 360.
- Saporta G.*, Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sezanne. Paris, 1868.
- Saporta G. et Marion A. F.*, L'évolution du règne végétal. Phanérogames. Paris, 1885.
- Schweinfurth G. und Ascherson P.*, Flora Aegyptens. Caire, 1887—1889.
- Seward A. C.*, Plant life through the ages. A geological and botanical retrospect. Cambridge, at the University Press, 1933, p. 1—XXI, 1—603.
- Stummer A.*, Zur Urgeschichte der Rebe und des Weinbaues. Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft. Wien, 1911, Bd. 41, SS. 283—297.
- Viola P. et Vermorel V.*, Ampélographie 'Traité général de viticulture. Masson, Paris, 1910, p. VIII, 729.
- Ward L. F.*, Cretaceous formation of the Black Hills as indicated by the fossil plants. Extract from the Nineteenth Ann. Report of the Geological Survey, 1897—1898. Washington, 1899.
- Ward L. F.*, Synopsis of the flora of the Laramie Group. Extract from the Sixth Annual Report of the Geological Survey, 1884—1885. Washington, 1886, p. 399—557.
- Willis T. J. and Knewellon P. H.*, Geology and paleontology of the Raton Mesa and other regions in Colorado and New Mexico. U. S. Geological Survey, Washington, 1917, Professional Paper, 101.
- Woenig Fr.*, Die Pflanzen im alten Aegypten. Ihre Heimat, Geschichte, Kultur und ihre mannigfache Verwendung im sozialen Leben, in Kuitus, Sitten, Gebrauchen. W. Friedrich, Leipzig, 1886, SS. 1—245.



ПРОИСХОЖДЕНИЕ КУЛЬТУРНОГО ВИНОГРАДА И ЕГО КЛАССИФИКАЦИЯ

Проф. А. М. НЕГРУЛЬ

«Все предыдущие правила, равно как обстоятельства, помогающие классификации, и затруднения, встречаемые при этом, если и не особенно ошибаюсь, можно объяснить, признав, что Естественная система вытекает из факта родственного происхождения, сопутствующего изменениями; что признаки, которые считаются натуралистами за указание истинного родства между двумя или более видами, унаследованы ими от общего прародителя, и что всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая; что общность происхождения и есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения, или выражение общих положений, или сближение и разделение более или менее сходных предметов (Дарвин) ¹.

Виноград с древних времён интересовал человека общим красивым внешним видом растения, вкусом плодов и возможностью получать из них разнообразные продукты. Поэтому вопрос о происхождении культурного винограда издавна привлекал внимание исследователей. По виноградарству и виноделию имеется много памятников материальной культуры и большое количество литературных

¹ Дарвин, Происхождение видов. Гос. издательство биологич. и медич. литературы. М.—Л., 1937, стр. 629.

источников, которые позволяют восстановить многое из далёкого прошлого этой культуры.

Исторические данные, а также изучение дикорастущего и ископаемого винограда дали возможность построить ряд гипотез о путях и местах первоначального введения этого растения в культуру.

Чем отдалённее от нашей эпохи события, тем труднее восстановить их историю. Определить место и время происхождения культурного винограда, т. е. воспроизвести историю возникновения этой культуры, очень трудно. Однако по мере совершенствования методов и техники исследований и по мере накопления фактического материала гипотезы по этому вопросу всё более и более приближаются к истине.

За последние 10—15 лет получено много новых материалов в области изучения сортов культурного и дикорастущего винограда, а также по палеонтологии и археологии винограда. Эти материалы дают полное основание для пересмотра вопроса о происхождении культурного винограда.

До сих пор этот вопрос изучался вне зависимости от классификации винограда, которой учёные занимались с древних времён, так как всегда чувствовалась необходимость разобраться в большом количестве существующих сортов и в их синонимике. До последнего времени создавались почти исключительно искусственные системы классификации, которые преследовали чисто утилитарные цели.

В настоящей работе классификация сортов культурного винограда тесно увязана с проблемой его происхождения. Деление сортов на естественные группы обуславливается общностью их происхождения. Вопрос о происхождении культурного винограда ставится несколько шире, чем это делалось до сих пор. Затронута не только проблема происхождения «европейского» винограда *Vitis vinifera* L., но и выясняется происхождение разных групп сортов винограда, относящихся ко всему роду *Vitis* в целом.

Можно ограничиться культивируемыми видами рода *Vitis* потому, что из числа более 600 видов семейств *Vitaceae* в культуру введены только 20 видов рода *Vitis* (пять-шесть — для использования плодов, остальные — в качестве подвоев). Виды других родов семейства *Vitaceae* культивируются большей частью для декоративных целей и имеют весьма ограниченное экономическое значение.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ РОДА *VITIS*

Согласно данным палеонтологии¹, появление первых представителей рода *Vitis* относится к меловому периоду. Эту эпоху (во всяком случае не позднее олигоцена третичного периода) можно считать началом существования рода *Vitis*. Многочисленные ископаемые находки листьев, семян, древесины, цветов, усиков, пыльцы и ягод винограда свидетельствуют, что в третичный период формы, приближающиеся по типу к теперешним американским видам (*aestivales* — *cordifolia* — *piraricae*), имели общий ареал и обильно произрастали в арктической области Европы, Восточной Азии, в Америке и в Гренландии. В ледниковые периоды виноград арктической полосы или

¹ См. статью проф. П. В. Налибина.

вымер, или мигрировал в более южные районы. В Европе все северные виды¹ исчезли, и сохранился только южный виноград типа *V. vinifera* L. древне-средиземноморского происхождения (согласно предположению Криштофовича, 1938).

В Северной Америке с третичного периода сохранилось много видов винограда на пространстве от южной Канады до Флориды и Мексики и в Восточной Азии — от Приморского края до южной части Китая.

После разъединения материков ареал рода *Vitis* оказался разорванным и охватывает сейчас три разобщённые группы:

1) североамериканскую с 28 видами (по Бейли), из которых для культуры имеют значение 18;

2) восточноазиатскую, имеющую свыше 40 видов, из которых в настоящее время для культуры важен лишь вид *V. amurensis* Rupr.;

3) евразийскую (Европа, Северная Африка, Западная Азия) с одним видом *V. vinifera* L., который делится на два подвида: дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. (prosp.) и культурный или одичавший виноград *subsp. sativa* D. C.

После образования указанных трёх разобщённых групп рода *Vitis* прошёл большой промежуток времени, который определяется в несколько сот тысяч лет.

При анализе морфологических признаков и биологических свойств диких видов рода *Vitis* обнаруживаются значительное их сходство между собой и резкие отличия от видов других родов семейства *Vitaceae*, что даёт полное основание выделить их в самостоятельный род.

Все американские, восточноазиатские виды и дикий виноград Европы (*subsp. silvestris* Gmel.) полигамно двудомны², т. е. одни растения у них имеют мужские, а другие функционально женские цветы, характеризующиеся загнутыми тычинками и стерильной пыльцой треугольной формы вследствие дегенерации ядер в микроспорах. В отличие от большинства других родов *Vitaceae* венчик у всех видов *Vitis* не раскрывается сверху, а опадает в виде колпачка. Все эти виды, за исключением подрода *Muscadinia*, имеют одинаковое число хромосом $2n=38$. Почти у всех видов ягоды чёрные, округлые, мелкие, с сочной мякотью и соком, содержащим сахар; семя небольшое, с коротким носиком. Все виды подрода *Euvitis* в противоположность *Muscadinia* и видам других родов не обладают пассыным иммунитетом к филлоксеру (американские виды обладают активным иммунитетом, т. е. относительной устойчивостью). Кроме того, большую взаимную близость видов рода *Vitis* доказывают лёгкая их скрещиваемость и получение плодоносящих гибридов.

Из этого общего правила имеются отдельные исключения. Так например, некоторые дикие формы *V. rotundifolia* Michx., *V. monticola* Buckl. и *V. Labrusca* L. наряду с обычной чёрной изредка имеют белую окраску ягод. Недавно обнаружены единичные гермафродитные растения у *V. californica*

¹ Известны теперь только в ископаемом состоянии.

² Речь идёт о диких видах, у которых гермафродитные растения являются редким исключением.

Benth., *V. amurensis* Rupr., *V. vinifera* subsp. *silvestris* Gmel. и др. Указанные исключения не нарушают общей закономерности в большой близости и сходстве видов рода *Vitis*.

Виды рода *Vitis* различаются в основном по вегетативным признакам — опушению, форме и структуре листа. Эти различия имеются в пределах каждой группы. Так например, цельнолистные и рассечённолистные, так же как голые (без опушения) и опушённолистные, формы встречаются в Северной Америке, Евразии и Восточной Азии. В Евразии и Северной Америке наблюдается общая закономерность преобладания на севере опушённолистных, а на юге — гололистных форм.

Некоторые различия между тремя группами видов рода *Vitis* имеются только в структуре листа. Например, виды, имеющие плотный кожистый лист с густым, прижатым к нижней поверхности войлочным опушением, встречаются в Северной Америке и Восточной Азии и отсутствуют в Европе.

Более значительно различаются виды рода *Vitis* по биологическим свойствам, которые тесно связаны с разными экологическими условиями обитания. Виды с северным ареалом более холодостойки, начинают вегетацию весной при более низкой температуре и кончают её осенью раньше, чем виды с южным ареалом. Например, наиболее холодостойки *V. amurensis* Rupr., *V. Labrusca* L., *V. vulpina* L. и, наоборот, менее холодостойки южные виды и сорта Северной Америки, Европы и т. д. Исключение составляют некоторые из американских видов винограда (*V. rupestris* Scheel., *V. cordifolia* Michx. и др.), которые обладают довольно высокой холодостойкостью, хотя обитают в пределах южного ареала. В далёком прошлом они, по всей вероятности, произрастали в более северных районах.

Наоборот, дикий европейский виноград subsp. *silvestris* Gmel., обитающий даже в северной части ареала, не обладает достаточно высокой холодостойкостью (хотя бы такой, как указанные южные виды Америки). Специальные исследования холодостойкости дикого днепровского винограда (Мишуренко, 1936) показали, что он подвержен действию мороза так же, как и культурные сорта. Никакая холодостойкость subsp. *silvestris* Gmel. объясняется, повидимому, его средиземноморским происхождением.

Ярким примером значения естественного отбора у винограда является приобретение активного иммунитета видами, произраставшими в районах происхождения филлоксеры и многих грибных болезней винограда (мильдю, оидиум, блек-рот и др.). Как уже указывалось, все виды рода *Vitis* неустойчивы против корневой формы филлоксеры и против грибных болезней; исключения составляют виды юго-восточной части Северной Америки, обладающие разной степенью устойчивости, которая возрастает по мере движения с севера на юг. Так например, виды южных районов (*V. rupestris* Scheel., *V. Berlandieri* Planch., *V. monticola* Buckl., *V. rubra* Michx. и др.) более устойчивы, так как они произрастали в районах наибольшего распространения и вредоносности этих болезней и паразитов. Наоборот, северные виды (*V. Labrusca* L.), обитающие в районах, где вредоносность филлоксеры и грибных болезней значительно слабее, менее устойчивы. Совсем неустойчивым против филлоксеры из американских видов оказался вид *V. californica* Benth., произрастающий в Калифорнии, где филлоксера появилась только в 1858 г.

Эти факты неоспоримо доказывают, что активный иммунитет некоторых американских видов рода *Vitis* приобретён ими в результате естественного отбора, происходившего в юго-восточных штатах Северной Америки. Отбор в этом направлении отсутствовал в Европе, Азии и в западной части Северной Америки¹.

На основании анализа морфологических и биологических особенностей видов рода *Vitis* можно сделать вывод, что многовековая географическая разобщённость трёх указанных групп видов мало способствовала крупным изменениям морфологических признаков и сильнее коснулась биологических свойств, связанных с естественными условиями обитания этих видов.

Этот вывод вполне согласуется с теорией происхождения видов Дарвина, который писал: «Если некоторое число видов, долгое время совместно существовавших и состязавшихся в их коренной области, массой выселилось в новую и позднее обособленную область, — их изменение не может быть значительно, потому что ни переселение, ни уединение сами по себе не могут вызвать чего-либо в этом направлении. Эти факторы имеют значение только в том случае, когда ставят организм в новые условия друг к другу и уже в меньшей степени к окружающим физическим условиям. Подобно тому как некоторые формы сохранили свои особенности почти неизменными со времени чрезвычайно удалённого геологического периода, как мы видели в последней главе, так некоторые виды расселились по обширным площадям, почти или совершенно не изменившись. Согласно этим взглядам очевидно, что различные виды одного и того же рода, хотя бы занимали самые отдалённые участки земного шара, должны были произойти из одного места, так как произошли от общего прародителя»².

Наличие у всех, даже географически разобщённых видов рода *Vitis* таких общих признаков, которые отделяют их от других родов *Vitaceae*, свидетельствует о том, что все эти виды имеют в прошлом одного родоначальника. Трудно допустить, чтобы виды, легко скрещивающиеся между собой и обладающие указанными выше общими признаками, могли произойти в разных местах и от разных родоначальных форм, и, следовательно, точка зрения монофилиетического происхождения видов рода *Vitis* наиболее вероятна.

Родоначальная форма, давшая начало роду *Vitis*, уже существовала в верхнемеловый период. Эта форма, повидимому, произошла от растений, которые обладали признаками, присущими большинству еще более древних родов: *Cissus*, *Ampelopsis* и др. из семейства *Vitaceae*. Весьма возможно, что прародительская форма рода *Vitis* берёт свое начало от растений однодомных, имеющих гермафродитные или полигамные (гермафродитные и мужские

¹ Де Латтен (Gustave de Latitia, 1939) объясняет неустойчивость многих видов винограда Северной Америки тем, что они относятся к группе *Labruscoideae*, все виды которой, по его мнению, происходят из Восточной Азии. К этой группе относятся следующие американские виды: *V. californica* Benth., *V. caribaea* Cand., *C. coriacea* Shuttle., *V. sandicans* Engelm. и *V. blancoi* Muns. Прежде всего следует отметить, что некоторые из этих видов все же достаточно устойчивы против филлоксеры, например *V. sandicans* и др. Кроме того, предположение, что указанные виды происходят из Восточной Азии, не противоречит изложенной точке зрения об общем ареале рода *Vitis* в прошлом и не даёт объяснения, почему многие американские виды устойчивы против филлоксеры и грибных болезней, в то время как другие виды неустойчивы.

² Д а р в и н Ч., Происхождение видов, Сельхозгиз, 1936, стр. 472.

цветы на одном растении) цветы, раскрывающийся сверху венчик и число хромосом $2n=40$ ¹.

Родоначальная форма рода *Vitis*, возникая где-то в одном месте от более древних однодомных гермафродитных форм, в силу дивергенции дала начало двудомным видам винограда, обладающим совокупностью признаков, свойственных всем видам рода *Vitis*. Наличие общих признаков даёт основание для предположения, что предок рода *Vitis*, относящийся, по видимому, к периоду, когда ареал этого рода был общим, обладал следующими свойствами: двудомностью; опадающим в виде колпачка венчиком; чёрными небольшими сочными ягодами с присутствием сахара в соке; мелким с коротким носиком семенем; отсутствием пассивного иммунитета к филлоксере; числом хромосом $2n=38$.

После того как этот виноград достаточно приспособился в борьбе за существование и широко расселился в северном полушарии, захватывая арктические районы, наступили ледниковые периоды, которые привели к исчезновению части видов и оттеснению остальных в более южные районы. В результате разъединения материков и разрыва, который образовался в Азии (Сибирь, горы и пустыни Центральной Азии), ареал рода *Vitis* оказался разорванным на три части. В Европе большая часть арктических видов рода *Vitis* или вымерла, или мигрировала, а сохранился виноград с более южным ареалом, представленный теперь диким видом *V. vinifera silvestris* Gmel. Этот виноград в генеалогической системе рода *Vitis* занимает одинаковое положение с *V. amurensis* Rupr., *V. riparia* Michx., *V. Labrusca* L. и другими реликтовыми формами, которые сохранились с третичного периода в Восточной Азии и Северной Америке.

Расселяясь в пределах каждой из трёх зон, виды винограда изменялись. Изменения эти касались, главным образом, именно тех свойств, которые способствовали приспособлению к условиям среды. В силу этих причин виды винограда трёх указанных групп сохранили ряд общих морфологических признаков и значительно больше изменились в пределах каждой группы в зависимости от места произрастания: от широты, климатических и почвенных условий, от наличия тех или иных болезней и вредителей и т. д.

Рассматривая современные дикие виды рода *Vitis* как представителей, сохранившихся с третичного периода, можно до некоторой степени представить, каким был виноград до введения его в культуру человеком². По качеству плода виноград диких видов стоит значительно ниже культурного. Грозди у большинства диких видов небольшие (до 20 см), ягоды — мелкие (до 12 мм). Крупные ягоды (до 20—25 мм) имеются только у американских видов *V. Lincecumii* Buckl., *V. candicans* Engelm. и *V. Labrusca* L., которые

¹ Интересно отметить, что такого типа формы с гермафродитными цветами и с открывающимся сверху (звездочкой) венчиком появляются в результате почковых мутаций у некоторых современных культурных сортов *Vitis vinifera* L. (Фурминт и др.). Трудно сейчас сказать, имеют ли эти формы какую-либо связь (стабильность) с далёкими предками или они возникли в результате новообразования. У современных видов рода *Vitis* иногда появляются растения (мутации), имеющие обоеполюсные цветы (с венчиком, открывающимся снизу в виде колпачка). Такие гермафродитные формы, часто встречающиеся у культурного и одичавшего винограда, как будет показано далее, являются новообразованиями и не имеют ничего общего с гермафродитностью видов других родов.

² Само собой понятно, что для этой цели мы должны исключить из рассмотрения тот дикорастущий виноград, который так или иначе был связан с культурным.

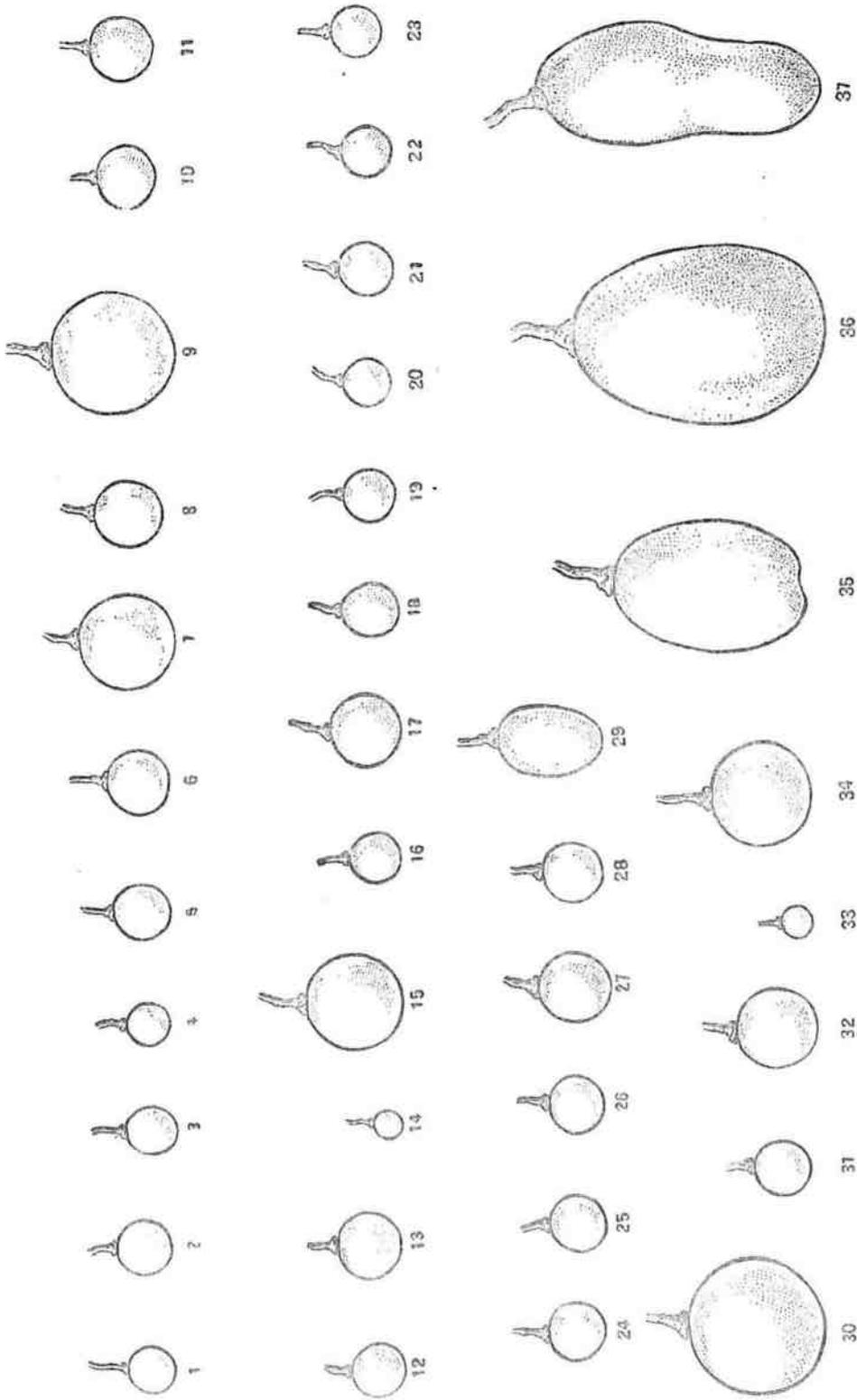


Рис. 1. Изменчивость величины и формы ягод у диких видов и культурного винограда.

1-16 — американские виды: 1 — *V. cordifolia* Michx.; 2 — *V. vitifera* Linn.; 3 — *V. rotundifolia* Planch.; 4 — *V. rupestris* Scheele; 5 — *V. chirena* Engelm.; 6 — *V. aestivalis* Michx.; 7 — *V. Linococum* Buckl.; 8 — *V. sandicensis* Engelm.; 9 — *V. Labrusca* Linn.; 10 — *V. monticola* Buckl.; 11 — *V. caribaea* D. C.; 12 — *V. californica* Benth.; 13 — *V. arizonica* Engelm.; 14 — *V. Batavica* Planch.; 15 — *V. rotundifolia* Michx.; 16 — *V. missouriensis* Sims.; 17-23 — восточноевропейские виды: 17 — *V. amurensis* Rupr.; 18 — *V. Jancz. Koxh.*; 19 — *V. flexuosa* Thunb.; 20 — *V. Davidi* Kom. du Gall.; 21 — *V. romaneti* Kom. du Gall.; 22 — *V. Paganii* Kom. du Gall.; 23 — *V. Thunbergii* Sieb. et Zucc.; 24 — *V. cognata* Pulliat.; 25-28 — дикорастущий виноград *V. vinifera* subsp. *silvestris* Gmel.; 25 — Днепропетровск; 26 — Крымский; 27 — из района Сочи — Адыр; 28 — из Кубинского района Азербайджанской ССР; 29-30 — Конек-дагский (Туркменской ССР); 31 — с Гиссарского хребта Таджикской ССР; 32 — из уездов Западного Тянь-Шаня; 33-37 — культурные сорта *V. vinifera* subsp. *sativa* D. C.; 33 — Коринка; 34 — Муршад; 35 — Таффи розовый; 36 — Катта-курган; 37 — Хусайне белый

или вовсе не культивируются для использования плода, или введены в культуру сравнительно недавно (*V. Labrusca* L.). Дикая виноград *subsp. silvestris* Gmel., давший начало культурному винограду Европы, имеет небольшие грозди (до 15 см) и мелкие ягоды (до 10 мм).

Все дикие виды рода *Vitis* способны накапливать сахар в ягодах. Так как этой способностью обладают также и некоторые виды других родов *Vitaceae*, например *Ampelocissus martini* Planch., *Parthenocissus quinquefolia* Planch., *Ampelopsis cordata* Michx. и др., то можно сделать вывод, что это свойство было присуще винограду очень давно и возможно возникло в результате отбора, произведённого птицами и другими животными.

По вкусовым качествам плода, которые определяются сочетанием сахара и кислоты и наличием специфических ароматов и привкусов, дикие виды рода *Vitis* варьируют. У некоторых видов ягоды бывают терпкие и кислые или имеют настолько неприятный привкус, что считать их съедобными нельзя (*V. Lincecumii* Buckl., *V. sandicans* Engelm., *V. cordifolia foetida* Engelm.). У другой группы видов качество ягод настолько низкое, что ни для виноделия, ни для еды они не годятся (большинство видов Восточной Азии и Америки). Только у немногих диких видов (*subsp. silvestris* Gmel., *V. amurensis* Rupr., *V. Labrusca* L. и др.) ягоды годны для еды и виноделия, но качество их значительно хуже, чем у культурного винограда. Большинство американских видов обладает грубым, часто неприятным привкусом и слизистой мякотью. У дикого винограда Европы *subsp. silvestris* Gmel. вкус ягод приятный, и из них получается довольно хорошее вино. Ягоды восточноазиатских видов винограда почти несъедобны за исключением *V. amurensis* Rupr.

Такие свойства, как холодостойкость у видов с северным ареалом, устойчивость против филлоксеры и грибных болезней у некоторых американских видов, адаптация к почвенным условиям (выносливость в отношении содержания извести и солей в почве) у европейского и некоторых американских видов, возникли под влиянием естественного отбора.

Такие признаки, как крупный размер гроздей и ягод, плотная хрустящая мякоть ягод, бессемянность, мускатный аромат, многочисленные переходные окраски ягод, наличие гермафродитного цветка, тонкий букет получаемого вина и т. д., свойственные культурному винограду, возникли в результате искусственного отбора и вегетативного размножения винограда в культуре. Они совершенно отсутствуют или являются редким исключением у диких видов *Vitis*.

В противоположность диким видам, которые обладают, как указывалось, сходством ряда морфологических признаков, культурный виноград весьма полиморфен и особенно в тех признаках, которые имеют хозяйственное значение. В этом отношении виноград хорошо иллюстрируют слова Дарвина, которыми начинается первая глава «Происхождения видов»: «Когда мы сравниваем особи какой-нибудь разновидности или подразновидности наших наиболее древних домашних животных или культурных растений, нас прежде всего поражает то обстоятельство, что они вообще больше различаются между собой, чем особи одного и того же вида или разновидности в естественном состоянии»¹.

¹ Д а р в и н Ч., Происхождение видов путём естественного отбора, гл. 1, изд. Академии наук СССР, 1939, т. III, стр. 274.

Доказательством того, что большое многообразие форм культурного винограда создано именно в процессе искусственного отбора, отчасти служит зависимость между степенью полиморфизма вида и давностью введения его в культуру. Так например, сорта *V. vinifera* subsp. *sativa* D. C., введённого в культуру более 6 тыс. лет назад, значительно разнятся между собой: размер грозди колеблется от 7 до 70 см; форма грозди — от компактной цилиндрической до рыхлой ветвистой; размер ягод — от 5 до 44 мм; форма их то круглая, то яйцевидная или овальная и удлинённая; окраска чрезвычайно разнообразна — от молочнобелой и прозрачной до чёрной; консистенция мякоти — от расплывчатой до твёрдой; бессемянность — частичная и облигатная; отсутствие аромата и мускатный аромат и т. д.

Значительно меньше выражен полиморфизм у сортов американских видов (*V. Labrusca* L., *V. vulpina* L., *V. rotundifolia* Michx. и др.), которые введены в культуру не более 150 лет назад. Размер грозди этого винограда не бывает больше 30 см; размер ягод не превышает 25—30 мм, форма их редко бывает овальной при полном отсутствии удлинённости; окраска ягод менее разнообразна (чёрная, белая и розовая); мякоть ягод не твёрдая, не хрустящая и т. д.

Почти однородны сорта *V. amurensis* Rupr., который только недавно начал вводиться в культуру.

На примере винограда подтверждается большая роль естественного и искусственного отбора в формообразовании, а также их принципиальные различия, на которые указал ещё Дарвин. Естественный отбор у винограда, осуществлявшийся в течение длительного времени, привёл к изменению биологических свойств видов и мало коснулся морфологических признаков, не имеющих значения для приспособления к условиям среды. Искусственный отбор, наоборот, привёл к большому многообразию морфологических признаков и свойств, имеющих хозяйственное значение.

Вегетативное размножение винограда в культуре способствовало быстрому закреплению и размножению новообразований, возникших в семенном потомстве или в результате почковых мутаций.

В культуре сейчас имеется примерно около 20 тыс. сортов винограда рода *Vitis*¹. Почти все культивируемые сорта представляют собой разновидности разных видов. Однако существует большое количество сортов винограда, полученных путём межвидовой гибридизации. Гибридных сортов по количеству больше, чем чистых, но в насаждениях гибриды занимают значительно меньшую площадь.

ВВЕДЕНИЕ В КУЛЬТУРУ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОРТОВ ВИНОГРАДА НОВОГО СВЕТА

Леса Северной Америки изобилуют большим количеством видов *Vitis*, часто дающих съедобные ягоды. Однако виноград здесь до XVII в. не был введён в культуру.

¹ Точно установить число сортов винограда не представляется возможным, так как во многих районах где культура винограда весьма примитивна, стирается грань между культурными и дикими формами. Кроме того, очень трудно учесть число культивируемых сортов, выведенных селекционерами недавно; неясность вносит также наличие большого количества синонимов и т. д.

Первые сведения о культуре винограда в Северной Америке относятся к 1612—1621 гг., когда компания Лондон (London Co.) вывезла из Европы в Виргинию специалистов-виноградарей, а также коллекцию лучших французских сортов. Примерно к 1619 г. при помощи колониальных организаций культура винограда распространилась в разных колониях — от Новой Англии до Джорджии. В первые годы результаты получились вполне удачные, но в дальнейшем в связи с тем, что в северных районах европейский виноград оказался не приспособленным к климатическим условиям, а в южных сильно повреждался местными вредителями и болезнями, культура его широкого распространения не получила.

Более благоприятные условия для европейских сортов оказались в западной части Северной Америки — в Калифорнии.

В 1769 г. колонисты, продвигаясь на север из Мексики, основали колонии от Сан-Диего до Сономы и произвели посадки винограда. В результате агитации Калифорнийского сельскохозяйственного общества (California State Agricultural Society), настойчиво рекомендовавшего культуру винограда, в 1862 г. было посажено около 20 млн. кустов винограда. Черенки и саженцы лучших сортов были завезены из Европы и распространены среди населения.

Сначала европейские сорта в Калифорнии культивировались на своих корнях, но после появления филлоксеры началось применение филлоксероустойчивых подвоев, завезенных из Европы.

Помимо Калифорнии, небольшие насаждения европейского винограда имеются в настоящее время и в других западных и юго-западных штатах США: Айдахо, Вашингтон, Орегон, Невада, Аризона, Нью-Мексико, Техас.

В восточных районах США в течение 200 лет делались попытки культивировать европейские сорта. После того как эти попытки кончились неудачей, начали вводиться в культуру местные дикорастущие виды винограда.

В различных штатах Северной Америки в результате многолетних попыток культуры европейских сортов произошла их естественная гибридизация с дикими американскими видами. В лесах стали появляться сеянцы — естественные гибриды, которые имели гермафродитный цветок, крупную гроздь и ягоды лучшего качества, чем дикий виноград. Они характеризовались устойчивостью против болезней и вредителей. Эти спонтанные сеянцы отбирались и вводились в культуру; некоторые из них в 1802 г. культивировались в штате Кентукки, подле города Вевей (Vevay, Ind.). В это время здесь вошёл в культуру сорт Кейп грейн (Cape grape), который позже широко распространился под названием Александер (Alexander). Этот сорт, так же как и ряд других вводимых в культуру сортов, повидимому, представляет собой естественный гибрид местного вида *V. Labrusca* L. и европейского *V. vinifera* L.

С 1825 по 1850 г. был широко распространён сорт такого же происхождения — Катамба (Catawba), а затем — Изабелла (Isabella). В 1854 г. Буллем (E. W. Bull) был введён в культуру, а затем широко распространился сорт Конкорд (Concord).

Примерно с 1860 г. в Северной Америке начинается селекционная работа методом гибридизации, в результате которой появляется много новых американских сортов винограда.

Первый в Америке межвидовой гибрид Блек гамбург \times Изабелла был представлен на собрании Американского помологического общества в 1852 г. Вольком (W. W. Valk) из штата Нью-Йорк. Через два года в Массачузетском обществе садоводства Аллен (J. F. Allen) демонстрировал гибрид Шасла золотистый \times Изабелла, который возбудил большой интерес к селекции винограда и позже получил широкую известность под названием Allen hybrid. Роджерс (E. S. Rogers) из штата Массачузетс в 1855 г. и Рикетте (J. H. Ricketts) из штата Нью-Йорк в 1874 г. получили путём гибридизации *V. vinifera* L. \times *V. Labrusca* L. ряд сортов, которые распространены до сих пор. Чарльз Арнольд (Charles Arnold, 1880) в Канаде вывел путём гибридизации *V. Labrusca*, *V. vulpina* L. и *V. vinifera* L. ряд холодостойких сортов. Многие другие селекционеры производили скрещивания и выращивали сеянцы, выводя новые сорта. К наиболее известным виноградарям-селекционерам относятся: Кейвуд (Caywood) и Мур (Jacob Moore) в Нью-Йорке, Суелтер (Louis Suelter) в Миннесоте, Роммель (Jacob Rommel) в Миссури, Бахман (Joseph Bachman) в Арканзасе и т. д.

С середины XIX в. Мансон (Z. V. Munson) начал систематическую селекционную работу в Техасе. С 1876 по 1916 г. им было выведено, главным образом на основе использования *V. Lincecumii* Buckl., большое количество сортов винограда, многие из которых распространились как на юге, так и на севере США. В настоящее время селекцию винограда в Америке ведут опытные станции, причём центральное место в этом отношении занимает Нью-Йоркская сельскохозяйственная опытная станция в Женеве и Фредонии. Кроме того, по селекции американского винограда работают станции в Миннесоте, в Мерилленде, в Южной Дакоте и Техасе; селекцию европейского винограда проводит станция в Калифорнии и селекцию винограда *Muscadinia* — станции в Каролине и Джорджии.

Основные американские виды *Vitis*, из которых были отобраны сорта непосредственно из диких зарослей или путём высева семян естественного опыления и гибридизации, были следующие: *V. Labrusca* L., *V. aestivalis* Michx., *V. Lincecumii* Buckl., *V. vulpina* L., *V. Champini* Planch., *V. cinerea*, *V. rupestris* Scheel., *V. Bourquiniana* Muns. и *V. rotundifolia* Michx. Происшедшие от этих видов сорта, культивируемые на своих корнях (так как они характеризуются относительной устойчивостью против филлоксеры) для получения плодов, называются американскими прямыми производителями.

Европейские селекционеры проявили большой интерес к американским видам после 1860 г., когда была установлена устойчивость этих видов против филлоксеры и грибных болезней, завезенных в Европу и причинивших насаждениям огромный вред. Многие американские виды были тогда ввезены во Францию и использованы в чистом виде или после гибридизации как филлоксероустойчивые подвои или прямые производители.

В качестве подвоев вначале получили распространение следующие американские виды: *V. vulpina* L. (= *V. riparia* Michx.), *V. rupestris* Sheel., *V. Berlandieri* Planch., *V. Champini* Planch., *V. Longii* Prince (= *V. Solonis* hort.). Но эти чистые виды подвоев оказались недостаточно приспособленными к природным условиям, главным образом к почвам Европы. Принятые на таких подвоях европейские сорта страдали от хлороза и других функциональных болезней. По этой причине методом межвидовой гибридизации были по-

лучены новые сорта подвоев. В качестве компонентов при скрещиваниях были использованы, помимо перечисленных, еще и следующие виды: *V. cinerea* Engelm., *V. sandicans* Buckl., *V. monticola* Buckl., *V. cordifolia* Michx. и *V. vinifera* L.

Многочисленные гибриды-подвои получены, главным образом, французскими селекционерами (Милларде, де Грассе, Кудерк, Малег и др.).

Происхождение всех сортов подвоев известно достаточно точно.

Получение прямых производителей началось в Европе примерно одновременно с селекцией подвоев. Задача, которую ставили перед собой селекционеры, заключалась в том, чтобы получить сорта, дающие виноград по качеству не хуже старых европейских сортов, но не требующие прививки вследствие устойчивости против филлоксеры. В результате более чем 70-летней работы многочисленных селекционеров Европы (Кудерк, Зейбель, Капель, Гайяр, Бако, Бертиль-Сейв, Жюри, Шевалье, Оберлен и др.) было получено большое количество новых сортов винограда, так называемых прямых производителей. Для получения этих сортов были вовлечены в скрещивание следующие американские виды: *V. Labrusca* L., *V. Lincecumii* Buckl., *V. riparia* Michx., *V. rupestris* Scheel., *V. Berlandieri* Planch., *V. aestivalis* Michx. и сорта *V. vinifera* L.

Для получения сортов — прямых производителей эти виды подвергались скрещиванию с отдельными сортами, и в результате получались так называемые двойные гибриды, например Оберлена (*Riparia* × *Gamais*), Кудерка 4401 (*Chasselas rose* × *Rupestris*) и т. д. Иногда эти двойные гибриды скрещивались с третьим видом (тройные гибриды), с одним из родительских сортов (возвратные гибриды) или между собой (четверные гибриды); наконец, скрещивались сорта, представляющие собой гибриды нескольких видов, и таким путем получались так называемые комплексные гибриды.

Место происхождения, автор, а также родословная большинства этих сортов известны.

Таким образом, история введения в культуру американских видов винограда насчитывает всего около 150 лет по сортам — прямым производителям и еще меньше (около 60 лет) — по сортам-подвоям. Выяснение происхождения культивируемых американских виноградных лоз не представляет больших трудностей.

ВВЕДЕНИЕ В КУЛЬТУРУ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОРТОВ ВИНОГРАДА ВОСТОЧНОЙ АЗИИ

О культуре восточноазиатских видов винограда имеется очень мало сведений. Можно всё же утверждать, что если некоторые виды даже и были введены в культуру, то в столь незначительных масштабах, что установить самый факт возделывания того или иного вида очень трудно.

По Хегги (Hegi, 1925), в восточной Индии культивируется *V. lanata* Roxb. и *V. tomentosa* Heyne, в Японии и Корее — *V. Thunbergii* Sieb. et Zucc. под названием *V. Sieboldii* hort. Вероятнее всего, что эти виды культивируются для декоративных целей.

Более полные сведения имеются в отношении *V. amurensis* Rupr., который впервые был введен в культуру И. В. Мичурным. В своем труде «Итоги

шестидесятилетних работ И. В. Мичурин даёт описание четырёх форм *V. amurensis* Rupr., которые были выделены в Дальневосточном крае Н. Н. Тихоновым и С. П. Кургачевым. Эти формы как сорта получили соответствующие названия: виноград Восточный, виноград Кабаний крупный, виноград Сибирский урожайный и виноград Тайговый. Кроме того, И. В. Мичурин применил амурский виноград при скрещивании и получил несколько сортов (Северный чёрный, Буйтур, Металлический и др.), которые сейчас культивируются в северных районах СССР. В Приморском крае культивируется также гибрид Худякова, полученный от скрещивания *V. amurensis* Rupr. с американским сортом Ланго.

За последние годы на Дальневосточной станции Всесоюзного института растениеводства найдены в тайге более крупноплодные и сахаристые формы амурского винограда с гермафродитными цветами. Эти растения размножаются для производственного испытания. Амурский виноград только сейчас вводится в культуру, и поэтому проблема происхождения сортов этого вида не представляет больших трудностей.

В 1880 г. из Восточной Азии был ввезён во Францию *V. Coignetiae* Pull., где он получил некоторое распространение как декоративное растение. Селекционер Капла (Caplat) во Франции вывел крупноплодную и урожайную форму этого винограда, однако она не получила заметного распространения.

Гораздо большее значение имеет в Восточной Азии культура вывезенных из Европы сортов винограда. Эти сорта довольно широко распространены в северных провинциях Китая, в Японии и в Корее. В Японии европейские сорта винограда культивируются на острове Окайдо. Кроме того, в культуре в Японии и Корее имеются американские прямые производители.

ИСТОРИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О КУЛЬТУРЕ ВИНОГРАДА В ЕВРОПЕ, СЕВЕРНОЙ АФРИКЕ И ЗАПАДНОЙ АЗИИ

Культурный виноград Европы и Западной Азии (*V. vinifera* subsp. *sativa* D. C.) является наиболее древним и наиболее распространённым. История культуры этого вида значительно сложнее, чем других видов рода *Vitis*.

Первые памятники материальной культуры, найденные при раскопках свайных построек в Швейцарии, свидетельствуют о том, что виноград сопутствовал человеку ещё в каменном веке, но прямых данных о культуре винограда в то время не имеется. Более вероятно, что на побережье Средиземного моря виноград начал культивироваться позднее — в бронзовом или железном веке, так как к этому времени приурочиваются находки в Южной Европе семян винограда, относящихся по типу к subsp. *sativa* D. C.

Наиболее убедительными доказательствами древности культуры винограда на Востоке являются египетская стенная живопись — фрески, барельефы и реликвии в гробницах фараонов, а также памятники письменности, которые свидетельствуют о том, что 6—7 тыс. лет назад виноград культивировали в виде дуг (как теперь в Ташкентском оазисе) или в виде вертикальных

шпалер. Для приготовления вина грозди давили ногами; вино сливали в амфоры и хранили в специальных подвалах. В те времена, повидимому, было уже известно много сортов винограда, а также и вина [Woenig F. (1886), Ermann (1885)].

Примерно за 3500 лет до н. э., как известно из сохранившихся памятников (Schweinfurth G., 1891), виноградарство процветало в Месопотамии, в Ассирии и Вавилонии.

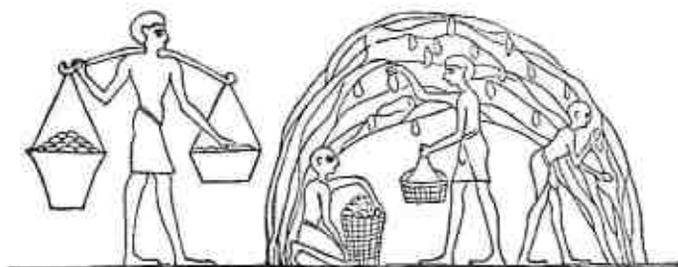


Рис. 2. Сбор винограда в древнем Египте. Культура винограда на дугах (по Wilkensen)

В те же далёкие времена финикийцы, занимавшиеся мореплаванием и торговлей, основали колонии вдоль побережья Средиземного моря и завезли туда приёмы возделывания винограда и способы приготовления вина.

За 1000 лет до н. э. виноградарство и вино-

делие широко процветали в Греции¹. Вино и хлеб в те времена служили удовлетворению насущной потребности человека.

Согласно большинству мифических легенд о происхождении винограда в Греции, родиной дионисовой² религии является Фракия — страна, ранее других вступившая в сношения с Малой Азией благодаря мореплавателям и переселенцам. Интересно отметить, что в древнегреческих преданиях новая культура винограда часто противопоставляется грубой лесной, что может быть свидетельством происхождения культурного винограда не от местных диких форм.

Культура винограда в древней Греции находилась на большой высоте. В те времена был уже известен способ получения новых сортов путём посева семян [см. Ксенофонта (445—354 гг. до н. э.) и Теофраста (375—297 гг. до н. э.)], применение удобрений, чеканка, прививка и кольцевание.

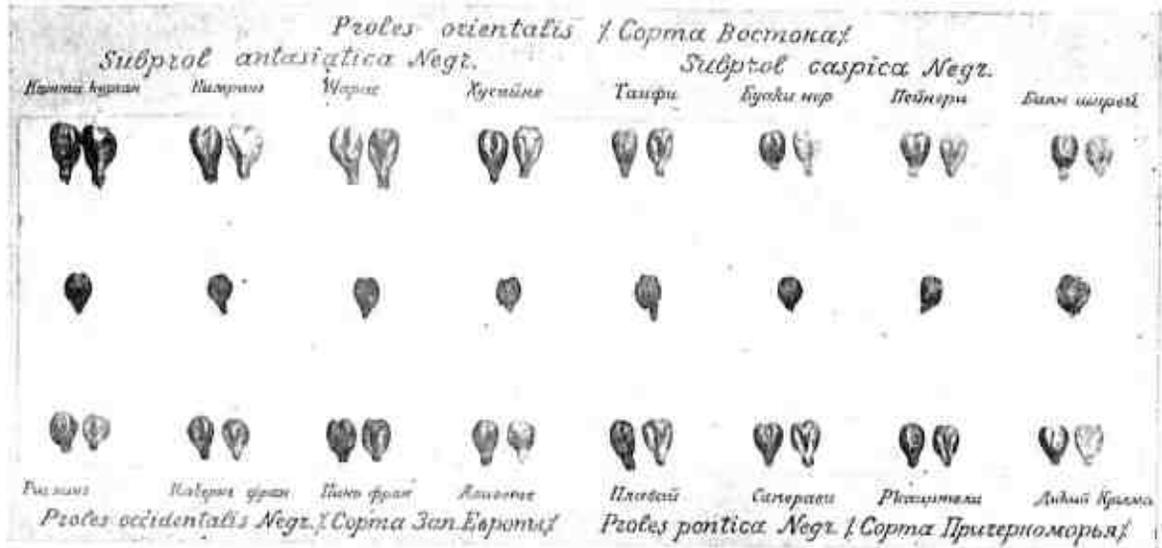
Греческие вина, приготовленные разными способами (крепкие, сладкие и т. д.), пользовались широкой известностью (например вина Кипра, Лесбоса, Крита, Икарии и др.).

Примерно за 600—700 лет до н. э. милетские и ираклийские колонисты поселились на восточном побережье Чёрного моря и образовали колонии: Питиус (Пицуида), Диосхурия (Сухуми), Зуфу, Лыхны и др.; это были пути, через которые древние греки вели торговлю с Центральной Азией и Индией, и уже тогда они находили в Закавказье прекрасные виноградники и вина высокого качества. По свидетельству Ксенофонта (431 г. до н. э.), в пределах нынешней Грузии вино хранилось в глиняных кувшинах (чурах). В географии Страбона (200 г. до н. э.) указывается на изобилие винограда в Горзене

¹ Находили в Греции семена, принадлежащих по типу к культурному винограду, относятся к 1700—1500 гг. до н. э. (Hegi, 1925).

² Дионис — бог вина у греков, он же Бахус, или Вахх, — у римлян и Озирис — у египтян.

ТАБЛИЦА I



СОПОСТАВЛЕНИЕ СЕМЯН СОВРЕМЕННОГО КУЛЬТУРНОГО И ДИКОГО ВИНОГРАДА С СЕМЕНАМИ, НАЙДЕННЫМИ У ЗАМКА ТАЛИ-БАРЗУ В Г. САМАРКАНДЕ (ПРИМЕРНО 2000 ЛЕТ НАЗАД).

ВЕРХНИЙ РЯД. СЕМЕНА СОРТОВ: КАТТА-КУРГАН, НИМРАНГ, ЧАРАС, ХУСАЙНЕ, ТАИФИ РОЗОВЫЙ, БУАКИ НОР, ПЕЙНЕРИ, БАЯН ШИРЕЙ.

СРЕДНИЙ РЯД. СЕМЕНА, НАЙДЕННЫЕ У ТАЛИ-БАРЗУ.

НИЖНИЙ РЯД. СЕМЕНА СОРТОВ: РИСЛИНГ, КАБЕРНЕ ФРАН, ПИНО ФРАН, АЛИГОТЕ, ПЛАВАЙ, САПЕРАВИ, РКАЦИТЕЛИ, ДИКОГО ВИНОГРАДА КРЫМА (НЕМНОГО УМЕНЬШ.).

(Горн), причём приводятся подробные сведения о культуре винограда и о виноделии в Албании (Кахетии). Наконец, по Гомеру, Одиссей и его спутники пользовались в Колхиде гостеприимством Цирцеи, угощавшей их хорошим вином. Эти данные, а также своеобразие и обособленность ассортимента в каждом небольшом районе доказывают, что виноградарство западной и восточной Грузии, а также некоторых районов Азербайджана возникло самостоятельно, на основе использования местных диких ресурсов винограда.



Рис. 3. Виноделие в древнем Египте (из Клифтона)

Этого нельзя сказать о Крыме, нижнем Доне и Бессарабии, где также за 600—700 лет до н. э. греки основали колонии и ввели культуру винограда. Найденные при раскопках в Херсонесе и в низовьях Дона амфоры и каменные сооружения для раздавливания гроздей свидетельствуют о процветании здесь в то время виноградарства и виноделия. Однако местные культурные сорта винограда в Крыму и Бессарабии ничего общего не имеют с местным диким виноградом (*subsp. silvestris* Gmel.), сохранившимся в долинах рек Днепр, Днестр и по склонам гор Крыма. Названия этих сортов часто имеют греческие корни. Возможно, что тавры ещё до основания греческих колоний приготавливали вино из местного крымского дикого винограда (Dubois de Montpéreux, 1843), но по этому вопросу точных данных не имеется.

За много лет до нашей эры виноградарство было развито в Средней Азии и в Китае. Имеются документы, свидетельствующие о культуре винограда в Китае при императоре Ю-Манге в 1122 г. до н. э., но некоторые данные указывают на более позднее проникновение его в Китай. Тайи-Ши-Коанг-Ти (247—202 гг. до н. э.) в своих анналах сообщает о ввозе винограда из Ирана, Тибета и Кашгара.

В этот период виноградарство и виноделие в Средней Азии стояли на высоком уровне; первые сведения о нём исходят из китайских источников. Китайский генерал Чжан-Цянь посетил в 128 г. до н. э. нынешнюю Фергану и долину Зеравшана (Согдиана), где нашёл процветающее виноградарство и

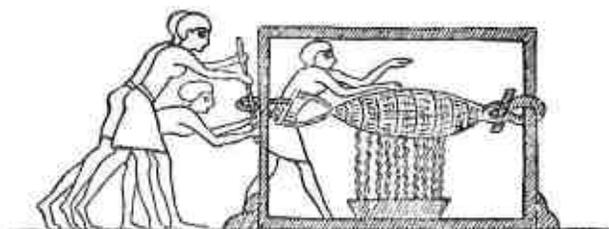


Рис. 4. Виноградный пресс в древнем Египте (по Wilkinseu)

виноделние. Тогда же здесь были взяты семена и черенки винограда и перенесены в Китай. Согласно источникам, в период с 127 до 600 г. н. э. в Китае культивировались сорта, соответствующие произрастающим в настоящее время в Средней Азии.

О древнем виноградарстве и виноделии Средней Азии имеются также сведения в географии Страбона и в истории Геродота. При раскопках в 1936 г. в г. Самарканде ¹ древнего замка Тали-Барзу (начало нашей эры — после Александра Македонского) найдены семена винограда, которые по типу относятся к дикому винограду *subsp. silvestris* Gmel. или к винным сортам Закавказья. Эти данные свидетельствуют о том, что в Зеравшанской долине в те времена виноград столовых сортов с крупными ягодами в культуре отсутствовал. Постоянно пополняясь новыми формами из местного дикого винограда в районах Северного Ирака и Западного Копет-Дага, культура винограда в Средней Азии, по историческим данным, претерпевала разные влияния, из которых наиболее сильными были греко-батрийское и арабское. Влияние арабской культуры выразилось в распространении столовых и изюмных сортов, отобранных из диких зарослей на месте и завезенных из Ирана. Виноделие же в этот период было сведено к минимуму.

Применяемые в настоящее время в Средней Азии системы формирования кустов винограда также связаны в историческом прошлом с древними культурами. По мнению А. М. Белецкого и Г. В. Григорьева ², штамбовая формировка Туркменской ССР (в виде плачущей ивы) существовала еще в VII в. до н. э. в Месопотамии. Расстилочная формировка, распространённая в Зеравшанской долине, проникла в древнюю Согдиану из Малой Азии в период распространения греческой культуры на Востоке. Такое происхождение расстилочной формировки отчасти доказывает рисунок куста (в расстилку) винограда на стене погребального склепа I—II вв. н. э. в Керчи.

Дуговая формировка, привившаяся в Ташкентском оазисе, происходит из Египта и была завезена сюда арабами.

Из Греции культура винограда проникла также на запад — в южную Италию и в Сицилию. Кроме того, еще в VI в. до н. э. фокейские выходцы, изгнанные из Греции и основавшие на юге нынешней Франции город Массалий (Марсель), научили галлов (по данным римского историка Юстина) культивировать виноград. Однако виноградарство получило широкое развитие здесь лишь после завоевания Галлии Цезарем.

По имеющимся преданиям было время, когда римляне занимались хлебопашеством и животноводством, а культура винограда ещё не была введена (Плиний). После проникновения греческой культуры в Италию виноградарство нашло здесь прекрасные условия для развития. Софокл (V в.) называет Италию любимой страной Вакха. О виноградарстве и виноделии Рима имеются достаточно полные сведения в обширной литературе, которую оставили

¹ Раскопки производились работниками Узбекского исторического музея под руководством Г. В. Григорьева.

² Очерк по истории виноградарства в Средней Азии составлен в 1939 г. для «Ампелографии СССР».

нам Плиний, Колумелла, Палладиус, Катон, Вергилий и др., жившие в период между III в. до н. э. и II в. н. э.

В то время количество сортов винограда равнялось количеству виноградников (Демокрит, 470). «Кто хочет знать их, тот хочет песчинки счесть, что ветер развеивает в Ливийской пустыне» (Вергилий). «Всякий район, всякий уголок его обладает сортами винограда ему свойственными, и которым он даёт свои названия. Перенесённые в другие районы сорта получают там свои названия и меняют там своё качество настолько, что иной раз их узнать нельзя» (Колумелла, I в. н. э.).

По свидетельству Плиния и Колумеллы, в I в. владычества римских цезарей теперешняя Франция уже считалась страной с самостоятельной культурой винограда, имевшей свой сортимент и свои вина. Постепенно культура эта проникла внутрь страны, и племена, её населявшие, научились разводить виноград и посредством брожения превращать ягодный сок в вино (Юстин). «Галлы научились возделывать виноградною лозу и оливы, когда Рим был уже в юношеском возрасте» (Макробий).

Бургондское вино уже тогда пользовалось известностью. Римляне, желая получать такие же лёгкие, высокого качества вина, культивировали у себя галльские сорта, но нужного результата не добились.

Теперь нам понятно, что природные условия северных районов Франции благоприятны для получения лёгких столовых вин высокого качества, но что такие вина на юге Франции и в Италии не могут получаться. Отмеченная ещё в древних источниках специфичность сортов Галлии, сохранившаяся до сих пор, свидетельствует о том, что эти сорта не были перенесены в виде черенков из Италии, а получены, повидимому, на месте путём высева семян южных сортов, путём отбора местных диких форм и, возможно, отбора естественных гибридов местных диких и южных культурных форм.

Из Франции виноград проник в долины рек Марна и Мозель. В прирейнских провинциях виноградарство согласно историческим записям впервые появилось во II в. н. э. По данным Тацита (I в. н. э.), правобережные прирейнские германцы закупали вино у левобережных.

Имеются также указания, что виноград разводился на Рейне римлянами в III в. Римскому императору Пробу (276—282) приписывается также перенесение виноградарства в Венгрию.

Русским славянам вино было известно ещё во времена варяжских княжеств (X—XI вв.), так как тогда шла оживлённая торговля между греческими колониями на побережье Чёрного моря и пародами, заселявшими побережье Балтийского моря. До начала XVII в. в России ещё пользуются только привозным вином. Первый виноградник был засажен в 1613 г. в Астрахани при царе Михаиле Федоровиче. Петр I способствовал развитию виноградарства в окрестностях Астрахани, для чего выписал венгерские сорта винограда и специалиста-виноградара (1700) из Франции. В 1794 г. вокруг Астрахани было уже 330 десятин виноградников.

На Дону от древней культуры остался только одичавшие кусты. Здесь в 1706 г. по указу Петра I около станций Цыплянской и Раздорской закладываются виноградники сортами, завезёнными из Астрахани, Франции и Венгрии. Эти сорта в настоящее время носят местные названия.

После Петра I виноградарство начинает развиваться с 1785 г. в Терекской и Прикумской областях¹ (сорта выписаны с Кавказа и из Персии), с 1864 г. в Кубанской области и с 1772 г. в Дербенте.

Крымское виноградарство ведёт начало, как указывалось, с древнейших времён, но в связи с нашествиями гуннов, хозар, печенегов, половцев и татар край подвергнулся разорению. С 1280 г. виноградарство и виноделие в Крыму были восстановлены генуэзскими колонистами, главным образом в Кафе (Феодосия) и в Сугдее (Судак), где производились известные в то время «сурожские» вина. В 1475 г. Крым был завоёван турками, и к этому времени следует отнести распространение столовых сортов (Шабаш, Ташлы, Асма, Чауш). После 1783 г. виноградарство Крыма восстанавливается на основе сортов, завезённых из Греции, Турции и с Кавказа, а также ввезённых несколько позже из Франции.

На Черноморском побережье в районах Анапы, Новороссийска и Туапсе виноградарство начинает развиваться с 1868 г. после ввоза сюда французских сортов.

В Абхазии, Западной и Восточной Грузии и Азербайджане, как указывалось выше, виноградарством занимались с древнейших времён, главным образом на основе использования местных диких форм винограда. Найденные в Грузии глиняные кувшины для вина относятся к I в. до н. э. и к I в. н. э. В пещерном городе Вадзия (I—X вв. н. э.) хорошо сохранились винодельни (марани) и орнаменты гроздей, высеченные на камне.

Начало культивирования винограда в Армении относится к временам древнего Армянского царства — за 2 тыс. лет до н. э. По данным древней армянской летописи, в V в. до н. э. виноградные вина вывозились в другие страны. На развалинах храма Эвартоц (VI в.) около Вагаршапата имеются орнаменты виноградных гроздей и листьев.

Материалы по истории культуры винограда свидетельствуют о том, что в Евразии она известна с древности. Если в Египте около 6 тыс. лет назад культура винограда и виноделие были на высоком уровне, то имеется полное основание предполагать, что культура эта получила своё начало ещё раньше — не менее 7—9 тыс. лет назад. Этот период в Европе соответствует палеолитическому веку, т. е. позднеледниковой эпохе и началу послеледниковой эпохи.

Таким образом, исторические данные дают полное основание сделать вывод, что начало культуры винограда надо искать где-то в западной Азии, а именно в районах, прилегающих к южному побережью Каспийского и Чёрного морей, в Закавказье, в Средней и Малой Азии, в Сирии, Месопотамии, в Иране или Аравии. Здесь впервые был введён в культуру виноград, здесь же начали сбраживать и его сок на вино.

Более точных данных о месте введения в культуру винограда (не считая легенд и мифов) мы не имеем. Исторические данные бесспорно свидетельствуют о проникновении культуры винограда, отдельных сортов его, а также

¹ В VIII—XIV вв. близ Прикумья (ныне г. Будённовск) в районе села Пракосья был город Малжари (на Куме), который в 1395 г. был разрушен монголами. При раскопках в развалинах этого города были найдены кувшины для вина. По некоторым источникам известно, что в 1651 г. в низовьях и вверх по Тереку рос дикий виноград, из которого казаки готовили вино.

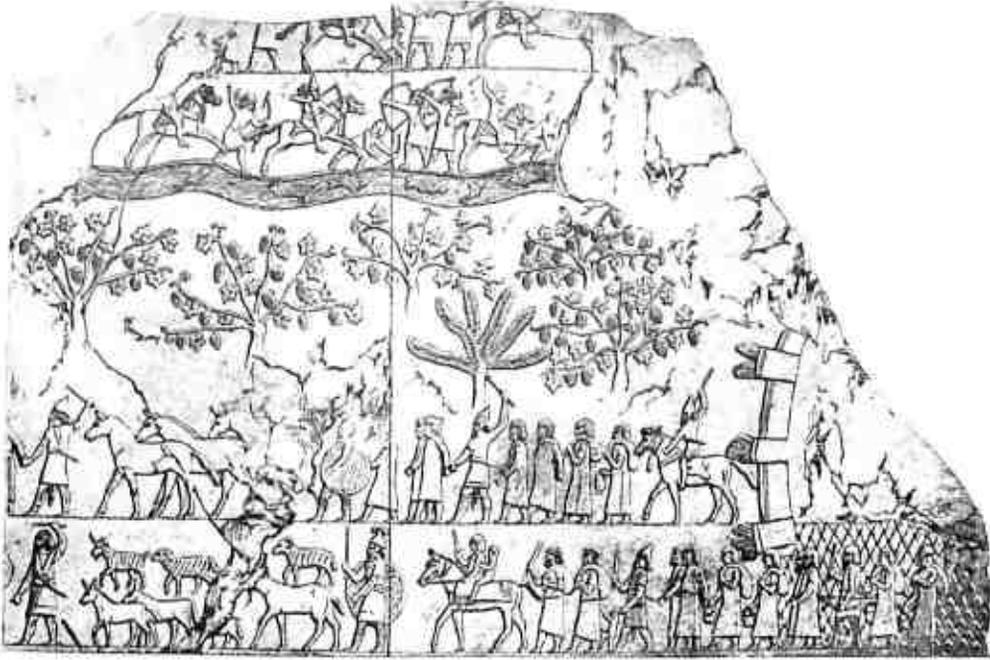


РИС. 1. КАМЕННЫЙ БАРЕЛЬЕФ ИЗ ДВОРЦА СИ-АХЕРИБА (VII В. ДО Н. Э.) В ИРАКЕ С ИЗОБРАЖЕНИЕМ ШТАМБОВОЙ КУЛЬТУРЫ ВИНОГРАДА

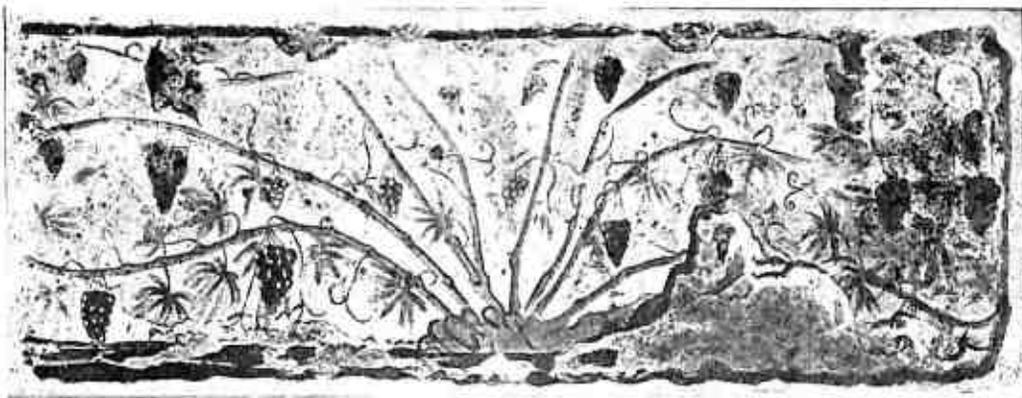


РИС. 2. ИЗОБРАЖЕНИЕ КУСТА ВИНОГРАДА НА СТЕНЕ ПОГРЕБАЛЬНОГО СКЛЕПА. I И II В. Н. Э. В КЕРЧИ. КУЛЬТУРА В РАССТИЛКУ (ПО А. М. БЕЛЕЦКОМУ и Г. В. ГРИГОРЬЕВУ)

виноделия с востока на запад (в Европу). Но не исключена возможность самостоятельного введения в культуру (до прихода цивилизации с Востока) в Западной Европе местного дикого винограда, который произрастал здесь с доисторических времён. Если культура винограда и зародилась здесь самостоятельно, то значительно позже, чем в Западной Азии.

Чрезвычайно большое значение для выяснения истории сортимента винограда в разных странах имеют данные, которые свидетельствуют о перенесении восточной культуры винограда на запад, а затем обратно с запада на восток.

Как было указано, ещё до нашей эры культура винограда и сорта продвигались из Закавказья и Малой Азии через Грецию и Италию в Западную Европу. Другой поток арабской культуры винограда и сортов проходил через Северную Африку в Испанию в VII в. н. э. Затем, после упадка древних цивилизаций на Востоке и пышного развития виноградарства в Западной Европе в средние века начинается обратный поток приёмов и сортов культуры с запада на восток и во все другие страны мира.

Во многих странах юго-западной Азии, а также в СССР (в Средней Азии, в Закавказье) в настоящее время культивируются французские, испанские, португальские и немецкие сорта винограда.

Известны случаи, когда некоторые сорта возвратились к себе на родину, почти не изменившись, но уже под другим названием. Вернулся, например, в Грузию сорт Додреляби (Гро Кольман), который представляет собой западногрузинский сорт Хариствала (Табидзе, 1940).

В средние века сорта винограда и различные способы его культуры проникли из стран бассейна Средиземного моря во все страны мира. В 1421 г. Генрих Мореплаватель основал виноградники на Канарских островах и на острове Мадейра. В то же время французские эмигранты ввели сорта винограда из департамента Эро в Южную Африку. Начало культуры европейских сортов относится к 1612 г. в восточных штатах Америки, к 1712 г. в Китае, к 1796 г. в Калифорнии, к 1850 г. в Австралии и к 1883 г. в Японии.

КЛАССИФИКАЦИЯ КУЛЬТУРНОГО ВИНОГРАДА ЕВРАЗИИ И ЕГО ЕСТЕСТВЕННЫЕ ГРУППЫ

Одним из первых создателей классификации культурного винограда считается Гельблинг (1777). Его система носила искусственный характер, так как брала в основу несколько признаков (окраска и форма ягод) вне зависимости от происхождения сортов и их генеалогической связи. Такого же принципа придерживались при классификации культурных сортов винограда и многие другие ботаники и ампелографы. Из таблицы на стр. 178 видно, на основании каких признаков производилась классификация сортов разными авторами.

Для классификации сортов винограда ампелографы пользовались следующими основными признаками: форма ягоды, окраска ягоды, опушение листа, форма листа, величина ягоды, мускатный аромат, форма черешковой выемки, время созревания, компактность грозди, сумма углов жилок α и β , форма цветка и т. д. Гаспарен в 1848 г. дал классификацию сортов только по срокам созревания на основании суммы температуры, необходимой сорту от распускания почек до созревания винограда.

Признаки, по которым производилась классификация сортов культурного винограда
(цифры обозначают порядок соподчиненности признаков в системе)

Авторы	Ягода			Гроздь (составляет- песть)	Лист					Побег		Мускатный аромат	Время созревания	Сумма температур		
	окраска	величина	форма		форма	опушение	первичная выемка	$\alpha + \beta$	форма зубцов	окраска жилок	окраска				длина мотко- узлий	Форма цветка
Гельблинг, 1777	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Клементе Рубио, 1807	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Фрезо, 1804	2	3	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Ачерби, 1825	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Вест, 1826	3	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Метцгер, 1828 ¹	—	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Гок, 1829	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Бургер, 1837	3	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Фиштельман, 1839	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Труммер, 1841	1	3	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Бабо, 1844	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Колопати, 1846	4	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Гаспарен, 1848	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Марек, 1870	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Оберлен, 1875	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Лукас, 1874	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Броннер, 1874 ²	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Международная амбелографическая комиссия в Александрии, 1875	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Ровизенда, 1877	1	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Гёте, 1876 ³	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Международная амбелографическая комиссия во Флоренции, 1877	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Оберлен—Гёте, 1879	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Международная амбелографическая комиссия в Будапеште, 1879	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Гёте, 1887	—	—	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Молол, 1893	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Раваз, 1902	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Коржинский, 1910 ⁴	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Мадер, 1923 ⁵	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Баранов, Попов, Райкова, 1929	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Попов, 1936	1	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
Кривас, 1938 ⁶	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
	18	7	24	2	11	13	3	2	1	1	1	1	2	7	3	1

¹ Промера длины и ширины ягоды.

² Принято Международной амбелографической комиссией в Вислахе.

³ Принято Международной амбелографической комиссией в Марбурге.

⁴ Исползование сорта.

⁵ 2 — качество, 3 — место культуры (юг, север).

⁶ 3 — отношение длины ягоды к длине семени и 4 — отношение длины всех семян в грозди к длине ягоды

Последняя известная нам попытка создания «удобной» искусственной классификации принадлежит Кримпасу (1938). Автор пробовал вначале применить серодиагностический метод для классификации культурных сортов, но специфической реакции у таких сортов, как Разаки, Сидеритис и Изабелла, не получил. Поэтому автор применил искусственную систему, делая упор на признаки семени, которые считаются более стабильными. Эта система, так же как и все предыдущие, может служить только для удобства ориентации в большом ассортименте винограда, однако нет никаких оснований рассматривать её как законченную классификацию культурного винограда.

Помимо указанных искусственных ампелографических систем, при которых сорта не объединялись в соподчинённые систематические группы, были также попытки ботанических классификаций культурного винограда, выделения из него отдельных видов, а также разбивки на группы по географическому принципу.

Ещё Линней (Linnaeus, 1753), давший всему винограду Евразии название *V. vinifera* L., выделил как самостоятельный вид сорта с сильно рассечёнными, как у петрушки, листьями (*V. laciniosa* L.). Сейчас известно, что такого типа рассечённость является рецессивной мутацией, проявившейся у нескольких групп сортов (Шасла, Кокур и др.).

Симон де Рохас Клементе (1807) разбил сорта на два класса по опушению листа; затем он разделил каждый класс на трибы, представляющие собою естественные группы сортов.

Одар (1841) первый применил географический принцип при классификации сортов Франции, который он сочетал с делением сортов по использованию, по времени созревания, окраске ягод и т. д. Трибы у Одара охватывают сорт со всеми его вариациями.

Коленати (1846) дал классификацию сортов Закавказья. Культурные сорта, так же как и дикие, он разбивает на две разновидности: *Vitis vinifera aneborhylla* (гололиственный или с войлочным опушением) и *V. vinifera trichorhylla* (с щетинистым опушением). Затем сорта делятся на четыре класса по степени опушения, на девять групп — по окраске жилок и на подгруппы — по окраске и форме ягод.

Классификация Коленати является первой генеалогической классификацией винограда, так как автор увязал подвиды культурных сортов с соответствующими подвидами дикого винограда, от которых эти культурные сорта происходят.

Венгерский учёный Андразовский в 1924—1925 гг. сделал попытку разбить культурный виноград на несколько видов.

Ключ для определения видов (по Андразовскому)

- 1а. Верхушка побега и нижняя сторона листьев опушены длинными волосками, образующими на нижней стороне листьев войлок (белый или коричневый). Листья большие, круглые или удлинённые, плотные, трёх- и пятилопастные, с широкими большими острыми зубцами. Грозди средней величины, конические. Ягоды круглые, тонкокожые, сладкие с несильным привкусом, средней величины, синего или белого цвета. Листья синих сортов окрашиваются в красный цвет ещё с весны. Обитает виноград в Средней Европе. . *V. mediterranea* Andras.

- 1b. Побеги и нижняя сторона листьев голые или опушены короткими петляками или лёгким пушком 2
- 2a. Листья скорее длинные, чем широкие, трёх- и пятилопастные, часто повторно глубоко изрезанные, тонкие, светложёлтые. Черешковая выемка узкая. Зубцы средние, округлые. Листья осенью жёлтые. Грозди средние или большие, цилиндрические или конические. Ягоды средние или крупные (15—25 мм), круглые, толстокожие, мясистые, белые, красные или фиолетовые, но никогда не синие или чёрно-синие, очень сладкие, без особых привкусов и излишней кислотности. Столовые сорта Западной Азии *V. byzantina* Andras. 3
- 2b. Листья одинаковой длины и ширины или широкие. 3
- 3a. Листья одинаковой ширины и длины, трёх- и пятилопастные, толстые, тёмнозелёные. Гроздь мелкая или средняя, цилиндрическая, компактная. Ягоды средние или мелкие, круглые, с толстой кожурой и сочной мякотью, белые, серо-красные или темносиние, сладкие с сильным привкусом. Вино сорта Европы *V. alemanica* Andras. 4
- 3b. Ягоды длинные или яйцообразные 4
- 4a. Листья по размеру больше в ширину, чем в длину, глубоко пятилопастные, средняя лопасть широкая. Грозди средние, ветвистые, ягоды средние, длинные, яйцообразные, толстокожие, мясистые, с сильным мускатным ароматом, позднего созревания. Столовые сорта Западной Азии. *V. deliciosa* Andras.
- 4b. Листья одинаковой ширины и длины. Выемки неглубокие или глубокие. Грозди средние или крупные, развесистые. Ягоды удлиненные, яйцообразные, иногда слегка загнутые, без мускатного привкуса. Столовые сорта Западной Азии. *V. antiquorum* Andras.
- К *V. mediterranea* относятся такие сорта, как венгерский сорт Кадарка, бессарабский сорт Плавай и др.
 К *V. byzantina* относятся расы: а) *laciniosa* L. — Шасла потрушечный, б) *vulgaris* Andras. — Шасла белый, в) *versicolor* Andras — Шасла розль.
 К *V. alemanica* относится сорта Пино, Гаме и др.
 К *V. deliciosa* относится Мускат александрийский.
 К *V. antiquorum* относится Кориншон белый и фиолетовый.
 Многие сорта Андразовский рассматривает как гибриды этих пяти видов; например:
 Шасла мускатный — *V. byzantina* × *V. deliciosa*
 Мускат чёрный, Мускателлер — *V. alemanica* × *V. deliciosa*.
 Фурминт, Мадлон Анжени и др. — *V. deliciosa* × *V. mediterranea*.
 Рислинг, Каберне — *V. byzantina* × *V. alemanica* × *V. mediterranea* и т. д.

Система Андразовского заслуживает внимания. В ней правильно сочетается принцип разбивки сортов на большие группы по происхождению с анализом основных признаков. Однако незнание автором сортимента Закавказья, Малой и Средней Азии приводит его к некоторым неточностям. Кроме того, он неправильно называет выделенные группы сортов видами. *V. vinifera* L. действительно является в высшей степени полиморфным видом, обладающим большой амплитудой изменчивости многих признаков, но сам по себе факт полиморфизма не даёт основания для выделения видов. Не обосновано, например, выделение видов *V. antiquorum* и *V. deliciosa*, которые различаются только наличием мускатного аромата, и т. д. Современное представление о виде как о подвижной системе, имеющей свой ареал и историю развития в определённой экологической обстановке и отличающейся от других систем существенными признаками и генетической отдалённостью, не даёт оснований признать видами выделенные Андразовским группы сортов.

Отдельные сорта произошли в разных районах от различных исходных форм одного и того же дикого вида винограда в результате многовекового искусственного отбора. Это привело к образованию групп сортов, имеющих общие морфологические признаки и биологические свойства. Группы сортов, возникших в одинаковых экологических условиях при определённом направ-

влении искусственного отбора и имеющих свой ареал распространения, не являются видами, а только аналогичны им, так как возникают в силу процессов, значительно отличающихся от видообразования, происходящего в природе. Для того чтобы подчеркнуть специфику видов, образующихся в естественных условиях, и групп сортов, получаемых в результате искусственного отбора, правильнее последние называть эколого-географическими группами — *proles*¹.

В пределах каждой эколого-географической расы имеются группы сортов (сорто-типы), близкие по происхождению (сеянцы или гибриды), например сорто-тип Пино, в который входят сорта Пино фран, Пино шардоне, Менье, Алиготе и др., или сорто-типы мускатов с сортами Мускат белый, Мускат венгерский, Мускат александрийский и т. д., которые объединяются одним или несколькими общими признаками.

У винограда как растения, размножаемого вегетативно (черенкованием), сорта представляют собой или клоны², или (что бывает чаще) смеси клонов. Основной сорт и его клоны, возникающие путём почковых мутаций, составляют сорто-группу (например Пино фран, Пино блан и Пино гри; Шасла белый, Шасла мускатный, Шасла розовый и Шасла петрушечный). Клоны, входящие в сорто-группы, обычно различаются одним или немногими признаками.

Следовательно, сорто-типы состоят из сорто-групп и сортов, а сорта — из клонов.

Таковы таксономические единицы, по которым следует классифицировать сорта культурного винограда.

Естественная классификация *V. vinifera* L. очень сложна. Семена и черенки культурного винограда перевозились из одного места в другое, вследствие чего сортимент отдельных районов складывался в результате отбора местных диких форм, в значительной степени смешанных с привозными сортами. Кроме того, почти в каждом районе в силу экономических причин или из-за выведения новых, лучших сортов, а также появления болезней винограда происходили частые смены установившегося сортимента. Все эти сдвиги совершались в течение длительного времени, поэтому и разобраться в культивируемых сейчас сортах весьма трудно.

Чтобы выделить группы культурного винограда, увязав их с дикими формами, необходимо начать с изучения местных (аборигенных) сортов. А для того чтобы выявить наиболее древний аборигенный сортимент отдельных районов виноградарства, надо изъять все сорта позднего происхождения, полученные путём гибридизации, высева семян естественного опыления, а также и вегетативного размножения почковых мутаций. Оставшийся сортимент в районах древней культуры винограда будет в значительной степени состоять из сортов аборигенных³.

¹ *Proles* означает «ветвь». Применяется здесь как систематическая единица, относящаяся исключительно к культурным растениям.

² Клон — группа растений, полученных путём вегетативного размножения от одного сеянца или от одного побега (почковая мутация). В силу преобразований внутри клонов они обычно быстро превращаются в смеси клонов.

³ Следует иметь в виду, что первоначальное передвижение сортов вместе с культурой винограда с востока на запад и даже более поздний завоз восточных сортов в Северную Африку и Испанию в период арабского владычества с трудом поддаются учёту вследствие отсутствия достаточно полных данных.

Анализ основных признаков и свойств этих местных сортов по отдельным древним районам виноградарства даёт возможность установить определённую закономерность их географического распространения.

В Средней Азии, Афганистане, Иране, а также в Армении и Азербайджане преобладают гололистные крупноплодные сорта, в основном столового типа. Во Франции, Германии, Испании, Португалии и частично в Италии произрастают преимущественно сорта с паутинистым опушением, мелкоплодные, в основном винного типа. В бассейне Чёрного моря — в Грузии, Малой Азии, Греции, Болгарии, Венгрии и Румынии — преобладают сорта со смешанным опушением (войлочным и щетинистым), в большинстве случаев винного типа, но иногда и крупноплодные столовые (Чауш, Султани и др.). На основании детального изучения аборигенных сортов в этом направлении и были выделены три основные эколого-географические группы (proles): *Orientalis*, *Occidentalis* и *Pontica*.

Морфолого-физиологическая характеристика эколого-географических групп (proles) винограда

<i>Proles pontica</i> Negr.	<i>Proles occidentalis</i> Negr.	<i>Proles orientalis</i> Negr.
А р а л		
Грузия, Малая Азия, Греция, Болгария, Венгрия, Румыния, Бессарабия	Франция, Германия, Испания, Португалия	Средняя Азия, Афганистан, Иран, Армения, Азербайджан
П р и з н а к и		
Коронка и молодые листочки опушены и имеют пепельно-серый или белый оттенок	Коронка и молодые листочки опушены слабо	Коронка и молодые листочки голые, блестящие
Лист имеет на нижней поверхности смешанное паутинистое и щетинистое опушение	Лист имеет паутинистое опушение	Лист голый или имеет снизу щетинистое опушение
Края листьев отгибаются неопределённо	Края листьев отгибаются вниз	Края листьев отгибаются вверх
Гроздь средняя, плотная, реже рыхлая (у столовых сортов)	Гроздь обычно небольшая, плотная	Гроздь крупная, рыхлая, часто ветвистая
Ягода обычно круглая, реже овальная, средняя или мелкая, мякоть сочная	Ягода у большинства сортов круглая, реже овальная, мелкая или средняя, мякоть сочная	Ягода в большинстве случаев овальная, яйцевидная или удлинённая, средняя или крупная, мякоть мясисто-сочная, хрустящая
Примерно одинаковое соотношение белых, розовых и чёрных сортов	Главным образом белые и чёрные сорта	Большинство сортов с белыми и около 30% сортов с розовыми ягодами
Семена мелкие, средние и более крупные (у столовых сортов)	Семена мелкие, носик небольшой	Семена средние или крупные, с длинным носиком

Proles pontica Negr.	Proles occidentalis Negr.	Proles orientalis Negr.
-------------------------	------------------------------	----------------------------

Биологические свойства

Много сортов с частичной партенокарпией; есть почти бессемянные сорта (Коринка)	Сортов с частичной партенокарпией почти нет. Бессемянные сорта отсутствуют	Много сортов с частичной партенокарпией (горошенье); есть сорта бессемянные (Кишмиш)
Сорта характеризуются достаточно высоким процентом плодовых побегов и большим количеством гроздей на плодовой побег	Сорта характеризуются высоким процентом плодовых побегов и большим количеством гроздей на плодовой побег	Сорта характеризуются небольшим процентом плодовых побегов и небольшим количеством гроздей на плодовой побег
Сорта более холодостойкие	Сорта длинного дня и короткого вегетационного периода, достаточно холодостойкие	Сорта короткого дня и чаще длинного вегетационного периода, мало холодостойкие
Винные количественные и качественные сорта, реже столовые	Винные качественные сорта	Столовые транспортные сорта, реже винные
Кислотные. При сахаристости 18—20% имеют кислотность 6—10‰	Кислотные. При сахаристости суслу 18—20% имеют кислотность 6—10‰	Малокислотные. При сахаристости суслу 18—20% имеют кислотность 3—6‰
В сеянцах (при самоопылении) некоторые сорта выщепляют шаровидные растения с карликовой формой куста	В сеянцах (при самоопылении) некоторые сорта выщепляют пестролистные формы	В сеянцах (при самоопылении) некоторые сорта выщепляют растения с упрощенной формой листа

1. Эколого-географическая группа бассейна Чёрного моря
(proles pontica Negr.)

Основной район происхождения культурных винных сортов винограда черноморской группы находится в Западной и Восточной Грузии (Кахетия, древняя Колхида) и в Малой Азии. Отсюда виноградарство проникло в другие районы, причём винные сорта, приближающиеся по типу к ассортименту Западной Грузии, культивировались и сохранялись до сих пор на Балканах (в Греции и Болгарии), в Венгрии, в Румынии и СССР (Бессарабия). В южных районах ареала proles pontica — в Сирии, Палестине и Малой Азии — сложился также и столовый ассортимент этой группы, который, весьма возможно, возник в результате гибридизации со столовыми сортами proles orientalis.

Сорта proles pontica не имеют столь широкого распространения¹, как сорта других групп. В эту группу входят преимущественно высокоурожайные винные сорта, хотя некоторые сорта Кавказа (Саперави, Ркацители и др.) заслуживают большого внимания и начинают культивироваться и в других районах. Урожайность некоторых сортов группы proles pontica (Плавай, Кабасма) достигают 40 и более тонн с 1 га. Вся группа делится по географическому признаку на грузинские subprol. georgica Negr. и балканские subprol. balcanica Negr.

¹ Исключением составляют западногрузинский сорт Хариствала (Додреляби, Gros Colman), широко распространённый в Европе, и Коринка, распространённый в Греции, Австралии и в других странах.

Кроме того, выделено два сорто-типа: 1) крупноплодные — масгосагра Negr. и 2) коринки — *corinthiaca* Negr.

В группу *proles pontica subprol. georgica* Negr. входят сорта: Качичи, Амлаху, Цоликаури, Цицка, Чинури, Чхавери, Крахуна, Ркадители, Саперави, Мцване и др. Группу *subprol. balcanica* Negr. составляют сорта: Альварна, Кабасма, Плавай, Алимшак, Кокур белый, Кокур красный, Фурминт и др.

К сорто-типу *masgosagra* Negr. относятся следующие сорта: Султани, Чауш, Гро Кольман, Терра промиза, Пухляковский и др.; к сорто-типу *corinthiaca* Negr. — Коринка белая, розовая и черная.

2. Западноевропейская эколого-географическая группа (*proles occidentalis* Negr.)

В наиболее чистом виде сорта западноевропейской группы представлены в средней части Западной Европы — Франции, Германии. Значительная часть сортов Италии, Испании, Португалии и Южной Франции также относится к этой группе. Возникли эти сорта, повидимому, после проникновения цивилизации с Востока на Запад. Основой для их образования служили формы дикого винограда *subsp. silvestris typica* Negr. и, вероятно, винные сорта группы *pontica*.

Так как дикий виноград в Средней Европе до сих пор сохранил свой тип, то сорта Франции наиболее близки по характеру к дикому винограду (мелкая сочная ягода, мелкие семена, мелкая гроздь, паутинистые волоски на листьях). В южной част Западной Европы ассортимент не столь типичен ввиду интродукции в э и айоны сортов с Востока, особенно в период арабского владычества.

Ассортимент группы *occidentalis*, особенно французские качественные винные сорта, пользуется мировой известностью и широко распространен во всех странах Света. Эти сорта сравнительно холодостойки, приспособлены к более длинному дню, вследствие чего они культивируются в северных или горных районах и дают здесь тонкие лёгкие вина высокого качества. В СССР сорта группы *occidentalis* культивируются на Украине, в Крыму, в Краснодарском и Ставропольском краях и отчасти в Закавказье и в Средней Азии.

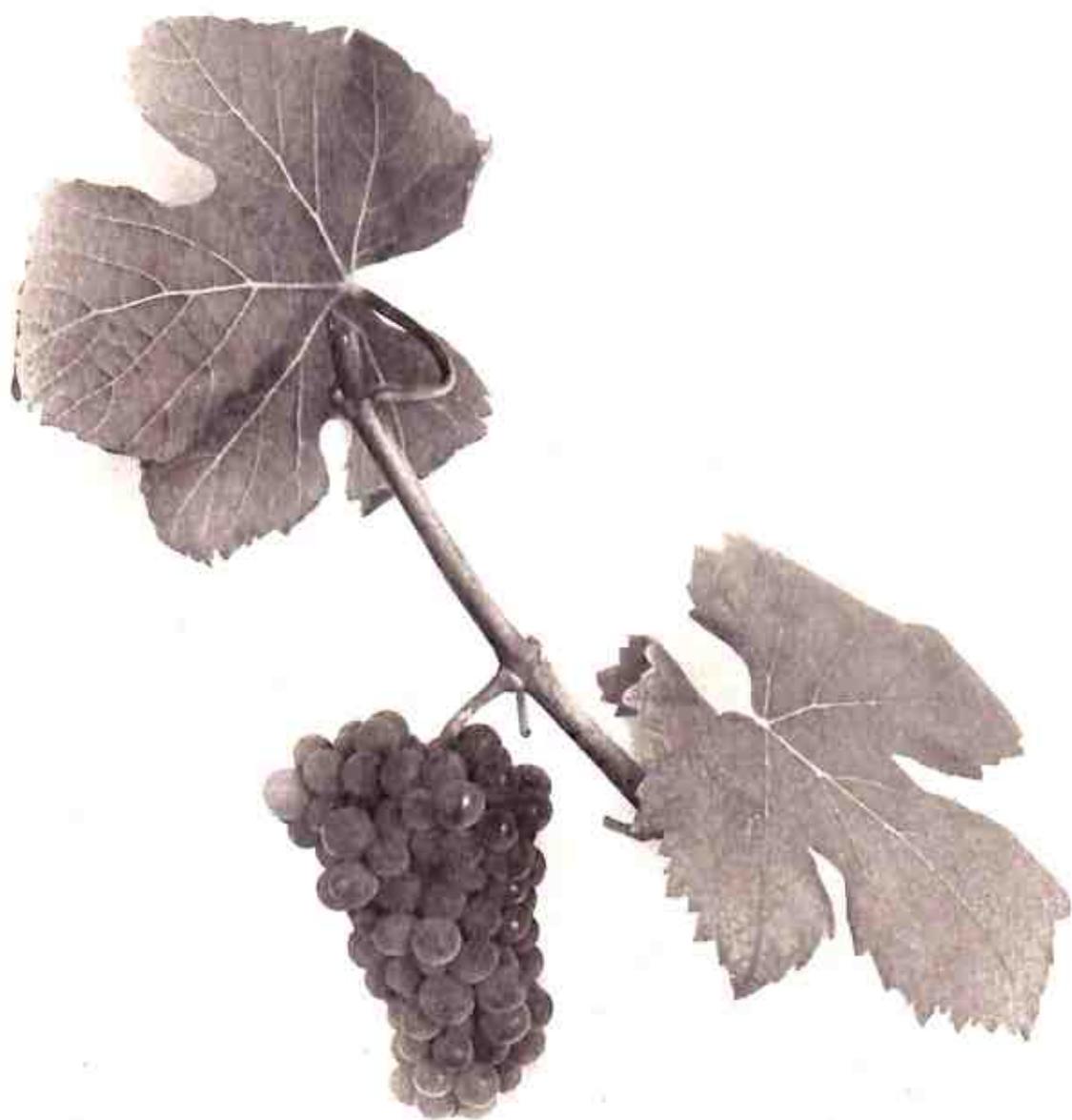
В группу входят следующие распространённые в СССР сорта: Алиготе, Пино (вся группа), Гаме (вся группа), Семильон, Рислинг, Мелье, Клерет белый и розовый, Мальбек, Каберне-Совиньон, Каберне фран, Пти вердо, Мюскадель, Турига, Вердельо, Серсваль, Морастель, Мурведр и др.

3. Восточная эколого-географическая группа (*proles orientalis* Negr.)

Сорта восточной группы характеризуются совокупностью рецессивных признаков; они возникли на краю ареала *V. vinifera* L. в древних оазисах Передней Азии. Исходным материалом при формировании этой группы служил дикий виноград *subsp. silvestris abertans* Negr. районов, прилегающих к Каспийскому морю, и культурный виноград *proles pontica* Negr. В процессе сложного исторического развития, главным образом в результате длительного ис-



СОРТ САПЕРАВИ ОТНОСИТСЯ К *PROLES PONTICA NEGR.* (1/2) (КАХЕТИЯ)
(ФОТОГРАФИЯ Г. Н. СОШАЛЬСКОГО)



СОРТ ПИНО ФРАН ОТНОСИТСЯ К *PROLES OCCIDENTALIS NEGR.* [1/2] (КРЫМ) (ФОТОГРАФИЯ А. ДЕВЛЕТ)



СОРТ БУАКИ НОР ОТНОСИТСЯ К PROLES ORIENTALIS SUBPROLES CASPICA NEGR. (1.) (ТАШКЕНТ)
(ФОТОГРАФИЯ Н. Н. КОСТОМАРОВА)



СОРТ ИЩАКИ (САИД ГУЛЯМИ) ОТНОСИТСЯ К PROLES ORIENTALIS SUBPROLES ANTIASITICA
NEGR. (1/2) (ТАШКЕНТ) (ФОТОГРАФИИ Н. Н. КОСТОМАРОВА)

кусственного отбора, этот виноград постепенно изменялся: увеличивался размер грозди и ягоды, форма последней удлинялась, консистенция мякоти становилась более твёрдой и т. д. Наиболее существенные сдвиги в этом направлении произошли в период распространения на Востоке ислама, когда запрещалось виноделие, и путём селекции были отобраны и широко внедрены в культуру замечательные крупноплодные с твёрдой мякотью столовые сорта.

В древние времена (до ислама) в оазисах Западной Азии процветало виноделие, и в культуре преобладали сорта промежуточного типа между современными столовыми и пеходными типа *rotundifolia*. Эти винные сорта *proles orientalis* Negr. характеризуются голыми или со щетинистым опушением листьями, крупной гроздью, средними по размеру и округлыми по форме ягодами, имеющими сочную или мясисто-сочную консистенцию, и средним размером семян. Сорта этой группы выделены в *subproles caspica* Negr. Винные сорта *proles orientalis* довольно многочисленны, но не имеют широкого распространения. Они культивируются в Дагестане, Азербайджане, Туркмении и Узбекистане, где встречаются также в виде диких зарослей.

Столовые сорта позднего происхождения, характеризующиеся гладкими, голыми листьями, крупной рыхлой гроздью, удлинёнными или фигурными ягодами с мясистой, хрустящей мякотью и крупным размером семян, выделены в *subproles antasiatica* Negr. Эти сорта благодаря высокому их качеству получили широкое распространение. Они были завезены арабами на Запад (в Северную Африку и Испанию) и китайцами в Китай. Проникли они также в Австралию, Америку и т. д.

В связи с тем, что эти столовые транспортабельные сорта *subproles antasiatica* Negr. обычно малохолодостойки и поздно созревают, культивируются они, главным образом, в южных районах с жарким летом и сухой осенью.

Из группы *proles orientalis* Negr. выделены три сорто-типа: 1) мускаты — *ariana* Negr. — сорта с мускатным ароматом; 2) кишмиши — *arificia* Negr. — бессемянные сорта; 3) Шасла — *aminea*, а также все производные от него.

В группу *proles orientalis subproles caspica* Negr. входят следующие сорта: Тербаш, Кара узюм (ашхабадский), Буаки, Бишты, Обак, Тагоби, Харджи, Баян ширей, Тавквери, многие сорта Нагорного Карабаха, Дагестана и др. Близки к ним сорто-типы *ariana* Negr. — Мускат белый, розовый и др., а также *aminea* Negr. — Шасла белый, Шасла мускатный, Шасла розовый и др.

В группу *proles orientalis subproles antasiatica* Negr. входят следующие сорта: Хусайне, Тавриз, Рин баба, Тайфи, Ичкимар, Карабурну, Агадаи, Катта курган, Шимранг, Якдона, Паркент и др. Сюда же относятся и *arificia* — бессемянные сорта: Кишмиш белый овальный, Кишмиш розовый, Кишмиш круглый, Кишмиш чёрный, Аскери и др.

Предложенная выше классификация сортов *V. vinifera* subsp. *sativa* D. C. на эколого-географические группы *proles* и *subproles* вполне удобна и увязана с эволюцией культурного винограда. Выделение в пределах эколого-географических групп сорто-типов сделано частично и требует дальнейшей разработки.

Деление сорто-групп и сортов на клоны даётся в монографиях сортов.

Дикорастущий виноград Евразии и его связь с культурным

Всякое культурное растение произошло от дикого предка. По этим диким предкам часто можно судить о месте происхождения культурного растения и об его эволюции. Виноград — чрезвычайно пластичное растение, и поэтому дикие родичи культурного винограда, сохранившиеся с третичного периода, обильно произрастают и в настоящее время в области древнего Средиземья, охватывая большой ареал.

Для установления происхождения культурного винограда познание его диких сородичей имеет чрезвычайно большое значение.

Изучением дикого винограда Евразии *V. vinifera* subsp. *silvestris* Gmel. пропр. занимались многие исследователи. Помимо указаний в соответствующих статьях, характеризующих флору отдельных районов, имеются специальные работы Броннера (Bronner, 1857), Энглера (Engler, 1878—1882), Коленати (Kolenati, 1846), Ратея (Rathay, 1889), Пачоского (1912), Баранова (1927), Попова (1929), Эмиля Попа (Emil Pop, 1931), Франкино (Franchino, 1935) и др. Наиболее полно до сих пор изучен дикий виноград subsp. *silvestris* Gmel. в северной части его ареала.

Согласно полученным данным, дикий виноград Евразии воспроизводит основные признаки всех остальных видов рода *Vitis*, что является непосредственным доказательством подлинности этого дикого подвида и его древнего происхождения.

Древность subsp. *silvestris* Gmel. подтверждают и палеонтологические данные. Первые находки *V. vinifera* L. в верхнем плиоцене Веттерау (Kirchheimer, 1934), судя по мелкому размеру семян и короткому носику, относятся к subsp. *silvestris* Gmel.

Многочисленные палеонтологические находки винограда в Южной Европе, относящиеся к четвертичному периоду, позволили произвести ботанический анализ этого материала, главным образом по признакам семени (Stumpe, 1911). Выяснилось, что виноград неолитического и бронзового периодов, найденный в Касале, Поладе, Пуэньяно, Санне, Фимоне, Пешпере, Барделю, Кастнате, Амбродьяно и Кагоццо, имеет мелкие семена с коротким носиком, что заставляет отнести его к subsp. *silvestris* Gmel. Впервые виноград subsp. *sativa* D. C., имеющий семена с длинным носиком и относящийся к железному веку, был найден в Фонтенелато. Следовательно, данные палеонтологии свидетельствуют о том, что виноград типа *silvestris* Gmel. произрастал в Европе значительно раньше *sativa* D. C.

Подлинность и древнее происхождение дикого винограда subsp. *silvestris* Gmel. доказывает также его большой ареал. Этот виноград произрастает в Европе, в Северной Африке и в Передней Азии, т. е. в бассейнах Средиземного, Черного и Каспийского морей — от Испании до Туркмении. По всему этому ареалу можно встретить двудомный дикий виноград с черными мелкими ягодами и с семенами, имеющими короткий носик.

Однако, помимо дикого винограда *V. vinifera silvestris* var. *typica* Negr., в Евразии попадаются также дикорастущий виноград, отклоняющийся от этого типа.

В северной части ареала, в Европе, дикий виноград subsp. *silvestris* Gmel. сохранился в наиболее чистой форме. Изменчивость этого винограда

проявляется, главным образом, в форме листа. Такого же характера изменчивость величины и формы листа известна и у других видов, сохранившихся с третичного периода, например у *V. amurensis* Rupr., *V. girgaria* Michx. и др.

В Италии имеются указания на существование, помимо типичного дикого винограда (*Labrusca*), также одичавшего (*Lambrusca*), имеющего ягоды более крупного размера, иногда белой окраски, более крупные семена и т. д. Итальянские авторы (Franchino, 1935, и др.) считают установленной связь этого винограда с культурным и определяют его как одичавший.

Большой интерес вызвали исследования Боровикова (1936), который среди дикого днепровского винограда, отнесённого Пачоским (1912) к типичному *V. silvestris* Gmel., нашёл гермафродитные растения с ягодами белой и розовой окраски. Были ли эти растения при обследовании пропущены Пачоским или они выросли из семян позже, сейчас установить трудно. Однако то, что они локализованы в определённых местах и существуют в весьма малых количествах и что во всей популяции преобладает настоящий дикий *subsp. silvestris* Gmel., заставляет предполагать, что эти отклоняющиеся от типа растения возникли от семян культурного винограда. Установить непосредственную связь этого винограда с определёнными культурными сортами теперь очень трудно, так как виноград древнегреческих колоний не сохранился, а культивируемый сейчас — не местного происхождения.

Надо сказать, что дикорастущий днепровский виноград не имеет какого-либо значения для разрешения проблемы происхождения культурного винограда Украины, так как история этих сортов достаточно хорошо известна. Украинский современный сортимент винограда сложился из бессарабских, крымских и частично западноевропейских сортов, причём местными (и то условно) можно было бы назвать только бессарабские сорта. Но эти сорта, имеющие крупные, сильно опушённые (смешанное опушение) листья, отнесённые к *proles pontica*, значительно сильнее отличаются по совокупности признаков от дикого винограда, растущего на Днестре, чем западноевропейские (французские) сорта (*proles occidentalis*).

Примерно такая картина наблюдается в Крыму. Здесь по южным и северным склонам Яйлы произрастает настоящий дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. [Стевен, Зеленский (1906), Вульф (1939), Дзевановский (1929) и др.]. Но, несмотря на то что в Крыму не обнаружено форм с белыми ягодами и гермафродитных, всё же на южном склоне вблизи от культурных виноградников дикорастущие растения отличаются по вегетативным признакам большим полиморфизмом и более близки к культурным сортам, чем дикий виноград северных склонов Яйлы, который однотипичен. Однако установить какую-либо связь между этим диким виноградом и культивируемыми в Крыму лозами весьма затруднительно, так как почти все сорта крымских виноградников завезены из Западной Европы и Закавказья. Довольно многочисленные местные сорта Судакского района после тщательного изучения их ампелографами Сушковым и Кацом (1938) в большинстве случаев оказались известными западноевропейскими сортами¹. Только около 40 сортов

¹ Непосредственная связь культурного винограда с диким в Крыму отмечалась только в одном случае: сорт Манжия алый, по свидетельству местных старожилов, якобы введён в культуру от диких форм.

были завезены сюда гетуэздями (в XIII в.) и турками (в XV в.) и могут быть условно названы местными. Большинство из этих сортов относится к *proles pontica subproles balcanica* Negr.

На Черноморском побережье Кавказа мы наблюдаем иное. Здесь сразу же бросаются в глаза значительная насыщенность виноградом и большой полиморфизм этого растения, чем в указанных выше районах. До появления филлоксеры и грибных болезней (середина XIX в.) этот край — древняя Колхида — еще более изобилует дикорастущим виноградом. Недаром Страбон писал о нем: «Пограничная гора доставляет такое количество диких фруктов, именно винограда, груш, яблок и орехов, что лица, посетившие леса, находят там в изобилии в течение всего лета эти фрукты — то висят еще на деревьях, то в больших кучах опавших листьев или под ними». Однако и сейчас, несмотря на пагубное действие филлоксеры и грибных болезней, дикорастущий виноград сохранился здесь в изобилии.

На основании детального изучения этого винограда, произведенного секцией виноградарства Всесоюзного института растениеводства, установлено, что на Черноморском побережье имеется типичный двудомный дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. с черными небольшими ягодами, мелкими семенами, имеющими короткий носик, и с почти цельными слабо опушенными или, реже, голыми листьями. Но помимо этого типичного винограда здесь встречаются переходные формы — с белыми ягодами, гермафродитным цветком, более крупными семенами и т. д., а также одичавший виноград в запущенных старых садах.

При обследовании около 2 тыс. зарослей и лиан было выделено 60 типов растений. Эти растения были распределены по пяти основным признакам (цветок, ягода, гроздь, семя, лист), отличающим дикий виноград от культурного; результат получился ясно характеризующий популяцию.

Характеристика популяции дикорастущего винограда Черноморского побережья Кавказа

Число растений с разным количеством признаков дикого и культурного винограда					
Пять признаков дикого винограда <i>subsp. silvestris</i> Gmel.	Четыре признака дикого и один культурного винограда	Три признака дикого и два культурного винограда	Два признака дикого и три культурного винограда	Один признак дикого и четыре культурного винограда	Пять признаков культурного винограда
31	2	3	3	7	14

На Черноморском побережье Кавказа до появления филлоксеры и грибных болезней виноградарство и виноделие были весьма развиты. Тут же в большом количестве произрастал и дикий виноград. Природные условия благоприятствовали естественному формообразованию и способствовали изменчивости дикого винограда, который давал материал для искусственного отбора. Культурные формы легко дичали и скрещивались с диким виноградом, ввиду чего популяция приобретала пестрый характер со всеми переходами от типично дикого до культурного винограда.

Весьма важно отметить, что местный ассортимент винограда (черкесские, абхазские и другие сорта) относится к категории винных сортов *proles pontica subproles georgica* Negr., причём среди одичавших растений имеются такого же типа лваны. Переходные формы занимают промежуточное положение между типичным диким виноградом *subsp. silvestris tipica* Negr. и культурным виноградом *subsp. sativa proles pontica subproles georgica* Negr. Следовательно, на Черноморском побережье Кавказа устанавливается определённая связь между диким и культурным виноградом.

Типичный двудомный дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. произрастает также в Кахетии¹ и в долинах Куры и Аракса. Но если в Западной Грузии (в Абхазии, Имеретии) преобладает тип опушённолиственного винограда, то в Карталиннии и в Кахетии и среди диких форм и культурных сортов появляется много форм с неопушёнными листьями или листьями, имеющими щетинистое опушение. Ещё Коленати (Kolnati, 1846) выделил в Закавказье два подвида дикого винограда (*V. vinifera anebophylla* с голыми и опушёнными паутинистыми волосками листьями и *trichophylla* со щетинистым опушением) и установил связь этого винограда с местными культурными сортами.

В Дагестане² в пойме Самура имеется настоящий двудомный дикий виноград с очень мелкими чёрными ягодами, мелкими семенами с коротким носиком и листьями, имеющими лёгкое паутинистое опушение и варьирующими по форме от цельных до рассечённых. Этот виноград по типу близок к некоторым местным винным сортам и ничего общего не имеет с завезёнными сюда из Ирана гололиственными крупноплодными сортами (Агадан, Риш баба и др.).

На Каспийском побережье Азербайджана (Кубинский район) дикий виноград произрастает в столь большом количестве, что жители окружающих селений приготавливают из него вино. Этот виноград весьма однороден по плодам и семенам, но сильно варьирует по признакам листа. Ягоды его чёрные, мелкие, сочные, семена мелкие, с коротким носиком. Преобладают формы с голыми или имеющими щетинистое опушение листьями (75%). Паутинистое опушение листьев имеет всего 25% растений. Большое количество форм имеет сильно рассечённые листья. Из 147 учтённых типовых растений было найдено всего 13 гермафродитных, и те, как удалось установить, оказались одичавшими и росли в заброшенных садах.

Популяция Каспийского побережья резко отличается от популяции дикого винограда, встречающегося на Черноморском побережье. Кубинский виноград представлен настоящим диким *subsp. silvestris* Gmel., по наряду с *var. tipica* Negr., достигающим 25%, здесь ясно определяется новая разновидность с голыми или имеющими щетинистое опушение листьями — *var. abergans* Negr.

Культурные аборигенные сорта, произрастающие в Азербайджане, в частности, большой местный ассортимент Нагорного Карабаха, представлены гололиственными (или со щетинистым опушением) винными сортами, отнесёнными к *proles orientalis subproles caspica* Negr. Эти сорта, имеющие большие,

¹ Эти данные сообщены автору сотрудником Грузинского научно-исследовательского института виноградарства Д. Н. Табидзе.

² По данным М. Я. Пейтель.

часто рыхлые грозди, довольно крупные ягоды и семена, несут на себе отпечаток искусственного отбора и по характеру листьев весьма близки к растущему здесь дикому винограду.

Иная картина наблюдается в Туркмении. Дикорастущий виноград ущелий Копет-Дага имеет голые или со щетинистым опушением листья и так же, как и кубинский виноград, насчитывает большое количество обоеполюх растений. Дикый виноград *subsp. silvestris typica* Negr. и *aberrans* Negr. составляют здесь не более 25%. Остальной виноград представляет собой всю гамму переходов от дикого *subsp. silvestris aberrans* Negr. к культурному винограду *subsp. sativa orientalis subproles caspica* Negr., к которому относятся культивируемые в Туркмении местные сорта (Тербаш, Пейнери, Караузюм и др.).

Так же как и на Черноморском побережье, здесь можно найти все промежуточные звенья между типичным диким и культурным виноградом. Но если на Кавказе вся эта популяция носит характер *proles pontica* Negr., а иногда *proles occidentalis* Negr., то в Туркмении её можно отнести к *proles orientalis* Negr.

Подробный анализ дикорастущего винограда ущелий Копет-Дага¹, произведённый Всесоюзным институтом растениеводства (Баранов, Негруль и Фролова), позволил сделать вывод, что этот виноград возник в результате длительного процесса естественного и искусственного формообразования. Здесь наблюдаются как бы встречные течения: из природы через искусственный отбор в культуру и из культуры через естественный посев семян и естественную гибридизацию опять в природу. Исходным материалом для этой популяции служил дикый виноград *subsp. silvestris* Gmel.

Местонахождения дикорастущего винограда в остальных районах Средней Азии были достаточно подробно обследованы Барановым [западный Тянь-Шань (1927), Дарваз (1929)], Негрулем и Павловой (Западный Тянь-Шань, 1937) и Кацом (Варзобское ущелье Таджикистана, 1938).

Дикорастущий виноград Западного Тянь-Шаня и Варзобского ущелья представлен только гермафродитными и женскими формами. Грозди у него небольшие, часто компактные, ягоды круглые, мелкие, сочные, чаще чёрные, реже белые и розовые (в Варзобском ущелье только чёрные); семена небольшие, часто с коротким носиком. Свыше чем у 25% зарослей листья имеют паутиновое и войлочное опушение. Этот виноград по типу относится к категории винных сортов *proles pontica* Negr. и *proles orientalis subproles caspica* Negr. и ничего общего не имеет с культивируемыми сейчас в Узбекистане и Таджикистане столовыми сортами, которые относятся к *proles orientalis subproles antasiatica* Negr.

В Средней Азии до установления господства ислама процветало виноделие и культивировались винные сорта винограда, повидимому кавказского происхождения. Эти сорта, относящиеся к *proles pontica* Negr. и *proles orientalis subproles caspica* Negr., дичали вследствие естественного посева семян и постепенно превращались в заросли дикорастущего винограда. Затем, после прихода ислама, виноделие было запрещено, а винные сорта заменены столовыми и бессемянными сортами, завезенными из Ирана. Из старых сортов

¹ В Копет-Даге зачинивается ареал дикого винограда *subsp. silvestris* Gmel.

винного типа в Узбекистане сохранились лишь немногие, как, например, Буаки, Обак, Бахтнори, Бишты и др.

Дикорастущий виноград Дарваза, согласно данным Баранова и Райковой (1929), сравнительно недавно произошёл от одичавших столовых сортов типа Хусайне и др. (*subproles antasiatica* Negr.), которые были завезены сюда из Узбекистана в виде семян.

При сравнении популяций дикорастущего в Средней Азии винограда мы обнаруживаем между ними значительные различия, что говорит об их гетерогенности.

Виноград Западного Тянь-Шаня по большому полиморфизму листьев и окраске ягод до некоторой степени приближается к дикорастущему винограду Копет-Дага, но у него отсутствуют формы с мужскими цветами, крупными голыми листьями, удлинённой ягодой и т. д.

Виноград Дарваза выделяется преобладанием форм гололистных, с овальными крупными ягодами и удлинёнными семенами, имеющими тонкий, длинный, расширяющийся к концу носик. Дарвазский виноград отличается от копет-дагского формой семян, отсутствием мужских форм и форм с розовой окраской ягод. Виноград Гиссарского хребта резко отличается от дарвазского, так как здесь встречаются формы только с чёрными небольшими круглыми ягодами и с мелкими семенами, имеющими небольшой носик.

Имеющиеся материалы показывают определённую закономерность: в ареале дикого винограда Евразии по мере движения с северо-запада на юго-восток возрастает число отклонений от типа *subsp. silvestris* Gmel. в сторону культурного винограда *subsp. sativa* D. C. Наибольшего многообразия дикорастущий виноград достигает в Западном Копет-Даге.

Эти отклонения вызваны более мощными процессами естественного формообразования винограда на юге, где легче и количественно больше происходят естественный посев семян, рост сеянцев и естественная гибридизация.

Среди дикорастущего винограда Евразии следует особо выделить древнюю форму дикого винограда, сохранившуюся в области древнего Средиземья — от Испании до Копет-Дага. Этот виноград выделен в разновидность *subsp. silvestris typica* Negr. То, что это — настоящий древний дикий вид, а не одичавший виноград, доказывает следующее: 1) палеонтологические данные, 2) большой ареал, 3) повторяемость признаков, свойственных и остальным видам рода *Vitis*, 4) наличие мужских форм (двудомность).

Двудомный дикий виноград, несколько изменившийся (наследственно) в условиях южных районов Закавказья (гололиственность, рассечённость листа и т. д.), выделяется в разновидность *subsp. silvestris aberrans* Negr. Связь этих двух разновидностей бесспорна.

В южных районах — областях древней культуры — к диким формам применяется одичавший виноград, относящийся к *subsp. sativa* D. C.

Видовой состав дикорастущего винограда разных районов показан в таблице на стр. 192.

Несмотря на то что пути формирования культурного ассортимента в большинстве районов виноградарства были весьма сложны и запутанны, причём часто древние местные сорта или совсем исчезли или остались в небольшом количестве, всё же в ряде случаев удаётся установить определённый параллелизм между диким и культурным виноградом. Так например, древний ассор-

тмент Западной Европы характеризуется листьями, имеющими паутинистое опушение, небольшими компактными гроздьями, мелкими круглыми сочными ягодами и мелкими семенами. Все эти свойства приближают культурный виноград Франции, Германии, а часто также Италии и Испании, к местному дикому винограду *subsp. silvestris* Gmel.

Состав дикорастущего винограда *V. vinifera* L. разных районов Евразии

Районы произрастания дикого винограда	Subsp. <i>silvestris</i> Gmel.		Subsp. <i>sativa</i> D. C. (одичавший виноград)
	<i>typica</i> Negr.	<i>aberrans</i> Negr.	
По берегу Рейна	+	—	—
» » Дунай	+	—	+
Италия	+	—	Редко
По берегу Днепра	+	—	—
Крым	+	—	—
Дагестан	+	—	—
Кахетия	+	Редко	Редко
Черноморское побережье Кавказа	+	Редко	+
Куба (Азербайджан)	Редко	+	Редко
Копет-Даг	Редко	+	+
Западный Тянь-Шань	—	—	+
Дарваз	—	—	+

Мюллер (Müller, 1937) указывает, что в разных районах Западной Европы было большое количество своих аборигенных сортов: в одном лишь Баденском списке 1829 г. указывалось 190 сортов, но большинство их погибло после появления филлокеры. К числу наиболее древних германских сортов относятся Геушин и Рислинг, которые также считаются сеянцами, происходящими от местных диких лоз. К наиболее древним, близким к дикому винограду, французским сортам относятся Гренаш, Мальвазия, Пино, Гаме, Трессо и др.

Очень близок к дикому культурный виноград Греции. Имеется указание (Roussopoulos, 1933), что в Греции в диком состоянии растут формы почти бессемянные, близкие к Коринке.

На основе сопоставления дикого винограда Черноморского побережья Кавказа с местными культурными сортами было установлено сходство между ними по типу листьев (форма и опушение), гроздей и ягод. Была также доказана близость между культурным и диким виноградом, произрастающим на побережье Каспийского моря, где преобладают и в культуре и в диком состоянии гололистные и со щетинистым опушением вишневые сорта, часто с более крупной и рыхлой гроздью. Очевидно, что такая же непосредственная связь между диким и культурным виноградом имеется и в других районах Закавказья, но здесь до сих пор не было произведено детального изучения этого вопроса.

Связь между дикорастущим и культурным виноградом установлена также в Туркмении (Баранов, Попов и Райкова, 1929). Среди диких зарослей Западного Копет-Дага можно найти много форм, которые воспроизводят сорта, культивируемые в ближайших кивлаках (Нухур, Кайнакасыр и др.).

Указанная близость между культурными и дикими сортами винограда в ряде районов, по существу, сводится к определённому параллелизму в изменчивости их свойств и признаков. Такой параллелизм наблюдается, например, в отношении опущения листа, величины и формы ягоды, консистенции мякоти, формы грозди и т. д. Однако в каждом районе, несмотря на значительную близость дикого и культурного винограда, между ними есть и существенные различия, прежде всего присутствие в культуре обоеполоых сортов. В Закавказье или в другом месте не находится до сих пор почти ни одного изолированного уголка, где отсутствовали бы обоеполоые формы и культивировался бы только двудомный виноград, т. е. такой, у которого плоды получают от жепских растений, опыляемых мужскими. Единственный случай был установлен в Америке при культуре сортов *V. rotundifolia* Michx., но и там недавно селекционным путём получены гермафродитные формы *V. rotundifolia*, которые дают урожай значительно больший и лучшего качества.

Иногда между дикорастущим и культурным виноградом не удаётся установить никакой связи. Это объясняется тем, что культура винограда в данном районе развивалась на основе завозного сортимента. Так например, не установлена какая-либо связь между культурными сортами и диким виноградом на Украине, в Крыму, Дагестане, Западном Тянь-Шане и т. д.

Происхождение культурного винограда

По вопросу о происхождении культурного винограда высказывались разные точки зрения.

Подводя итоги работ своего периода, Дарвин писал: «Наилучшие авторитеты считают все сорта нашего винограда потомками одного и того же вида, который теперь растёт в диком состоянии на западе Азии, в продолжение бронзового века дико рос в Италии и недавно был найден в ископаемом состоянии в туфовом отложении на юге Франции. Впрочем, некоторые авторы весьма сомневаются в общем происхождении наших культурных разновидностей, наследствие многочисленности полудиких форм, которые находят на юге Европы и которые особенно описаны Клементе в одном лесу в Испании; но так как виноград легко обсеменяется в Южной Европе и так как у некоторых главных сортов признаки воспроизводятся семенами при чрезвычайной изменчивости других сортов, то в странах, где это растение возделывается с древнейших времён, не могло не появиться много одичавших форм»¹.

Де Кандоль (1885) полагал, что культура винограда возникла в западной Азии и в области Средиземного моря. Кузнецов (1891) родиной винограда считает Закавказье.

На основании лингвистических исследований в связи с культурой винограда Шредер (Schröder, 1901) и Ген (Генн, 1872) пришли к заключению, что колыбелью виноградарства является Передняя Азия, главным образом районы, прилегающие к Каспийскому морю (Ген).

Несколько иной точки зрения придерживаются другие авторы. Академик Коржинский (1904) писал: «... таким образом несомненно, что культура

¹ Д а р в и н Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии, Сельскохозяйств., 1941, стр. 236.

винограда и виноделие начались где-то в Малой Азии и отсюда уже распространились как на запад, так и на восток. Поэтому Малая Азия считается обыкновенно родиной виноградной лозы. Но это уже несправедливо. Виноградная лоза встречается дико во многих местах Малой Азии, но точно так же и во всех странах, окружающих Средиземное море, и по всему югу Европы до Дуная и Рейна», и далее: «Переносилось, следовательно, не столько само растение, сколько способы его культуры и употребления. Но, без сомнения, привозились и самые лозы. Их цветень разносилась ветром в прилежащие леса и опыляла там туземные дикие лозы, а цветень этих последних заносилась в виноградники и опыляла привезенные культурные лозы». Изучение культурных сортов позволяет, по Коржинскому, считать, что они происходят не от одного родоначальника, а, вероятно, от многих диких видов, росших от Ферганы до Испании. «И вот от этих многих различных видов путём их скрещивания или свободных (гетерогенных) вариаций могло получиться то огромное разнообразие, которое существует в виноградных сортах и которое мы не наблюдаем у культурных растений, происшедших от одного родоначального вида»¹.

Академик В. Л. Комаров (1938), подводя итоги работ о происхождении культурного винограда, пишет: «В средней Европе к концу плейстоцена существовало в широколиственных лесах не менее четырёх видов винограда, из которых более известны *V. teutonica*, *V. islandica* и *V. arctica*. На юге чело их было ещё больше».

«Человек, осваиваясь с природными ресурсами населяемой им страны, не может пройти мимо такой привлекательной и готовой пищи, как ягоды винограда; он понемногу берёт это растение под свою опеку, пересаживая лесные лозы ближе к своему жилию. При этом он сближает различные виды и способствует их скрещиванию. Получается в культуре сложная группа гибридов, постоянно ещё усложняемая последующими скрещиваниями». Таким образом «...дикие родоначальники культурного винограда вымерли и перед нами вид, отрезанный от своего прошлого, созданный человеком...»².

Франкино (Franchino, 1935) указывает, что вопрос о происхождении культурных сортов в Европе неясен: завезены ли они из другого места или получились в результате отбора и культивирования местных лоз. Этот исследователь считает, что тут происходило и то и другое (т. е. интродукция и селекция из местных диких форм), причём родоначальником культурного винограда, по его мнению, является доисторический виноград, а современные дикие формы являются как бы промежуточным звеном.

В статье о происхождении культурного винограда Мюллер (1937) не соглашается с теорией происхождения европейских сортов винограда (в частности германских) из Западной Азии, а настаивает на их местном происхождении.

Совершенно новую оригинальную точку зрения на происхождение культурного винограда устанавливает Понов (1935). По его мнению, виноград впер-

¹ Коржинский, Ампелография Крыма, изд. Главного управления уделов, 1901, стр. 15 и 16.

² Академик Комаров В. Л., Происхождение культурных растений, 2-е изд., Сельхозгиз, 1938, стр. 194.

вые вошёл в культуру там, где рос дикий виноград с гермафродитным цветком. В странах же Средиземноморья этого не могло случиться по той причине, что женские лозы *V. silvestris* сами по себе не плодоносят; подсаживать же к ним мужские для их опыления древние земледельцы ещё не умели. Культура винограда в Средиземноморье началась после того, как туда были ввезены обоеполые среднеазиатские лозы. Только тогда и стало возможным выращивать местные женские лозы, которые оплодотворялись пылью чужеземных обоеполых лоз.

Гермафродитной формой винограда, давшей начало голошестным столовым сортам Средней Азии, является, по мнению Попова, дикий виноград Таджикистана *sontanea* Pop¹. Культурные винные сорта Европы, согласно концепции Попова, являются гибридами между обоеполыми сортами Средней Азии и диким виноградом *subsp. silvestris* Gmel.

Встречаясь с удивительным полиморфизмом домашних животных и растений, исследователь очень часто невольно склоняется к мысли о том, что они происходят от нескольких диких видов. Однако, как это показал Дарвин на многочисленных примерах (голуби, кролики, кукуруза и др.), в большинстве случаев все многообразные формы того или иного культурного растения или прирученного животного берут своё начало от одного дикого вида и создаются в результате искусственного отбора.

Все культурные сорта винограда Европы и Западной Азии также происходят от одного дикого вида *subsp. silvestris* Gmel. Это доказывают прежде всего палеонтологические данные, которые свидетельствуют, что после ледниковых периодов в Европе сохранился один вид *V. vinifera* L.

Следовательно, нет оснований предполагать, что все культурные сорта винограда Европы произошли непосредственно от ископаемых видов *teutonica*, *islandica*, *arctica* и др. Однако вполне возможно, что *subsp. silvestris* берёт своё начало от одного из них, в частности от *teutonica*.

Изучение дикорастущего винограда в Таджикистане показало, что это — виноград одичавший: в Дарвазе — сравнительно недавно от столовых сортов иранского происхождения, в Варзобском ущелье — значительно раньше от винных сортов, поведомому кавказского происхождения, что вполне согласуется с имеющимися историческими данными. Нет также никаких оснований допускать существование в Таджикистане самостоятельного древнего вида (*sontanea* Pop), имеющего гермафродитные цветы, крупные мясчатые ягоды, крупные с длинным носиком семена и другие признаки, не свойственные диким видам рода *Vitis*.

Трудно допустить также, что обоеполые формы были только у винограда Таджикистана *sontanea* и проникли на запад из Средней Азии. Этому противоречат следующие факты. Во-первых, местные, строго локализованные сорта многих изолированных районов Закавказья имеют гермафродитный цветок. Во-вторых, известны случаи возникновения гермафродитных форм от мужских у диких видов *V. californica* Benth., *V. rotundifolia* Michx. и *V. amurensis* Rupr. Следовательно, не исключена возможность возникновения единичных гермафродитных форм и у дикого винограда *subsp. silvestris* Gmel. Специальные генетические исследования (Негуль, 1936) показали, что гер-

¹ *V. vinifera sontanea* Pop, по Баранову, является не диким, а одичавшим виноградом.

мафродитные формы возникают от мужских, причём эти новые вариации передают свой тип цветка по наследству. Кроме того, фактический материал по выращиванию сеянцев от самоопыления западноевропейских сортов до некоторой степени доказывает их самостоятельное происхождение вне зависимости от восточных гололистных столовых сортов винограда, так как среди сеянцев западноевропейских сортов растения типа восточных сортов не выщепляются, в то время как при их гибридизации и выращивании сеянцев в тех же условиях во втором поколении происходит расщепление на исходные типы.

Следовательно, более вероятно предположение тех авторов, которые считают, что культурный виноград произошёл от настоящего двудомного дикого винограда *subsp. silvestris typica* Negr. Этот типичный дикий представитель рода *Vitis*, сохранившийся сейчас на большом пространстве, безусловно произрастал в средиземноморских странах и в Западной Азии в доисторические времена. В южных и юго-восточных районах под влиянием происходивших здесь бурных формообразовательных процессов этот вид претерпел ряд изменений, которые привели к созданию новой расы с сильно рассечёнными голыми листьями и другими характерными признаками *subsp. silvestris abergans* Negr. В этих же южных районах, благодаря климатическим условиям, дикий виноград давал более крупные грозди и ягоды, а также сладкий сок.

Таким образом, виноград до введения его в культуру прошёл следующую эволюцию:

1. В профазе — исходный вид винограда, давший начало роду *Vitis*. От этого винограда в силу дивергенции образовались новые виды, многие из которых в настоящее время известны только в ископаемом состоянии. В этот период, а возможно и позже, произошёл и *V. vinifera* L. *subsp. silvestris* Gmel.

2. В метафазе — разбросанные и находящиеся в разных экологических условиях виды рода *Vitis* начинают претерпевать изменения, зависящие от интенсивности процессов формообразования и направления естественного отбора. К этому периоду относится образование устойчивых против филлоксеры и грибных болезней видов в юго-восточной части Северной Америки. Возможно, что к этому же периоду относится и возникновение гермафродитных, отклоняющихся (*abergans*) форм в Западной Азии и в Средиземноморье.

3. В исторические времена (третья фаза) помимо экологических условий большую роль в образовании форм играли искусственный отбор, искусственное формообразование и вегетативное размножение, которые привели к образованию новых рас и видов культурного винограда.

Эволюция культурного винограда, как и вообще культурных растений, идёт иными путями, нежели дикорастущих видов. Искусственный отбор и агротехнический фон выращивания культурных растений вносят крупные изменения в процессы, происходящие в природе без влияния человека. Вводятся в культуру новые формы растений, которые обладают полезными человеку свойствами.

В районах, где дикорастущий виноград близко соприкасается с культурным, искусственный отбор через естественную гибридизацию оказывает влияние и на популяцию дикорастущего винограда.

Границу между процессами естественного формообразования в чистом виде и под влиянием культуры здесь установить трудно. Всё же в целом ряде случаев истинная природа дикорастущего винограда, полученного в результате скрещивания диких и культурных форм, установлена достаточно точно. Этот одичавший виноград, в свою очередь, уже в древние времена служил материалом для отбора. Таким путём осуществлялась сложная взаимосвязь процессов естественного и искусственного формообразования и отбора.

Отсюда видно, что хотя родоначальной формой культурного винограда следует считать дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel., однако в культуру очень часто вводился и вводится одичавший виноград, возникший под влиянием культурного.

Место, где виноград впервые был введён в культуру, точно неизвестно. Исторические данные свидетельствуют, что наиболее древним очагом культуры винограда является Передняя Азия. Дикий виноград *silvestris* Gmel. наиболее распространён в Закавказье, в Малой Азии — в районах, окружающих Каспийское море. Следовательно, надо предполагать, что где-то поблизости от этих районов он и был впервые введён в культуру.

Само собой разумеется, что до введения винограда в культуру человек собирал его плоды с дикорастущих лоз и употреблял их в пищу. Там, где виноград рос обильно в диком состоянии, в те отдалённые времена едва ли была необходимость его культуры. В этих районах и сейчас местное население собирает дикорастущий виноград, а культуру очень часто ведёт на деревьях (маглари — в Грузии, хваван — в Азербайджане), вследствие чего культурный виноград мало чем отличается от дикого.

Несколько иное положение складывалось в оазисах Передней Азии (в Армении, Азербайджане, Средней Азии, Иране, Сирии, Месопотамии и Аравии), где борьба человека с природой была весьма напряжённой и где уже в древние времена культура достигла высокого уровня. В эти оазисы, созданные большей частью на основе искусственной ирригации, заносились из находящихся неподалёку лесов растения в виде семян или черенков. Установить первый случай введения в культуру винограда едва ли возможно, так как культура винограда могла зародиться почти одновременно во многих местах Западной Азии.

Самые древние памятники свидетельствуют об умении обрабатывать суло винограда на вино. Нет точных сведений, было ли известно виноделие до введения винограда в культуру, но, повидному, стимулом для культивирования этого растения в первое время именно и было виноделие, так как дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. не представляет интереса в свежем виде, вино же из него, особенно в южных районах, получается довольно хорошее.

Вот почему можно считать, что винные сорта винограда, культивируемые сейчас в Закавказье, Малой Азии, в Греции и других районах, имеют более древнее происхождение, чем столовые крупноплодные сорта. Эти винные сорта (*proles pontica* Negr.), по совокупности признаков весьма близкие к дикому винограду *subsp. silvestris typica* Negr., были ещё в начале нашей эры распространены в пределах теперешней Средней Азии и по всему побережью Чёрного моря.

По мере продвижения культуры винограда на запад в каждом районе создавался свой местный ассортимент. Наряду с завезёнными сортами здесь

вводились в культуру лучшие местные дикие формы, от которых отбирались гермафродитные мутации. Весьма возможно, что в Греции, в Италии, во Франции, в Германии и т. д. после завоза туда соответствующих культурных гермафродитных сортов происходила естественная гибридизация их с диким виноградом; в результате возникали местные сорта и одичавшие формы.

Несмотря на то что культура винограда и его сорта проникали из одного района в другой, всё же в каждом месте создавался свой аборигенный ассортимент винограда. Поэтому, не имея точных сведений о времени и месте возникновения тех или иных сортов, мы в большинстве случаев знаем их родину. Известны, например, сорта французские, испанские, итальянские, немецкие, греческие, венгерские, грузинские, узбекские и т. д.

Во многих случаях о происхождении сорта говорит его название (Португальский синий, Мускат венгерский, Датье де Бейрут, Смирнский, Коринка, Султанна и т. д.). Но по названию сорта не всегда можно судить о его происхождении. Так например, Мускат александрийский носит это название потому, что он поступал на европейские рынки через порт Александрию, где в культуре этот сорт отсутствовал (Bergey, 1934). Родина его, повидимому, находится в Аравии в Омане, подле города Маскат.

Место культуры указывает на происхождение сорта при распространении его в одном небольшом районе. Так например, не вызывает сомнений родина многих местных сортов Грузии, Азербайджана, Армении, Узбекистана, Туркмении, Франции и других виноградных районов.

В тех случаях, когда сорт имеет большой ареал распространения, не всегда бывает легко установить его родину. Например Шасла, который считался до сих пор французским сортом, происходит из оазиса Файюм в Египте (установлено Bergey).

Часто выяснить происхождение сорта легче, отнеся его по морфологическим и биологическим признакам к определённой эколого-географической группе. Так например, все старые сорта, имеющие листья без опушения, крупные грозди и ягоды (столовый тип), происходят из районов Передней Азии (Сирия, Месопотамия, Аравия, Иран, Армения и Средняя Азия), сорта винного типа — с побережья Чёрного моря или из Западной Европы.

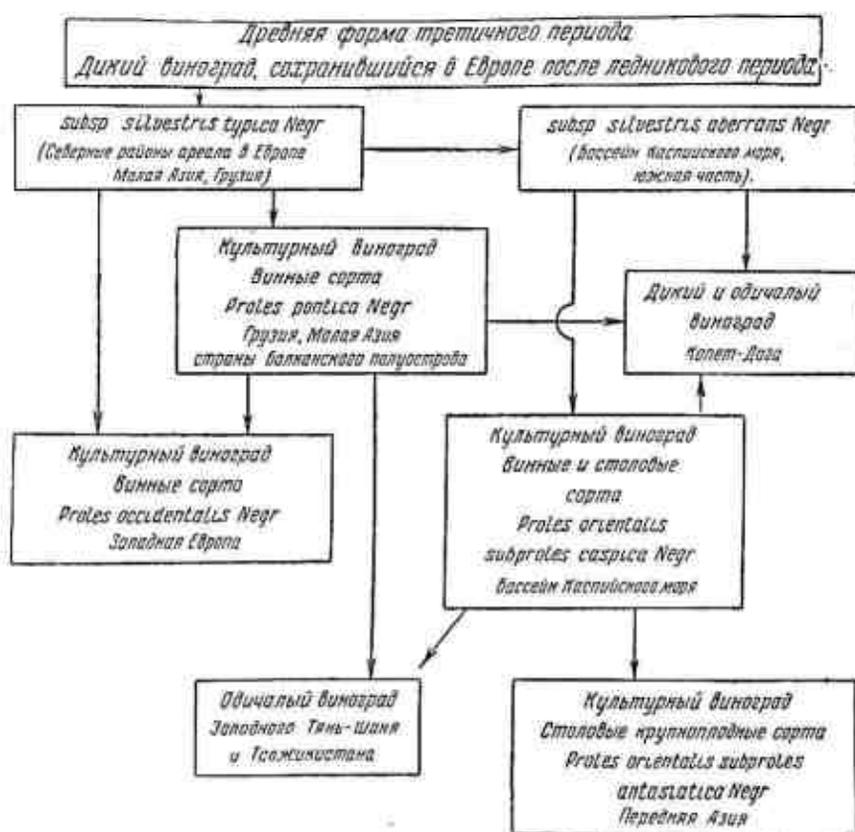
Более или менее достоверные сведения имеются о тех сортах, которые получены селекционерами недавно. О некоторых сортах точно известно, каким путём они получены (посевом семян, гибридизацией или вегетативным размножением почковых мутаций).

Схема происхождения культурного винограда (*V. vinifera* L.) и его связи с диким виноградом см. на стр. 199.

Эволюция культурного винограда Евразии

Если родоначальной формой культурного винограда является однотипный дикий *subsp. silvestris* Gmel. с мелкими чёрными сочными ягодами, небольшой гроздью, мелкими семенами с коротким носиком и т. д., то невольно возникает вопрос, каким путём получилось удивительное многообразие сортов культурного винограда? Как возникли замечательные сорта с крупными гроздьями, с большими, иногда удлинёнными ягодами, с мясистой консистенцией мякоти и т. д.?

Схема эволюции культурного и дикого винограда Европы и Средней Азии



Чтобы ответить на этот вопрос и подойти к выяснению эволюции культурного винограда, необходимо прежде всего установить происхождение основных признаков, отличающих культурный виноград от дикого.

Дикие виды винограда двудомны; гермафродитные растения среди них попадаются в виде редкого исключения. Наоборот, большинство (около 80%) культурных сортов имеют гермафродитный цветок и даже в таких районах, где ассортимент, несомненно, произошёл от местных диких лоз (например в некоторых районах Кавказа). Гермафродитные растения попадаются и среди зарослей дикорастущего винограда в южных районах, где установлена связь дикого и культурного винограда (единичные растения на Днестре, на Черноморском побережье — 35%, в Кубинском районе — 7%, в Копет-Даге — 32%). Как возникали эти гермафродитные формы, при этом ещё в таком большом количестве, если у дикого родоначального вида их не было? Ответ на этот вопрос даёт материалы о наследовании пола у винограда.

Основные типы цветка, свойственные разным сортам и видам винограда (мужской, функционально женский и гермафродитный), мало изменяются в зависимости от среды и обусловлены наследственными различиями.

При изучении наследственности пола у винограда было установлено, что женский пол у этого растения гомогаметичен, а мужской — гетерогаметичен. У некоторых мужских растений диких видов наблюдается частичное развитие завязи. Эти формы, которые Стаут (Stout, 1921) назвал «интерсексамп», наблюдаются у американских видов, у амурского винограда (*V. amurensis* Rupr.) и у дикого винограда Евразии.

Некоторые интерсексуальные растения в благоприятные годы образуют одиночные ягоды с нормальными семенами. При эмбриологическом изучении (Баранов, 1929) у этих «мужских» форм был обнаружен нормальный зародышевый мешок. Следовательно, в результате серии мутаций, обуславливающих разную степень развития завязи и семяпочки мужского цветка, в известный момент наступают более резкие качественные изменения, которые заключаются в том, что завязь имеет яйцеклетку и всё, что нужно, для оплодотворения и нормального формирования зародыша и семени, т. е. мужское растение становится гермафродитным. По имеющимся данным, такие мутации наиболее часты у гибридов, т. е. у растений с расшатанной наследственностью. Так например, недавно во Флориде было получено гермафродитное растение у гибридов диких видов *V. rotundifolia* Michx. и *V. munsoniana* Simpson., которое дало начало ряду новых гермафродитных сортов. Объясняется это тем, что обоеполые растения наследуют форму цветка.

Возникшие растения с изменением от мужского цветка в сторону развития завязи представляют собой гетерогаметичные гермафродиты, которые при самоопылении обычно дают расщепление на обоеполые и на женские растения; при этом получается новый гомогаметичный гермафродит, который при гибридизации и самоопылении даёт растения только с тем же строением цветка. Подобная наследственность пола у винограда (проверенная на большом материале) обеспечивает получение в короткий срок от одной гермафродитной мутации большого количества новых обоеполых сортов.

Ввиду того что гермафродитные растения имеют большое значение для культуры, так как они не требуют перекрёстного опыления и дают постоянный урожай, вполне естественно, что на отбор и размножение этих форм, случайно возникших среди дикого винограда, было обращено большое внимание¹. При посеве семян от этих гермафродитов получались новые обоеполые сорта, число которых всё более и более увеличивалось. Возникли ли все существующие гермафродитные сорта винограда от одной мутации или же в каждом районе имелись свои гермафродитные формы, сказать сейчас трудно. Во всяком случае можно утверждать, что почти все обоеполые сорта возникли в результате искусственного отбора.

Эти гермафродитные формы не имеют ничего общего с родоначальной однодомной обоеполой формой, которая дала начало двудомным видам рода *Vitis*. Гермафродитные мутации в роде *Vitis* выщепляют в потомстве гермафродитные и функционально женские растения, т. е. сохраняют двудомность. Следовательно, сущность этого новообразования сводится к возникновению

¹ Гермафродитные формы, возникающие у двудомного дикого винограда (*V. amurensis* Rupr., *V. rotundifolia* Michx. и др.), имеют более крупные грозди, чем женские формы этих же видов. Это также доказывает происхождение гермафродитных форм от мужских растений, семени у которых обычно крупнее, чем у женских растений.

у мужских форм дополнительных признаков и свойств, передающихся потомству связано.

Бессемянные формы у диких видов винограда отсутствуют, и это вполне понятно, так как природе диких растений, у которых весь организм приспособлен для обеспечения размножения, свойственно именно развитие семян. Бессемянность известна только у культурных сортов винограда.

Изучение биологии и наследственности бессемянности у винограда дало возможность пролить свет на происхождение этого свойства. Выяснилось, что между лозами, имеющими семена, и бессемянными сортами имеется серия переходов — промежуточных ступеней, которые обусловлены наследственными различиями. Бессемянность бывает двух типов: 1) в ягоде ни одна из четырёх семечек не развивается по причине отсутствия зародышевого мешка или вследствие дегенерации яйцеклетки; 2) оплодотворённая яйцеклетка начинает развиваться в зародыш, но скоро дегенерирует. Семенная кожура тоже начинает развиваться, но это развитие приостанавливается в разные моменты, вследствие чего образуются пустые семена разного размера (стеноспермокарпия), как, например, у Кишмиша чёрного. В первом случае, когда оплодотворения не происходит (партенокарпия), ягоды имеют круглую или слегка приплюснутую форму. Во втором случае, даже при наличии мелких, мало заметных семян, ягоды имеют форму, свойственную сорту. Эти типы бессемянности у разных сортов проявляются неодинаково: имеются сорта, у которых образуется только незначительный процент партенокарпических ягод, у других — большая часть ягод бессемянна, и, наконец, известны полностью бессемянные сорта.

При скрещивании сортов, имеющих семена, между собой и с бессемянными сортами обычно в первом поколении бессемянные сеянцы не выщепляются. При скрещивании сортов почти бессемянных, обладающих большим процентом партенокарпии, с бессемянными (Кишмиш) в первом поколении выщепляются бессемянные сеянцы (Stout, 1936; Pirovano, 1933; Негруль, 1936; Snyder 1931). Такого характера наследственность показывает, что бессемянные сорта получены в результате длительного искусственного отбора тех из них, которые обладают разной степенью партенокарпии.

Дикий виноград *subsp. silvestris* Gmel. имеет круглые мелкие ягоды размером 8—10 мм. В районах, где происходила естественная гибридизация культурного и дикого винограда (Черноморское побережье, Копет-Даг), встречаются растения с ягодами размером 18—20 мм. Ягоды культурного винограда достигают 44 мм и имеют разную форму (см. рис. 1).

Наблюдения, производившиеся на Среднеазиатской станции Всесоюзного института растениеводства в Ташкенте, показывают, что величина и форма ягоды наследуются. При гибридизации между собой крупноплодных столовых сортов (Катта курган, Нимранг, Додреляби, Хусайне и др.) в условиях Ташкента в первом поколении обычно выщепляются сеянцы с крупными, средними и мелкими ягодами, что свидетельствует о гетерозиготности этих сортов по величине ягоды. При скрещивании крупноплодных сортов с мелкоплодными в первом поколении преобладают сеянцы с мелкими и средними ягодами.

При самоопылении крупноплодных сортов — Хусайне, Тавриа, Карманый и др. — в потомстве было получено расщепление, воспроизводившее всю гамму переходов от крупных удлинённых до сравнительно мелких округ-

лых ягод. При самоопылении мелкоплодных сортов — Рислинг, Аляготе, Пино, Ркацители и др. — получались сеянцы с такими же мелкими ягодами.

Все эти факты говорят о том, что крупноплодные столовые сорта винограда возникли от мелко- и круглоягодных винных сортов в результате длительного отбора и постепенного накопления признаков величины и формы ягоды¹. Материалом для отбора, повидимому, служили почковые мутации, которые неоднократно отмечались по величине ягод, или сеянцы, получавшиеся от естественной гибридизации. Вследствие вегетативного размножения многие сорта по величине и форме ягод сохранились в гетерозиготном состоянии.

Полиморфизм культурного винограда сильнее всего проявляется в окраске ягод разных сортов. Имеется достаточно большой материал для суждения о происхождении этого признака. Известно, что различные расцветки (серая, розовая, белая, зелёная, фиолетовая и др.) сортов Гаме, Пино, Трессо, Аспиран, Кариньян, Арамон и др. возникли как почковые мутации от основных сортов Гаме чёрный, Пино чёрный и т. д. Точно зафиксированных почковых мутаций по окраске ягод очень много. Обнаруженные почковые мутации давали начало новым сортам путём вегетативного размножения. При дальнейшей гибридизации эти сорта ещё более разнообразили гамму окрасок ягод у винограда. Диким видам рода *Vitis* свойственна чёрная и в редких случаях белая окраска ягод. Таким образом не может вызвать сомнения, что многообразие окрасок ягод культурного винограда произошло в результате искусственного отбора.

Большинству диких видов винограда *subsp. silvestris* Gmel. свойственна сочная мякоть ягоды. Твёрдая мякоть известна у восточных столовых сортов *subproles antasiatica* Negr. При гибридизации сортов с сочной и твёрдой консистенцией ягод в первом поколении преобладают сеянцы с сочной и мясисто-сочной мякотью. Наличие разных типов мякоти у отдельных сортов объясняется наследственными различиями, которые, повидимому, возникли в результате искусственного отбора.

Среди дикого винограда Евразии мускатный аромат ягод отсутствует. Культурных сортов с мускатным ароматом немного, причём большинство из них было получено сравнительно недавно. Наиболее древними считаются Мускат белый, Мускат александрийский и Мюскадель.

Генетические материалы последних лет (Pirovano, 1933; Негруль, 1936; Wellington, 1936) показывают, что мускатный аромат при гибридизации обычно доминирует. Поэтому при скрещивании даже с гетерозиготными мускатными сортами в первом поколении выщепляется достаточное количество сеянцев с мускатным ароматом. Доминирование мускатного аромата и отсутствие мускатных форм среди дикого винограда дают основание считать, что это свойство возникло в культуре. Получение мускатов проходило путём постепенного отбора сортов с всё более и более выраженным ароматом. Расщепление по интенсивности мускатного аромата у сеянцев гибридов было отмечено Пировано (1933). Следовательно, можно предполагать, что первые мускатные сорта возникли в результате искусственного отбора

¹ Искусственный отбор вряд ли производился по величине семян. Крупные семена считаются дефектом сорта, но большинство сортов с крупными ягодами имеет и крупные семена. Зависимость между величиной ягоды, числом и величиной семян отмечалась неоднократно. Восьми возможно, что, отбирая сорта с крупными ягодами, селекционер невольно увеличивал и размер семян.

почковых мутаций. Все остальные мускаты получены путём гибридизации и высева семян естественного опыления этих сортов.

Существенным различием между диким и культурным виноградом является также, помимо указанных признаков, общий габитус растений.

Дикорастущий виноград имеет вид лиан, а культурный — форму кустов, искусственно им приданную.

Как показали многочисленные случаи окультивирования диких форм винограда и обратного процесса дичания отдельных растений известных сортов винограда, указанные различия общего вида растений дикого и культурного винограда не являются глубокими, наследственными, а объясняются исключительно условиями культуры.

Дикий виноград, посаженный на винограднике, сохраняет ряд ему присущих признаков и свойств и в то же время имеет ту форму куста, какую ему, так же как и культурному винограду, придают при помощи агротехнических приёмов.

Культурный виноград, как известно, легко дичает, если его оставить без ухода, т. е. заброшенные кусты быстро принимают вид лиан.

Следовательно, указанные различия не вызваны формообразовательным процессом и имеют лишь косвенное отношение к эволюции культурного винограда.

Почти все признаки и свойства, по которым культурный виноград отличается от дикого, получились в результате отбора человеком возникших в природе изменённых растений. Человек брал из этих многочисленных изменений всё то, что ему было полезно. Таким путём постепенно в результате длительного искусственного отбора на фоне высокой агротехники и создавались замечательные свойства, присущие многочисленным сортам культурного винограда.

Нам известна также и природа изменений винограда, дающих материал для его отбора. Наибольшее значение в этом отношении имеют мутации и гибридизация. Вегетативное размножение даёт возможность закрепления всяких новообразований, даже таких, которые при семенном размножении исчезли бы бесследно.

В настоящее время доказано, что очень часто почковые мутации, оставшиеся незамеченными при черенковании, механически размножаются, вследствие чего происходит загрязнение сортов клонами разной ценности. Наиболее убедительно доказывается роль почковых мутаций у бессемянных сортов, которые могут размножаться только черенками. У Кишмиша белого (Султаншина) известны следующие клоны: крупноягодный, круглоягодный, горошащийся, гигас (тетраплоид), розовый и др. (Олмо, 1934, 1936 и др.). Эти клоны могли возникнуть только в результате почковых мутаций.

Материалом для отбора служили также сеянцы, полученные в результате высева семян естественного опыления или гибридизации, а, кроме того, дикорастущие формы.

Главная масса сортов винограда получена путём «бессознательного отбора», когда природа доставляла «последовательные изменения» (Дарвин), и путём отбора и вегетативного размножения сеянцев естественного опыления. Сознательный искусственный отбор сортов винограда начался лишь после того, как стали подбирать исходный материал и применять гибридизацию.

В настоящее время селекционеры стремятся к ещё большему овладению формообразованием растений, воздействуя на них в разные периоды и фазы развития, иногда обосновывая эти воздействия предварительными глубокими биологическими и цитогенетическими исследованиями сортов и видов растений.

Эволюция культурного винограда шла очень сложными путями. В каждом районе, главным образом под влиянием местных условий, складывался свой ассортимент или путём отбора из диких лоз, или завозом сортов, которые быстро скрещивались с местными.

К местному ассортименту каждого древнего района впоследствии примешивались новые сорта более позднего происхождения и завозимые из отдалённых мест.

Группу наиболее древних сортов составляют винные сорта Грузии, Малой Азии, Греции, Болгарии, Венгрии и Румынии (*proles pontica* Negr.).

В Западной Европе наиболее резко очерчена группа древних сортов во Франции и в Германии, где местные сорта по ряду признаков весьма близко подходят к типичному дикому винограду *subsp. silvestris* Gmel. В эту группу (*proles occidentalis* Negr.) входят многие старые сорта Франции, Германии, Испании, Португалии и Италии. В трёх последних странах многие сорта имеют промежуточный, а также гибридный (со следующей третьей группой) характер.

При продвижении культуры винограда из Закавказья и Малой Азии на юг и юго-восток родоначальной формой был несколько изменённый на краю ареала дикий виноград *subsp. silvestris aberrans* Negr., имеющий голые и со щетинистым опушением листья. В условиях высокой изолированной культуры древних оазисов в результате отбора почковых мутаций, гибридов и выщепляющихся при семенном размножении рецессивных форм были получены крупноплодные сорта, относимые к *proles orientalis* Negr.

В древние времена, до ислама, во всех странах Востока процветало виноделие. В тот период культивировались гололистные винные сорта, относимые к *proles orientalis subproles caspica* Negr., сохранившиеся и до настоящего времени в большом количестве в Азербайджане, Дагестане и в Туркмении. После установления господства ислама и запрещения виноделия виноградарство на Востоке приняло безалкогольное направление. В этот период искусственным отбором были получены крупноплодные с твёрдой мякотью сорта высоких вкусовых качеств, которые широко распространялись во всех странах Света (*subproles antasiatica* Negr.).

Эволюция культурных сортов, относимых к группам *proles occidentalis* Negr. и *proles pontica* Negr., протекала довольно просто. Эти сорта в основном винного типа, поэтому при отборе к ним не предъявляли каких-либо особых требований в отношении формы и величины ягод и гроздей. Они должны были отвечать требованиям виноделия в отношении качества сока. У этих групп сортов, имеющих в большинстве случаев непосредственную связь с диким виноградом, изменчивость не достигла больших размеров. Доказано, что новые типы этих сортов получались в большинстве случаев путём отбора почковых мутаций и семян при соответствующих климатических и почвенных условиях и приёмах агротехники.

Эволюция культурных сортов, относимых к *proles orientalis* Negr., проходила несколько сложнее. Эта группа очень полиморфна и по совокуп-

ности признаков далека от дикого винограда *silvestris* Gmel. и других групп культурного винограда.

Путём выращивания сеянцев от самоопыления сортов разного происхождения было установлено, что типичные сорта всех трёх групп, расщепляясь в несущественных признаках, во всех сеянцах своего потомства воспроизводят тип своей группы.

При гибридизации восточных гололистных сортов с сортами бассейна Чёрного моря или Западной Европы последние в общем типе и в многих признаках явно доминируют¹. Преобладание свойств культурных винных сортов, относящихся к *proles occidentalis* Negr. и *proles pontica* Negr., вполне понятно, так как они древнего происхождения и более других приближаются к дикому винограду. На это явление при скрещивании с дикими видами и более древними сортами неоднократно указывал и И. В. Мичурин.

Сорта винограда более позднего происхождения (*proles orientalis* Negr.), полученные в результате сложного длительного отбора, обладают совокупностью рецессивных признаков, как, например, отсутствие опушения листа², белая окраска ягод, крупный размер их, удлинённая форма, плотная мякоть, бессемянность и т. д.

При гибридизации и самоопылении южных сортов, относящихся к *proles orientalis subproles antasiatica* Negr., получаются сеянцы высокой холодостойкости (Негруль и Кондо 1939), а также в значительной части позднего созревания; при этом некоторые сеянцы созревают позднее, чем поздний родитель (Негруль и Романова 1939). Такой характер наследственности указанных гибридов вполне понятен, если учесть южное происхождение этих сортов. Взятые для скрещивания сорта возникли при коротком дне и длинном вегетационном периоде, при отсутствии зимних морозов, в-paneживающей обстановке оазисной культуры.

При гибридизации южных крупноплодных столовых сортов с северными винными сортами, относящимися к *proles pontica* Negr. или *proles occidentalis* Negr., вырастают (в условиях Ташкента) сеянцы, приближающиеся по холодостойкости к устойчивому родителю, а иногда даже более холодостойкие. По времени созревания в гибридах выщепляются сеянцы, созревающие часто значительно раньше, чем ранний родитель.

Поведение указанных гибридов также понятно. Северные и выросшие в горных условиях Кавказа винные сорта приспособлены к более жёстким условиям существования, короткому вегетационному периоду и низкой зимней температуре. Указанные свойства сортов *proles pontica* Negr. и *proles occidentalis* Negr. сохраняются в их семенном потомстве. При гибридизации северных сортов с южными (*proles orientalis* Negr.) доминируют свойства северных сортов в отношении холодостойкости и короткого вегетационного периода, т. е. большая приспособляемость к условиям среды. Чрезвычайно интересно, что в этих комбинациях выщепляется много сеянцев более холодостойких и раньше созревающих, чем родительские формы, что имеет большое значение для селекции.

¹ Сеянцы гибридов выращивались в Ташкенте на Среднеазиатской станции Всесоюзного института растениеводства.

² Повидимому, этот признак возник ещё у дикого винограда *silvestris abrotans* Negr. на краю ареала *silvestris* Gmel.

Следовательно, и экспериментальные данные, подтверждают, что винные сорта Кавказа и Европы более древнего происхождения и более близки к дикому винограду *subsp. silvestris* Gmel., чем южные столовые сорта, которые получились в результате длительного постепенного отбора.

При детальном изучении происхождения отдельных ценных признаков у групп сортов доказана роль искусственного отбора как фактора постепенного накопления у винограда хозяйственно ценных свойств.

Из-за отсутствия данных можно только примерно представить пути, которыми были получены новые сорта винограда. При селекции культивируемых сейчас сортов *V. vinifera subsp. sativa* D. C. путём непосредственного отбора из дикой природы получено не более 10% сортов. Многие из этих сортов первоначальной селекции погибли, уступив место лучшим сортам более позднего времени. Основная масса сортов была получена путём посева семян естественного опыления. Отбор почковых мутаций и искусственная гибридизация дали не более 15% сортов.

Итак, интенсивный процесс естественного и искусственного формообразования при постоянном искусственном отборе и размножении отобранного приводил к постепенному изменению виноградного растения в сторону развития у него нужных человеку свойств.

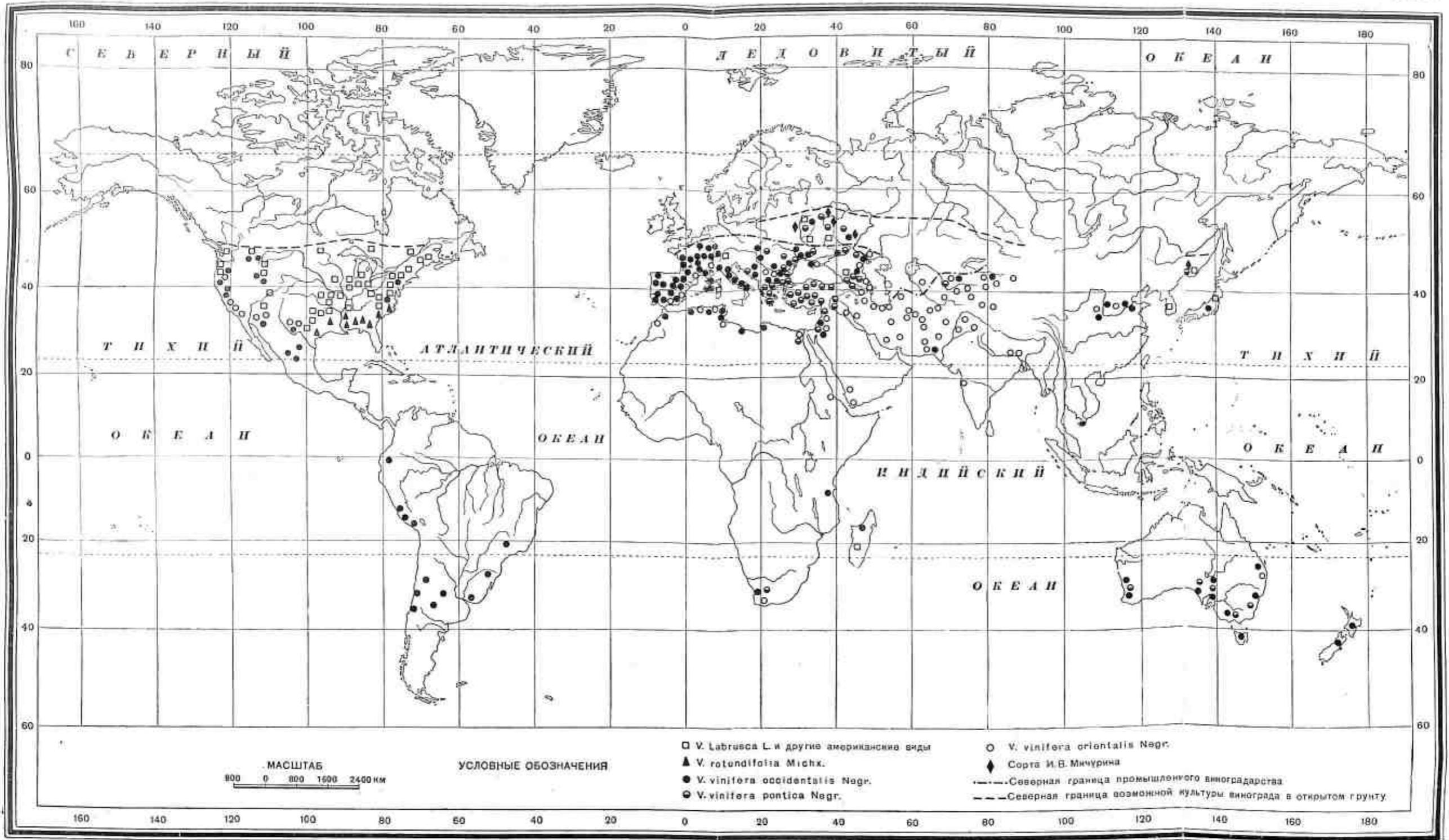
Этот процесс, длившийся в течение тысячелетий, и привёл к тому удивительному полиморфизму, который создаёт сейчас обманчивое впечатление о возникновении культурного винограда Евразии от многих видов. Такая точка зрения ошибочна потому, что игнорирует закономерности развития всего рода *Vitis*, а также недостаточно учитывает роль искусственного отбора, который длился у винограда не менее 6—8 тыс. лет и привёл к большой изменчивости и к образованию новых форм культурного винограда.

КЛАССИФИКАЦИИ СОРТОВ КУЛЬТУРНОГО ВИНОГРАДА РОДА *VITIS*

Полимерфизм культурного винограда возник в результате введения в разные части света в культуру нескольких видов и в связи с тем, что среди этих видов в разных условиях их произрастания шёл длительный процесс естественного и искусственного формообразования и отбора. Кроме того, амплитуда изменчивости сортов культурного винограда значительно расширилась благодаря вегетативному размножению, надолго закрепляющему любые новообразования, и высокой агротехнике, при которой иногда даже мало жизнеспособные формы становятся устойчивыми против неблагоприятных природных условий и таким путём сохраняются в культуре.

Если при первом знакомстве с сортами винограда поражает пестрота их морфологических признаков, то при более детальном и глубоком изучении обнаруживается удивительная изменчивость разных биологических, а также имеющих хозяйственное значение свойств.

Многовековой искусственный отбор создал в мировом ассортименте культурного винограда сорта, отвечающие самым различным хозяйственным требованиям. Специализация в этом отношении достигла таких тонкостей, что для каждого района культуры, для каждого вида использования имеются определённые сорта винограда. Сортные различия, давшие в тех или иных



КАРТА РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОРТОВ КУЛЬТУРНОГО ВИНОГРАДА

условиях тонкие оттенки в качестве продукции, способствовали возникновению новых её типов.

Известны сейчас сорта для шампанского, для столовых, десертных, крепких и сладких вин, для коньяка, столовые сорта для еды в свежем виде, для сушки и т. д. Определённые сорта в соответствующих районах дают вина типа хереса, мадеры, шато-шема, муската и др.

Само собой разумеется, что по этим свойствам трудно создать хозяйственную классификацию, которая охватывала бы все сорта. Эта задача усложняется и тем, что многие сорта имеют широкое распространение и в разных местах культивируются для получения разных типов продукции. Кроме того, характер продукции многих мало изученных сортов до сих пор неизвестен. По этим причинам всякую попытку хозяйственной классификации сортов следует считать условной.

Однако для производственных целей сорта часто делятся на отдельные группы по разным признакам, имеющим значение в том или ином конкретном случае. Так например, по урожайности сорта делятся на мало урожайные и урожайные; по времени созревания — на сверхранние, ранние, средние и поздние; по географическому принципу — на пригодные для культуры в северных районах, в средней полосе, южные и космополиты; по особенностям агротехнических приёмов — требующие длинной и короткой обрезки и т. д. Группируются также сорта по устойчивости против болезней и вредителей, по холодостойкости и ряду других свойств.

Наиболее часто все же применяется классификация сортов по использованию.

Хозяйственная классификация сортов винограда по использованию

- I. Столовые сорта (для еды в свежем виде):
 - 1) для местного потребления,
 - 2) " вывоза (транспортабельные),
 - 3) " хранения (лёгкие).
- II. Сорта для виноделия:
 - 1) для столовых вин,
 - 2) " шампанского и других шипучих вин,
 - 3) " десертных крепких вин,
 - 4) " десертных сладких вин.
- III. Сорта для коньяка.
- IV. Сорта для приготовления сока и концентратов.
- V. Сорта для сушки.
- VI. Сорта для маринада, компотов, варений и других кулинарных изделий.
- VII. Сорта-подвой:
 - 1) филлоксероустойчивые,
 - 2) холодостойкие,
 - 3) солевыносливые.
- VIII. Виноград для декоративных целей.

Для того чтобы эта классификация имела практическое значение, необходимо условиться, что она применяется не для вообще возможного, но только для промышленного использования сортов.

Виноград всех сортов можно использовать для еды, но в промышленных насаждениях для местного потребления или транспорта культивируются только определённые, наиболее пригодные для этого столовые сорта. Так, известно, что на Востоке столетиями создавались и сейчас широко культивируются столовые сорта с плотной мякотью, пригодные для перевозки на

верблюдах на большие расстояния. В условиях широкого производства выявлялись сорта, наиболее пригодные для получения высококачественного шампанского, столовых и десертных вин, для коньяка, для сушки и т. д. Эти продукты виноградо-винодельческой промышленности можно готовить из всех сортов винограда, но получаемая продукция имеет при этом различное качество.

Производственное использование сортов в большинстве случаев определяется их увологическими свойствами и большим опытом культуры и использования сорта в том или ином районе. Поэтому распределение сортов по приведённой схеме оказывается тем совершеннее, чем лучше изучены сорта в производственных условиях.

Кроме того, надо иметь в виду, что увологические свойства сорта и качество продукции часто резко изменяются в зависимости от районов культуры, вследствие чего и использование его в разных местах различно. Если сорта, из которых в промышленных условиях получают различные продукты, попадут в разные группы, то это не должно вызывать смущения, так как таких сортов вообще немного; кроме того, всегда можно выяснить, при каких условиях культуры тот или иной сорт отнесён к той или иной группе.

Все приведённые материалы дают возможность построить общую классификацию сортов винограда, относящихся к роду *Vitis*. В основу классификации положены генеалогический принцип и принцип разделения сортов в пределах наименьших систематических единиц на группы по использованию.

ОБЩАЯ АГРОБОТАНИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ СОРТОВ ВИНОГРАДА РОДА *VITIS*

А. Сорта — чистые виды

Сорта Европы, Передней Азии и Северной Африки

1. *VITIS VINIFERA* L.

1. *Proles pontica* Negr. — сорта бассейна Чёрного моря

Столовые сорта
var. macrosarxa Negr.

Для столовых вин
subprol. georgica Negr.

subprol. balcanica Negr.

Для шампанского

Чауш, Додреляби, Верментино, Пухли-колский, Каталон зимний и др.

Авасирхва, Александрюли, Амазус-Кумей тетри, Мшване, Крахуна, Калчи, Оцхануре савере, Оджалени, Ркацитли, Цица, Цоликоури, Саперани, Чхавери, Усахелоури и др.

Альварна, Плавай, Ковур белый, Клерет, Кабасма и др.

Качпский розовый (Альварна)

Для десертных крепких вин	Ркацителли, Саперана, Хихви, Крахуша и др.
Для десертных сладких вин	Фурминт, Гарш Левелю, Саперави и др.
Для суски (var. <i>corinthiaca</i> Negr.)	Коринка чёрная

2. *Proles occidentalis* Negr. — сорта Западной Европы

Для столовых вин	Алиготе, Гаме чёрный, Каберне-Совиньон, Каберне фран, Морастель, Рислинг, Семильон, Совиньон и др.
Для шампанского	Пино фран, Пино белый, Пино шардоне, Менье, Траминер, Рислинг, Алиготе и др.
Для десертных крепких и сладких вин	Вердельо, Мюскадель, Серсаль, Опорто, Семильон, Алеатико, Вердо гри, Турига, Альбилю, Мурведр, Пино гри и др.
Для коньяка	Фоль бланш
На соки	Рислинг, Мюскадель, Алиготе и др.
Столовые сорта для северной зоны	Мадлен Анжелли, Маленгр ранний, Селлец Маленгра, Чёрный сладкий и др.

3. *Proles orientalis subprol. caspica* Negr. — винные сорта Западной Азии

Для столовых вин	Бахтиори, Бишты, Баян ширей, Тавкери, Матрасса, Хындогны и др.
Для десертных крепких и сладких вин	Буаки таш, Буаки нор, Тавкери, Тербаш, Кара узюм анхабадский, Мускат белый, Мускат розовый, Харджи, Чилар, Гарандмак и др.
Для коньяка	Баян ширей

4. *Proles orientalis subprol. antasiatica* Negr. — столовые сорта Западной Азии

Столовые сорта для местного потребления	Халли белый, Халли чёрный, Хусайне белый, Аскери, Чарас, Паркент, Катта курган, Риш баба, Селео и др.
Столовые сорта для вывоза и хранения	Агадан, Ачабаш, Аг шаани, Толстокобий, Мускат александрийский, Инчранг, Оганез, Тавриз, Тавфи розовый, Шабаш, Карманый, Карабурну, Кориншон белый и др.
Сорта для суски	Климши белый, Климши чёрный, Климши розовый, Аскери, Катта курган, Султани, Мускат александрийский и др.

5. Искусственные гибриды сортов *V. vinifera* L.

Гибриды: Буше, Гартвиса, Саломона, Форстера, Роша, Фрёлыха, Мюллера-Тургау, Пировано, Матьяша, Папонова и др.

Сорта амурского винограда

II. VITIS AMURENSIS RUPR.

Столовые сорта для местного потребления
холодостойкие подвои для декоративных целей

Мичуринские сорта: Кабаньий ключ, Сибирский урожайный, Тайговый и крупноплодные гермафродитные формы, выделенные на Дальневосточной станции Всесоюзного института растениеводства и в других опытных учреждениях

Сорта винограда Северной Америки

III. VITIS LABRUSCA L.

Для стола, маринада, компотов, варений и других видов переработки

Конкорд, Поклinton, Чемпион, Марта, Вайоминг и др.

IV. VITIS BURQUINIANA MUNS.

Для стола и различных видов безалкогольной переработки

Эрбемон, Жакез, Бертрап, Луизана и др.

V. VITIS AESTIVALIS MICHX.

Для стола и различных видов безалкогольной переработки

Нортон, Виргиния и др.

VI. VITIS LINCEUMI BUCKL.

Для стола и различных видов безалкогольной переработки

Эрли, Пэрл, Лекки и др.

VII. VITIS CHAMPINI PLANCH.

Для стола и различных видов безалкогольной переработки

Дог кинг, Австралия и др.

VIII. VITIS VULPINA L. (= V. RIPARIA MICHX.)

Сорта-подвои

Рипария гран глабр, Рипария томанте, Рипария глаура де Мошелле и др.

IX. VITIS RUPESTRIS SCHEELE

Сорта-подвои

Рупестрис дю Ло, Рупестрис Бришье, Рупестрис Ганзен и т. д.

X. VITIS LONGII PRINCE (= V. SOLONIS PLANCH.)

Сорта-подвои

Солонис

XI. VITIS BERLANDIERI PLANCH.

Сорта-подвои Берландиери, Рессегне № 1 и 2 и др.

XII. VITIS ROTUNDFOLIA MICHX.

Сорта для стола и различных видов безалкогольной переработки Скаперлонг, Флауерс, Иден, Мельори и др.

Б. Межвидовые гибриды — прямые производители Америки

Сорта — двойные гибриды

V. Labrusca × *V. vinifera* Инагара, Берри, Гёте, Агавам и др.
V. Labrusca × *V. riparia* Северный белый, Эльвира, Клинтон, Бета и др.
V. Labrusca × *V. aestivalis* Менье, Эмелан и др.
V. vinifera × *V. riparia* Корнукопия
V. Linccumii × *V. Bourquiniana* Егер, Маргерит и др.
V. Champini × *V. Labrusca* Чампенел, Лукфата и др.

Сорта — тройные и четверные гибриды

V. Labrusca × *V. vinifera* × *V. aestivalis* Вншель, Дюшес
V. Labrusca × *V. vinifera* × *V. Bourquiniana* Бриан, Калтивейтор
V. Labrusca × *V. vinifera* × *V. Linccumii* Армалаго, Гусман
V. riparia × *V. Labrusca* × *V. vinifera* Канада, Роммель
V. Bourquiniana × *V. Linccumii* × *V. rupestris* Амербонт
(*V. aestivalis* × *V. Labrusca*) × (*V. Linccumii* × *V. rupestris*) Уайпкинг
V. Labrusca × *V. vulpina* × *V. candidans* × *V. Bourquiniana* × *V. vinifera* Вагала

В. Межвидовые гибриды — прямые производители Европы

Сорта — двойные гибриды

V. vinifera × *V. rupestris* Кудерк 101, 503, 4401 и др.
V. riparia × *V. vinifera* Оберлен 595, 604, 605 и др.

Сорта — возвратные гибриды

(*V. vinifera* × *V. rupestris*) × *V. vinifera* Кудерк 85, 113, 87—115, 199—8 и др.

Сорта — тройные гибриды

(*V. Labrusca* × *V. rupestris*) × *V. vinifera* Кастель 19002
(*V. rupestris* × *V. Linccumii*) × *V. vinifera* Зейбель 1, 14, 29 и др.

Сорта — комплексные гибриды

Многочисленные сорта Кудерка, Зейбеля, Кастеля и др.

Г. Межвидовые гибриды — филлоксероустойчивые подвои

Сорта американо-американские гибриды	Рипариа × Рупестрис 3306, 3309, 101-14, Солонис × Рипариа 1616, Берландиери × Рипариа 420-А, 34Е — Кобер 5ВВ и др.
Сорта франко-американские гибриды	Мурведр × Рупестрис 1202, Арамон × Рупестрис Ганзен 1, Шасла × Берландиери 41-В и др.

Д. Межвидовые гибриды с амурским виноградом

<i>V. Labrusca</i> × <i>V. amurensis</i>	Металлический, Русский конкорд, гибриды Худякова и др.
<i>V. vinifera</i> × <i>V. amurensis</i>	Гибриды Тихонова и др.
<i>V. amurensis</i> × <i>V. riparia</i>	Буйтур, Арктик и др.

Приведённая схема помогает ориентироваться в большом ассортименте культурного винограда.

Отнесение сорта к той или иной группе определяет его хозяйственное использование (в данный момент), а также его принадлежность к той или иной географической группе и к тому или иному виду.

Новые сорта гибридного происхождения находят место в классификации в зависимости от их родословной.

Общая классификация сортов культурного винограда, построенная по генеалогическому принципу, открывает более широкие возможности для освоения видовых и сортовых ресурсов винограда. Она устраняет путаницу в существующем сорimente, выявляет виды и экологические группы сортов разной хозяйственной ценности, способствует установлению их значения как исходного материала для дальнейшей селекции винограда.

Изучение эволюции культурного винограда и выяснение происхождения отдельных сортов и их групп дают возможность всё более и более овладеть методами получения новых сортов, обладающих желаемыми свойствами.

ЛИТЕРАТУРА

- Баллас М., Виноделие в России (историко-статист. очерк), ч. I—VI, СПб., Департамент земледелия, 1895—1903, I, стр. 1—XII, 1—214; II, стр. 1—XI, 1—240; III, стр. 1—XV, 1—403; IV, стр. 1—XII, 1—256; V, стр. 1—XV, 1—455; VI, стр. 1—XII, 1—288.
- Баранов П. А., Дикий виноград Средней Азии. 1. Западный Тянь-Шань, Труды Ак-Кавказской опытно-оросительной станции, Ташкент, 1927, вып. 4, стр. 1—78.
- Баранов П. А. и Райкова И., Дикий виноград Средней Азии. 2. Дарваз, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929—1930, т. 24, вып. 1, стр. 319—352.
- Баранов П. А., Попов М. Г. и Райкова И. А., Виноградарство Нухурии, Опыт районной ампелографии, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929—1930, т. 24, вып. 1, стр. 167—282.
- Борозиков Г. А. и Зотов В. Д., Дикий виноград Украины, В кн.: Збірник статей по виноградарству і технічній переробці винограду, Київ—Харків, 1936, вып. 13, стр. 49—72.
- Вульф Е. В., О диком винограде *Vitis silvestris* Gmel. в Крыму, Советская ботаника, 1939, № 2, стр. 82—85.
- Ген В., Культурные растения и домашние животные в их переходе из Азии в Грецию и Италию, а также в остальную Европу, Историко-лингвистические эскизы, пер. с немецкого, СПб., изд. А. Сазанович и Е. Лямбек, 1872, стр. 1—379. Виноградная лоза (*Vitis vinifera*), стр. 17—33.
- Грум-Грессмайло А. Г., К истории введения культуры винограда в Китае, Труды Института истории науки и техники, М.—Л., 1936, серия I, вып. 5, стр. 499—506.
- Дарвин Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии, Огиз—Сельхозгиз, 1941.
- Дарвин Ч., Происхождение видов. Отдел 1. Изменение животных и растений вследствие приручения. Прирученные животные и возделанные растения, пер. с англ. В. Ковалевского, под ред. И. М. Сеченова, СПб., 1867, 1—443. Виноград (*Vitis vinifera*), гл. 10, стр. 350—352.
- Дарвин Ч., Происхождение видов путем естественного отбора, изд. Академии наук СССР, 1939, т. III.
- Де Кандоль А., Местопроисхождение возделываемых растений, пер. со 2-го франц. изд. с дополн. по позднейшим источникам, под ред. д-ра Хр. Гоби, СПб., К. Риккер, 1885, I—VIII, 1—490.
- Жуковский П. М., Земледельческая Турция (Азиатская часть — Анатолия), М.—Л., Сельхозгиз, 1933, стр. 1—XXVII, 1—907.
- Зеленецкий Н. М., Материал для флоры Крыма, Одесса, 1906.
- Иванова-Паровская М., Стерильность пыльцы среднеазиатских «женских» сортов винограда, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1929—1930, вып. 1, т. XXIV, стр. 93—166.
- Кац Я. Ф., Среднеазиатские сорта винограда, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1936, серия 8, № 5, стр. 159—204.
- Комаров В. Л., Происхождение культурных растений, М.—Л., Сельхозгиз, 1931, стр. 1—240; то же, 1938, изд. 2-е дополненное, стр. 188—195.
- Корженский С. И., Ампелография Крыма. Описание сортов винограда, разводимых в Крыму, СПб., тип. Главн. управл. уделов, 1904, стр. 1—323, Атлас, лист 1—106.
- Криштофович А. Н., Палеонтологическая история винограда, Ботанический журнал СССР, М.—Л., 1938, т. 23, № 5—6, стр. 365—374.
- Мичурин П. В., Итоги полувексовых работ по выведению новых сортов плодовых растений, т. I—II, Новая деревня, 1929—1932.
- Мичурин П. В., Новые выносливые сорта особо рано созревающего винограда, годные для культуры в средней полосе России и некоторых частях Сибири, Вести. садов., плодов. и огороднич., СПб., № 4—5, 1907.
- Мичуринко О. Г., Холодостойкость днепропольского винограда, Збірник статей по виноградарству і технічній переробці винограду, Київ-Харків, 1936, вып. 13, стр. 73—85.
- Несруль А. М., Генетические основы селекции винограда, Итоги работ за 1929—1936 гг., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1936, серия 8, № 6, стр. 1—150.
- Несруль А. М., Кількість хромосом і характер редуційного ділення у міжвидових гібридів винограду (*Vitis*) в зв'язку селекцією його, Наукові праці Український генетико-селекційний інституту, Одесса, 1929, т. 1, вып. 1, стр. 75—80.
- Несруль А. М., Сертовоє районування виноградарства СССР, Труды Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, М., 1937, вып. 23,

- ч. 2, стр. 88—103. Постановление по докладу, Труды Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, М., 1936, вып. 23, ч. 1, стр. 24—27.
- Негрузь А. М.*, Эволюция культурных форм винограда, Доклады Академии наук СССР, М., 1938, т. 18, № 8, стр. 585—588.
- Негрузь А. М. и Романова Т. Е.*, Селекция сортов винограда разных сроков созревания, Доклады Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, вып. 3—4, 1938, стр. 19—23.
- Негрузь А. М. и Кондо Н. Н.*, Наследственность холодостойкости почек гибридов винограда, Доклады Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина, 1939, вып. 23—24, стр. 13—17.
- Пачоский Н. К.*, Дикий херсонский виноград (*Vitis silvestris* Gmel.), Труды Бюро по прикладной ботанике, СИБ, 1912, г. 5, вып. 7, стр. 206—209.
- Попов М. Г.*, Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии, Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929, т. 22, вып. 3, стр. 241—483.
- Попов М. Г.*, Происхождение таджикского плодового сада. В кн.: «Плодовый Среднего Таджикистана», Л., Академия наук СССР, 1935, 3—39. Виноград, стр. 7.
- Страбон*, География, в 17 книгах, пер. с греческого, с предисл. и указателем Ф. Г. Мищенко, М., изд. К. Т. Солдатенкова, 1879, 1—XXV, стр. 1—856, I—CCXXXVII.
- Чериккоская Е. Р.*, Хоросан и Селеман (Ботанико-агрономический очерк Восточной Персии), Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, Л., 1929—1930, т. 23, вып. 5, стр. 3—271.
- Azerbi G.*, Delle viti italiane ossia materiali per servire alla classificazione, monografia e sinonimia, preceduti del tentativo di una classificazione delle viti. I vol. in 8°, Milano, 1825, G. Silvestri.
- Androsovsky J.*, Die Bedeutung der Traubensamen für die Unterscheidung der Sorten der Weinrebe, Boraszati Lapok-Budapest, 1915 Year 47, № 37, 39 (Supplément). Ref. International Review of the Science and Practice of Agriculture, Rome, 1916, v. 7, p. 233—236.
- Babo Freiherr L.*, Der Weinstock und seine Varietäten. Beschreibung und Synonymik der vorzüglichsten in Deutschland kultivierten Wein- und Tafeltrauben, mit Hinweisung auf die bekannten Rebsorten anderer europäischen Weinländer bearbeitet und nach einem neuen System classificirt. Frankfurt a. M., H.L. Brönnner, 1 ed., 1843 (1841); 2 ed., 1857.
- Bailey L. H.*, The species of grapes peculiar to North America, Gentes Herbarum, Ithaca, N.Y., 1934, v. 3, fasc. 4, p. 149—244.
- Bassermann-Jordan Fr.*, Geschichte des Weinbaues. 2. wesentlich erweitert. Aufl. Bd. 1—3. Frankfurt a. Main. Frankfurter Verlags-Anstalt A.G., 1923, 1—1361.
- Beck Mannagetta G.*, Flora von Nieder-Österreich, Wien, Carl Gerold's Sohn, 1892, Hälfte 2, Abteilung 1, SS. 431—894. Ampelidaceae, 591—593.
- Borget Adrien*, L'origine égyptienne du Chassolas. Revue de Viticulture. Montpellier, 1932, T. 76. № 1969, p. 181—185.
- Borget Adrien*, Les origines arabes du Muscat tardif dit d'Alexandrie. Le raisin de Muscat en Mascates. Revue de Viticulture. Montpellier, 1934, p. 357—362.
- Bernhard Otto*, Pflanzenbilder auf griechischen und römischen Münzen, Zürich, 1924. S. 47.
- Brauns M.*, Sur la carologie des Ampélidées. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, 1932, v. 194, № 1, p. 121—125.
- Brönnner J. P.*, Die wilden Trauben des Rheintales. Heidelberg, 1857, III, 48.
- Burger Joh.*, Systematische Classification und Beschreibung der in österreichischen Weingärten vorkommenden Traubensorten mit den charakteristischen Merkmalen der Gattungen und Arten, ihren wissenschaftlichen und ortsüblichen Benennungen und den besonderen Eigenschaften der Trauben und des aus ihnen gekeimten Weines. Wien, 1837, SS. I—VIII, 1—140.
- Clemente Rubio (Don Simon de Rojas)*, Essai sur les variétés de la vigne qui végètent en Andalousie, Paris, 1814, Poulet.
- Columella (Lucius Junius Moderatus)* (I s. apr. J.-C.), De re rustica. I. 1,6; III, 1, 2, 3, 4, 15, 20, 21; IV, 19, 24; V, 16; XI, 2, 23; XII, 20 etc.
- Dalmasso Giovanni*, I primordi della coltura della vite e della produzione del vino in Italia, Atti e Memorie della Accademia di Agricoltura, Scienze e Lettere di Verona, Verona, 1935, Ser. 5, vol. 13, p. 111—127.
- Dix I. W. and Magness L. R.*, American Grape Varieties. United States Department of Agriculture, Washington, 1937, Circular 137, p. 1—34.
- Dorsey M.*, Variations in the floral structure of Vitis. Bulletin Torrey Botanical Club. Lancaster, 1914, vol. 39, 2, p. 37—52.
- Dubois de Montpéroux*, Voyage autour du Caucase et en Crimée. Paris, 1843.
- Erman*, Aegypten und ägyptisches Leben im Alterum, 1887, SS. 1—743.

- Fintelmann C. J.*, Die Obstbaumzucht. 2. Bde. Berlin, 1838—39.
- Franchino A.*, La Vitis vinifera silvestris Gmel., Descrizione delle viti selvatiche studiate sull'Appennino bolognese. Cor. Vinic. di Roma, 1935, p. 1—46.
- Franchino A.*, Sull'origine della Vitis vinifera. Macerata, 1931, p. 1—47. Corriere Vinicole di Roma, 1931, anno 9, N° 33, 36, 37, 38.
- Frego (Ch.-A.)*, Versuch einer Classification der Weinsorten nach ihren Beeren. Meissen, 1804.
- Gasparin conte de*, Cours d'agriculture, Paris, t. IV, 1848, p. 605.
- Gayer J.*, Die systematische Gliederung von Vitis vinifera, Mitteilungen der deutschen Dendrologischen Gesellschaft. Thyrow, 1925, Bd. 35, SS. 284—287.
- Glutz G.*, La civilisation égéenne. Paris, 1923, VIII, p. 472.
- Gmelin K. Ch.*, Flora Badensis Alsatica et confinium regionum Cis et Transrhenana plantas a lacu Bodamico usque ad confluentem Mosellae et Rheni sponte nascentes exhibens. Carlsruhae, 1806, vol. 2, 1—717.
- Goek K. Fr.*, Die Weinrebe mit ihren Arten und Abarten oder Beiträge zur Kenntniss der Eigenschaften und zur Classification der kultivierten Weinrebenarten. Stuttgart, 1829.
- Goethe H.*, Handbuch der Ampelographie. Beschreibung und Klassifikation der bis jetzt kultivierten Rebenarten und Trauben-Varietäten... 2-te neu bearb. Aufl., Berlin, P. Parey, 1888, SS. 1—219.
- Guillon J.*, Les cépages orientaux. Paris, Georges Carré, 1896, I—XXIV, 1—222.
- Hedrick U. P.*, The Grapes of New-York. Report of the New York Agricultural Experiment Station for the year 1907. Lyon, 1908, I—XV, 1—564.
- Hegi G.*, Vitaceae (Ampelidaceae) Rebengewächse. B. n. H. *Hegi G.*, Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München, 1925, Bd. 5, Teil I, 350—426. Rebstock und Wein.
- Helbling S.*, Beschreibung der in der Wiener gegend gemeinen Weintraubenarten. Prag, 1777.
- Husmann G. and Dearing Ch.*, The Muscadine Grapes. United States Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry. Washington, 1913, Bulletin 273, p. 1—64.
- Kirchheimer F.*, Aus der Geschichte der Rebengewächse. Wein und Rebe. Mainz, 1936, H. 6, SS. 188—192.
- Kirchheimer F.*, Das Hauptbraunkohlenlager der Wetterau. Hanau, 1934 (Wett. Ges. ges. Naturkunde).
- Kirchheimer F.*, Vitaceae. B. n. H. *Jongmans Fossilium Catalogus*. 1939, T. 2, Plantae, Pars 24.
- Kolenati F. A.*, Versuch einer systematischen Anordnung der in Grusion einheimischen Reben, nebst einem oekonomisch-technischen Anhang. Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. Moscou, 1846, p. 279—371.
- Krimbas B. C.*, Système de classification des variétés de Vitis vinifera, qui végètent en Grèce. Horticulture Research. Athens, 1938, N° 1, 377—423.
- Lattin G.*, de. Ueber den Ursprung und die Verbreitung der Reben. Der Züchter, 1939, Jahrg. 11, H. 8, SS. 217—225.
- Lutz H. F.*, Viticulture and brewing in the ancient orient. Leipzig, J. C. Hinrichs, 1922, I—VII, 1, 166.
- Manton Irene*, Some incidents in the history of the grape vine. Journal of the Manchester Geographical Society. Manchester, 1935—1936, vol. 46, p. 16—20.
- Mareek B. n. Fr.*, Der rationelle Weinbau, oder die Lehre von den Organen, der Ernährung und dem Wachsthum des Weinstockes der Eintheilung und Charakteristik der Rebensorten, mit Atlas. Weimar, 1870. SS. XIV, 367.
- Molon G.*, Ampelografia. Descrizione delle migliori varietà di viti per uve da vino, uve da tavola, porta-innesti e produttori diretti. Milano, U. Hoepli, 1906, vol. I, p. 1—XLIV, 1—640, vol. II, p. 641—1244.
- Molon G.*, La scheda per la descrizione delle varietà di viti. 4 tavole staccate, in folio. Milano, 1893, Guigoni.
- Metzger J.*, Der rheinische Weinbau. Heidelberg, 1828 (1827).
- Müller K.*, Woher stammen unsere Kulturreben? Wein und Rebe. Mainz, 1937, N° 9, SS. 271—277.
- Munson T. V.*, Address on native grapes of the United States; Indianapolis, 1885.
- Oberlin*, Systematisches Verzeichniss und synoptische Beschreibung der Trauben-varietäten. Colmar, 1900.
- Odart A.*, Ampélographie universelle ou traité des cépages les plus estimés dans tous les vignobles de quelque renom. 4-e éd., Paris, Librairie Agricole, 1859, p. 1—614.
- Olmo H. P.*, Empty-seededness in varieties of Vitis vinifera. Proc. of the Amer. Soc. Hort. Sc. 1934, v. 32.
- Olmo H. P.*, Bud mutation in the vinifera Grape. II Sultanina gigas. Proc. of the Amer. Soc. Hort. Sc. 1936, v. 33, p. 407—439.
- Pirovano A.*, Sulla eredità in Vitis vinifera Annali di Tecnica Agraria. Roma, 1933, fasc. 4, p. 414—436; fasc. 5—6, p. 521—555; Portici, 1933 1—59.

- Planchon J. E.*, Ampelidaeae. В кн.: Monogr. Phaner. 1887, vol. 2, p. 305—654. Suites au Prodromus systematicus naturalis regni vegetabilis de A. et C. de Candolle, Paris, Masson, 1887, vol. 5.
- Planchon J. E.*, Les vignes américaines, leur culture, leur résistance au Phylloxera et leur avenir en Europe. Paris—Montpellier, Coulet, 1876, p. I—XIV, 1—240.
- Plinius* (77 apr. J.-C.), Historia naturalis, III, XII, XIV, XVII, XVIII, XXII, XXIII.
- Pop Emil*, Vitis silvestris Gmel. in Romania. Buletinul Gradinii Botanice de l'Univ. de Cluj-Cluj, 1931, vol. II, № 3—4.
- Pulliat V.*, Mille variétés de vignes. Descriptions et synonymes. 3-e éd., Paris—Montpellier, C. Coulet 1888, 1—XXIX, 1—414.
- Rathay E.*, Die Geschlechtsverhältnisse der Reben und ihre Bedeutung für den Weinbau. Wien, W. Frick, 1888—1889, Teil 1, 1—114; Teil 2, 1—92.
- Ravas L.*, Les vignes américaines. Porte-greffes et producteurs directs. Caractères, aptitudes, 1 vol. in 4^e, Montpellier, Coulet et fils, Paris, Masson, 1902, p. 400.
- Roussopoulos N.*, Sur les pépins du raisin de Corinthe. Revue de Bot. Appl. d'Agr. Tropicale, Paris, 1933, p. 142.
- Roussopoulos N.* et *Meimaris C.*, Le choix des plantes et les mutations geminaires en viticulture à propos du raisin de Corinthe. Revue de Viticulture, Paris, 1933.
- Rovasenda G.*, Essai d'une ampélographie universelle. Trad. de l'italien par F. Cazalis, G. Foex et P. Viala. 2-me éd. in 4^e. Montpellier, Coulet, 1887, p. I—XX, 1—247.
- Rovasenda G.*, Saggio di una ampelografia universale. 1 vol. Torino, E. Loescher, 1877, p. 206.
- Roy-Chevrier J.*, Ampélographie rétrospective. Montpellier, Coulet, 1900.
- Sax Karl*, Chromosome counts in Vitis and related Genera. Proceedings of the American Society for Horticultural Science, Geneva, N. Y., 1929, Annual meeting 26, p. 32—33.
- Schiemann E.*, Entstehung der Kulturpflanzen. Berlin, Gebr. Borntraeger, 1932, SS. I—IX, 1—377 (Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. 3).
- Schweinfurth G.*, Sur des derniers travaux botaniques dans les tombeaux de l'ancienne Egypte. Bulletin de l'Institut égyptien. Paris, 1887.
- Schweinfurth G.*, Verhandl. der Berliner Anthropol. Gesellsch., 1891, 23.
- Snyder El.*, Grape development and improvement. Yearbook of Agriculture, 1937, United States Department of Agriculture, Washington, 1937, p. 631—664.
- Staven Ch.*, Verzeichniss der Wildwachsenden Pflanzen der Taurischen Halbinsel, 1856—1857.
- Stout A. B.*, Seedlessness in grapes. New York Agricultural Experiment Station. Geneva, 1936, Technical Bulletin, 238, p. 1—68.
- Stout A. B.*, Types of flowers and intersexes in the grape with reference to fruit development. New York Agricultural Experiment Station. Geneva, 1921, Technical Bulletin, 82, p. 1—16.
- Stummer A.*, Zur Urgeschichte der Rebe und des Weinbaues. Mitteilungen der Anthropologischen Gesellschaft. Wien, 1911, Bd. 41, SS. 283—297.
- Trummer F.*, Systematische Classification und Beschreibung der im Herzogthume Steiermark vorkommenden Rebensorten. Herausgegeben von der k. k. Landwirtschaft. Gesellschaft in Steiermark. Gratz, Berlin, 1841, 1855.
- Vest (Dr. Lorenz Edler)*, Versuch einer systematischen Zusammenstellung der in der Steiermark kultivierten Weinreben, mit ihren Diagnosen, mit Beschreibungen und mit einem alphabetischen Index ihrer Synonyme. Andreas Leykam, Gratz., 1826.
- Viala P.* et *Vermorel F.*, Ampélographie. Traité général de viticulture. Paris, Masson, 1901—1910: T. 1, 1—VIII, 1—729; T. 2, 1—408; T. 3, 1—392; T. 4, 1—372; T. 5, 1—354; T. 6, 1—476; T. 7, 1—408.
- Viala P.*, Une mission viticole en Amérique. Paris, Masson, 1889, 1—XV, 1—387.
- Weiss P.*, Beitrag zur Geschichte des römischen Weinbaues in Gallien und an der Mosel. Hamburg, 1901, SS. 38.
- Werth E.*, Ursprüngliche Verbreitung und älteste Geschichte der Weinrebe, Wein und Rebe. Mainz, 1931, Jahrg. 13, H. 1, SS. 29—38.
- Woenig Fr.*, Die Pflanzen im alten Aegypten. Ihre Heimat, Geschichte, Kultur und ihre mannigfache Verwendung im sozialen Leben, in Kultus, Sitten, Gebräuchen. Leipzig, W. Friedrich, 1888, SS. 1—245.



СТРОЕНИЕ ВИНОГРАДНОЙ ЛОЗЫ

Проф. П. А. БАРАНОВ

член-корреспондент Академии наук СССР

История рода *Vitis* прошла в мезофитных тенистых лесах Старого и Нового Света. Эта арена существования определила виноград как специфическую жизненную форму со всеми биологическими особенностями лианы. Культурный виноград также обладает всеми свойствами лианы. Оставленные без ухода кусты очень быстро изменяют свой внешний вид: их тонкие стебли при помощи усн-ков поднимаются на близрастущие деревья; если же поблизости нет подобной опоры, то растения ползут по земле и покрывают значительную площадь.

В этой работе дана картина строения виноградной лозы в процессе её онтогенетического развития, начиная от прорастания семени и кончая вступлением винограда в пору плодоношения и образования семян¹.

¹ Изучение анатомии виноградной лозы ведётся в течение почти столетнего периода и по этому вопросу накоплен значительный материал. Однако в силу своей отрывочности, и неполноты этот материал не даёт возможности нарисовать целостную картину. Поэтому для данной работы проведено новое исследование, охватившее всю динамику структур в теле

ПРОРАСТАНИЕ СЕМЕНИ И ПРОРОСТОК

В природных условиях виноград размножается и распространяется семенами. К семенному размножению часто прибегают при селекции винограда.

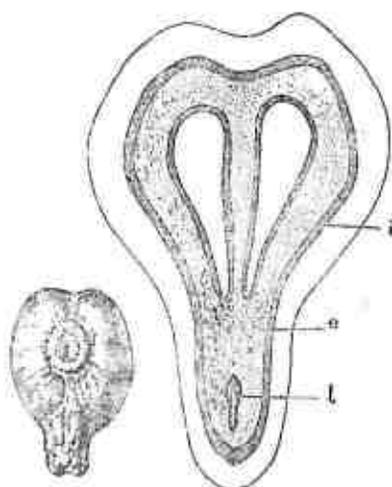


Рис. 1. Зрелое семя винограда и разрез (схематизировано):

l — контура, *е* — эндосперм, *г* — зародыш. Слева левый вид семени со стороны халазы

корешка зародыша можно уже рассмотреть корневой чехлик.

Среди однородной основной ткани, состоящей из нежных, более или менее изодиаметрических тонкостенных клеток, видны тянущиеся по семядолям и в осевых органах (стебле и корешке) пучки прокамбия. Прокамбий — первичная образовательная, меристематическая ткань, из которой развиваются первичные пучки проводящих элементов. Прокамбий состоит из клеток, вытянутых вдоль тела зародыша и более плотно, чем в основной ткани, прилегающих одна к другой. Прокамбиальные пучки, проходящие по семядолям, непосредственно связаны с пучками, проходящими по осевым органам, и составляют единую систему в теле зародыша.

Зародыш. Зародыш семени находится под защитой прочной кожуры; он окружен питательной тканью эндосперма (рис. 1). Зародыш, извлеченный из зрелого семени, изображен на рис. 2. У него имеются две семядоли, плотно прилегающие одна к другой. Семядоли составляют почти половину длины зародыша. Между ними находится стеблевая почечка — эпикотиль (рис. 2), а ниже стеблевая часть — гипокотиль, незаметно переходящий в корешок. Граница между гипокотилем и корешком называется корневой шейкой. На окончании

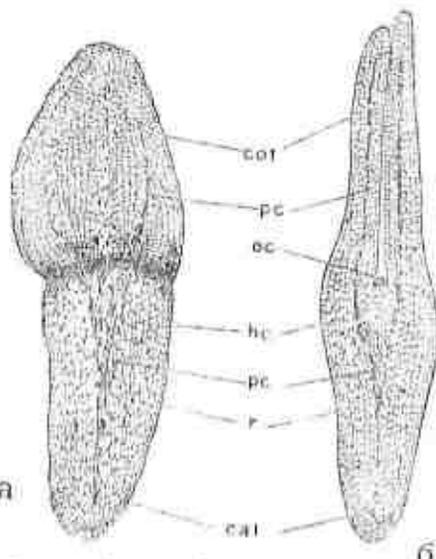


Рис. 2. Зародыш (*a* — вид с поверхности, *б* — разрез):

cot — семядолевая ткань, *hc* — гипокотиль, *r* — корешок, *cal* — корневой чехлик, *pc* — прокамбий, *ep* — эпикотиль

виноградного растения. Работа построена на изучении одного из наиболее распространенных сортов — Хусайне белый. Для сравнительной характеристики были исследованы также некоторые другие виды и сорта винограда. Большинство иллюстраций исполнено с препаратов по Хусайне, и поэтому в подписях под рисунками вид или сорт указан лишь в тех случаях, когда рисунок относится не к Хусайне. Почти все анатомические рисунки оригинальные. Анатомические препараты и рисунки с них изготовлены научным сотрудником Всесоюзного института виноделия и виноградарства «Магарац» Е. А. Барановой

Прорастание семени. Зародыш имеет в зачатке все органы (листья, стебель и корень), а во внутренних тканях — и основу для создания проводящей системы. Семя винограда прорастает длительное время, при обычном посеве примерно около месяца. Если стратифицировать семена или удалить часть твёрдой кожуры с носика семени, то оно будет прорастать значительно быстрее.

При прорастании (рис. 3) на носике семени появляется трещинка (в месте нахождения семяночка — микропиле), через которую показывается кончик корешка. Корешок быстро углубляется в почву, и в первый же день прорастания на значительном его протяжении появляются корневые волоски (см. также рис. 8, *rh*), не достигающие, однако, до самого кончика корня. На третий-четвёртый день от начала прорастания на корне закладываются боковые корни (см. также рис. 11). Их образование происходит в непосредственной близости к корневой шейке, т. е. в самой поверхностной зоне корня. Это показывает, что корневая система семени начинает ветвиться в верхних горизонтах почвы.

После того как корневая система достаточно сформирована, начинается усиленный рост гипокотила (подсемядольного колена), который сначала принимает изогнутую форму (отчего он и получил название «колена»), а затем более или менее выпрямляется и выносит семядоли с ещё сидящей на них кожурой семени над поверхностью почвы. После этого начинают усиленно расти семядольные листья. Когда они сбросят кожуру, проросток окончательно оформляется. Семядольные листья быстро зеленеют и начинают выполнять обычную функцию листьев.

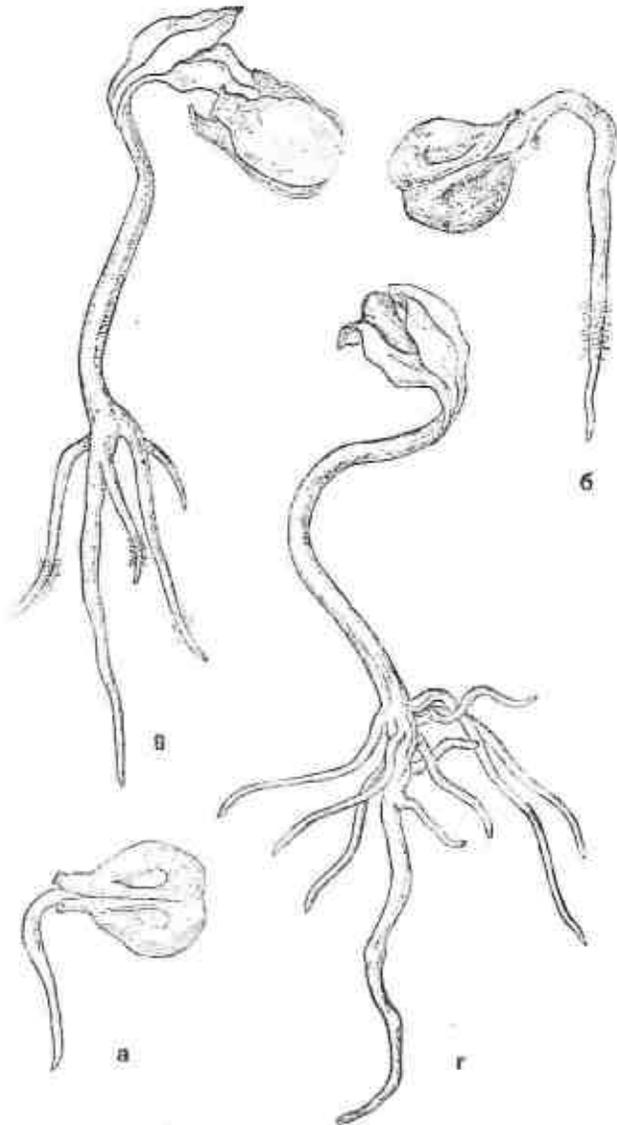


Рис. 3. Прорастание семени:
 а — проникновение корешка, б — проникновение корневых волосков,
 в — образование боковых корней и сбрасывание кожуры (увелич.
 от. 4 раз), г — проросток (увелич. от. 3 раз).

В процессе прорастания внешним изменениям сопутствуют весьма важные изменения и во внутренних тканях семени и зародыша. Вода, вызывающая набухание семени перед прорастанием, пробуждает активную ассимиляционно-диссимиляционную деятельность.

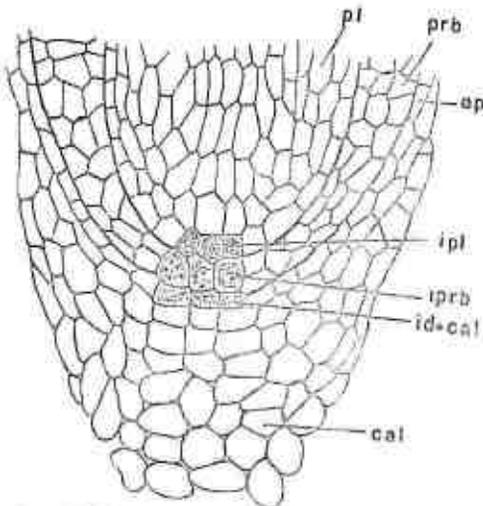


Рис. 4. Зона инициальных клеток в конусе нарастания корня (слегка схематизировано): *ipl* — клетки перилемы; *iprb* — инициальные клетки перилемы; *id+cal* — клетки дерматогена и корневого чехлика; *pl* — перилема; *prb* — периблема (первичная кора); *ap* — апомерг; *cal* — корневой чехлик.

чехликом можно обнаружить группу клеток, дающих начало основным первичным элементам структуры осевого органа: зачаткам центрального цилиндра, первичной коры и эпидермиса. Это — инициальные клетки (инициалы), в целом образующие ткань меристематического характера, называемую промеристемой, так как она имеет действительно «первородные» функции. Инициальные клетки расположены в три слоя (рис. 4). Верхний слой¹ клеток приводит к заложению самой внутренней части корня — плерома, который затем преобразуется в центральный цилиндр. Средний слой инициалов своим делением образует дочерние клетки по бокам и тем самым даёт начало периблеме — зачатку первичной коры. Третий, нижний слой инициалов даёт дочерние клетки как по бокам, так и книзу; боковые клетки дают начало дерматогену — зачатку первичной покровной ткани эпидермиса, а от клеток, отделяющихся книзу, происходит корневой чехлик.

Промеристема в течение периода нарастания корня находится в деятельном состоянии, образуя всё новые и новые клетки для построения первичных тканей.

Поэтому меристема в кончиках корешка служит наилучшим объектом для изучения процесса деления клеток — кариокинеза. На одном срезе через меристему можно обычно найти почти все фазы деления ядра и клетки

Начинается преобразование запасных веществ, отложившихся при созревании семени, главным образом в эндосперме и отчасти в самом зародыше, и находившихся в течение всего периода покоя семян в нерастворимом состоянии. Резко повышаются дыхательные процессы, при которых освобождается энергия, необходимая для преобразования веществ и построения новых клеток. Начинают действовать ферменты, переводящие нерастворимые вещества в растворимые. Питательные вещества из клеток эндосперма усиленно поступают в ткани трогающегося в рост зародыша.

Развитие корня у проростка.

При тщательном изучении строения самого кончика корешка (конуса нарастания) на границе с корневым

¹ Верхним этот слой называется по положению на рисунке: морфологически он нижний. Это замечание относится и к последующему изложению.

(рис. 5). На срезах корешка изучают и хромосомы, которые в метафазе деления ядра располагаются по экватору клетки; в таком положении их легко сосчитать и изучить их морфологию (рис. 6).

До последнего времени у винограда удавалось определить лишь количество хромосом, но морфологические их особенности оставались невыясненными вследствие весьма малых размеров. Только в 1942 г. появилась работа Араратяна, дающая первое представление о морфологии хромосом винограда.

Количество хромосом подсчитывалось неоднократно рядом исследователей [Негруль (1929); Chimpu (1930); Kobel (1929); Nebel (1929); Sax (1929) и др.] у разных видов *Vitis*, и можно считать твердо установленным, что диплоидное число хромосом $2n = 38$ характеризует изученные виды *V. vinifera* L., *V. amurensis* Rupr., *V. cordifolia* Michx. и др., а $2n = 40$ свойственно *V. rotundifolia* и видам *Ampelopsis*.

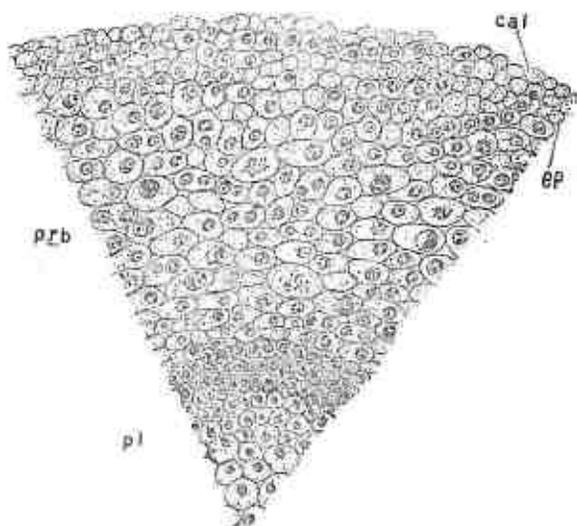


Рис. 5. Меристема в кончике корешка проростка: *p1* — центральный цилиндр (апекс), *p2b* — периферия (периферия), *ca1* — корневая чешуя *ep* — эпидермис. В клетках видны различные фазы деления

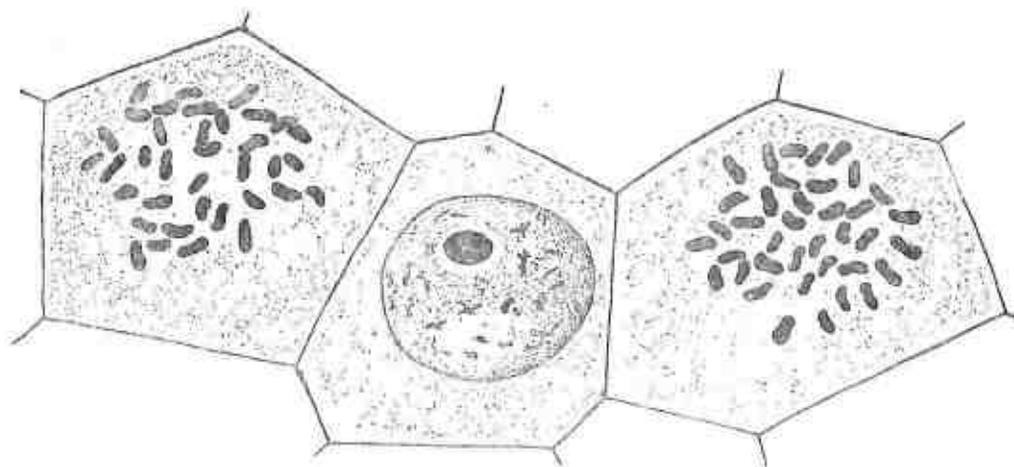


Рис. 6. Пластинки хромосом во время метафазы деления клеток в меристеме корешков проростка винограда (увелич. в 4000 раз)

Среди сортов *V. vinifera* известно пять тетраплоидных форм ($4n = 78$): Корнишон гигас, Токай гигас, Султанвина гигас, Мускат гигас и Мускат кенон-

гол [Branas (1932); Oйпе (1938)]. От этих сортов путём гибридизации были получены триплоидные формы ($3n=57$) [Stout (1936—1937); Scherz (1940)].

Хромосомы винограда первично расчленены на два плеча, а некоторые имеют и вторичное расчленение плечей (Араратян). В кариотипе *V. vinifera* на основе степени расчленения, различной длины плечей и общей длины хромосом можно отличить несколько типов хромосом: пара длинных, почти равноплечих хромосом (вдвое более длинных, чем остальные); пары крупных разноплечих; пара менее



а



б

Рис. 7. Хромосомы винограда:

а — пластинка (по Араратяну); б — типы хромосом

длинных, но равноплечих и притом с перетяжкой на одном плече; семь пар головчатых (т. е. разноплечих) мелких хромосом; восемь пар бисеквитообразных (т. е. равноплечих) мелких хромосом и пара головчатых хромосом со спутниками (рис. 7).

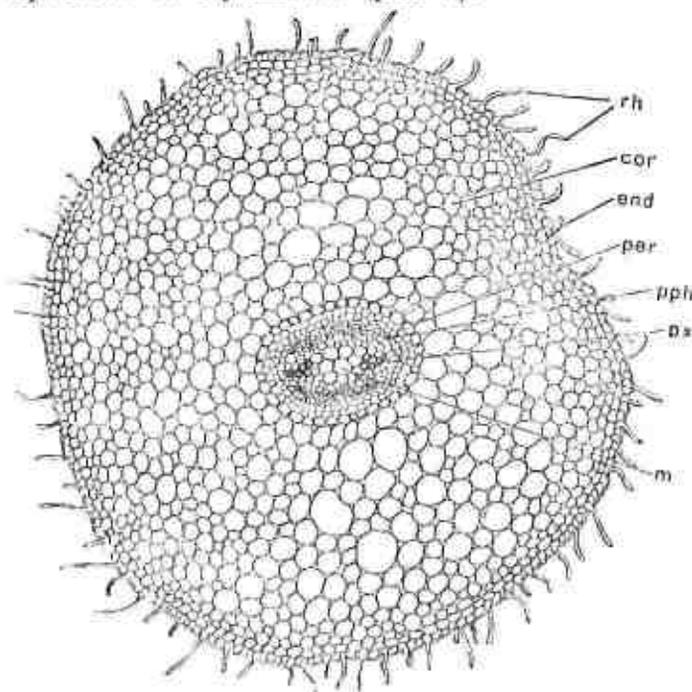


Рис. 8. Первичное строение лозы с двумя участками протоксилема *px* и двумя участками протофлоэмы *pph* (диархальный тип): *rh* — лентичная полость, *cor* — корка, *end* — эндодерма, *per* — перикарпий, *m* — сердцевина

ваются, продолжают делиться при помощи тангентальных перегородок; в них сохраняется густая плазма и почти не образуется вакуолей. Эти клетки образуют первичную меристематическую ткань прокамбиальных пучков. Об-

Умножившиеся в меристеме клетки плерома, перилемы и дерматогена в большинстве приостанавливают деление и начинают расти. В них появляются вакуоли с клеточным соком. Рост их идёт вдоль оси корешка; вытягивание клеток приводит к быстрому нарастанию корня в целом. Эту зону называют «зоной вытягивания клеток». Однако многие клетки растут и в ширину, например в сердцевине и отчасти в коре. Некоторые клетки в пределах плерома сохраняют меристематический характер. Они также несколько вытяги-

разование новых участков прокамбия в нарастающем корне происходит, следовательно, в зоне вытягивания корня.

С моментом образования прокамбия связывается преобразование первичных тканей: плерома — в центральный цилиндр, периблемы — в первичную кору, дерматогена — в эпидермис.

Центральный цилиндр и первичная кора начинают всё более и более резко дифференцироваться вследствие преобразования слоя периферических клеток

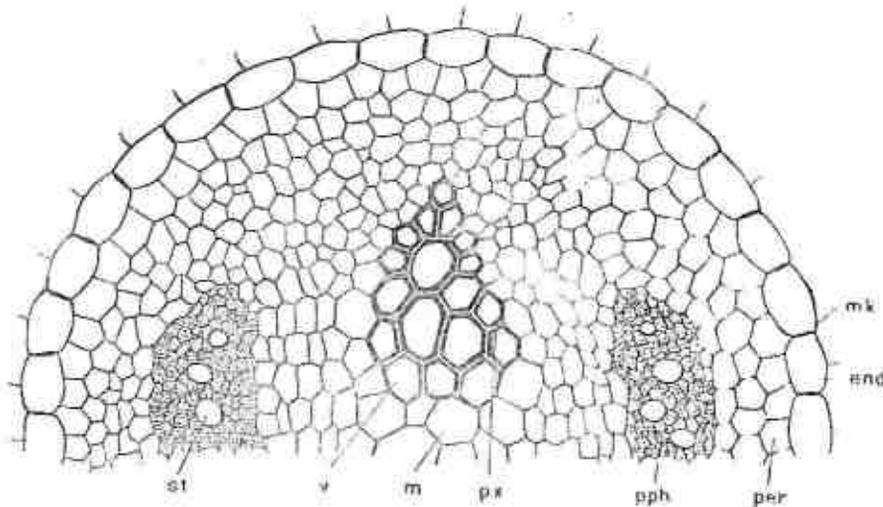


Рис. 9. Центральный цилиндр, окружённый эндодермой *end*:

mh — выходы Каспари на радиальных стенках клеток эндодермы, *per* — перицикл, *pph* — протоплерома, *px* — протоксилема, *m* — сердцевина, *st* — стеловидная трубка, *v* — сосуд

центрального цилиндра в перицикл и самого внутреннего слоя клеток коры — в эндодерму (рис. 8 и 9).

Перицикл подобно прокамбию сохраняет характер меристематической ткани; в дальнейшем он даёт начало боковым корням, и поэтому его называют также корневым слоем.

Выше по корню, т. е. на его более взрослых участках, находится зона корневых волосков, протяжение которой значительно превышает предыдущие зоны более молодой части корешка и достигает 1,0—1,5 см. Корневые волоски образуются в результате вытягивания клеток эпидермиса; следовательно, каждый волосок представляет собой одну сильно вытянутую клетку (рис. 10). Корневые волоски составляют важнейшую всасывающую систему корней. Благодаря огромному количеству волосков всасывающая поверхность у растения достигает весьма значительной величины, что обеспечивает ему высокую степень совершенства в поглощении из почвы воды с растворёнными в ней минеральными веществами. Обилие заложения корневых волосков зависит от степени увлажнения почвы: в сухой почве их закладывается много, во влажной же их бывает меньше.

Корневые волоски недолговечны. По мере роста корня в волоски вытягиваются всё новые и новые клетки эпидермиса, и расстояние от кончика корня

до начала зоны корневых волосков всё время сетаётся, примерно, одинаковым в течение всей жизни корня. Старые же корневые волоски всё время отмирают; они сбрасываются вместе с эпидермисом вследствие опробковения слоя на-

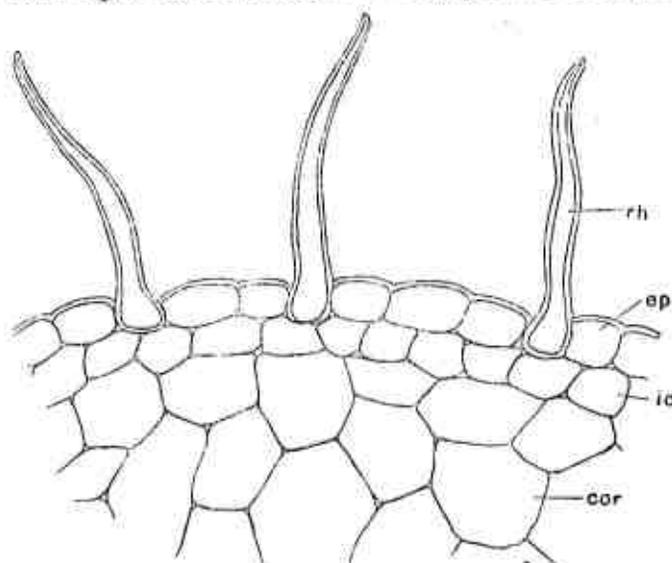


Рис. 10. Корневые волоски *rh*:
ep — эпидермис, *ic* — интеркутис, *cor* — первичная кора

ружных клеток коры, лежащих под эпидермисом и называемых интеркутисом, или гиподермой, или экзодермой.

Эти опробковевшие клетки интеркутиса находятся выше зоны корневых волосков и начинают играть защитную роль вместо сброшенного эпидермиса (см. рис. 25).

Интеркутис у сортов *V. vinifera* однослойный, но у филлоксероустойчивых сортов американских видов винограда интеркутис двухслойный, что рассматривается как один из признаков филлоксероустойчивости.

В зоне корневых волосков происходит важный процесс образования из прокамбия первичной проводящей системы. Это обеспечивает быстрое проведение по телу растения восанной корневыми волосками воды и питательных веществ.

Выше зоны корневых волосков во внутренних тканях развивается вторичная проводящая система, а снаружи боковые корни.

Заложение и развитие боковых корней. Боковые корни появляются в самом начале прорастания семени, когда основной корешок зародыша пробьется из кожуры семени и достигнет, примерно, 1—1,5 см. Первые боковые корни закладываются непосредственно под корневой шейкой. Они сначала отходят под более или менее прямым углом от основного корня; затем их кончик изгибается, и боковые корни растут вглубь почти параллельно основному корню. Следующие боковые корни закладываются ниже первых почти на всём протяжении нарастающего корня, но не ниже верхней границы зоны корневых волосков.

Боковые корни возникают из участков перицикла (корииродного слоя), расположенных против пучков протоксилемы. Клетки перицикла в указанных участках начинают усиленно делиться сначала тангентальными перегородками, а затем, по мере накопления рядов клеток, и радиальными перегородками в новообразованных клетках. В результате деления возникает бугорок меристематической ткани. На его вершине виден колпачок, происшедший из эндодермы, прилегавшей к корнеродному слою. В бугорке рано дифференцируется корневой чехлик, расположенный непосредственно под кол-

пачком (рис. 11). Вскоре в продолжающемся нарастать зачатке бокового корня дифференцируются основные ткани: плером, периблема и дерматоген. Затем возникает прокамбий, и из него формируется первичная проводящая система. Образовавшиеся в боковом корне сосуды протоксилемы соединяются с сосудами основного корня при помощи коротких клеток с порами — трахеид, возникших из клеток перикамбия, прилегавших к пучку протоксилемы основного корня. Таким образом устанавливается связь водопроводящей системы бокового и основного корней (рис. 12).

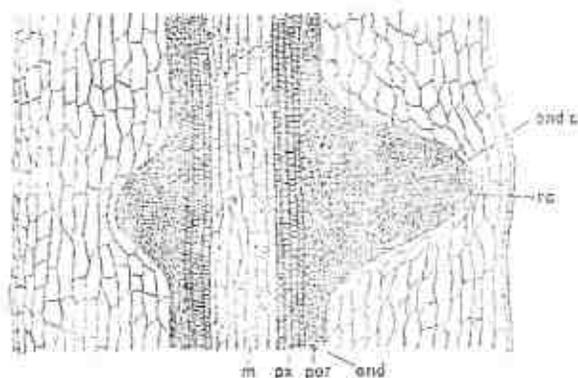


Рис. 11. Заложение бокового корня:

per — перикамбий, end — эндодерма, rc — пучок протоксилемы, против которого возник из перикамбия зачаток бокового корня, endc — перикамбий, происходящий из эндодермы, sc — сортовой пазухи, m — сердцевина

Заостренная верхушка бокового корня прорывает ткань коры и затем выходит наружу. Дальнейшее нарастание корня обусловлено деятельностью верхушечной меристемы и последующими преобразованиями происшедших из неё клеток. Боковой корень отличается от основного, главным образом, отсутствием сердцевинки, на месте которой расположены многочисленные сосуды протоксилемы.

Гипокотиль и эпикотиль.

В подсемядольном колене — гипокотиле зрелого зародыша — на всём его протяжении сформирована прокамбиальная система, которая переходит в корешок и доходит почти до его окончания (см. рис. 2). Из гипокотыля прокамбиальная система поднимается в семядоли и даёт отростки в эпикотиль. Прокамбиальная система в гипокотиле располагается по периферии центрального цилиндра и окружена мало дифференцированным перикамбием.

К центру от прокамбия находится сердцевина из однородных клеток. За перикамбием лежат первичная кора, одетая снаружи энтодермисом.

Внутренний слой коры (эндодерма) непосредственно прилегает к перикамбию. Таким образом к моменту прорастания в гипокотиле имеется уже пер-

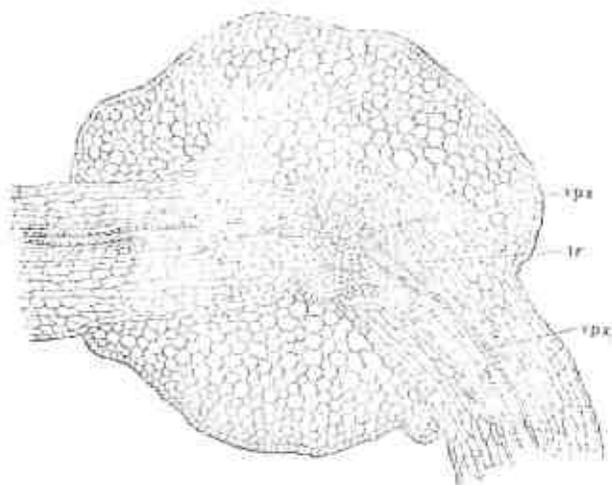


Рис. 12. Соединение проводящей системы боковых корней с проводящей системой основного корня:

vrx — сосуды протоксилемы основного корня, vrxs — сосуды протоксилемы бокового корня, tr — трахеиды, соединяющие обе системы

вичная дифференциация на основные ткани, как и в прилегающих к гипокотилу зонах корешка.

Но в то время как в корешке имеются специальные меристематические ткани (комплекс инициальных клеток, верхушечная меристема), клетки которых всё время делятся и тем самым идёт быстрое увеличение их количества, в гипокотиле нет специальных меристем. Деление клеток происходит во всех тканях молодого гипокотиля. В гипокотиле, кроме того, при формировании проростка значительно увеличиваются размеры клеток, они растут, и это определяет рост гипокотиля в длину и толщину. В начальной фазе жизни гипокотиля проростка наиболее существенный процесс — формирование первичной проводящей системы из прокамбия.

В отличие от гипокотиля надсемядольная часть стебля — эпикотиль — к началу прорастания семени характеризуется почти полным отсутствием дифференциации тканей. Эпикотиль в это время представляет собой коническое тельце из однородных клеток основной ткани (см. рис. 2, б, ес). Даже эпидермис на эпикотиле мало отличим от нижележащих клеток. Только после прорастания семени можно заметить на эпикотиле заложение первых бугорков листьев.

Ткани эпикотиля дифференцируются по мере развития проростка. Проявляется деятельность инициальных клеток, мало отличимых от клеток основной ткани, начинается активная деятельность верхушечной меристемы, клетки вытягиваются, и эпикотиль трогается в рост. Заложение листовых бугорков активизирует развитие прокамбия и затем первичной проводящей системы. Первые (нижние) листовые бугорки растут, дифференцируются на прилистники, черешок и пластинку. Появление первого сформированного листа знаменует собой конец фазы проростка.

Семядольные листья. Срез через пластинку полностью развившегося и позеленевшего семядольного листа проростка показывает, что мякоть листа — мезофилл — образована еще мало дифференцированными округлыми клетками с хлорофилловыми зёрнами (рис. 13). Палисадный слой мезофилла

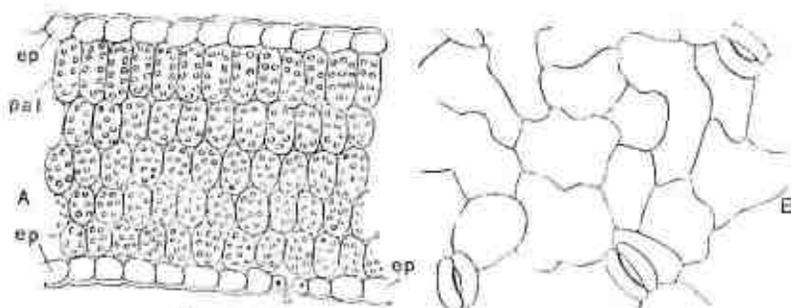


Рис. 13. Строение семядольного листа:
А — разрез через пластинку, В — нижний эпидермис: ep — эпидермис, s — устьице, pal — палисадная ткань.

образован одним рядом клеток, еще мало вытянувшихся в длину (отношение продольного диаметра к поперечному 1,5 : 1,0, в то время как в настоящих листьях это отношение не меньше 2 : 1). Губчатая ткань еще не выражена и представлена почти изодиаметрическими клетками. Эпидермис и ниж-

ний и верхний тиличен. Устьица встречаются лишь на нижней стороне пластинки. Семядольные листья совершенно голые. Проводящая система в листе развивается из прокамбия, образовавшегося ещё в зародыше.

Формирование проводящей системы в проростке. Унаследованная проростком от зародыша единая прокамбиальная система семядолей, гипокотиля и корешка начинает на первых же этапах жизни проростка преобразовываться в первичную проводящую систему.

Клетки прокамбия в зоне корневых волосков значительно вытягиваются в длину, протоплазма в них принимает постенное положение, и появляются вакуоли с клеточным соком.

В ряде участков прокамбия начинается процесс рассасывания поперечных стенок у стоящих одна над другой клеток. В результате в данных участках прокамбия формируются трубки. Протоплазма откладывает на стенках трубок утолщения в виде спирали, которые быстро деревенеют, как и самые стенки трубок. Первое время в трубке сохраняются остатки плазмы и ядра бывших клеток, но затем они отмирают. Эти трубки со спиральными утолщениями и являются первыми сосудами, по которым передвигается вода с растворёнными в ней веществами, всосанная корневыми волосками из почвы.

В других участках прокамбия, чередующихся с первыми, преобразование идёт иным способом. Поперечные стенки стоящих друг над другом клеток не разрушаются нацело, в них рассасываются лишь отдельные участки наподобие отверстий в сите. Через эти отверстия протоплазма смежных клеток соединяется анастомозами. Продольные стенки клеток не утолщаются и не деревенеют в течение всей жизни растения. Ткань остаётся живой, так как в ней сохраняются и плазма, и ядра. По трубкам с ситовидными перегородками (ситовидным трубкам) передвигаются органические вещества, выработанные растением.

Образовавшиеся из прокамбия сосуды объединяются под названием сосудов первичной древесины (сосуды протоксилемы); ситовидные трубки с окружающими их мало изменёнными клетками прокамбия образуют первичный луб (протофлоэма). В целом протоксилема и протофлоэма образуют первичную проводящую систему. Участки протоксилемы и протофлоэмы располагаются по периферии центрального цилиндра и чередуются друг с другом.

В главном корне винограда, т. е. в корне, продолжающем развитие корешка зародыша, чаще всего встречается по две группы протоксилемы и протофлоэмы (см. рис. 8 и 25). Следовательно, для винограда характерен диархный тип главного корня. Реже в главном корне встречается по четыре группы протоксилемы и протофлоэмы — тетрархный тип (см. рис. 44), который, повидимому, более характерен для боковых корней. Для адвентивных же корней характерны тетрархный и гекзархный типы (по 4—6 групп).

Сердцевина расположена к центру от кольца, образованного чередующимися участками протоксилемы и протофлоэмы. Сердцевина в корне винограда занимает небольшую площадь, а кора представлена очень широким кольцом. В стебле же (даже в гипокотиле) кора образует значительно более узкое кольцо, но сердцевина занимает большую площадь (ср. рис. 8 с рис. 14 и рис. 32).

Протоксилемные пучки в сечении вытянуты по радиусам, а флоэмные пучки имеют тангентальную протяжённость (рис. 8 и 9). В протоксилеме корня наиболее крупные сосуды (с наибольшим просветом) находятся ближе к сердцевине, а мелкие — ближе к периферии. Первичные

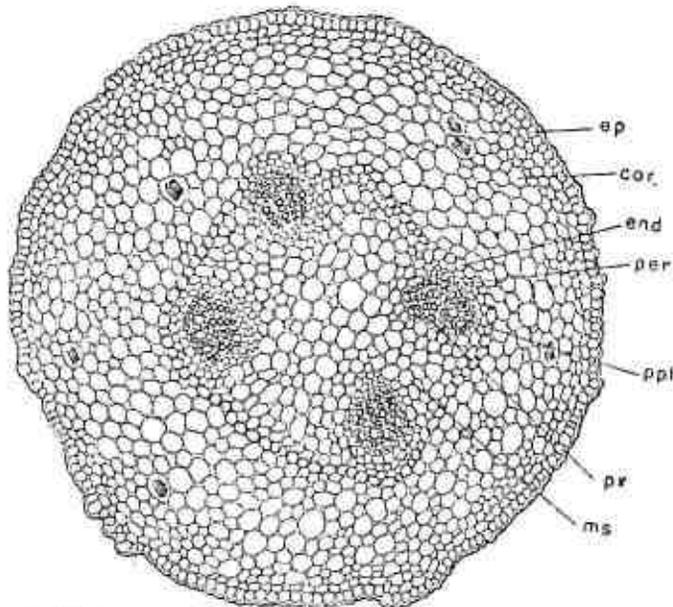


Рис. 14. Первичное строение гипокотили проростка с четырьмя проводящими пучками (тетраархный тип): ep — эпидермис, cor. — первичная кора, end — эндодерма, per. — перicycle, pph — протофлоэма, px — протоксилема, ms — сердцевинный луч.

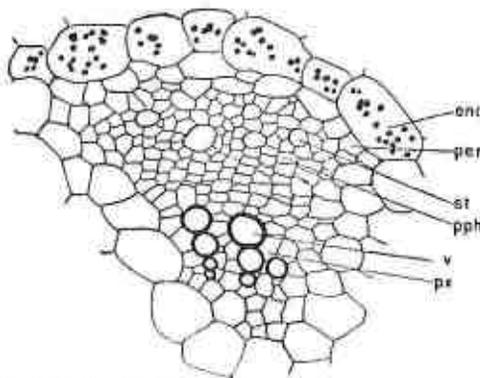


Рис. 15. Проводящий пучок первичного строения в гипокотиле: end — эндодерма, per. — перicycle, st — ситуационная трубка, pph — протофлоэма, v — сосуд, px — протоксилема.

сосуды и ситовидные трубки продолжают формироваться некоторое время и после образования протоксилемы и протофлоэмы. Эти добавления к первичной проводящей системе называются метаксилемой и метафлоэмой. У винограда они незначительно отличаются от первых; например в сосудах метаксилемы обороты спирали утолщений на стенке только немного более сближены, чем в сосудах протоксилемы.

Ко времени формирования первичной проводящей системы корня эпидерма принимает характерное строение. На радиальных стенках её становятся заметны так называемые «пятна Каспари», связанные с кутинизацией части радиальных стенок. У винограда они выражены менее отчетливо, чем у многих других видов растений.

Несколько позднее начинается пробковость стенок клеток эпидермы. Опробковению подвергаются все стенки клеток, за исключением наружных, прилегающих к стенкам клеток

Опробковению подвергаются все стенки клеток, за исключением наружных, прилегающих к стенкам клеток

Опробковению подвергаются все стенки клеток, за исключением наружных, прилегающих к стенкам клеток

Опробковению подвергаются все стенки клеток, за исключением наружных, прилегающих к стенкам клеток

Опробковению подвергаются все стенки клеток, за исключением наружных, прилегающих к стенкам клеток

Эндодерма с опробковевшими клетками играет защитную роль для центрального цилиндра.

Одновременно с преобразованиями в корне прокамбия в первичную ксилему и флоэму такой же процесс идёт и в гипокотиле, и в семядольных листьях, но с весьма существенными топографическими отличиями. На срезе через гипокотиль развивающегося проростка (рис. 15, см. также рис. 8 и 9) видно, что участки протофлоэмы расположены непосредственно над участками протоксилемы, и каждый пучок в целом имеет радиальную протяжённость. Кроме того, участков протофлоэмы и протоксилемы в гипокотиле вдвое больше, чем в корне (по четыре вместо двух). Сосуды с наибольшими просветами расположены в гипокотиле на периферии.

Так как проводящая система в растении непрерывно связана на всём протяжении (проводящая система листа, стебля и корня представляет единое целое), то указанные отличия в проводящей системе гипокотиля и корня нужно искать в изменениях во время следования пучков по оси. Особенно важно установить, как эле-

менты проводящего пучка расположены в корневой шейке проростка винограда (рис. 16). Пучки в корневой шейке имеют такое же строение, как в гипокотиле, т. е. протофлоэма расположена над протоксилемой, но число участков протоксилемы и протофлоэмы уменьшилось вдвое и стало равно числу их в корне. На проростке винограда нет никаких внешних признаков, указывающих местонахождение корневой шейки, и её лучше всего можно опознать по анатомическому строению.

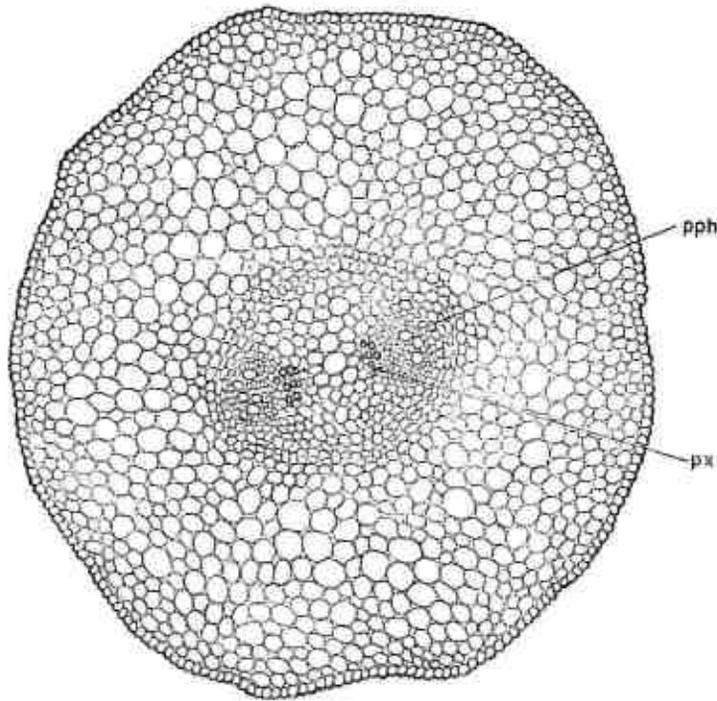


Рис. 16. Первичное строение в зоне корневой шейки проростка: *pph* — протофлоэма, *px* — протоксилема

Изменения в расположении и количестве участков первичной проводящей системы в теле проростка изображены на рис. 17.

В эпикотиле в течение фазы проростка происходят весьма важные изменения. Прежде всего среди основной ткани нижней части эпикотиля появляется прокамбий, что определяет начало дифференциации основной ткани на центральный цилиндр и кору. В этой части растения полоски прокамбия тянутся в направлении к пучкам первичной проводящей системы, идущим от черешка семядолей в гипокотиль. Через некоторое время начинается преобра-

зование прокамбия в первичную ксилему и флоэму в той его части, которая прилегает к пучкам гипокотила; таким образом устанавливается связь общей проводящей системы проростка с этим новым её членом. Деятельность верхушечной меристемы эпикотила (верхушечной меристемы стебля) умножает клетки в эпикотиле, которые дальше проходят соответствующую диффе-

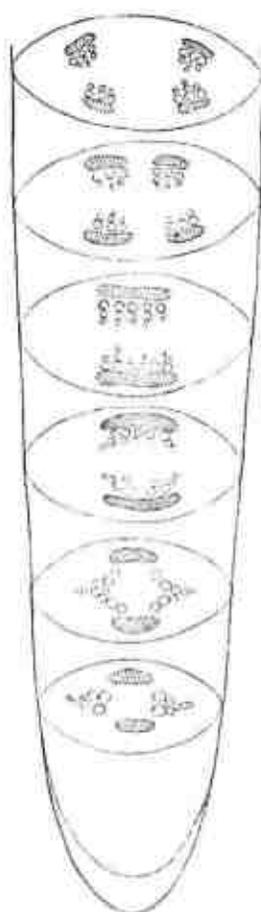


Рис. 17. Схема первичного строения в гипокотиле

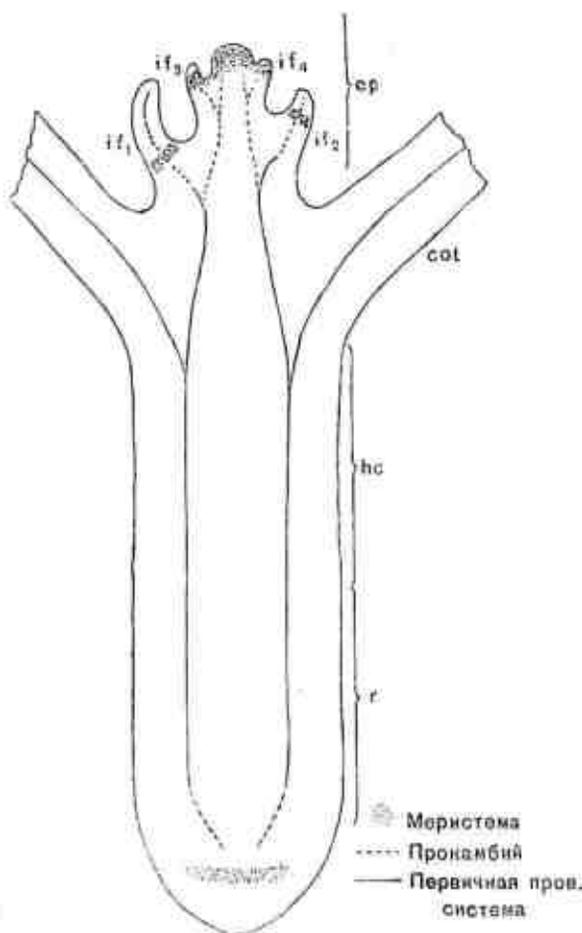


Рис. 18. Схема, показывающая единство проводящей системы в теле проростка:

ep — эпикотиль, $if_1 - if_4$ — бугорки первых четырёх листьев, cot — семённые листья, hc — гипокотиль, r — корень

ренциацию. Часть из них преобразуется в прокамбий, а из него возникает проводящая система. Таким образом, и в корне, и в стебле идёт непрерывное нарастание новых участков проводящей системы.

Закладывающиеся на поверхности эпикотила бугорки листьев растут вследствие деятельности меристематической ткани. Она сначала имеется на вершине бугорка, а затем, когда он более или менее вытянется, меристема

остаётся лишь в основании бугорка. Эта меристема называется интеркалярной, или вставочной. Интеркалярная меристема листа наподобие верхушечной меристемы корня и стебля производит всё новые и новые клетки, которые дальше также претерпевают соответствующую дифференциацию; часть из них также превращается в прокамбиальные пучки, из которых образуется первичная проводящая система листа. В участках коры эпикотилия под интеркалярной меристемой также закладывается прокамбий и затем проводящая система, которая связывает проводящие системы листа и стебля. В первых фазах формирования листа интеркалярная меристема отделяет тонкой полостью проводящую систему листа от описанного участка проводящей системы, тянущегося от основания бугорка до проводящей системы эпикотилия. Но когда все части листа (прилистники, черешок и пластинка) заложены и начинается, главным образом, разрастание клеток, интеркалярная меристема перестаёт функционировать, и проводящая система листа непосредственно соединяется с системой эпикотилия.

Таким образом, постепенно устанавливается единство проводящей системы, которое в дальнейшем обеспечивает все функции растения. Единство проводящей системы в теле проростка показано в схеме (рис. 18).

РАЗВИТИЕ СЕЯНЦА В ПЕРВЫЙ ГОД ЖИЗНИ

Фаза проростка у виноградного растения продолжается довольно долго. В обычных условиях культуры только на 22—27-й день после прорастания на растении появляется сформированный первый настоящий лист; с этого момента фазу проростка можно считать законченной. Начинается дальнейший рост, характеризующийся нарастанием стеблевой части (эпикотилия), появлением на нём новых листьев и нарастанием корневой части.

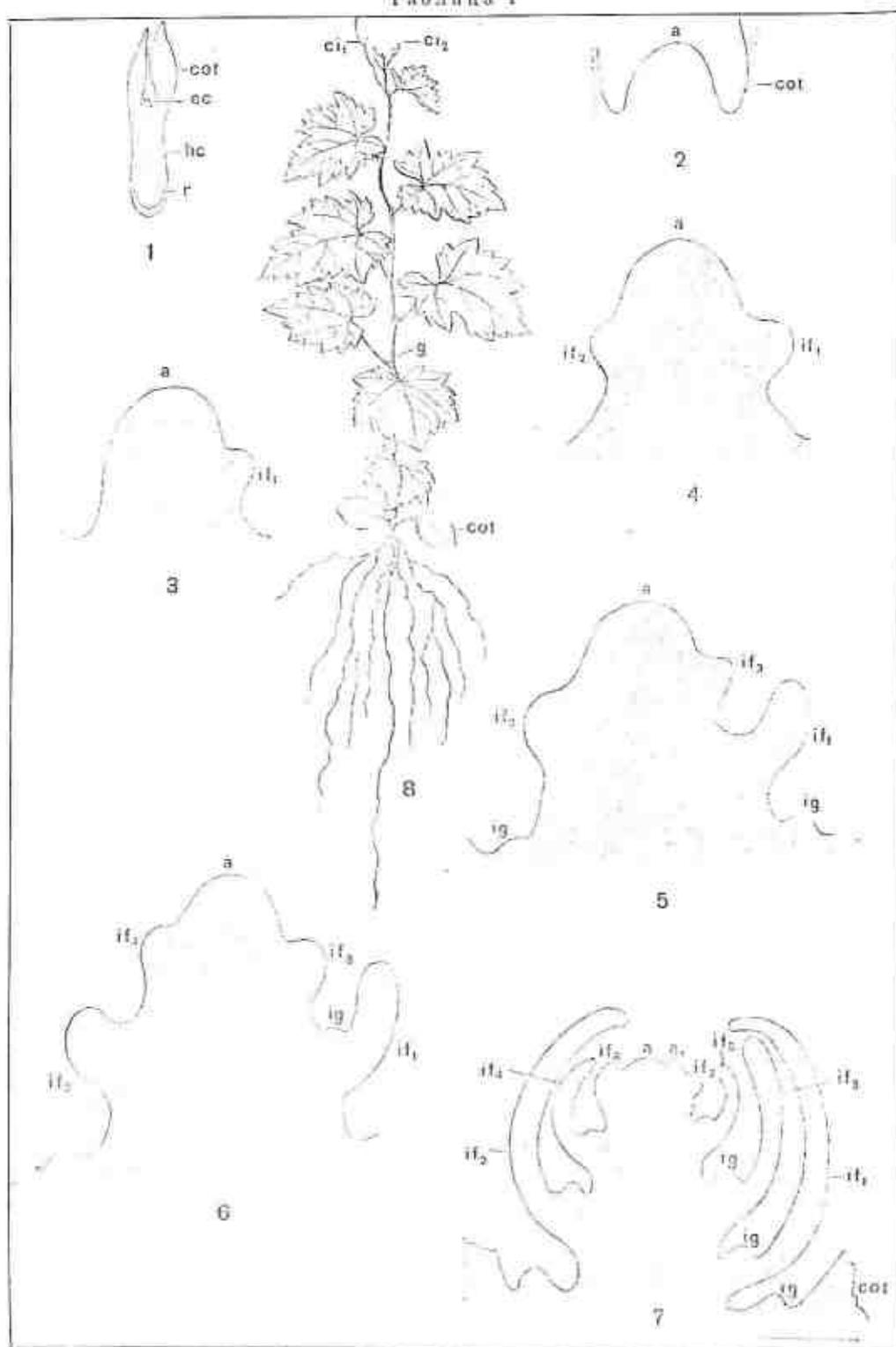
У сеянца винограда корневая система нарастает очень быстро. У боковых корней первого порядка появляются боковые корни второго порядка, на которых вскоре возникают боковые корни третьего порядка. Иногда образуются корни четвёртого и даже пятого порядка. В результате корневая система сеянца очень полно пронизывает почву, что обеспечивает высокую степень поглощения питательных веществ корнями. Основной корень сеянца за первое же лето может углубиться в почву на метр и даже более. До такой же, примерно, глубины доходят и боковые корни первого порядка.

Нарастание надземной части сеянца в первый год жизни идёт гораздо медленнее и слабее. Первый, второй, третий, четвёртый и последующие листья появляются с промежутком в 10—12 дней в среднем; за весь первый вегетационный период на сеянце обычно развивается не больше 15—18 листьев на главном побеге, несмотря на то, что верхушечная почка функционирует и даёт новые листья до самых морозов. Нарастание междоузлий и утолщение стебля в первый год жизни сеянца идёт слабее, чем в последующие годы. Обычно на сеянце в первый год жизни возникает лишь небольшое число пасынков.

Таким образом, сеянец винограда на первом году жизни резко отличается от более взрослого растения, которое растёт и ветвится очень буйно.

Развитие верхушечной почки сеянца и формирование стебля. Длительность времени от прорастания семени до появления первого настоящего листа за-

Таблица I



вспит от того, что стеблевая почечка — эпикотиль — у зародыша и у только что оформившегося проростка представляет собою лишь бугорок меристематической ткани с заложившимися бугорками первых листьев (табл. I, рис. 1—3). Многочисленные преобразования, в результате которых бугорок if_1 превращается в сформированный первый лист f_1 , проходят у сеянца винограда примерно в течение месяца. Эпикотиль первое время функционирует лишь как верхушечная стеблевая почка растения. В результате деления клеток верхней части эпикотилия (верхушечной меристемы) стебель нарастает в длину. Кроме того, меристематическая деятельность подэпидермальных участков клеток с боков эпикотилия вызывает образование бугорков — зачатков листьев if . Такое возникновение зачатков листьев лишней раз доказывает, что листья являются органами экзогенными (поверхностными), а боковые корни — эндогенными (внутриродными).

Сначала на конусе эпикотилия закладывается один листовой бугорок (табл. I, рис. 3, if_1), который быстро растёт за счёт непрерывного образования новых клеток меристемы. Через некоторое время на противоположной стороне конуса эпикотилия, несколько выше уровня первого бугорка, на расстоянии, примерно, двух пятых окружности¹ закладывается бугорок второго листа (табл. I, рис. 4, if_2). Дальше закладывается бугорок третьего листа (табл. I, рис. 5, if_3), также на расстоянии двух пятых окружности от второго бугорка. В таком акропетальном порядке идёт заложение остальных бугорков, т. е. самые молодые бугорки всегда располагаются ближе к вершине конуса нарастания. Таким образом, бугорки у виноградного сеянца закладываются по спирали согласно формуле листорасположения $2/5$.

В пазухах несколько выросших листовых бугорков закладываются новые бугорки (табл. I, рис. 5, ig) — зачатки пазушных почек, из которых развиваются новые боковые побеги, главным образом на следующий год. Первыми появляются бугорки почек в пазухах семядольных листьев (табл. I, рис. 5, ig), затем в пазухе уже вытянувшегося бугорка первого листа (табл. I, рис. 6, ig) и т. д.

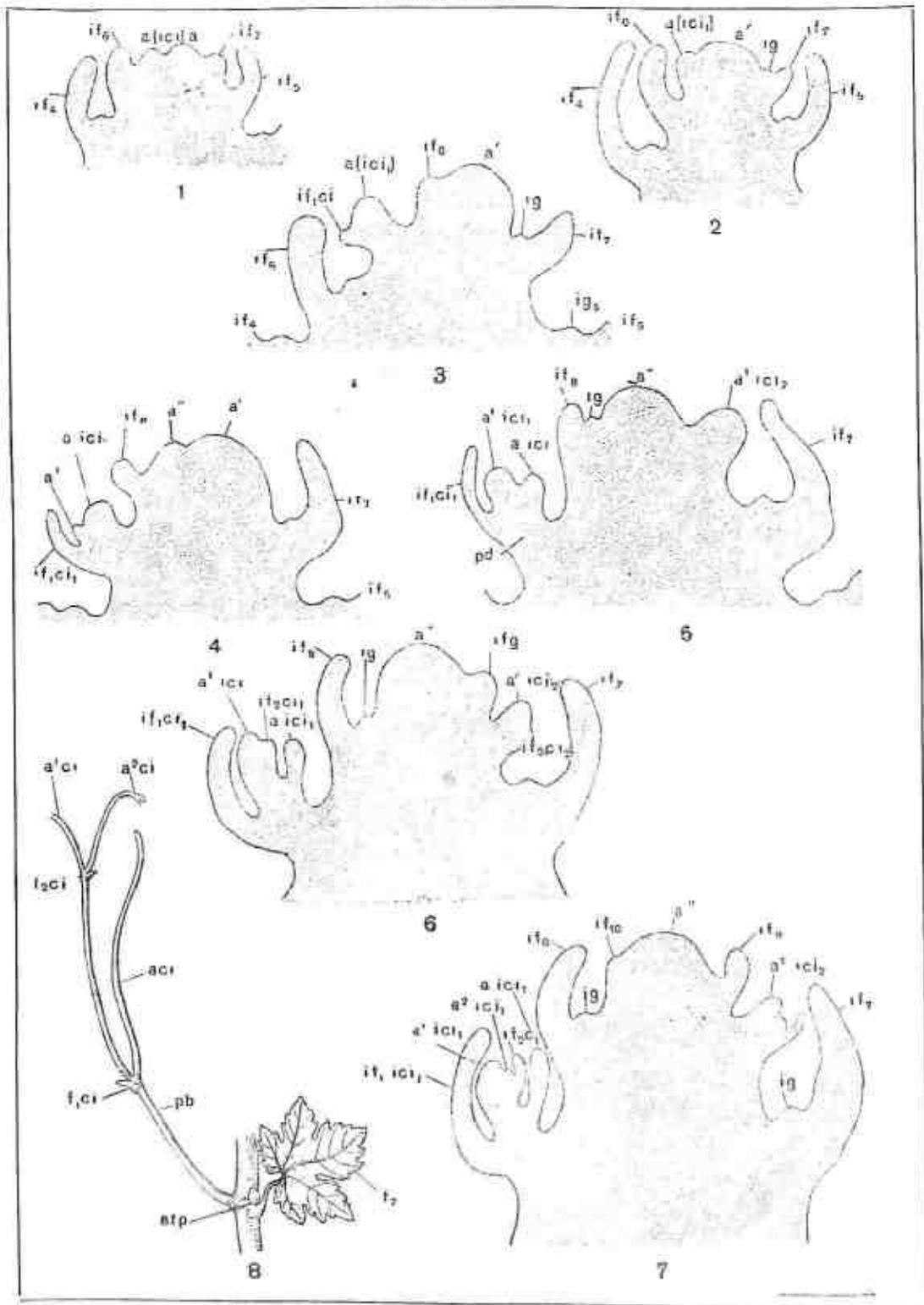
Вершина конуса нарастания эпикотилия во время заложения первых листьев и пазушных почек ведёт себя как вершина основного побега (т. е. стебля зародыша). Побег, сформированный ею, является моноподвальным. После заложения седьмого-десятого листового бугорка (на табл. I до седьмого бугорка листа — рис. 7, if_7) в процессе заложения бугорков и в поведении конуса нарастания происходят существенные изменения. Бугорок (табл. I, рис. 7, a_1), заложившийся в пазухе одного из листовых бугорков (на табл. if_7), нарастает гораздо активнее, чем ранее возникшие бугорки, и сокра-

¹ На таблице I заложение бугорков показано в двухрядном порядке, что характерно по для верхушечной почки сеянца первого года, а для верхушечных почек побегов следующих лет. Все рисунки по морфогенезу на табл. I—VI схематизированы.

Таблица I. Развитие верхушечной почки сеянца винограда. Период моноподвального роста

Рис. 1. Разрез зародыша: cof — семядоля, ec — эпикотиль, he — гипокотиль, r — корешок. Рис. 2—7. Последовательные этапы развития верхушечной почки сеянца и заложения в ней зачатков (бугорков) первых семи листьев сеянца и пазушных почек: a — конус нарастания стебля, выходящий в зародыше; if_1 — if_7 — бугорки листьев; ig — бугорки пазушных почек; a_1 — бугорок нового конуса нарастания побега. Рис. 8. Сеянец винограда с первыми листьями и первыми усиками ei_1, ei_2 ; g — пазушная почка

Таблица II



замещает вершину конуса основного побега, которая сдвигается в сторону [табл. II, рис. 1 и 2, a (ici)].

Зачаток почки a' сразу же трогается в рост и замещает сдвинутую в сторону вершину основного побега; меристематическая же ткань в пазухе листа f_2 производит новую дополнительную почку ig .

Различное поведение микроскопически малых бугорков на вершине побега имеет выдающееся значение в формировании виноградной лозы. Моноподиальный рост и моноподиальное ветвление, протекавшее до сих пор в онтогенезе сеянца, заменяются симподиальным ростом и ветвлением¹. Сдвинувшаяся в сторону вершина конуса нарастания в конечном счёте даёт усик. Следовательно, усик у виноградной лозы представляет собой орган стеблевого происхождения — «ветвь», происшедшую из основного конуса нарастания данного междоузлия.

Наверху нового конуса нарастания супротивно расположены зачаток листа if_2 и зачаток усика $a'(ici_1)$. Новая верхушка побега продолжает расти, и вскоре над зачатком усика появляется зачаток нового листа (табл. II, рис. 3, if_3). Через некоторое время между этим бугорком и вершиной побега a' появляется новый бугорок a'' пазушной почки зачатка листа (табл. II, рис. 4, if_3). Он начинает усиленно расти и сдвигает в сторону вершину побега (табл. II, рис. 5). В качестве вершины бугорок a' остаётся недолго и становится зачатком второго усика $a'ici_2$.

Таким образом первый и второй усики заложены на смежных узлах побега, но обращены в разные стороны. Против зачатка второго усика располагается бугорок листа if_3 . Верхушка побега a' растёт дальше и закладывает над зачатком второго усика бугорок следующего листа (табл. II, рис. 6, if_4). При дальнейшем развитии конуса нарастания a' следующий бугорок закладывается на противоположной стороне от листового бугорка f_3 . Этот бугорок также является листовым (табл. II, рис. 7, if_{10}). Следовательно, начавшееся симподиальное ветвление преобразовалось снова в моноподиальное. После того как верхушка a' дала два листовых бугорка, восстановившееся моноподиальное ветвление обрывается снова, так как верхушечная точка a' со следующего закладывающегося в пазухе листа if_{10} снова превратится в зачаток нового усика.

¹ Моноподиальное ветвление и дихотомия — основные типы ветвления у растений. При моноподиальном ветвлении материнская основная ось сохраняется всё время при процессе ветвления растения. Симподиальное ветвление — производный тип от обоих типов. Когда симподиальное ветвление или симподиальный рост происходят от моноподиального, то основная ось смещается в сторону и образует боковой побег (ветвь, соцветие, цветок, у винограда — усик), а ближайшая к вершине боковая пазушная почка преобразуется в верхушечную почку и даёт побег, замещающий основную ось.

Таблица II. Развитие верхушечной почки сеянца винограда (продолжение таблицы I). Период симподиального роста

Рис. 1—7. Последовательные этапы заложения и развития зачатков первых двух усиков на сеянце винограда: a' , a'' — конусы нарастания побега, возникшие из бугорков пазушных побегов; ig — основные пазушные бугорки (зачатки почек); if_2 — if_{10} — бугорки листьев (от четвёртого до десятого); $a'(ici_1)$ — зачаток первого усика (затем его первой боковой ветви); $a'ici_2$ — зачаток второй ветви усика, возникший на бугорке a' ; $a'ici_3$ — зачаток третьей ветви усика; $a'ici_4$ — зачаток второго усика, возникшего из конуса нарастания a' ; if_{11} — зачаток первой чешуйки первого усика; if_{12} — зачаток второй чешуйки первого усика; if_{13} — зачаток первой чешуйки второго усика; if_{14} — зачаток второй чешуйки второго усика. Рис. 8. Усики с супротивно расположенным листом f_2 ; ici_1 , $a'ici_2$, $a'ici_3$ — три ветви усика; f_2 , if_{11} , if_{12} — первая и вторая чешуйки усика; rb — пенка усика; str — прилистник

При развитии побега ритмически чередуются участки моноподального и симподального роста. Это — специфическая форма роста побега, которую можно назвать комбинированным моноподально-симподальным ростом, свойственна всем представителям рода *Vitis*, кроме *V. Labrusca*. Такой ха-

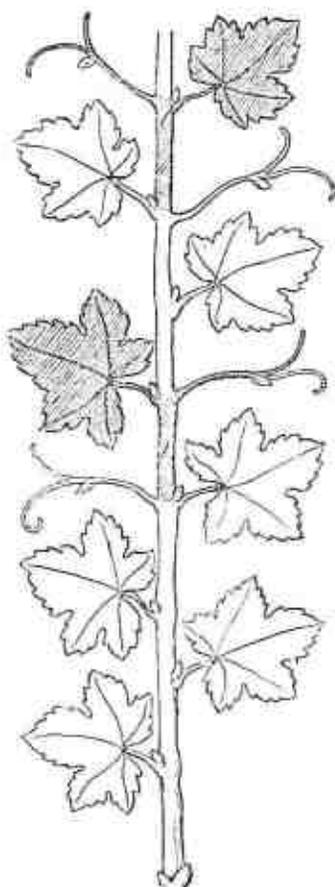


Рис. 19. Схема комбинированного моноподально-симподального роста у винограда (по Эйхлеру)

актер роста в редких случаях наблюдается при формировании соцветий у некоторых растений и называется гетеротактическим ростом. Комбинированный рост побега виноградной лозы иллюстрируется схемой Эйхлера (рис. 19).

Когда на вершине конуса нарастания закладываются, примерно, бугорки 10—12-го листьев из нижнего листового бугорка образуется сформированный листик, который и является первым настоящим листом. Через 10—15 дней на сеянце появляется второй лист, а на вершине конуса нарастания за это время успевает заложиться еще несколько бугорков листьев, — и усиков.

Верхушечная почка сеянца винограда продолжает свою работу до осени; зимой она отмирает, и на следующий год новые побеги развиваются из зимующих пазушных почек.

Развитие листа. Листовой бугорок, экзогенно заложившийся на конусе нарастания побега, первое время растёт, вытягиваясь преимущественно в длину и несколько расширяясь у основания. Вначале бугорок растёт вершинной (апикально), но затем основную роль начинает играть интеркалярный рост, обусловленный наличием в основании вытянувшегося бугорка полоски интеркалярной (вставочной) меристемы. Такой вытянувшийся бугорок можно уже назвать примордиальным (первичным) листом, или примордием. В примордиальном листе вскоре начинается дифференциация частей. Прежде всего по бокам примордия обозначаются две большие примордия

выпуклины — зачатки прилистников, которые начинают быстро расти и принимать при этом пластинчатую форму. Прилистники (рис. 20) разрастаются и прикрывают срединную часть примордия. Это указывает на защитную функцию прилистников по отношению к другим важным частям формирующегося листа. Скрытая между прилистниками срединная часть примордия также нарастает, хотя вначале и медленнее, чем прилистники. Её части также постепенно дифференцируются. Прежде всего закладываются пять бугорков: средний вверху, а остальные четыре по бокам; верхние бугорки растут значительно быстрее нижних. Развиваясь дальше, бугорки определяют основные зубцы пластинки листа и доли листа. Между этими бугорками по краю пластинки позднее заложатся более мелкие бугорки, которые сформируют зубчики на листе.

Вначале правая и левая половинки пластинки листа сближены. Ко времени заложения краевых бугорков развивающийся лист бывает сидячим; затем начинается усиленный рост тканей, и лист дифференцируется на пластинку и черешок. Черешок начинает выдвигать пластинку из-под прикрытия прилист-

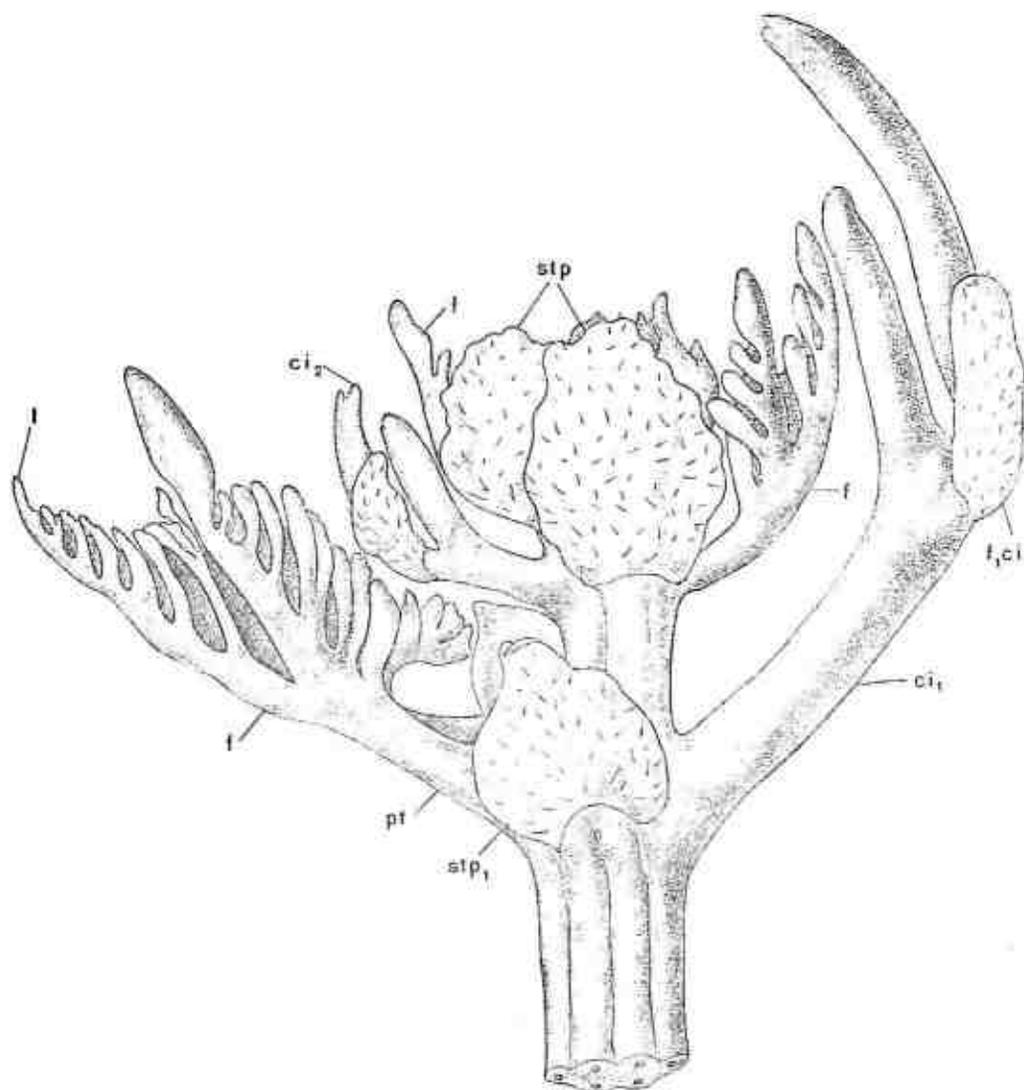


Рис. 20. Вершина побега сеянца с недоразвитыми листьями *f* и двумя первыми усиками. Верхушечная почка скрыта под покровом прилистников:
stp, *stp* — прилистники, *pt* — черешок листа, *f* — доля листа, *ci* и *ci* — первый и второй усик,
f,ci — первая чешуйка на усике

ников, а пластинка листа разрастается в стороны и принимает плоскую форму. Вначале пластинка листа бывает сложена желобчато-складчато и охватывает верхушечную почку. Одно направление складок определяется двумя главными боковыми жилками, которые прикладываются к центральной жилке. Другое направление складок зависит от боковых жилок, отходящих от глав-

ных. Боковые жилки также сближены друг с другом, а между ними лежат складки пластинки. По выходе из-под прикрытия прилистников молодой лист расправляется и принимает характерную форму. Дальше лист разрастается до нормальных размеров. Однако у сеянцев в первый год выявляется ещё мало характерных для того или иного сорта черт; лист сеянца в первое время «обезличен» и характерен для вида, но не для сорта. Дифференциацию частей листа и его рост сравнительно легко наблюдать на вершине побега.

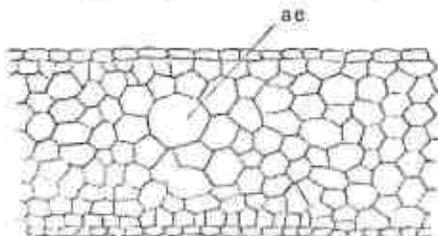


Рис. 21. Строение прилистника:
ас — воздуховодная полость (аэрохима)

всего даже на самом молодом бугорке листа и на примордии имеется покрывающий их эпидермис, который является прямым продолжением эпидермиса конуса нарастания стебля. Дальнейшая дифференциация внутренних тканей будет происходить уже после того, как лист расчленился на составляющие его части: прилистники, пластинку и черешок.

Прилистники до конца существования в своей внутренней структуре меньше дифференцированы, чем другие части листа. С нижней и верхней стороны прилистник одет тонким слоем

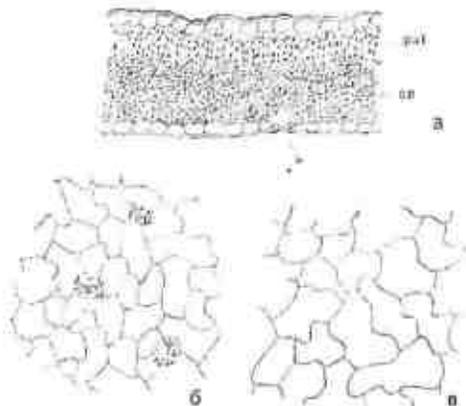


Рис. 22. Строение пластинки первого листа сеянца:

а — разрез через пластинку, раф — радиальная паренхима, пр — губчатая паренхима, ст — устьице; б — нижний эпидермис; в — верхний эпидермис

клеток эпидермиса (рис. 21). Устьице не бывает ни на той, ни на другой стороне пластинки прилистника. Мякоть сложена из более или менее однородных клеток, плотно прилегающих друг к другу. Проводящей системы внутри прилистника нет. В клетках мякоти встречается ограниченное количество хлорофилловых зёрен, отчего прилистники бывают бледнозелёными.

Прилистники у винограда существуют недолго. Выполнив свою защитную функцию, они опадают, оставляя след в виде валиков полулунной формы. Пластинка листа сильно дифференцируется во внешней форме и во внутреннем строении. Эпидермис обеих сторон пластинки резко обособлен от клеток мякоти мезофилла. У молодого листа, находящегося ещё в сложном состоянии, в результате деления и последующих преобразований клеток нижнего эпидермиса возникают устьица с замыкающими их клетками (рис. 22). На верхнем эпидермисе виноградного листа устьица, как правило, не развиваются. На поверхности эпидермиса возникают волоски (опушение), происходящие также из клеток эпидермиса. В мезофилле намечаются резкие отличия между верхним и нижележащими слоями клеток. Клетки верхнего слоя вытягиваются в направлении перпендикулярном к верхнему эпидер-

мису, что приводит к образованию так называемой палисадной паренхимы. Клетки палисадной паренхимы плотно прилегают друг к другу и особенно богаты хлоропластами. Клетки четырёх-семи нижележащих слоёв вытягиваются в нескольких местах и приобретают неправильную форму, что приводит к образованию между ними больших воздухоносных полостей — межклетников. Эта ткань листа называется губчатой. В первом настоящем листе сеянца губчатая ткань ещё не окончательно оформлена: клетки её мало вытянуты и довольно плотно примыкают одна к другой. По этому признаку лист сеянца близок ещё к семязольному листу (см. также рис. 13).

На ранних фазах развития листа под верхним слоем клеток мезофилла (будущим слоем палисадной паренхимы) закладываются прокамбиальные пучки, которые тянутся сначала в направлениях будущих главных жилок. По мере нарастания пластинки листа возникают всё новые и новые ветвящиеся пучки, и в результате последующих преобразований прокамбиальных клеток в пластинке и черешке листа формируется проводящая система жилок, или нервов. Она состоит из сосудов протоксилемы и элементов протофлоэмы. Мелкие разветвления проводящей системы (окончания жилок) образованы клетками трахеид, происшедших также из прокамбиальных клеток. В центральных жилках происходят дальнейшие преобразования, усложняющие проводящую систему и определяющие её вторичное строение.

Структура черешка листа развивается по стеблевому типу.

Развитие усика. Из сдвинутого в сторону растущим пазушным бугорком прежнего конуса нарастания формируется зачаток усика (табл. II, рис. 2, *a* (*ici*)). В первую очередь на нём закладывается бугорок, смотрящий от оси основного побега (табл. II, рис. 3, *if*₁ *ci*). Дальнейшее показывает, что этот бугорок является зачатком листа. Бугорок вытягивается, и в его пазухе закладывается новый бугорок (табл. II, рис. 4, *a'*). Он развивается так же, как пазушный бугорок *a'* на конусе нарастания основного побега. Этот бугорок также начинает разрастаться и замещает верхушечную точку усика (табл. II, рис. 5, *a'*, *ici*₁). На этом формирование зачатка усика часто и ограничивается. Дальше начинается рост обоих бугорков, которые формируют две веточки усика. При этом ветвь из бугорка *a'* *ici*₁, заложившегося в пазухе листового бугорка, и затем заместившего верхушечную точку усика, всегда развивается сильнее и загибается книзу, а ветвь из бугорка *a* *ici* направляется кверху. Из листового зачатка развивается чешуйка, в пазухе которой и находится морфологически нижняя, более длинная ветвь усика. Иногда чешуйка усика развивается в настоящий лист. Базальная часть зачатка усика (табл. II, рис. 5, *pl*) развивается в его ножку. Такие усики с двумя веточками называются бифуркальными. Чаще встречаются трифуркальные усики с тремя веточками, а реже — с четырьмя и более веточками. Неветвящиеся усики известны лишь у подрода *Muscadinia*. Трифуркальные усики развиваются по тем же принципам, что и бифуркальные (см. табл. II и рис. 23).

Изучение морфологических закономерностей заложения и дальнейшего развития усика показывает, что он развивается симподиально, и в отличие от стебля у него совершенно отсутствуют какие-либо вставки моноподиального

роста. Поэтому сформированный усик имеет более длинные пазушные веточки (при моноподальном ветвлении картина была бы другая).

Усик винограда как орган стеблевого происхождения, естественно, имеет все характерные черты стеблевой структуры.

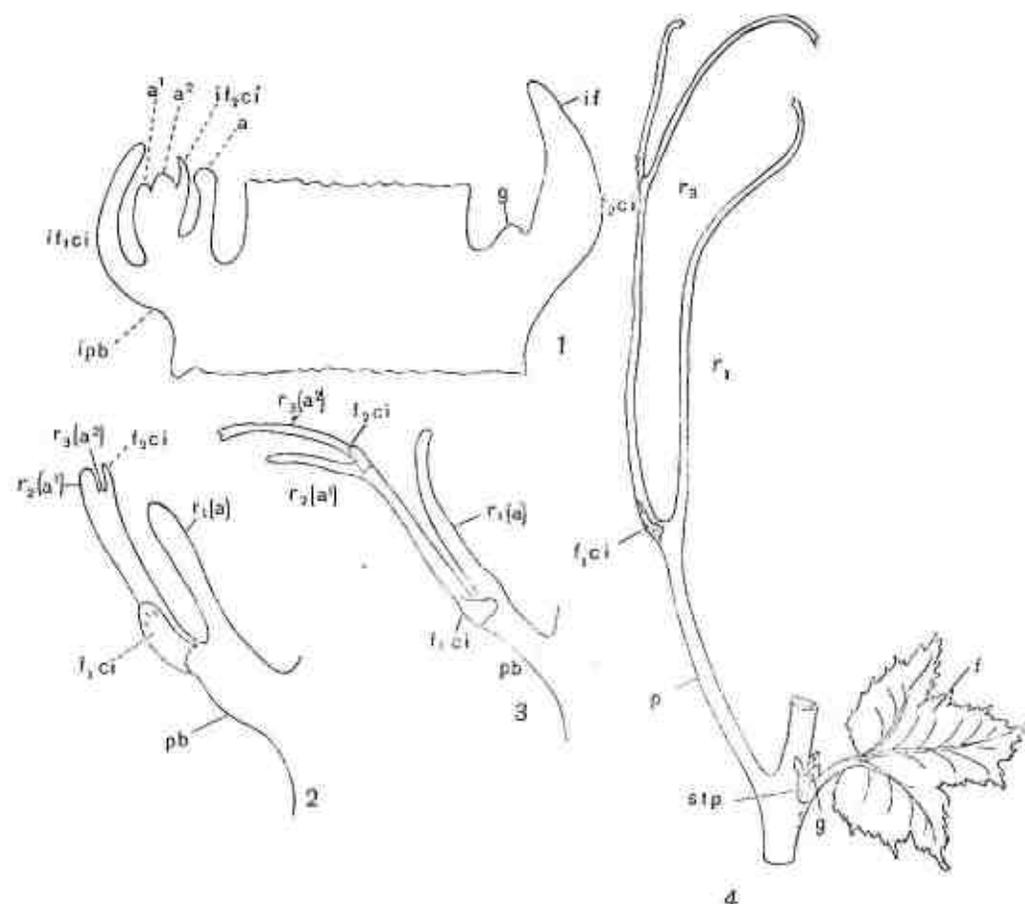


Рис. 23. Динамика развития усика из зачатка его в верхушечной почке семени;

1 — участок верхушечной почки с закладывающимся усиком (слева) и листом (справа); a, a', a'' — последовательно закладывающиеся друг друга верхушечные почки усика, формирующие его симподальные ветви; if, ci — зачатки листовых чешуек на усике; pb — зачаток почки усика; if — зачаток листа, формирующего усик; 2 — растущий усик (в бифуркационной фазе); a — растущий усик (в трифуркационной фазе); 3 — участок побега семени с развивающимся усиком; $r_1(a), r_2(a'), r_3(a'')$ — первый, второй и третий ветви усика, развивающиеся на соответствующих верхушках побегов a, a' и a'' ; t_1, ci и t_2, ci — первая и вторая чешушки на усике; pb, p — почка усика; l — лист на побеге; stp, g — прививки; p — почка в пазухе листа; r_1 и r_2 — ветви усика

Расчленение тела семени на первом году жизни ограничивается развитием корневой системы, стебля, усиков и листьев. Дальнейшее расчленение, связанное с появлением соцветий и плодоношением, происходит на четвертом-пятом году жизни растения.

Формирование вторичной проводящей системы в теле семени. Проросток винограда со сформированной в его органах первичной проводящей системой

имеет сравнительно простое внутреннее строение, называемое первичным строением. Тело же растения нарастает ускоряющимися темпами. Корневая система все более и более разветвляется и углубляется в почву. На верхние стебля непрерывно закладываются зачатки листьев и усиков. Первичная проводящая система оказывается не в состоянии удовлетворить возрастающую потребность растений в передвижении большого количества воды и растворенных в ней минеральных солей, поглощаемых корневой системой из почвы. Возрастает потребность в передвижении органических веществ, вырабатываемых в процессе фотосинтеза семядольными и первыми настоящими листьями.

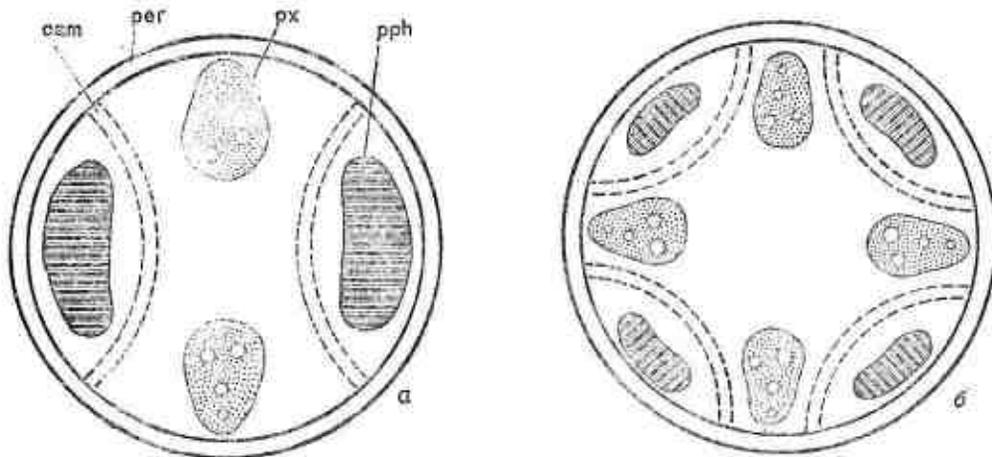


Рис. 24. Схема заложения камбия в корне проростка:
а — при двуклеточном типе, б — при тетраэдричном типе: cam — камбий, px — перицикл, прх — протоксилема, прф — протофлоэма

Передвижение воды и питательных веществ с каждым днём должно производиться на всё возрастающие расстояния, так как корни и стебель непрерывно нарастают. С каждым днём возрастает потребность и в укреплении тела растения, что имеет особое значение для его надземной части.

На эти требования растение отвечает, в первую очередь, усовершенствованием проводящей системы и формированием разнообразных механических тканей.

Проводящая система переходит ко вторичному строению. В стебле и корне появляется новая меристематическая ткань — камбий, которая имеет исключительно большое значение в течение всей остальной жизни растения.

Выше зоны корневых волосков, в той части корня, где интруктус уже опробковел, под каждым пучком протофлоэмы начинается деление прилегающих к ней клеток, главным образом клеток еще не успевшего дифференцироваться прокамбия. В результате под пучком протофлоэмы образуются две косые полоски тонкостенных клеток камбия. Деление клеток под протофлоэмой продолжается, и полоски камбия смыкаются, образуя вогнутую дугу, упирающуюся своими концами в перицикл (рис. 24).

Заложившийся под протофлоэмой камбий скоро начинает выполнять свои функции меристематической ткани в двух направлениях: одни клетки

откладываются к периферии и подпирают пучки протофлоэмы, а другие образуются к центру и упираются в сердцевину. Дифференциация клеток, образовавшихся к периферии, приводит к заложению вторичного луба, или флоэмы; клетки же, отложившиеся к центру, дифференцируются в элементы вторичной древесины, или ксилемы (рис. 25 и 26). В отличие от многих других растений в корнях винограда участок перикамбия над пучком протоксилемы между упершимися в него дугами камбия (см. рис. 24) не сразу принимает характер камбиальной ткани. Лишь после того как камбиальная дуга отложит значительное число клеток и образуются первые участки флоэмы

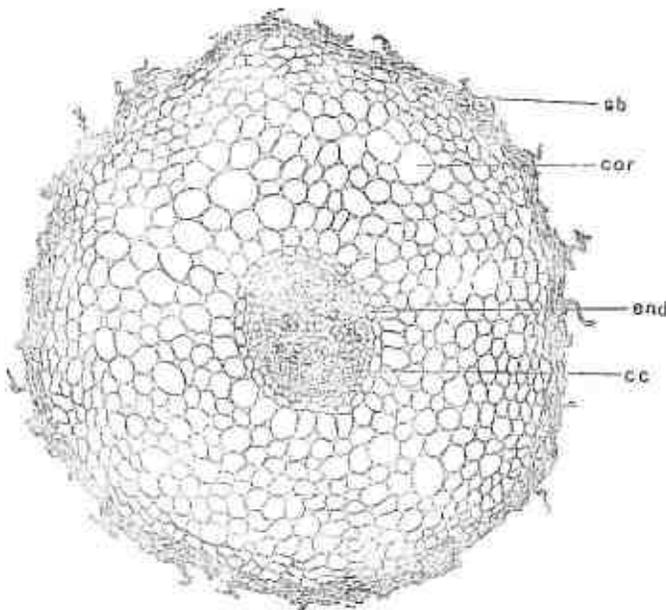


Рис. 25. Вторичное строение корня:

sb — перидерма (на поверхности видны отмершие клетки эпидермиса и корневых волосков), cor — кора, end — эндодерма, cc — центральный цилиндр.

и ксилемы, клетки перикамбия в указанных отрезках начинают делиться тангентальными перегородками, и кольцо камбия делается сплошным. Кольцо камбия в корне сначала имеет звездчатую форму. Участки камбия, происшед-

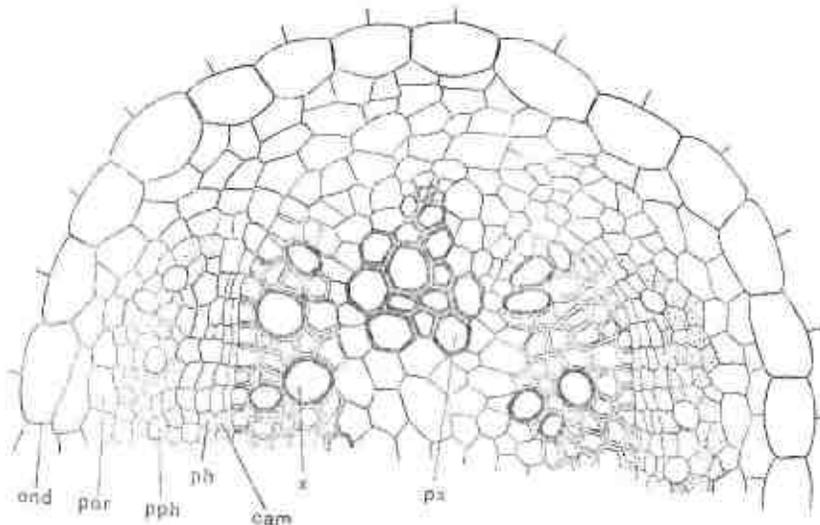


Рис. 26. Центральный цилиндр корня в начале формирования вторичной проводящей системы:

end — эндодерма, per — перикамбий, pdx — протофлоэма, ph — вторичный луб (флоэма), cam — камбий, x — вторичная древесина (ксилема), px — протоксилема.

шие из перидермы и расположенные над протоксилемным пучком, начинают откладывать клетки также в обе стороны: по направлению к эндодерме (к периферии) и в сторону прокамбиального пучка (к центру). В результате деятельности этих участков камбия в корне формируются сердцевинные лучи.

Непрерывное нарастание флоэмы отодвигает участки протофлоэмы к периферии. Нарастающие сердцевинные лучи у основания (в центре) имеют протоксилемные пучки, которые можно видеть и на взрослых корнях в виде небольших групп сосудов (см. рис. 44 и 45, *px*).

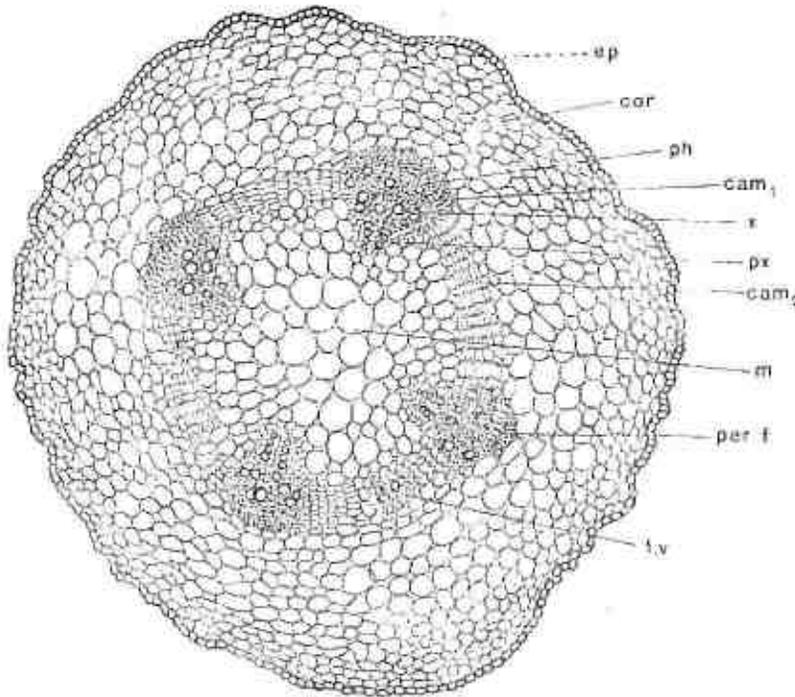


Рис. 27. Вторичное строение в молодом стебле севка. Заложение кольца камбия:

ep — эпидермис, cor — первичная кора, ph — флоэма, cam₁ — узелковый камбий, x — ксилема, px — протоксилема, cam₂ — межпучковый камбий, m — сердцевинные, per. f — перидермальные волокна, l.v — листовые следы

Камбий в стебле начинает появляться в первичных проводящих пучках между участками протофлоэмы и протоксилемы. В полосу камбия в основном преобразуются остатки прокамбиальной ткани, находившиеся между этими участками. Клетки камбия начинают делиться тангентальными перегородками и так же, как и в корне, откладывают к периферии клетки для формирования элементов вторичного луба — флоэмы, а к центру — клетки для формирования элементов ксилемы (рис. 27 и 28). Таким образом, в стебле флоэма смыкается с протофлоэмой и начинает отодвигать её к периферии, ксилема смыкается с протоксилемой и начинает отодвигать¹ её к центру.

¹ Фактически протоксилема остаётся на месте, но вследствие непрерывного утолщения ксилемы получается впечатление, будто протоксилема «отодвигается» к центру.

Заложившиеся в пучках стебля полосы пучкового камбия активируют деление прилегающих к нему с обеих сторон клеток широких сердцевинных лучей. Эти клетки делятся также тангентальными перегородками. Постепенно деление распространяется на всю ширину сердцевинного луча, и возникает межпучковый камбий.

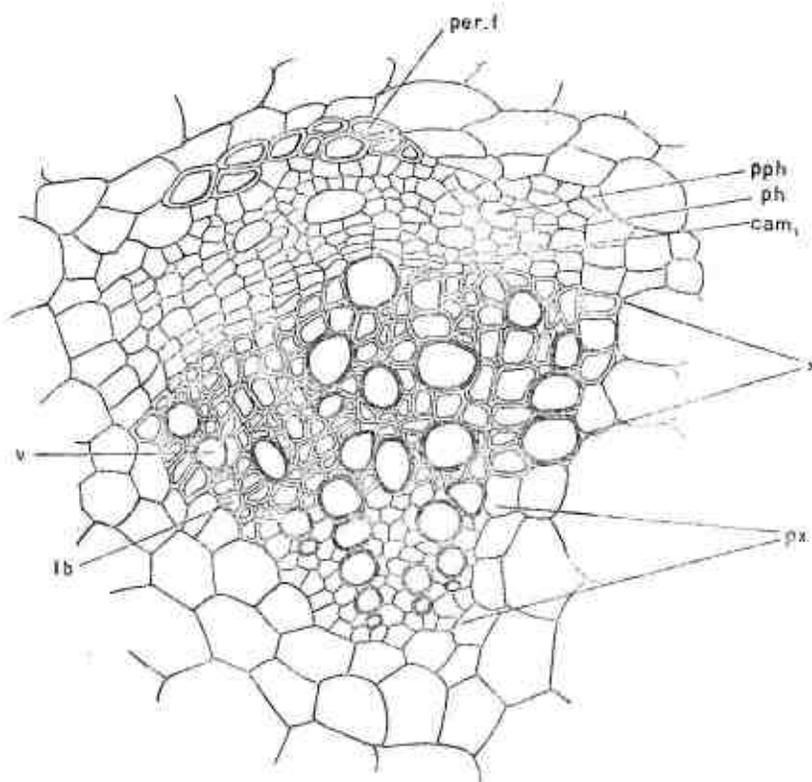


Рис. 28. Отдельный проводящий пучок вторичного строения в молодом стебле:
per.f — перициклома, *ph* — флоэма, *pph* — протофлоэма, *cam* — камбий, *x* — ксилема, *px* — протоксилема, *v* — сосуд, *lb* — либриформа

Пучковые и межпучковые полосы камбия соединяются и образуют единое кольцо камбия.

В главных жилках листа и в более старых усиках проводящая система также переходит к вторичному строению: между протофлоэмой и протоксилемой закладываются полосы камбия, которые начинают откладывать флоэму и ксилему.

Ксилема (рис. 29). Дифференциация клеток, откладываемых камбием в сторону сердцевины и в корне, и в стебле, приводит к образованию трёх элементов ксилемы (древесины): сосудов, древесных волокон (либриформа) и древесной паренхимы. Сосуды, образующиеся в ксилеме, значительно отличаются от сосудов протоксилемы. Сосуды ксилемы имеют больший диаметр и поэтому более совершенно проводят воду. Стенки их с возрастом становятся значительно толще, чем у сосудов протоксилемы. Спиральные утолщения на

внутренней стороне стенки появляются лишь в самых первых сосудах, дифференцировавшихся в ксилеме. В поздние формирующихся сосудах спиральные утолщения имеют характер лестницы (такие сосуды называют обычно лестничными). Главная масса сосудов в ксилеме корня и стебля представлена пористыми сосудами. Кроме сосудов, в ксилеме встречаются и трахеиды — вытянутые деревенеющие клетки, у которых не рассосались смежные стенки. Они имеют лестничные утолщения и снабжены многочисленными порами.

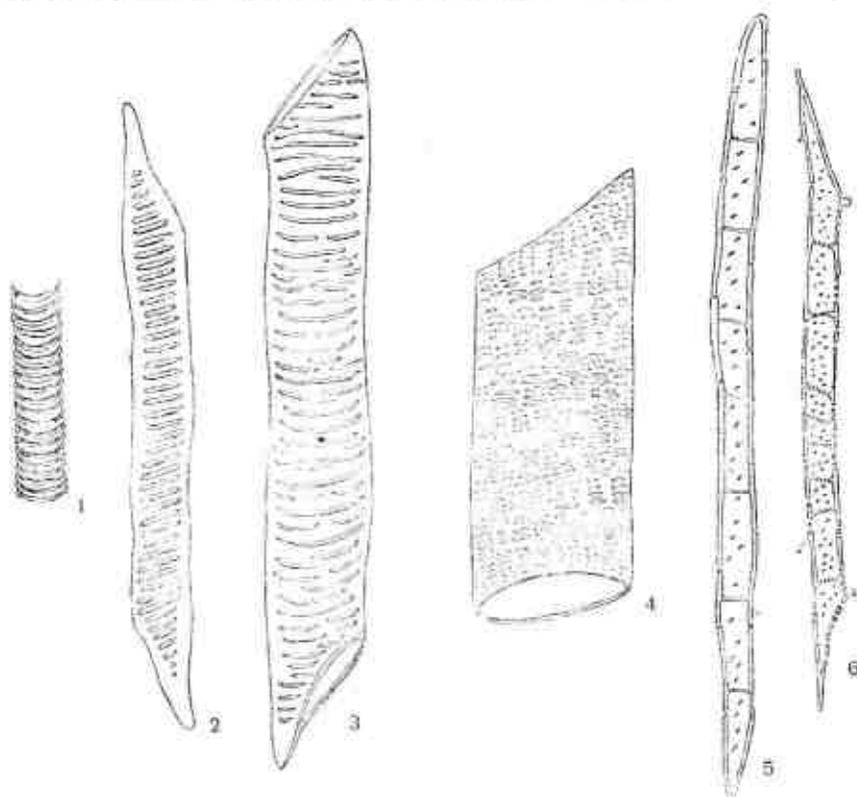


Рис. 29. Элементы древесины в стебле:

1 — члени спирального сосуда протоксилемы, 2 — трахеида, 3 — члени лестничного сосуда, 4 — члени пористого сосуда, 5 — волочно перегородчатого либриформа, 6 — клетки древесной паренхимы (обкладна сосудов)

Древесная паренхима в ксилеме имеет вазоцентрический характер, так как сконцентрирована преимущественно около сосудов, являясь их обкладкой. Стенки клеток паренхимы деревенеют, но протопласт клеток очень долгое время не разрушается, и они остаются живыми. Они несут функцию запасной ткани, в них откладываются органические вещества, у винограда, главным образом, крахмал. Переработка веществ и отложение их в запас, т. е. переводение их в нерастворимые вещества (например сахара — в крахмал) и обратно — нерастворимых в растворимые, как известно, может совершаться лишь в живых клетках, где в протопласте имеются соответствующие ферменты. Стенки клеток паренхимы пронизаны простыми порами, через которые клетки сообщаются между собой. Поры на прилегающих друг

к другу стенкам клеток паренхимы и сосудов соединяют эти элементы ксилемы.

В функции обкладочной древесной паренхимы входит и содействие подтягиванию воды в прилегающих сосудах.

Древесные волокна (либриформ) занимают наибольшее место в ксилеме.

Эта, в основном механическая, ткань представлена у винограда длинными толстостенными клетками с заостренными концами и с небольшим количеством простых пор. Внутри такой клетки появляются поперечные тонкие перегородки. Таким образом, в состав механической ткани ксилемы входит, главным образом, перегородчатый либриформ.

Стенки клеток либриформа начинают утолщаться очень рано. Уже на самых начальных этапах формирования ксилемы в стебле её ткань, составленная, главным образом, либриформом, отличается от ткани протоксилемы именно по толщине клеток либриформа.

Вместе с тем перегородчатый либриформ — живая ткань, в его клет-

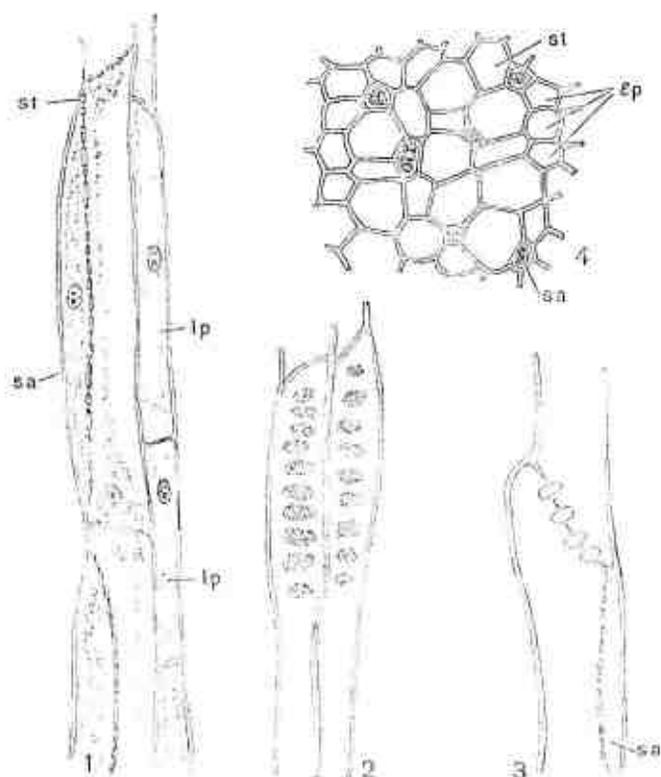


Рис. 30. Элементы флоэмы:

1 — участок флоэмы с ситовидной трубкой *st*, спутниками *sa* и клетками лубной паренхимы *lp*; 2 — участок ситовидных трубок с порами на боковых стенках; 3 — разграничивающая две клетки ситовидной трубки перегородка с ситовидными порами, рядом спутники *sa*; 4 — участок флоэмы с ситовидными трубками, спутниками и лубной паренхимой на поперечном срезе

ках имеются плазма, ядра и даже хлоропласты. Поэтому, кроме механических функций, либриформ у винограда выполняет также и функции запасящей ткани.

Флоэма. Дифференциация клеток, откладываемых камбием в сторону перидермы, т. е. к периферии, приводит к образованию элементов флоэмы (луба): ситовидных трубок с сопровождающими их клетками-спутниками, лубной паренхимы и лубных волокон.

Ситовидные трубки — основной элемент флоэмы. На стенках их клеток расположены поры в виде ситечка, за что они и получили своё название (рис. 30). Трубка состоит из ряда длинных клеток, соединяющихся через ситовидные поры. В трубках флоэмы, как правило, эти стенки косые, и на них образуется по нескольку ситовидных пластинок. В трубках протоксилемы на перегородке между двумя клетками образуется одно сито. У винограда ситовид-

ные поры бывают и на боковых стенках, причём расположение ситовидных пластинок характерно лишь на тангентальных стенках клеток; на радиальных стенках ситовидные поры не встречаются. Через эти поры клетки одной трубки сообщаются с соседней трубкой и с прилегающими к ним клетками-спутниками, а также с клетками лубяной паренхимы.

Клетки ситовидных трубок имеют целлюлозные стенки. В клетках сохраняются плазма и ядро. Тяжи плазмы из одной клетки переходят в другую через сквозные ситовидные поры. По ситовидным трубкам передвигаются пластические (органические) вещества.

Спутники возникают из тех же клеток, что и клетка ситовидной трубки. Клетка спутника имеет тонкую целлюлозную оболочку и богата протоплазмой. В спутниках вырабатываются ферменты, которые переходят в ситовидные трубки и разносятся по телу растения.

Лубяная паренхима (рис. 30) — также живая паренхиматическая ткань — разбросана между ситовидными трубками и играет роль запасующей ткани в флоэме.

Лубяные волокна в флоэме представлены обособленными группами, перемежающимися с участками ситовидных трубок и лубяной паренхимы (см. рис. 31, 34, 41 — для стебля, рис. 44 — для корня).

Лубяные волокна образованы клетками с довольно толстыми стенками. Обычно их функция механическая, но молодые клетки играют роль и запасующих органические вещества. В стенках клеток лубяных волокон имеются простые поры, через которые вещества и могут переходить из клетки в клетку.

Отдельный участок в теле растения, объединяющий флоэму и ксилему, называется сосудисто-волокнистым пучком. В молодых, близких к вершине, участках стебля количество сосудисто-волокнистых пучков ограниченное, и они разделены широкими сердцевинными лучами. Чем ниже по стеблю, тем пучков становится больше. Они образуют сплошное кольцо, прерываемое полосками сердцевинных и радиальных лучей. Это происходит вследствие присоединения всё новых и новых пучков, выходящих из листьев и ветвей и активирующих в стебле деятельность пучкового и особенно межпучкового камбия.

Заложение и развитие механических тканей в стебле. Заложение вторичной проводящей системы и сопутствующих элементов флоэмы и ксилемы значительно совершенствует структуры виноградного сеянца. Развитие ксилемы и флоэмы закладывает основу прочным механическим элементам растения, его скелету. Дальнейшие усложнения структур растения связаны с заложением и развитием в различных его частях новых механических тканей.



Рис. 31. Элементы флоэмы — лубяные волокна (в молодом состоянии):

1 — на продольном срезе,
2 — на поперечном срезе

Тело растения (и корень и стебель) в известной степени укрепляют проводящие элементы — сосуды и трахеиды. Они рано деревенеют, и стенки их утолщаются. Среди элементов ксилемы роль механической ткани играет либриформ, а среди элементов флоэмы — лубяные волокна. Для корня, находящегося в почве, этих механических тканей вполне достаточно. Разрастающе-

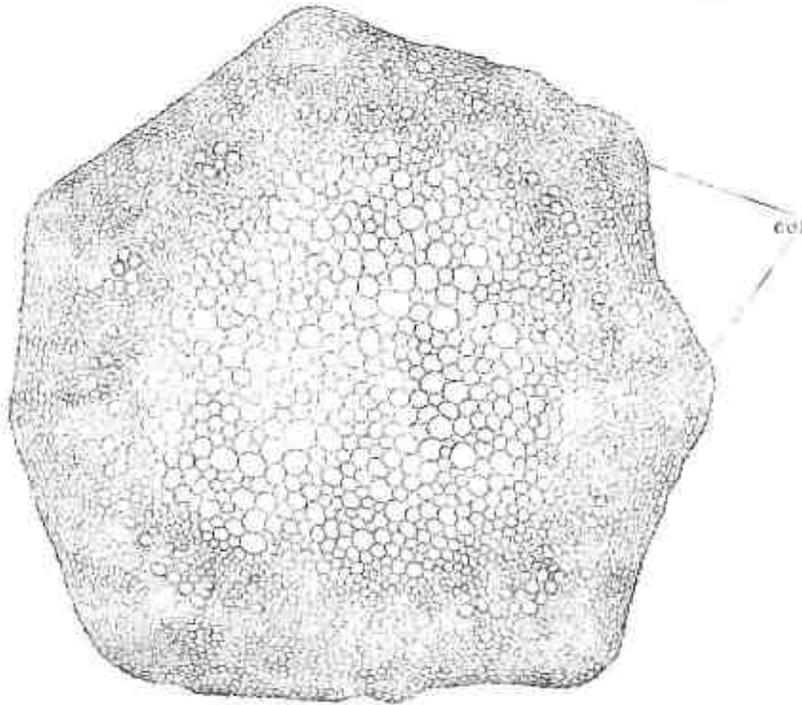


Рис. 32. Колленхима *col*, вложившаяся под эпидермисом в шести участках молодой части стебля

муся же стеблю требуется большее количество скелетных тканей, особенно в связи с тем, что лубяные волокна появляются с некоторым запозданием, а либриформ первое время залегает в небольшой толще между корой и обширной сердцевинной.

Поэтому первые же этапы развития вторичной проводящей системы сочетаются с заложением и развитием двух типов специальных механических тканей в более периферических частях стебля: колленхимы и перицикловых волокон.

Колленхима — ближайшая к поверхности стебля механическая ткань; она закладывается непосредственно под эпидермисом из сочных клеток первичной коры на ранних этапах формирования органа. Колленхима образуется за счет утолщения целлюлозных стенок клеток коры. В клетках колленхимы сохраняются целлюлозная стенка и протопласт и остаются хлорофилловые зёрна; следовательно, в этих клетках может идти процесс

фотосинтеза и накопление органических веществ. Располагается колленхима против самых первых, только что заложившихся вторичных сосудисто-волокнистых пучков в виде тяжей из большого числа вытянутых клеток. Заложение участков колленхимы определяет образование рёбер у молодого зелёного стебля (рис. 32). Таких рёбер у стебля бывает четыре, пять, шесть и более. Стенки клеток колленхимы эластичны и легко вытягиваются в связи с довольно быстрым нарастанием стебля. Колленхиму в любом органе растения легко узнать на поперечных срезах по блеску стенок её клеток. Колленхима как механическая ткань имеет значение на ранних этапах онтогенеза. В дальнейшем необходимость в ней пропадает, и растение её сбрасывает.

Перицикловые волокна образуются в периферической части центрального цилиндра позднее, чем колленхима. Они возникают из Меристематической ткани — перицкла.

Сформированные перицикловые волокна — длинные клетки с очень толстыми стенками с малым просветом. В клетках перицикловых волокон имеются тонкие перегородки, поэтому эту ткань можно назвать перегородчатыми перицикловыми волокнами. Число перицикловых волокон в процессе развития стебля всё время увеличивается благодаря деятельности перицкла. В конечном счёте в молодом стебле образуются мощные тяжи (ср. рис. 28, 33 и 42). Перицикловые волокна тянутся, не переплетаясь, на большом протяжении. Этим они существенно отличаются от следующей механической ткани — лубяных волокон.

Стенка перицикловых волокон сначала целлюлозная. В это время в клетке имеется протопласт, и, следовательно, клетка еще живая. Вскоре клеточные стенки начинают одревесневать, и сформированные окончательно участки перицикловых волокон представляют собой мёртвую ткань.

Перицикловые волокна в стебле — тоже ткани ранних этапов жизни растения. Они важны, пока стебель бывает еще нежным и зелёным.

На более поздних этапах жизни значение основной механической ткани приобретает либриформ и отчасти лубяные волокна. Первые участки лубя-

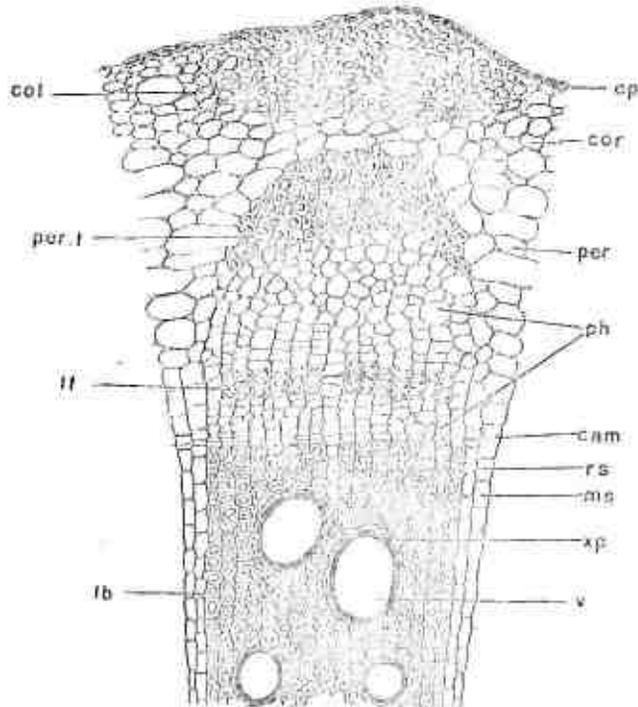


Рис. 33. Участок стебля с развитыми механическими тканями:

колленхимой *col*, перицикловыми волокнами *per. I*, лубяными волокнами *lib*, либриформом, *lib*; *ep* — эпидермис, *cor* — первичная кора, *per* — перицикл, *ph* — флоэма, *r. s.* — радиальный луч (только что заложившийся камбием *cam*), *m. s.* — сердцевинный луч, *x. p.* — обкладна из древесной паренхимы вокруг сосуда, *v* — сосуд

ных волокон возникают в флоэме уже после того, как колленхима и группы перидикловых волокон достигли значительного развития. Лубяные волокна закладываются правильным рядом клеток, перерезающим почти всю ширину флоэмы данного пучка (рис. 33). Другие же элементы флоэмы располагаются по обе стороны от участка лубяных волокон. Первый участок лубяных волокон является наиболее старым. В дальнейшем под ним возникают новые участки лубяных волокон и отодвигают его к периферии (рис. 34).

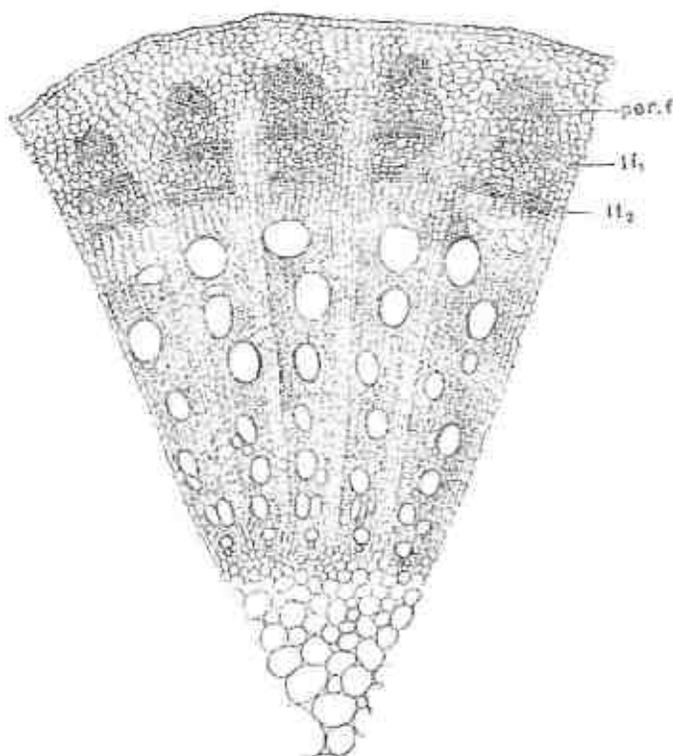


Рис. 34. Заложившийся в флоэме второй ряд участков лубяных волокон $л_2$:

пер. ф. — перидикловые волокна, $л_1$ — первый ряд участков лубяных волокон, отодвинувшийся к периферии

Ко времени оформления в стебле участков лубяных волокон значительного развития достигает и либриформ. Он в это время представлен в ксилеме большим количеством клеток, которые уже имеют стенки значительной толщины.

Рост осевых органов сеянца в толщину. Листовые и веточные следы. Деятельность меристематических тканей в верхушечной почке ведёт к нарастанию стебля в длину. После заложения вторичной проводящей ткани с деятельным

камбием начинается рост стебля и в толщину. У сеянца винограда этот рост происходит довольно слабо, но к концу вегетации стебель всё же заметно утолщается. Камбий непрерывно образует слои клеток к периферии и к центру, что ведёт к возрастанию толщины древесины и луба и, следовательно, к утолщению стебля. Разрастающийся центральный цилиндр изнутри давит на кору и вызывает растягивание слагающих кору клеток. Вместе с тем делятся молодые клетки коры, хотя и в ограниченном масштабе. Увеличение толщины флоэмы и ксилемы с возрастом сеянца видно из сравнения рис. 28 с рис. 34.

Появляющиеся на стебле листья и развивающиеся в их пазухах почки вносят в стебель новые пучки проводящих элементов. Проводящие элементы, выходящие из листа, играют главную роль в формировании структуры верхних горизонтов стебля.

Дифференциация тканей приводит к появлению в средней жилке листа вторичной проводящей системы. Вначале связь проводящей системы первого

настоящего листа со стеблем (эпикотилем) устанавливается ещё тяжками прокамбия; эти тяжки преобразуются в первичную проводящую систему, а последняя — во вторичную. Эти проводящие элементы располагаются в стебле полудугой, обращённой вершиной к первому листу. Следующий лист на побеге даёт вторую полудугу с другой стороны стебля, и таким образом в эпикотиле образуется первое кольцо проводящей системы. Снизу это кольцо связано с кольцом проводящей системы гипокотыля. Сверху же проводящие пучки каждого нового листа дополняют растущее в высоту кольцо проводящей системы. Проводящие пучки, идущие из листа, во время следования их через кору до центрального цилиндра называются листовыми следами. Примерно таким же образом проводящую систему стебля обогащают новыми пучками и развивающиеся в пазухах листьев почки. Их проводящие пучки образуют в стебле более плотную полудугу, которая в дальнейшем разбивается на две полудуги и соединяется с пучками листа, в пазухе которого развивается данная почка. Пучки, соединяющие проводящую систему почки (а в дальнейшем боковой ветви) с проводящей системой основного стебля, во время следования через кору называются веточными следами.

Межпучковый камбий, развившийся в сердцевинных лучах между первыми сосудисто-волокнистыми пучками, под влиянием подходящих к нему окончаний листовых и веточных следов начинает откладывать элементы флоэмы и ксилемы. Следовательно, соответствующие его участки становятся пучковым камбием.

Вместе с тем у винограда всё время сохраняются широкие сердцевинные лучи. Они наравне с сосудисто-волокнистыми пучками участвуют в утолщении стебля. Полоски межпучкового камбия также откладывают новые клетки к периферии и к центру, и поэтому сердцевинный луч растёт и в радиальном направлении.

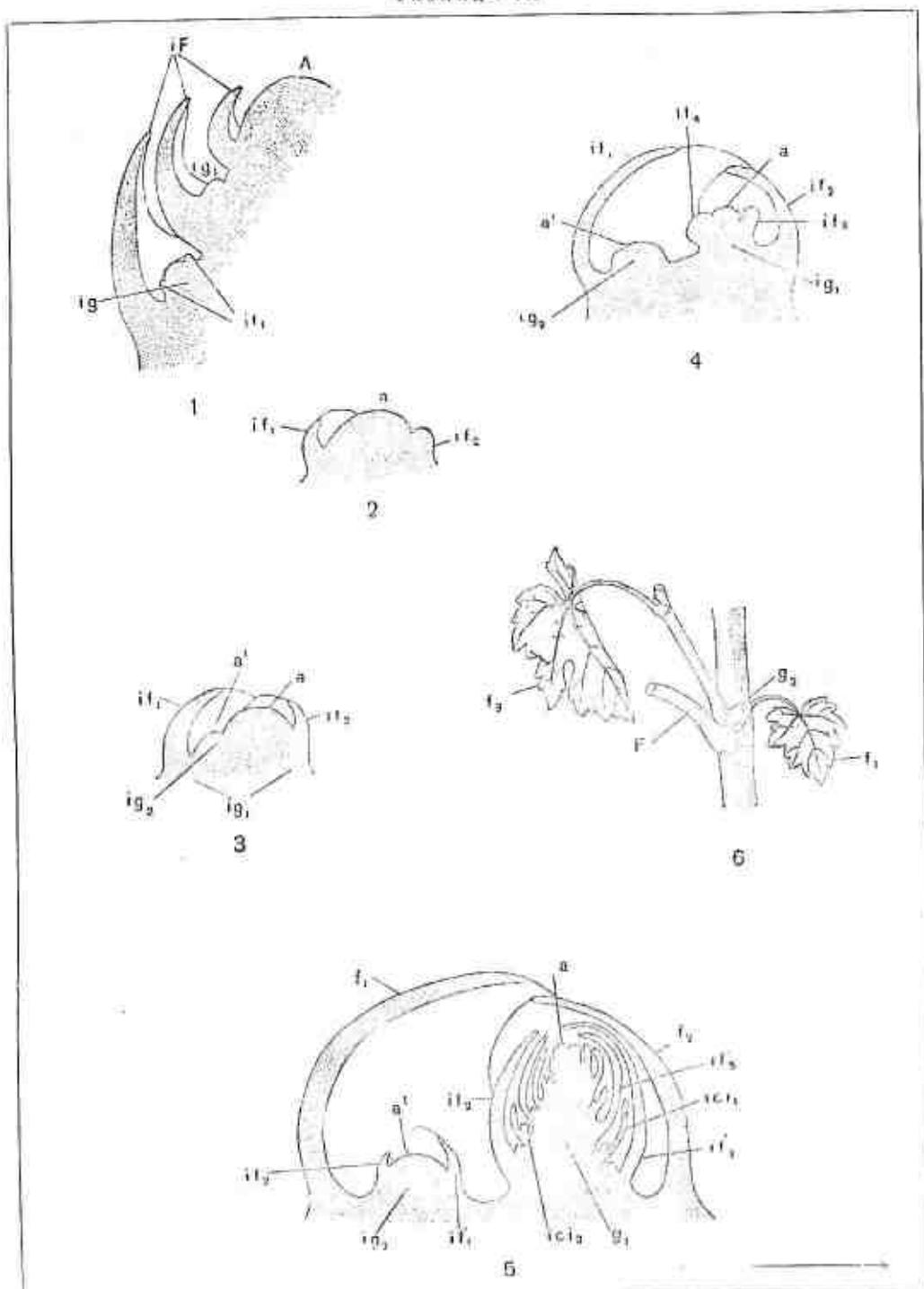
У винограда всё время образуются новые лучи, которые в отличие от сердцевинных, т. е. соединяющих кору и сердцевину, называются радиальными лучами. Дополнительные радиальные лучи закладываются в середине сосудисто-волокнистого пучка (рис. 33, 42, 44). Они соединяют лишь ксилему и флоэму и обеспечивают передвижение воды и питательных веществ между ними в горизонтальном направлении. Радиальные лучи также способствуют утолщению стебля.

Рост корня в толщину в основном подчинён тем же закономерностям, что и рост стебля. Разумеется, в формировании структуры корня листья и почки не принимают непосредственного участия. Однако развитие боковых корней активизирует утолщение корня. Сердцевинные и радиальные лучи в корне винограда играют ещё большую структурную и функциональную роль, чем в стебле, главным образом как ткани для хранения запасных питательных веществ и при передвижении их.

Морфогенез пазушных почек. В пазухе зачатков листьев довольно быстро возникают новые бугорки — зачатки пазушных почек (табл. III, рис. 1, *ig*).

На вершине пазушного бугорка (табл. III, рис. 2, *a*) довольно рано закладывается листовая бугорка if_1 , против которого скоро возникает второй листовая бугорка if_2 . Первый бугорка сначала растёт, главным образом в стороны, и превращается в валик, охватывающий основание вершины почки

Таблица III



более чем наполовину. Затем этот валлик начинает парастать кверху, и в конечном счёте получается чешуйка (табл. III, рис. 5, f_1). Второй бугорок if_2 также превращается сначала в валлик, а затем и в чешуйку (табл. III, рис. 5, f_2) меньшей величины, чем первая. Первая чешуйка прикрывает края второй (табл. III, рис. 4 и 5). Плоскость чешуек почти перпендикулярна плоскости листа, в котором заложилась данная почка (табл. III, рис. 1, if_1) (на следующих рисунках таблицы III почка повернута на 90°).

Во время преобразования первых бугорков if_1 и if_2 в валлики, а затем в чешуйки в пазухе первой большой чешуйки закладывается новый бугорок (табл. III, рис. 3, a^1). Таким образом, под покровом чешуек находятся зачатки двух почек: зачаток почки ig_1 с вершиной a и зачаток почки ig_2 с вершиной a^1 (табл. III, рис. 3). Пока почка ig_2 нарастает в пазухе большой чешуи if_1 , в почке ig_1 , находящейся в пазухе меньшей чешуи if_2 , без всякой задержки закладываются всё новые и новые бугорки (табл. III, рис. 4, if_3 и if_4). В результате образовательной деятельности конуса нарастания сравнительно скоро формируется развитая почка со значительным числом зачатков листьев if и усиков ici . Зачатки листьев и усиков в данной почке закладывались и развивались, примерно, так же, как в верхушечной почке основного стебля сеянца (табл. I и II). Разница заключается лишь в том, что в данном случае усик закладывается раньше; следовательно, сокращается период моноподиального роста (табл. III, рис. 5, ici_1 и ici_2), формула листорасположения приближается к $1/2$.

Во время развития почки ig_1 в зачатке почки ig_2 также идёт, хотя и более медленно, деятельность конуса нарастания её. Здесь успевают образоваться первые листовые бугорки, превращающиеся у основания вершины бугорка в валлики и затем в чешуйки if_1 и if_2 (табл. III, рис. 5). Под покровом этих чешуек образуются зачатки новых листьев, новых пазушных почек. Чешуйки if_1 и if_2 располагаются уже в плоскости, параллельной плоскости листа главного стебля сеянца, т. е. перпендикулярно к плоскости заложения листьев в почке g_1 (табл. III, рис. 5). Во время формирования почки g_2 почка g_1 может тронуться в рост и образовать на сеянце боковую ветвь — первый его пасынок (табл. III, рис. 6 и рис. 35 в тексте).

Чешуйка f_2 обычно отмирает и отваливается, а чешуйка f_1 проявляет большую жизнеспособность. Иногда она долго сохраняется при развивающемся пасынке, и нередко вырастает в маленький листочек (табл. III, рис. 6, f_1). В пазухе этого листочка и лежит почка g_2 (табл. III, рис. 6), которая прорастёт лишь весной следующего года и даст одну из главных ветвей стебля. Следовательно, почка g_2 является зимующей. В ней имеются зачатки листьев и усиков, но обычно нет зачатков соцветий.

Таблица III. Развитие пазушной почки

Рис. 1. Заложение бугорков — зачатков почек ig в пазухах зачатков листьев if на вершине A главного стебля сеянца. Рис. 2—5. Последовательные этапы развития пазушной почки сеянца: a — верхушечная точка роста почки; if_1, if_2 — бугорки первых двух листовых почек; a^1 — пазушный бугорок — зачаток новой пазушной почки ig_2 в почке ig_1 ; if_3, if_4, if_5, \dots — зачатки следующих листьев и почек пасынка; ici, ici_1, ici_2 — зачатки первых усиков и почек пасынка; f_1 и f_2 — листовые чешуйки почки пасынка. Рис. 6. Пасынок на сеянце первого года жизни и зимующая почка g_2 в пазухе его зимующего листа f_1 ; F — подпирающий лист главного стебля сеянца; f_1 — лист на пасынке.

В пазухах листьев зимующей почки (рис. 36), начиная с самой первой чешуйки, уже закладываются новые почки. Почка в пазухе самого нижнего листа является почкой самого нижнего пасынка ветви. Обычно эту почку называют замещающей, так как она трогается в рост в том случае, если главная почка или развивающийся из неё побег будут убиты морозом или поломаны.



Рис. 35. Прорастающая почка, образующая пасынок на стебле; рядом (справа) — формирующаяся зимующая почка в пазухе первого листочка пасынка f_1 , f_2 и f_3 — листовичи-чешуйки пасынка, f_1' — f_2' — последующие листья пасынка, st — прилистники, f_1' и f_2' — чешуйки зимующей почки (на разрезе почки видны края чешуек, расположенных в плоскости рисунка)

Замещающих почек может развиться несколько в пазухах следующих листьев.

Пасынок, выросший из почки f_1 , как правило, недолговечен. Обычно он отваливается, не достигнув полного развития, вследствие образования у его основания пробковой прослойки (рис. 36, справа).

На рис. 35 и особенно на рис. 36 видна обильная проводящая система, состоящая из сосудов и трахеид, которая через подушечку (основание почек в пазухе листа) связывает почки

и развивающиеся из них ветви с проводящей системой основного стебля (веточные следы).

Чешуйки f_1 и f_2 (табл. III, рис. 2) являются первыми листьями пасынка. Нижняя, большая чешуйка нередко преобразуется в настоящий лист. В пазухе этого нижнего листа пасынка и закладывается основная зимующая почка с конусом нарастания a , которая, таким образом, является самой нижней почкой пасынка. Побег, развивающийся из неё на следующий год, является боковым побегом первого пасынка.

Если считать верхушечную почку основного стебля семени почкой первой генерации из основной меристемы, заложенной ещё в зародыше, то почка f_1 , дающая пасынок в данном же году, является почкой второй генерации, а почка f_2 , дающая главную боковую ветвь следующего года, — почкой третьей генерации. Основной стебель семени называется осью первого порядка, пасынок — осью второго порядка, а главная боковая ветвь следующего года — осью третьего порядка.

В пазухе листовых бугорков зачатка главного побега, пока он находится ещё в почке, уже закладываются бугорки новых почек. Эти почки в своём

развития дают зачатки следующего пасынка и следующего главного побега. Этот пасынок будет осью четвёртого порядка и будет развиваться на второй год после заложения. Главный же побег будет осью пятого порядка и развиеется лишь на третий год после заложения.

Как видим, в морфогенезе побегов виноградной лозы имеется важная закономерность ритмичного чередования главных побегов и пасынков. Нечётные показатели порядка оси относятся к главным побегам, а чётные — к пасынкам;

ось I порядка — главный стебель сеянца (или главный боковой побег данного года);

ось II порядка — пасынок 1-го года;

ось III порядка — главный побег 2-го года;

ось IV порядка — пасынок 2-го года;

ось V порядка — главный побег 3-го года.

Особенно важно то, что в данный вегетационный период на однолетнем побеге, будь то сеянец или главная однолетняя ветвь на растении любого возраста, закладываются почки не только для одного следующего года.

В морфогенезе почек можно отметить еще одну закономерность. Почка β_1 , заложившаяся в пазухе листа сеянца и дающая пасынок, располагает первые листочки в плоскости, перпендикулярной плоскости расположения листа (или, можно сказать, перпендикулярной к ортостиху на стебле). Почка же β_2 , заложившаяся в пазухе нижнего листа пасынка и дающая главный побег следующего года, располагает первые листочки в плоскости, на-

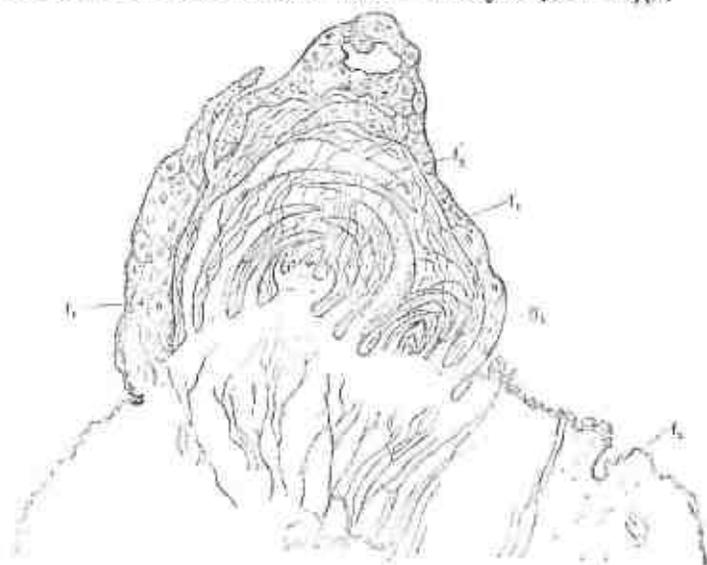


Рис. 36. Зимующая почка (главная):

справа — след от опавшего листочка; f_1 — чешуйка пасынка, в пазухе которой развивается зимующая почка, f_2 — след от опавшей второй чешуйки пасынка, f_1, f_1' — листочки зимующей почки, β_1 — почка, заложившаяся в пазухе первого листочка пасынка

параллельной плоскости листа (параллельной ортостиху). Такое чередование сохраняется и в последующем. По этому признаку на поперечных срезах через почку можно установить, какая почка в дальнейшем дает главный побег, какая — пасынок (рис. 37).

Заложение пробкового камбия и развитие пробки в стебле. Стебель сеянца довольно долго, во всяком случае до середины лета, остаётся зелёным и травянистым. С поверхности он в это время покрыт однослойным эпидер-

мисом, наружные стенки клеток которого имеют слой кутикулы. В эпидермисе стебля изредка встречаются устьица (рис. 38, s). Под

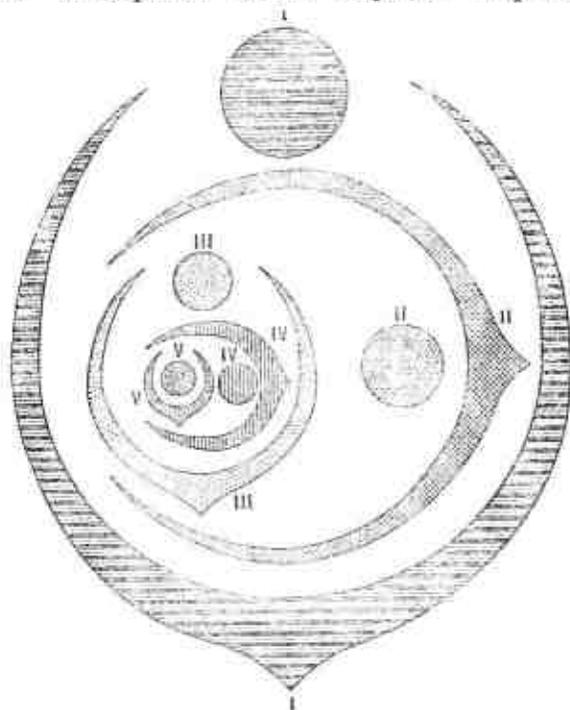


Рис. 37. Схема чередования плоскостей расположения чешуек в почках четырёх последовательных генераций (II-V) в отношении плоскости листа главного стебля сепалы (I)



Рис. 38. Эпидермис на стебле сепалы, видно устьице s

Этот переход выражается, прежде всего, в образовании в разных частях растения пробковой ткани. На зиму всё тело виноградного растения одето пробкой.

Начало образования пробковой ткани улавливается по побурению самых нижних междоузлий стебля. Это побурение постепенно поднимается по стеблю и указывает на какие-то процессы, происходящие внутри тела растения.

Одновременно с изменением окраски стебля происходит его одревеснение. К концу лета на растении остаются зелёными и травянистыми лишь верхушки стебля и его ветвей.

К середине лета, ещё раньше побурения нижних междоузлий, в перидикле над участками флоэмы и в сердцевинных лучах закладываются кольца новой меристематической ткани. Эта меристематическая ткань откладывает клетки так же, как и обычный камбий, — и к периферии, и к центру.

Деление клеток происходит строго тангентальными перегородками. Вскоре стенки отложившихся к периферии клеток начинают пропитываться суберином. Они опробковывают, и таким образом в теле растения закладывается сплош-

ной пробкой. Вскоре стенки отложившихся к периферии клеток начинают пропитываться суберином. Они опробковывают, и таким образом в теле растения закладывается сплош-

ное многослойное кольцо пробки. Следовательно, в перичикле заложилось кольцо пробкового камбия, или феллогена (рис. 39).

Заложением правильного кольца пробкового камбия и затем кольца пробки виноград отличается от большинства других растений, у которых пробковый камбий закладывается отдельными полосками и даёт чешуйчатую корку.

Феллоген представляет собою слой тонкостенных клеток, в которых можно видеть протопласт, остающийся всё время живым.

В плазме его клеток хорошо видны ядра (рис. 40). Феллоген активнее откладывает новые клетки к периферии (пробку), чем к центру (феллодерму).

Пробка откладывается правильными радиальными рядами табличатых клеток. Клетки пробки имеют довольно тонкие стенки, плотно прилегают друг к другу и не имеют межклетников. После того как стенки клеток пропитаются суберином и станут «пробковыми», протопласт в них быстро отмирает. Мёртвая пробковая ткань не пропускает ни воды, ни газов, а также характеризуется низкой теплопроводностью.

Феллодерма в отличие от пробки образована живыми клетками. В протопласте их имеются даже хлорофилловые зёрна. У винограда феллодерма мало дифференцирована и представлена малым числом рядов клеток (обычно один-два или три).

Все три слоя — пробка, феллоген и феллодерма — образуют так называемую вторичную покровную ткань — перидерму, которая сменяет эндермию и первичную кору.

Появление пробки во внутренних тканях стебля скоро сказывается на всём растении. Периферические клетки перичикла (рис. 40 и 41), отрезанные

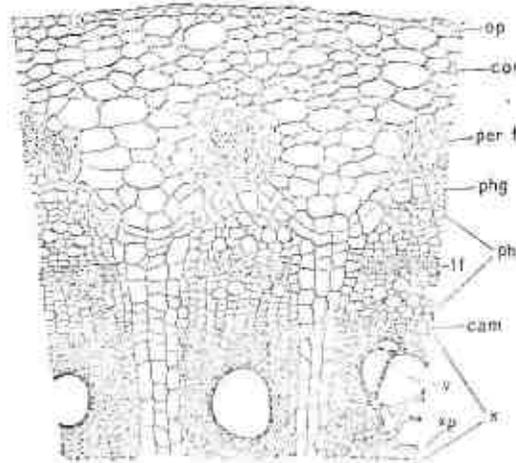


Рис. 39. Заложение в перичикле стебля кольца феллогена *phg*:

ep — эндермис, *cor* — первичная кора, *per. f.* — перичикловые волокна, *ph* — флоэма, *fl* — дубинные волокна, *cam* — камбий, *x* — ксилема, *v* — группа соприкасающихся сосудов, *xp* — древесная паренхима, образующая оболочку сосудов.

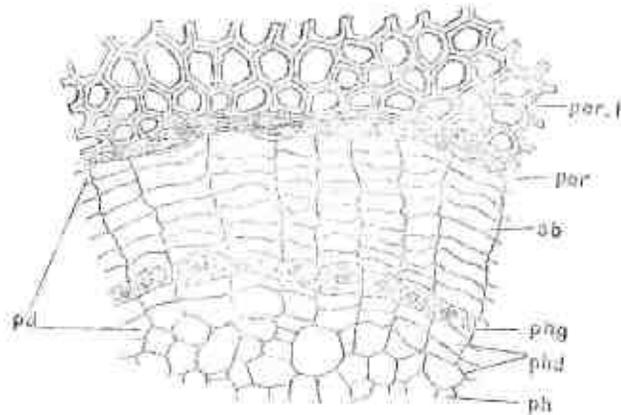


Рис. 40. Образование перидермы *pd* в стебле подсолнуха: *per. f.* — перичиктовые волокна, *per* — сгнившие и отмирающие клетки перичикла, действующие под влиянием перичикловых волокон, *ab* — семь слоев пробки, произведенных пробковым камбием, феллогеном *phg*, *pld* — два слоя феллодермы, *ph* — флоэма.

от снабжения водой из центрального цилиндра и сжимаемые нарастающим кольцом пробки, начинают отмирать. Затем смыкаются и отмирают клетки первичной коры, а также отмирает эпидермис. Отмирающие клетки содержат большое количество дубильных веществ, и поэтому происходит характерное побурение поверхности стебля.

Отмершие поверхностные ткани стебля винограда подсыхают. Тянущиеся среди этих подсохших тканей пучки перидермальных волокон выявляются на поверхности стебля характерными струйками.

Заложение феллогена и образование перидермы может произойти и глубже кольца перидермы. Тогда кольцо феллогена закладывается клетками мягкого луба — лубяной паренхимой. В таком случае среди отмирающих

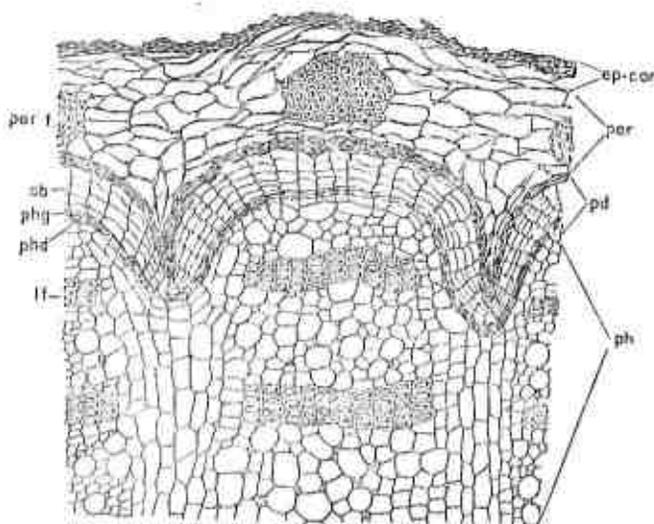


Рис. 41. Отмирающие в результате образования в стебле пробки *sb* поверхностные ткани:

эпидермис и кора *ep + cor* и перидерма *per*, *pd* — перидерма, *ph* — флоэма, *per. l* — перидермальные волокна, *phg* — феллоген, *phd* — феллодерма, *ll* — лубяные волокна

поверхностных тканей окажутся: протофлоэма, периферические слои флоэмы с пучками лубяных волокон и находившиеся между ними периферические участки сердцевинных и радиальных лучей (рис. 42). Более глубокое заложение феллогена отмечается для более морозостойких сортов и видов — *V. rupestris*, *V. riparia*, *V. Labrusca*, а среди *V. vinifera* — у морозостойкого сорта Рислинг. У таких форм иногда одновременно закладывается два слоя феллогена — в перидерме и во флоэме. К признакам

морозостойкости можно отнести большое число слоёв клеток в пробковой ткани.

У некоторых форм винограда указанные морфологические и функциональные особенности имеют большую адаптационную ценность.

Высохшие на поверхности стебля ткани образуют тонкий сухой покров, который сдирается узкими ленточками, что зависит от разделяющих эти ленточки тяжёлых перидермальных волокон.

Ввиду того что стебель растения, одетый перидермой, лишается возможности паро- и газообмена со своей поверхности, почти у всех растений, имеющих перидерму, выработались специальные отдушины в пробке — так называемые чечевички. К числу немногих исключений принадлежит виноградная лоза. У всех представителей секции *Euvitis* такие чечевички отсутствуют. Однако широкие многочисленные сердцевинные и радиальные лучи обеспечивают достаточный приток воды, а вместе с ней и газов. Ещё более важной компенсацией чечевичек является рыхлое сложение перидермы в участ-

ках перерезаемых ею сердцевинных и радиальных лучей. Такая скважистая пробка достаточно полно обеспечивает газообмен в стебле. У видов секции *Muscadinia* (*V. rotundifolia* и *V. munsoniana*) чечевички на стебле имеются. Эти виды сильно отличаются от видов секции *Euvitis* по заложению феллогена, который закладывается у видов *Muscadinia* непосредственно под эпидермисом. Пробка, образуемая им, не отслаивается, а, наоборот, нарастает из года в год и даёт значительно более плотный покров стебля. Сердцевинные и радиальные лучи у видов *Muscadinia* более узки, чем у представителей

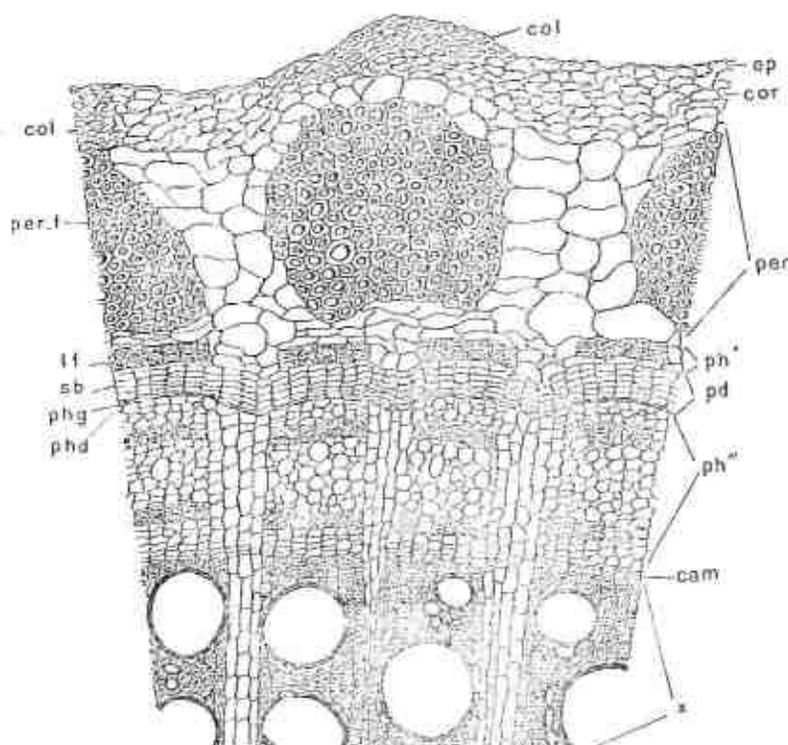


Рис. 42. *Vitis rupestris*. Глубокое заложения феллогена *phg* в слоях флоэмы, ниже первых пучков лубяных волокон *lf*.

ep — эпидермис, *col* — колленхима, *cor* — первичная кора, *per* — перидерма, *ph'* — отрезанные перидермой *pd* слои флоэмы, *ph''* — осваиваются под перидермой флоэма, *cam* — камбий, *x* — ксилема, *per. f* — периклипеальные волокна, *lf* — лубяные волокна, *sb* — пробка, *phd* — феллодерма

Euvitis, и поэтому не могут полностью обеспечивать внутренний газообмен. Поэтому у них и создаются продушины из рыхлой ткани, через которую воздух и проходит до клеток коры. На поверхности стебля эти продушины контактируют чечевичками в виде коричневых точек.

Пробковая ткань образуется также при тех или иных повреждениях стебля: затягивает поверхность ранения, появляется у основания отвалившегося пасынка, образуется к осени у основания черешка и обеспечивает осенний листопад (рис. 43). Пробка, наконец, образуется и в периферических

слоях сердцевинны, прилегающих к ксилеме и сердцевинным лучам (в перимедулярной зоне).

Все эти приспособления защищают виноградную лозу от низкой зимней температуры, от излишней потери влаги через испарение с поверхности и от проникновения в тело растения инфекций.

Развитие пробки в корне. Опробковение в корне сеянца начинается значительно раньше, чем в стебле. Уже в самые первые дни жизни корень бывает

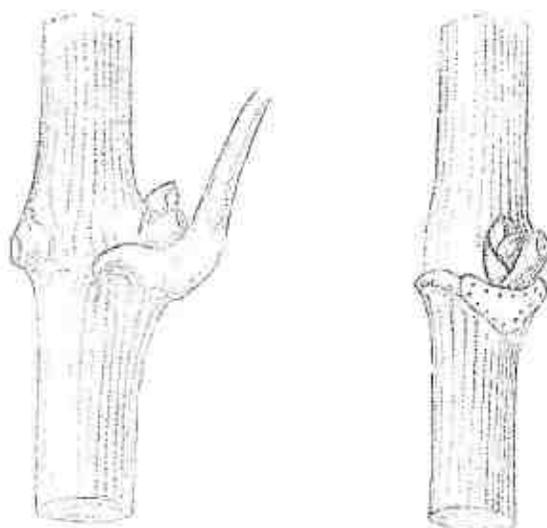


Рис. 43. Пробковая ткань в месте прикрепления черешка лозы к стеблю. На пробковой подушечке видны следы сосудисто-волокнистых пучков черешка.

одет пробковой тканью вплоть до зоны корневых волосков. Залегающие под эпидермисом клетки интеркутиса начинают пропитываться суберином и становятся пробковыми клетками в самом начале формирования вторичной проводящей системы (см. рис. 25). Это раннее опробковение можно рассматривать прежде всего как приспособительную реакцию растения на различные поранения поверхности корня при его росте в условиях почвы. Затем начинается опробковение стенок клеток эндодермы и заложение в корне феллогена.

Заложение феллогена — единый для всего растения процесс. Он начинается в периферии наиболее старых частей

оси растения (в зоне корневой шейки и гипокотыля) и распространяется вверх — в стебель, вниз — в корень. Феллоген корня, как и в стебле, откладывает к периферии большую толщу клеток пробки, расположенных правильными радиальными рядами. К центру он откладывает мало заметную феллодерму. Перидерма в корне винограда закладывается сплошным кольцом (рис. 44). Отрезанные ею периферические ткани корня (наружные слои периферии, эндодерма, остатки первичной коры, которая в корне отличается особой мощностью) начинают отмирать, буреют и постепенно сбрасываются или гнивают во влажной почве (рис. 45).

Сердцевинные и радиальные лучи в корне винограда шире, чем в стебле (рис. 43 и 44). Это обеспечивает всем тканям растения, окруженным пробкой, обильное снабжение водой и газообмен. Поэтому раннее развитие пробковой изоляции, сначала в виде опробковелых слоёв первичной коры, затем — опробковелой эндодермы и, наконец, в виде перидермы, можно рассматривать только как полезное для растения приспособление, защищающее корень от инфекций и вредителей и от пониженной температуры в почве.

Ещё задолго до наступления зимы постепенно ослабляется и замирает деятельность камбия в осевых органах. Замирает также и деятельность фел-

логена. Вместе с этим начинается более активный процесс одревеснения стенок клеток почти всех элементов ксилемы, флоэмы и сердцевинных лучей.

В этот период по растению распределяются запасные питательные вещества: крахмал, белки, в небольшом количестве жиры и др. В тканях отлагается особенно много крахмала. За немногими исключениями (ситовидные трубки, древесная паренхима) крахмалом заполняются почти все клетки корня и стебля. В корне запасные вещества откладываются на более долгий срок.

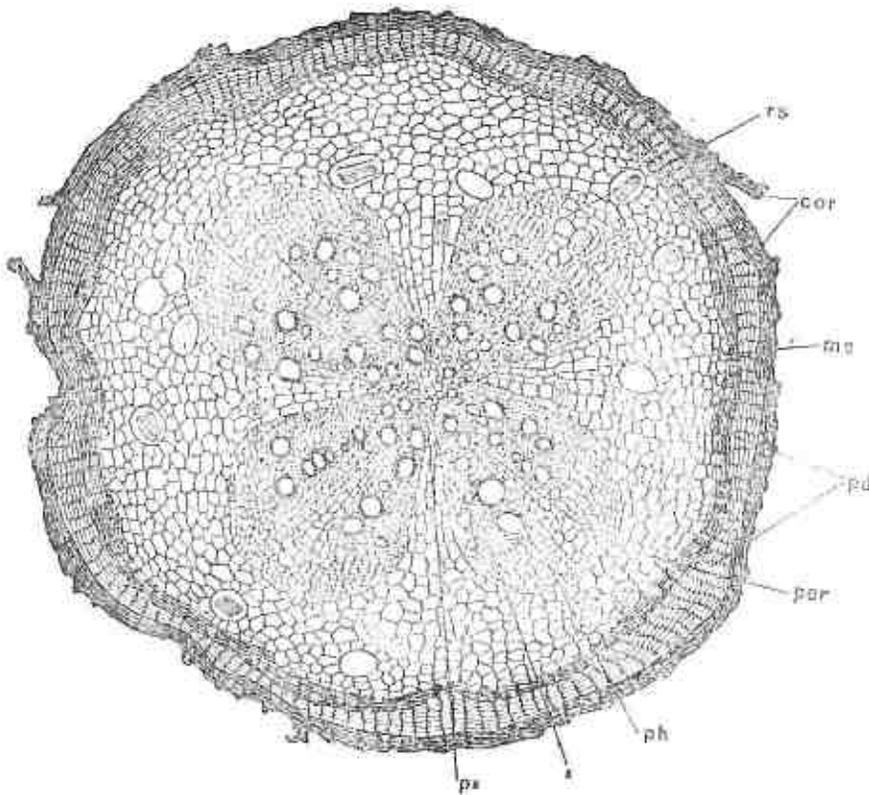


Рис. 44. Заложение перидермы *pd* и перичисла корня севца и отмирание перичной коря *cor*:

ra — радиальный луч, *ca* — сердцевинный луч, *per* — остаток перичисла, *ph* — флоэма, *x* — ксилема, *px* — протоксилема, лежащая в основании сердцевинных лучей

К тканям же стебля понятие «зимнего покоя» применимо далеко не в буквальном смысле. Многими исследованиями установлено, что перемещение веществ в стебле винограда происходит круглый год. С наступлением весны начинается интенсивное потребление запасных веществ, и они должны быть доставлены туда, где будут наиболее полно использованы. Задолго до весны запасные вещества начинают передвигаться в соответствующие зоны, в первую очередь к подушечкам почек. Одновременно вещества передвигаются и в корень — в зоны длительного хранения запасов.

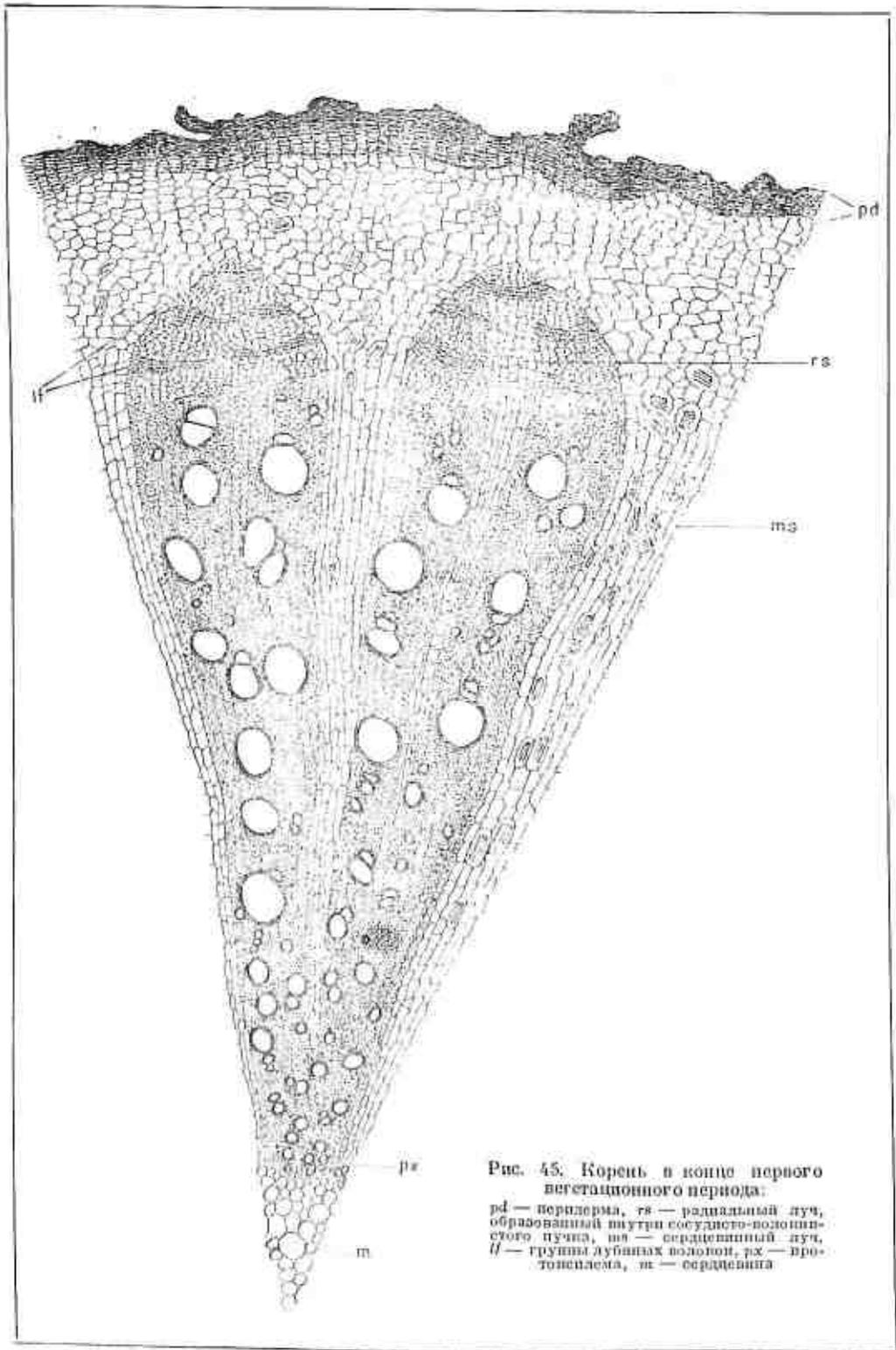


Рис. 45. Корень в конце первого вегетационного периода:

pd — перидерма, rs — радиальный луч, образованный внутри сосудисто-волокнистого пучка, ms — сердцевинный луч, ll — группы лубяных волокон, px — протоxилема, m — сердцевина

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ
В ПОСЛЕДУЮЩИЕ ГОДЫ ЖИЗНИ

В первый год жизни виноградного растения (сеянца) далеко не полностью выявляются его характерные черты. Рост одногодичного сеянца в длину несколько не похож на буйный рост лозы.

Пасынки у сеянца развиваются в ограниченном количестве и далеко не из каждого узла, а у взрослого растения они весьма обильны.

Усики в первый год жизни появляются на седьмом-десятом узле, а в последующие годы они появляются на третьем-пятом узле побега. Кроме того, усики сеянца обычно меньше ветвятся. Сеянец в первый год жизни не плодоносит. Форма листьев одногодичного сеянца совершенно не характерна для данного сорта. Их пластинка значительно меньше рассечена, она мелка, отношение длины пластинки к её ширине иное, чем у взрослого растения. Формула листорасположения $\frac{2}{5}$.

Следовательно, у винограда в первый год жизни все органы построены проще, чем во второй год, т. е. онтогенетическая изменчивость выражена весьма резко.

Наряду с онтогенетической изменчивостью в течение жизни растения у винограда, как и у всякого растения, наблюдается онтогенетическая изменчивость и на протяжении каждого вегетационного периода. Существуют как бы большие и малые циклы онтогенетической изменчивости. Листья на побеге неодинаковы: на первых узлах находятся более простые листья, затем их форма усложняется и к концу побега обычно снова постепенно упрощается.

Онтогенетическая изменчивость распространяется и на внутренние структуры растения.

Быстрота нарастания онтогенетических изменений в годичном цикле молодого сеянца может служить¹ у многолетних растений показателем свойств в фазе плодоношения (например скороспелости или позднеспелости). В селекционной работе диагностирование по изменчивости вегетативных органов в раннем возрасте может иметь большое значение.

Учитывая это положение, нельзя считать законченным изложение строения виноградной лозы на стадии одногодичного сеянца. Для того чтобы были понятны те изменения, которые произошли в процессе онтогенеза, необходимо дать описание органов растения в трёх- или четырёхлетнем возрасте. Только на такой ступени большого цикла онтогенетической изменчивости эти органы становятся типичными для сорта.

Вегетативное размножение винограда. В культуре виноград размножают вегетативным способом. Для размножения пользуются черенками, срезаемыми с зелёных или вызревших побегов.

Кроме того, для размножения широко применяется метод прививок, основанный на сравнительно лёгкой сращиваемости тканей подвоя и привоя.

¹ Согласно теории циклического старения и омоложения в онтогенезе, разработанной советским морфологом Н. П. Кренке.

Анатомия корнеобразования у черенков. Корни, развивающиеся на стебле, листе или другом органе растения, но не на корне, называются придаточными, или адвентивными, корнями. Корни, развивающиеся на корне же, называются боковыми корнями. В заложении тех и других корней, естественно, наблюдается большая разница.

У растений с высокой способностью к образованию адвентивных корней (ива, тополь, чёрная смородина) в стеблях, ещё не отделённых от материнского растения и не поставленных в особые условия влажности, как при отводках, во флоэмной части первичных сердцевинных лучей существуют специальные корневые зачатки (корневые почки). Это как бы бугорки меристематической ткани, образовавшиеся на сердцевинном луче.

У винограда же, несмотря на то, что его черенки прекрасно укореняются, в стеблях растений разного возраста и различных сортов и видов отсутствуют какие-либо образования, напоминающие корневые зачатки.

Заложение адвентивных корней у винограда происходит только при специфических условиях, которые и должны быть созданы в почве при вегетативном размножении. Для заложения адвентивных корней необходимы довольно высокая температура в почве (около 30°), достаточное количество контактной с черенком влаги и, наконец, доступ воздуха к поверхности закопанного стебля. Легче всего корни образуются у молодых побегов, хуже — у однолетних одревесневших, ещё хуже — у двухлетних и т. д. На побегах старше пятилетнего возраста адвентивные корни, как правило, не закладываются.

Заложение адвентивных корней происходит в периферийной зоне первичных сердцевинных лучей, прошедших из перицикла.

При соответствующих условиях среды возобновляется деятельность в перицикле стеблевого черенка (чубука) или стебля, прикопанных в почву. Оказавшись на периферии живых тканей стебля, перицикл включается в новую образовательную работу и становится корневым слоем и в стебле.

По исследованиям Раваза, заложение адвентивных корней происходит следующим образом. Клетки перицикла, прилегающие непосредственно к периферическому слою клеток сердцевинного луча, т. е. находящиеся на дне борозды кольца перицикла, начинают делиться и образуют бугорок меристематической ткани в виде конического тельца. Вершина бугорка обращена к периферии черенка. Заложение адвентивных корней в зоне периферии сердцевинных лучей можно связать с наличием здесь участков скважистой пробки в перидерме. Быстро развивающемуся корешку необходим приток кислорода для обеспечения усиленного дыхания, а кроме того, нарастающему корешку легче прокладывать путь в рыхлой ткани. По этой причине у других растений адвентивные корни закладываются под чечевичками. Пока формируется зачаток корня, пробуждается деятельность и в окружающих его тканях сердцевинного луча, а также в прилегающих участках флоэмы. Деление клеток этих тканей приводит к образованию рыхлой ткани из тонкостенных клеток. Эта рыхлая ткань разрастается и раздвигает в стороны флоэмные участки, смыкается над зачатком корешка и давит на перидерму.

Растущий зачаток корешка с имеющимся уже на его вершине корневым чехликом давит на расположенную перед ним рыхлую ткань, которую можно назвать «кармашком» корешка (по аналогии с боковым корнем). Совместное

давление корешка и кармашка на перидерму разрывает её. Через разрыв на поверхности черенка выступает сначала белый бугорок рыхлой ткани. Затем адвентивный корешок прорывает этот бугорок и выходит наружу (рис. 46).

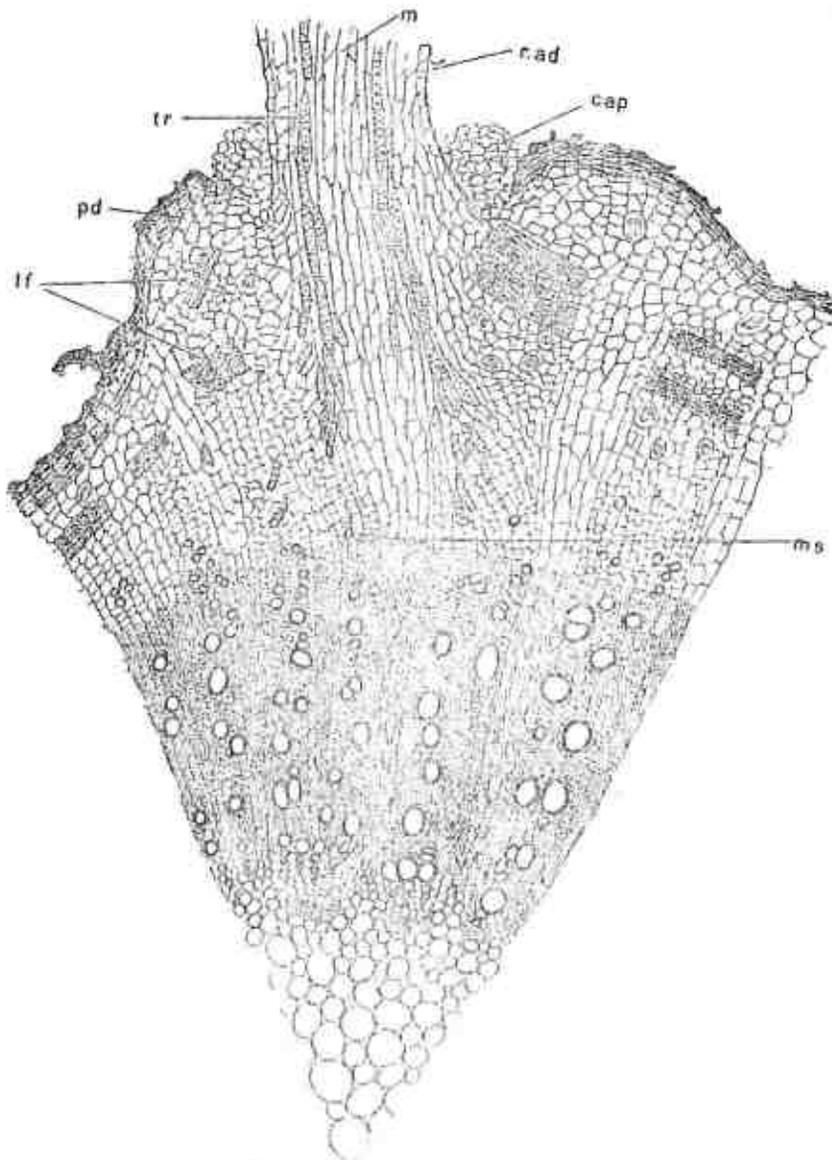


Рис. 46. Адвентивный (придаточный) корень *r. ad* на чубуке (черенке):

m — сердцевина адвентивного корешка, *tr* — трахеиды, осуществляющие связь сосудов корешка с сосудами черенка, *cap* — остаток «кармашка», округляющийся в виде зародышного основания корешка, *ra* — первичный сердцевинный луч, над которым заложился адвентивный корень, *pd* — перидерма, *lf* — группы дубинных волокон, сдвинутые в сторону вместе с прилегающими участками мягкого дуба — разросшимися тканями «кармашка».

Дальше он нарастает за счёт деятельности верхушечной меристемы. В нём уже имеются дифференцировавшиеся внутренние ткани: закладки прокамбий, быстро преобразующийся в первичную проводящую систему, образуется

эндодерма и под ней перицикл. Связь с водопроводящей системой стебля устанавливается при посредстве трахеид. Центр занимает довольно значительная сердцевина, непосредственно связанная с сердцевинным лучом черенка. К периферии от трахеид возникают ситовидные трубки, соединяющие протофлоэму корешка с флоэмой стебля.

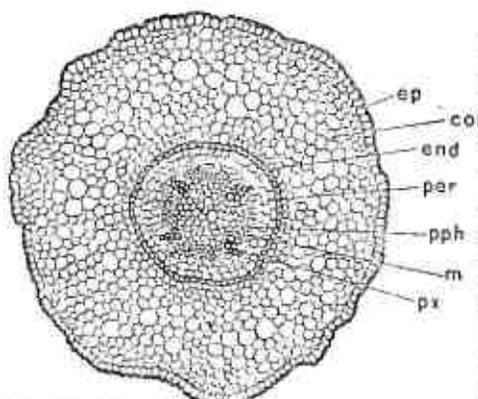


Рис. 47. Адвентивный корень; первичное строение:

ep — эпидермис, co — перичикл, end — эндодерма, per — перицикл, prh — протофлоэма, m — сердцевина, px — протоксилема

По числу групп протоксилемы адвентивные корни бывают нескольких типов. На рис. 47 видны по четыре чередующиеся группы протоксилемы¹ и протофлоэмы. Это — тетрархный тип корня. На рис. 48 представлен гексархный тип, имеющий шесть групп протоксилемы и шесть групп протофлоэмы. Эти два типа адвентивных корней встречаются чаще всего. Иногда наблюдаются и пентархные (пятерные) корни.

У основных корней преобладают диархный и тетрархный типы.

Итак, перицикл играет существенную роль в корнеобразовании у черенков и отводков. Более активен он в молодом зелёном стебле до заложения перидермы. В черенках двухлетних и ещё более старых побегов перицикл нацело отрезан перидермой. Адвентивные корни могут образоваться лишь за счёт деятельности другой живой ткани, а именно флоэмы (в данном случае особенно важна лубяная паренхима). Поэтому корнеобразовательная способность у таких черенков понижена. У ещё более старых черенков способность к корнеобразованию может отсутствовать.

В зоне узла находятся более широкие сердцевинные лучи и более мощный и жизнедеятельный перицикл. Поэтому в этой зоне корнеобразование идёт значительно лучше, чем в междоузлии. Эти анатомические признаки имеют безусловный практический интерес для апробации и заготовки чубуков винограда.

Первичные сердцевинные и радиальные лучи, заложившиеся ещё при дифференциации прокамбия в первичные проводящие пучки, прорезают не

¹ Возможно, что к сосудам протоксилемы на данном рисунке присоединены и клетки трахеид, образующие перемычку между протоксилемой корешка и сосудом черенка.

Таким образом, развитие адвентивного корня имеет много общего с развитием бокового корня, но есть и существенные отличия. Боковой корень закладывается из перицикла над участком протоксилемы, адвентивный корень — над участком сердцевинного луча. Это определяет в дальнейшем почти полное отсутствие сердцевины в молодом боковом корешке и наличие её в адвентивном корешке. Кармашек бокового корешка образуется из эндодермы и имеет определённую форму, напоминающую корневой чехлик. Кармашек же адвентивного корня образуется из клеток лубяной паренхимы и сердцевинного луча.

только всё междоузлие, но переходят обычно через узел и в следующее междоузлие, поэтому адвентивные корни закладываются закономерно вдоль черенка по вертикальным линиям. В стебле винограда обычно бывает пять первичных лучей (как и первичных пучков проводящей ткани); соответственно и линий (ортостихов) расположения адвентивных корней на черенке тоже пять; они закладывались в связи с топографией первичных сердцевинных лучей.

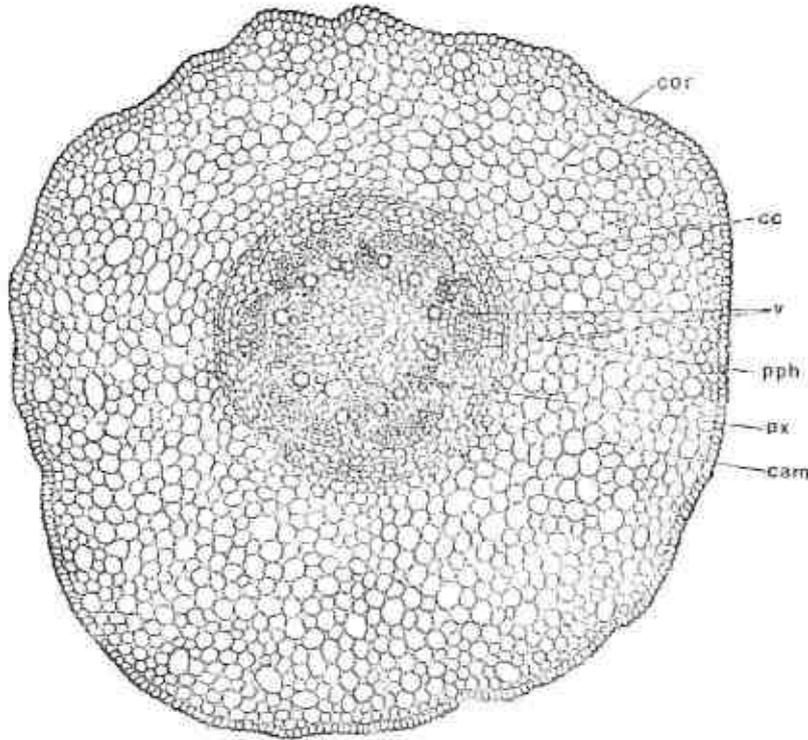


Рис. 48. Адвентивный корень; переход ко вторичному строению:
сог — первичная кора, сс — центральный цилиндр, ррф — протофлоэма, v — первые
сосуды вторичной древесины, рх — протоксилема, сам — камбий

Адвентивные корни развиваются не только при специальных посадках черенков и закапывании в почву ветвей-отводков. При достаточной влажности воздуха и почвы адвентивные корни развиваются на приземных побегах, а во влажных субтропиках и в оранжереях — и на выше лежащих частях виноградной лозы (в этих случаях адвентивные корни можно назвать «воздушными корнями»).

Анатомия прививок. Сращение подвоя и привоя у винограда происходит следующим образом.

В местах соприкосновения срезов подвоя и привоя из нежной, богатой водой ткани под влиянием раневого раздражения возникают наплывы, которые называются каллюсом¹. В образовании каллюса принимают участие

¹ Каллюс обычно развивается на нижней части чубука, на месте среза.

все живые клетки на поверхности среза, но главная роль в этом процессе принадлежит камбию. Особенно активно каллюс образуется тогда, когда камбий привоя приходит в непосредственное и тесное соприкосновение с камбием подвоя, хотя бы на небольшом протяжении. На поверхности обоих каллюсов (т. е. каллюса подвоя и каллюса привоя) находятся отмершие клетки, убитые при срезании. Кроме того, поверхностные клетки каллюсов нередко пробковеют. При соприкосновении каллюсов в первую очередь встречаются отмершие клетки привоя и подвоя и опробковевшие, т. е. также мёртвые, клетки поверхности каллюсов. Эти мёртвые клетки образуют изолирующую прослойку между каллюсами. Так как мёртвые клетки не покрывают сплошным слоем поверхности каллюсов, то при соприкосновении последних изолирующая прослойка обычно не бывает сплошной. В ней бывают так называемые окна прорыва, через которые живые клетки обоих каллюсов приходят в соприкосновение, и начинается «спайка» каллюсов. Кроме того, вследствие жизнедеятельности каллюсов происходит рассасывание изолирующей прослойки. Если прослойка тонкая, то она рассасывается нацело. Чаще она рассасывается не вся, и в соответствующих местах образуются окна рассасывания¹, которые увеличивают возможность спайки живых тканей каллюсов. Удачность прививки зависит от степени развития окон прорыва и окон рассасывания. Чем их больше или, другими словами, чем меньше остатков изолирующей прослойки, тем лучше подвой срастается с привоем. При недостаточно высокой технике срезаки, при подсыхании поверхности срезов, при непригодности участков камбия подвоя и привоя, при отдалённости родства сращиваемых лоз образуется много некротических элементов, и из-за этого прививка не даёт желаемых результатов. Если спайка каллюсов прошла удовлетворительно, наступает следующий ответственный этап сращения. В ткани спаявшихся каллюсов привоя и подвоя дифференцируются полоски камбия. Их нарастание должно привести к соединению камбия обоих участков каллюса и к созданию перемычки от камбия привоя к камбию подвоя. Если это произойдёт, то удача прививки предрешена. Однако такому исходу могут помешать два обстоятельства: во-первых, полоски камбия, заложившиеся в каллюсах, упрутся в остатки изолирующей прослойки и не соединятся; во-вторых, каллюс того или иного компонента иногда так обильно и быстро нарастает, что выносит полоску заложившегося в нем камбия в сторону (кнаружи или внутрь прививки) и лишает её возможности соединиться с полоской камбия в каллюсе другого компонента; в связи с этим в прививке не может образоваться промежуточный камбий. В обоих случаях ткани каллюса и заложившиеся в них полоски камбия начинают отмирать. Это увеличивает изоляцию и привоя и подвоя, а в результате прививка не срастается.

Если полоски камбия в каллюсе соединились и концы единой полоски дошли до камбия привоя и до камбия подвоя, то образуется мостик промежуточного камбия. Деление клеток промежуточного камбия приводит к образованию промежуточной ксилемы и промежуточной флоэмы. Элементы ксилемы и флоэмы обычно проходят через зону сращения более или менее перпендикулярно к срезам и присоединяются к соответствующим участкам ксилемы

¹ Термины «изолирующая прослойка», «окна прорыва», «окна рассасывания» введены в учение о прививках Н. П. Кренке.

и флоэмы. Таким образом устанавливается тракт для передвижения воды из подвоя в привой и пластических веществ из привоя в подвой.

Промежуточная ксилема имеет более тонкие стенки сосудов, чем присоединившиеся сосуды привоя и подвоя. Промежуточная флоэма, развившаяся к периферии зоны сращения, имеет в своём составе большое количество паренхимы. После установления через промежуточный проводящий пучок контакта между подвоем и привоем в паренхиме промежуточной флоэмы закладывается феллоген. Образовавшаяся из него пробка отрезает периферическую часть каллюса, которая засыхает и обычно отваливается. Оставшийся внутри зоны сращения каллюс обычно также отмирает, но иногда остаётся живым и тогда несёт функцию запасющей ткани.

Адвентивные (придаточные) корни. На черенке образуются корни первого порядка. Те из них, которые заложены ближе к основанию черенка или на его пятке, углубляются в почву особенно быстро и являются самыми длинными и толстыми корнями растения, почему обычно и называются «главными».

Адвентивные корни, заложившиеся посредине черенка, бывают более короткими и менее толстыми. Их обычно называют «боковыми» корнями, что морфологически неправильно: боковой корень возникает в качестве ответвления корня же.

У поверхности почвы на черенке закладываются наиболее короткие и тонкие корни, которые называются «поверхностными», или «росособираемыми».

Все корни способны к обильному ветвлению. На корнях первого порядка возникают корни второго порядка, на них в свою очередь — корни третьего порядка и т. д. Последние ответвления корневой системы можно отнести к корням шестого и даже седьмого порядка. Первые порядки корней — сравнительно толстые, но последние (четвёртый, пятый, шестой), образующие «мочки», бывают тонкими и короткими; они и играют главную роль в поглощении воды, так как не только корневые волоски, но и вся их поверхность, остающаяся до второй половины лета непокрытой пробкой, может всасывать воду. Осенью корневые волоски и «мочки» отмирают.

Большинство адвентивных корней, особенно первого порядка, с возрастом отмирает, и из вначале весьма многочисленных отходящих от черенка корней остаются сравнительно немногие.

В динамике анатомической структуры адвентивных корней много общего с динамикой основных корней (рис. 49).

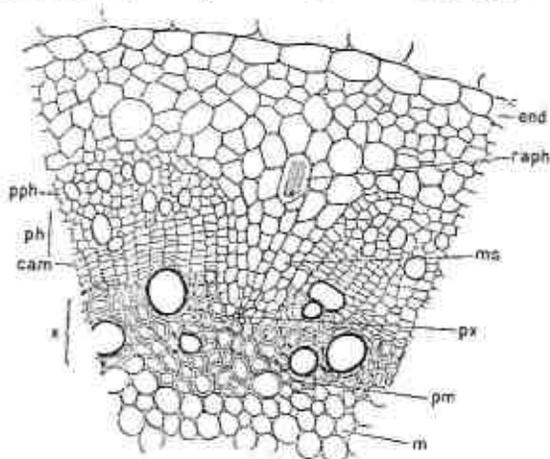


Рис. 49. Участок адвентивного корня вторичного строения:

end — эпидерма, gaph — кутикула с рафидами шавельконошного нальщика, ms — сердцевинный луч, px — сосуды протоксилемы в основании сердцевинного луча, pph — протопфлоэма, ph — флоэма, cam — камбий, x — ксилема, pm — перимедулярная зона, m — сердцевина

У адвентивных корней сердцевина более обширна, чем у основного корня сеянца. Кроме того, у них наблюдается большее утолщение стенок периферической зоны сердцевинны — так называемой перимедулярной зоны. Клетки с утолщёнными стенками лежат под протоксилемой в большем количестве, чем под ксилемой. Закладывающееся в перицикле кольцо феллогена отрезает кору, и к концу вегетационного периода корень имеет строение подобно изображенному на рис. 50.

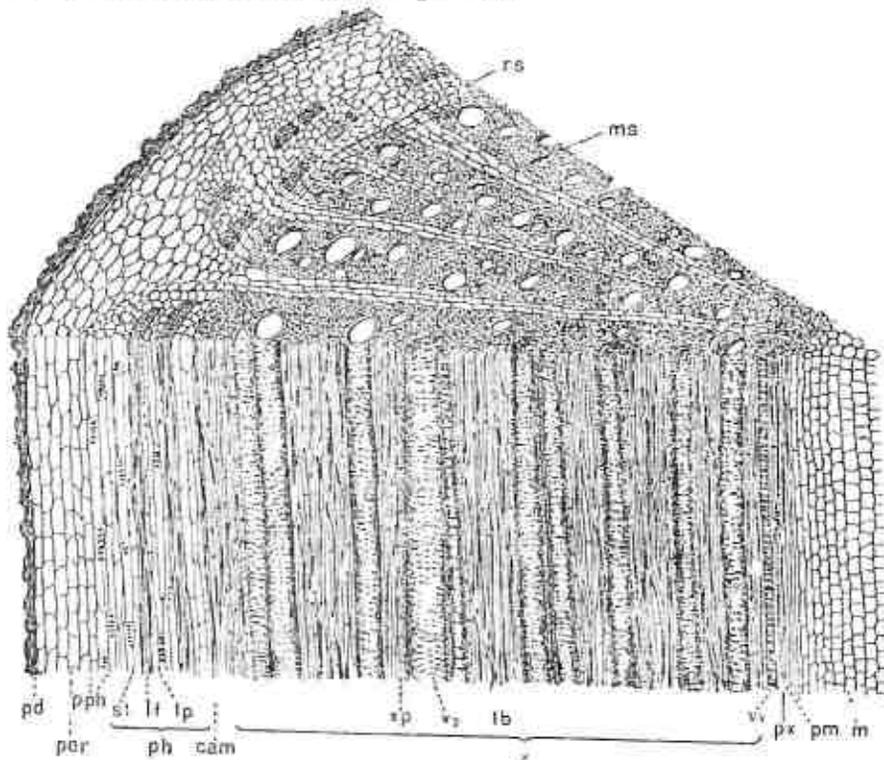


Рис. 50. Адвентивный корень в конце первого года вегетации:

pd — перидерма, per — перицикл, pph — протофлоэма, ph — флоэма (луб), si — ситовидные трубки, l — лубинная полость, ip — лубинная паренхима, cam — камбий, v₁ — спиральный сосуд, x — ксилема (древесина), v₂ — пористый сосуд, xp — древесная паренхима, lb — перегородчатый либриформ, px — протоксилема, pm — перимедулярная зона, m — сердцевина, ms — сердцевинный луч, rs — радиальный луч

В таком структурном состоянии корень пребывает в течение первой зимы. Почти все клетки его тканей, особенно клетки сердцевинных лучей, заполнены выработанными за лето растением питательными веществами: крахмалом, белками и маслом¹.

Весной значительная часть запасных питательных веществ при участии ферментов снова преобразуется в растворимую форму. Через поры клеток древесной паренхимы (обкладки сосудов) они поступают в сосуды и вместе с током воды поднимаются в стебель и распределяются по растению для дальнейшего использования.

¹ Масло в небольших количествах встречается в клетках обкладки сосудов и отчасти в клетках лубинной паренхимы.

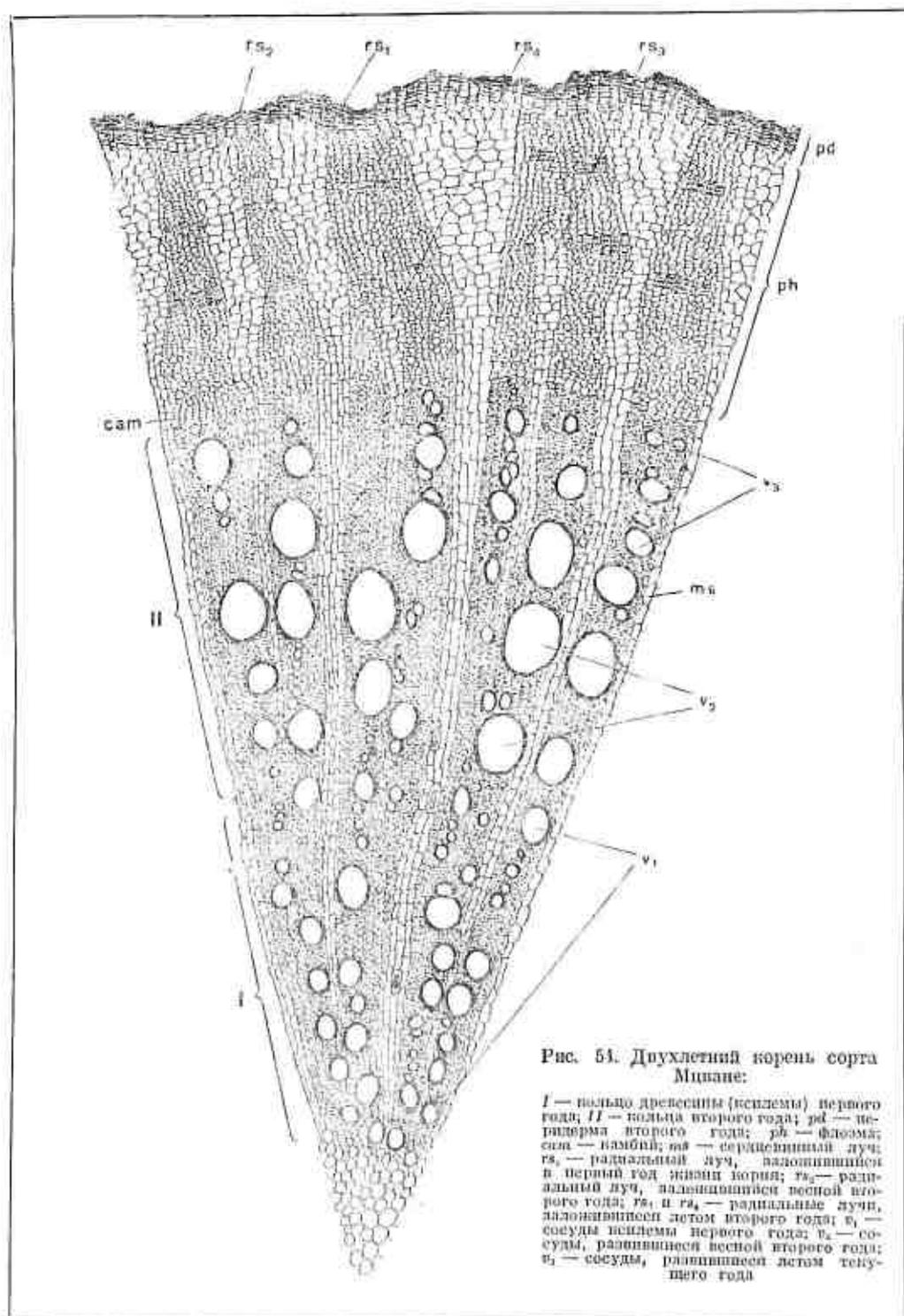


Рис. 51. Двухлетний корень сорга Мичмане:

I — кольцо древесины (ксилема) первого года; II — кольца второго года; pd — перидерма второго года; ph — флоэма; cam — камбий; ms — сердцевинный луч; rs — радиальный луч, заложившийся в первый год жизни корня; rs_1 — радиальный луч, заложившийся весной второго года; rs_2 и rs_3 — радиальные лучи, заложившиеся летом второго года; v_1 — сосуды ксилемы первого года; v_2 — сосуды, заложившиеся весной второго года; v_3 — сосуды, заложившиеся летом текущего года

В это время восстанавливается деятельность камбия. Сосуды в отложенных камбием слоях ксилемы выделяются своими крупными просветами. Сосуды такого диаметра в весенней ксилеме могли образоваться лишь при участии обильного тока воды, давящей на стенки молодых сосудов и распирающей их. Чем ближе к середине лета закладываются сосуды, тем меньший диаметр они имеют.

По смене диаметров сосудов и можно заключать о возрасте данного корня. Каждый вегетационный период даёт новое кольцо ксилемы, которое называется годичным кольцом. Каждое годичное кольцо начинается сосудами с широким просветом (весенние сосуды) и кончается сосудами с более узким просветом (летними сосудами) (рис. 51 и 52).

Однако и в корне и в стебле винограда нет такой резкой разницы между весенними и летними сосудами, какая бывает обычно у многолетних растений нашей зоны. Поэтому и годичные кольца у винограда не так заметны, как у других растений.

Сравнивая периферические ткани корня на рис. 50 и 51, можно заключить, что в начале лета в зоне флоэмы заложилось уже кольцо феллогена. Этот феллоген образовал пробку, которая вызвала преобразование в корку оставшихся на зиму нижних слоёв перицикла и периферических частей флоэмы и сердцевинных лучей. Эти части уже отделились от корня (вернее всего — разложились в почве), и покровной тканью корня является пробка текущего года. Непосредственно в неё упираются участки флоэмы, а также сердцевинные и радиальные лучи.

Историю заложения и развития радиальных лучей можно проследить по их топографии (рис. 51). Радиальный луч r_1 заложился раньше других. Он начал развиваться примерно через месяц-полтора после появления данного корня на черенке. Радиальный луч r_2 заложился ранней весной, как только пробудилась деятельность камбия, и он наряду с первыми слоями флоэмы и ксилемы отложил и первые клетки радиального луча. Луч r_3 явно заложился позднее — в середине весны, так как древесинный его конец расположен в средней части толщи весенних сосудов — своих сверстников. Луч же r_4 — самый поздний по заложению, его возникновение относится к концу весны.

Топография и история радиальных лучей показывают, что феллоген, образовавший покровную пробку на данном корне, заложился именно в текущем, а не в прошлом году. Если бы на данном корне пробка pl сохранилась с прошлого года, то вершина радиального луча r_2 , как заложившегося в текущем году, не была бы срезанной.

Подобные анализы биологии виноградной лозы по анатомическим признакам имеют определённое значение при заготовке черенков и при их апробации.

Широко известно, что корни американских видов винограда в той или иной степени устойчивы против филлоксеры. Наоборот, корни у сортов *Vitis vinifera* сильно страдают от этого вредителя.

Большинство исследователей филлоксероустойчивости винограда видит её основу как в биохимических, так и в анатомических особенностях корней. Установлено, что устойчивые виды и сорта характеризуются определёнными анатомическими признаками. Все ткани филлоксероустойчивых сортов имеют

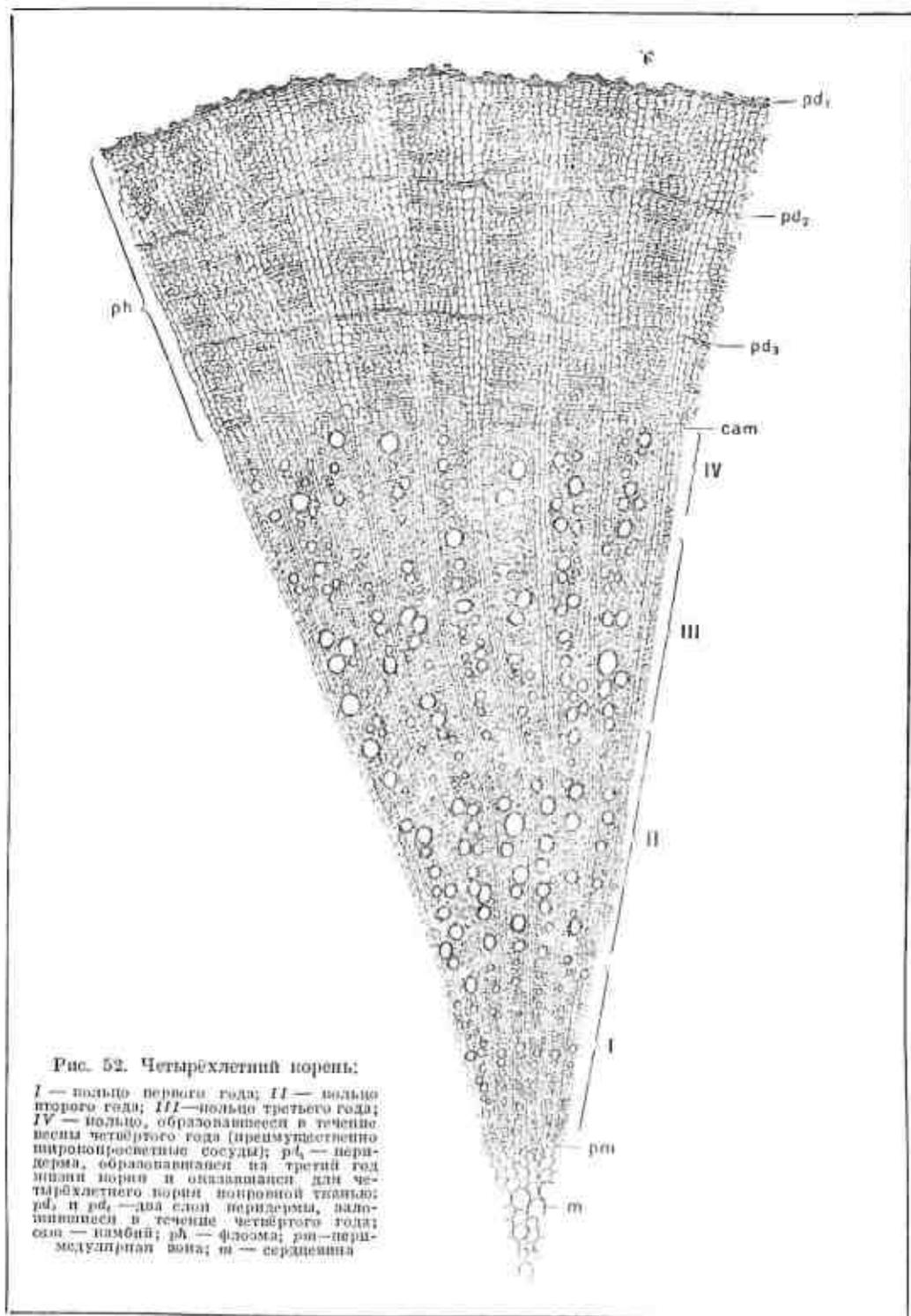


Рис. 52. Четырехлетний корень.

I — кольцо первого года; *II* — кольцо второго года; *III* — кольцо третьего года; *IV* — кольцо, образовавшееся в течение весны четвертого года (преимущественно вторичные сосуды); *рх* — первичная древесина, образовавшаяся на третий год жизни корня и окказавшаяся для четырехлетнего корня первичной тканью; *рв* и *рф* — два слоя вторичной древесины, образовавшиеся в течение четвертого года; *ска* — камбий; *рл* — флоэма; *рф* — первичная кора; *рм* — эндодерма; *к* — сердцевина

компактное строение. Сердцевинные и радиальные лучи более узки и мелко-клетны; расширения их во флоэмной части невелики; пробка у них имеет большее число слоёв, и кроме того, корка удерживается на поверхности корня значительно дольше, чем у неустойчивых против филлоксеры форм. Вторичные изменения в корне устойчивых форм протекают быстро, корень быстрее проходит этапы онтогенеза, например, элементы тканей корня быстрее и обильнее одеревеневают. Одеревеневшие ткани у устойчивых форм преобладают над мягкими тканями.

Кроме того, у американских видов при поражении их корней филлоксерой закладывается толстый слой пробки, изолирующей нацело поражённое место корня от здоровых тканей (рис. 53).

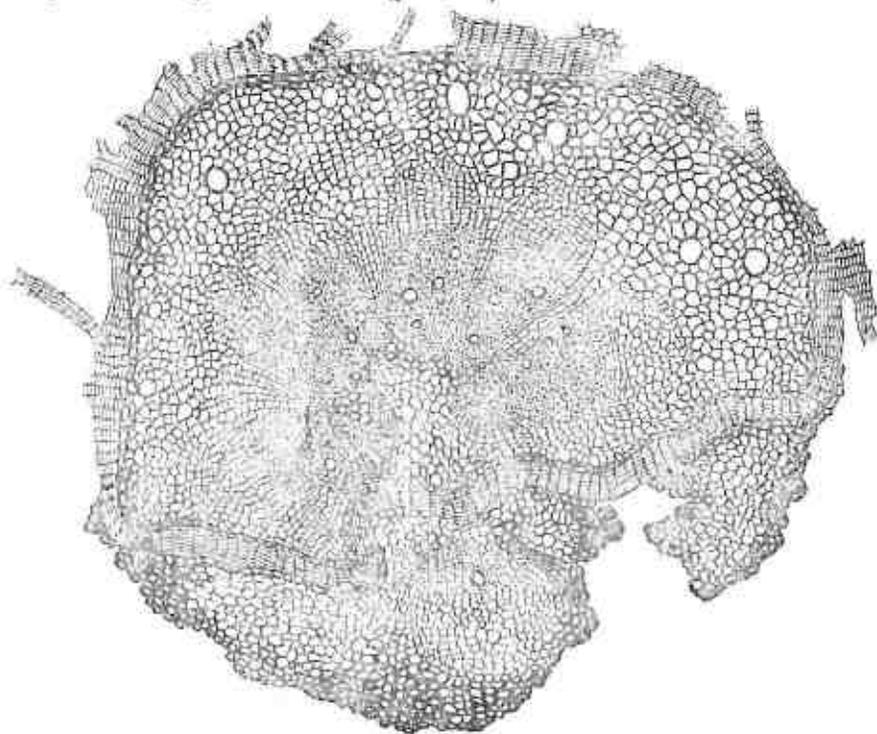


Рис. 53. Глубокое филлоксерное повреждение корня *Vitidis du Lot*, доходящее до сердцевинки. Защитная пробка вполне изолирует здоровую ткань от повреждённой (по Абессадзе, Макаревской и Цхакая)

Попытки найти среди сортов винограда *Vitis vinifera* формы, устойчивые против филлоксеры, увенчались известным успехом. На основе анатомических исследований (Абессадзе, Макаревская и Цхакая) выяснилось, что среди закавказских сортов винограда имеются формы, по структуре корня приближающиеся к американским формам. На первом месте в этом отношении был поставлен сорт Мцване. Анатомический анализ корня этого сорта, выросшего в Узбекистане, до известной степени подтвердил заключение кавказских исследователей (рис. 51). Отличия в строении радиальных лучей у этого сорта отчётливо выступают, если сравнить его со строением кавказского же сорта Саперави, наименее устойчивого против филлоксеры из всех изу-

чавшихся кавказских сортов (рис. 54). Менее устойчивые сорта, чем Мцване, имеют переходную структуру корня и неспособны образовать изолирующую пробковую прослойку при поражении филлоксерой. Даже у сорта Александрои, одного из более или менее устойчивых сортов, полной изолирующей пробковой прослойки не образуется (рис. 55).

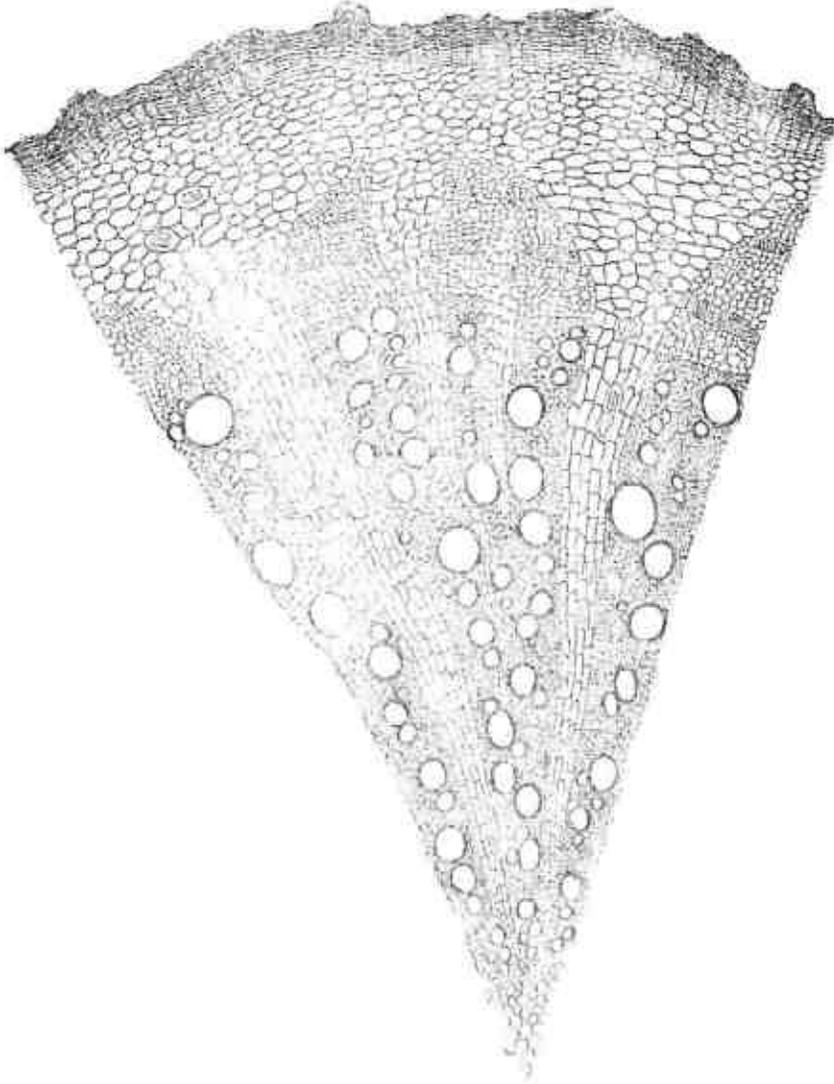


Рис. 54. Двухлетний корень сорта Саверави (обилие мягких тканей, широко сердцевидные лучи)

Стебель. Главный стебель у винограда бывает лишь у сеянца в первый год его жизни. В силу ежегодного отмирания в конце вегетации верхушечной почки главного побега сеянца, а также и всех побегов старых кустов новые побеги развиваются всегда из зимующей почки, заложенной в пазухе листа побега прошлого года, и являются боковыми побегами.

Зимующий глазок и спящая почка. Глазки, заложенные на побегах взрослых плодоносящих растений, построены по тем же принципам, что и у сеянцев, отличаясь большей дифференциацией и наличием большего числа почек.

Остающаяся на зиму комплексная почка получила название «зимующего глазка», или «зимующей почки» (рис. 56).

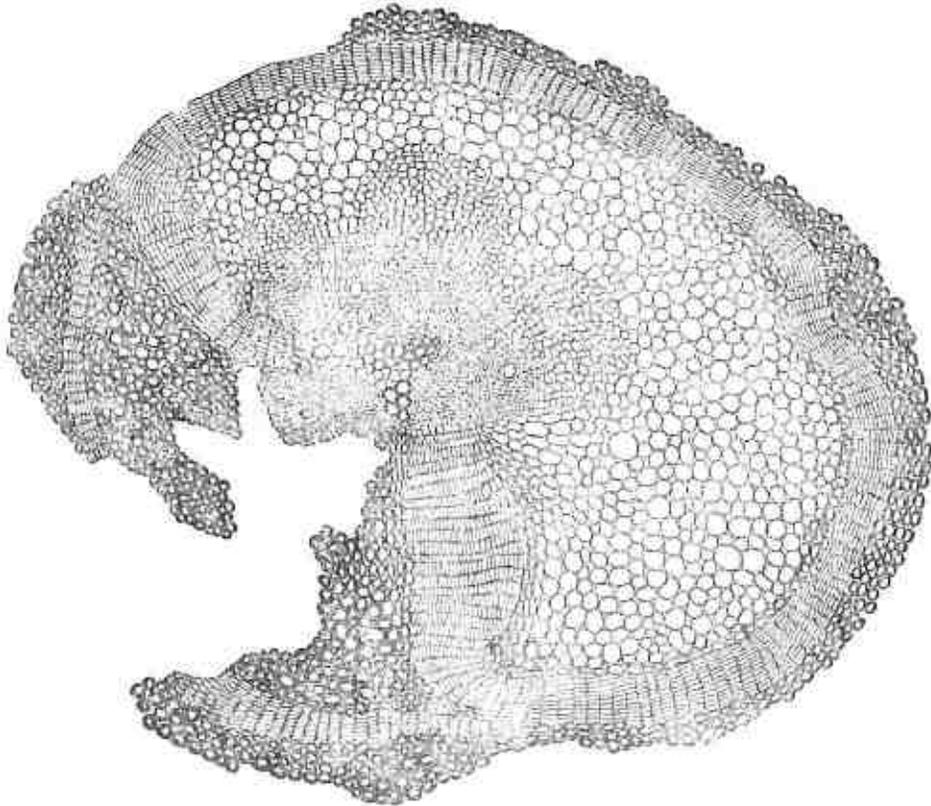


Рис. 55. Корень сорта Александрюли. Защитная пробка не вполне изолирует поврежденную филлоксерой ткань от здоровой (по Абессадзе, Манаревской и Цханан)

Почки глазка прикрыты снаружи двумя крупными бурыми чешуями (рис. 57), которые к осени значительно утолщаются. Стенки их клеток твердеют и пропитываются суберином, т. е. пробковятся. На внутренней стороне чешуй обильно развиваются волоски, образующие войлок. Под таким покровом нежные почки глазка зимуют, часто перенося без повреждения очень низкую температуру (до -20° и ниже).

Центральное место в глазке занимает главная почка, из которой развивается основной пазушный побег. Эта почка развита более других и несёт большее количество зачатков листьев и усиков, а также соцветий, если почка заложена на побеге соответствующего возраста. Вокруг главной почки в

глазке располагается ещё несколько почек, развившихся в пазухах самых нижних листьев главной почки. Эти почки называются запасными, или замещающими. На продольных срезах через почку обычно видны одна главная почка посредине и две замещающие — по бокам. На самом деле последних бывает от трёх до шести. Они закладываются постепенно и отличаются друг от друга величиной.



Рис. 56. Зимующий глазок винограда: в центре — главная почка глазка, по бокам — замещающие почки.

Из главной почки глазка весной развивается основная боковая ветвь данной пазухи или узла. Иногда почти одновременно с основным побегом из замещающих почек глазка развиваются ещё один-два побега. Чаще эти почки пробуждаются в случае уничтожения главной почки или начавшего развиваться из неё основного побега (вымерзание, поломка).

Обычно замещающие почки не трогаются в рост и остаются у основания побега, развившегося из главной почки. В этом случае они могут преобразоваться в новую сложную комплексную почку, т. е. в глазок. Такие глазки и можно видеть у основания одногодичных боковых побегов. Многие исследователи раньше считали их придаточными, адвентивными почками, появ-

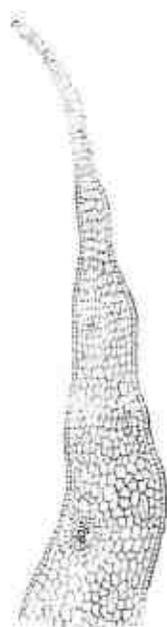


Рис. 57. Чешуйка
зимующей почки

рых многолетних ветвях, на рукавах, появляются побеги, известные под названием «волчков».

Волчки мало отличаются от обычных побегов. Они быстро растут и бывают обычно даже длиннее и толще побегов, развивающихся из зимующих почек.

Таким образом, виноград имеет три категории пазушных почек: 1) первичные, пасынковые почки, дающие побеги без периода покоя; 2) зимующие почки (глазки) — комплексные почки, слагающиеся из главной и замещающих её почек; 3) спящие почки. Все эти почки едины по прохождению и заложению.

ляющимися якобы вне связи с пазухой листа. На самом деле это типичные пазушные почки (их называют «угловыми глазками»).

Когда запасные почки, или глазки, не развиваясь далее, остаются на побеге, они могут преобразоваться в спящие почки. В этих случаях они обрастают тканями стебля и, медленно развиваясь, из года в год следуют за нарастающим в толщину многолетним побегом. На поверхности они остаются прикрытыми тканями стебля. Спящую почку у винограда можно было бы назвать и «спящим побегом».

Замедленное развитие спящих почек состоит в том, что на конусе нарастания их время от времени закладываются новые бугорки листьев, и вершина почки понемногу растёт. Заложившиеся же раньше зачатки листьев и соцветий регенерируют. Защитную функцию в почке берут на себя нижние листья, которые, повидимому, ежегодно отмирают, и их роль начинают исполнять следующие пары листьев.

Спящие почки могут пробудиться и дать побеги (рис. 58). Пробуждение иногда происходит спустя много лет после заложения этих почек. В таких случаях на ста-



Рис. 58. Пробуждающаяся спящая почка винограда, вышедшая на поверхность, многолетнего побега

Однолетний и многолетний побеги. Междоузлие и узел. Динамика структур стебля сеянца повторяется в основном и на любом из боковых побегов: на побеге из главной почки глазка, на пасынке и на волчке.



Рис. 59. Опушённый побег *Vitis amurensis*

Рис. 60. Голый побег *Vitis rupestris*

Поэтому здесь можно ограничиться описанием типичного строения однолетнего и многолетнего побегов.

Пока побеги ещё зелены и имеют травянистый характер, у одних видов и сортов они покрыты опушением, состоящим из более или менее

длинных волосков и коротких щетинок, а у других совершенно голые. Примером резко выраженного опушения стебля может служить зелёный побег амурского винограда. У него длинные волоски довольно густо покрывают и стебель, и усик, и черешки листьев (рис. 59). Голые побеги встречаются у многих сортов *Vitis vinifera* и у ряда американских видов (рис. 60).

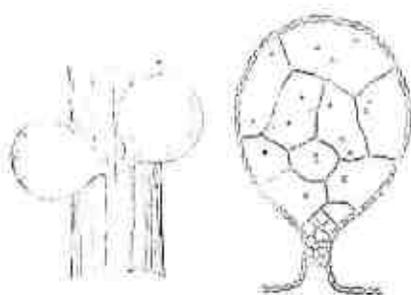


Рис. 61. Жемчужные желёзки на велёном стебле винограда

Как волоски, так и щетинки представляют собой вытянувшиеся клетки эпидер-

мис, на поверхности молодых стеблей иногда возникают своеобразные

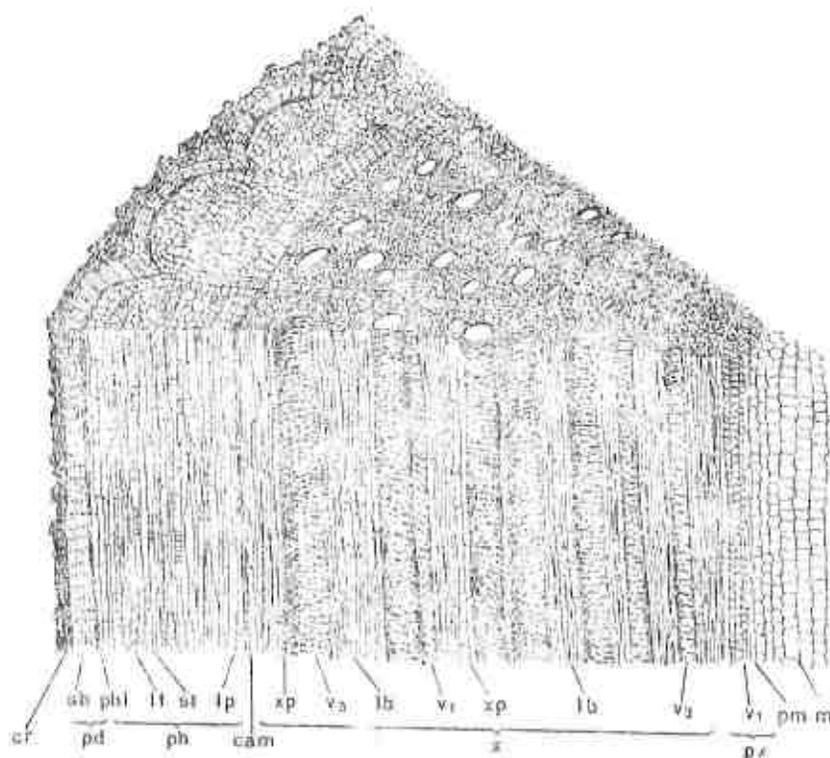


Рис. 62. Стебель в конце первого года вегетации (возбужденный попеременно радиальный срез):

st — кора; pd — перидерма; ab — пробка; phl — флоема; ll — лубяные водопия; ut — стигматидные трубки; lp — лубяная паренхима; cam — камбий; xp — ксилема; v₂ — примитивный спиральный сосуд; v₁ — переходный листовичный сосуд; lb — либриформ; xp — древесная паренхима (обладает сосудом); pm — перимедуллярная зона; m — сердцевина

многоклеточные выросты, так называемые жемчужные желёзки (рис. 61). Они встречаются, главным образом, весной и не только на стебле, но и

на листьях. Функции их до сих пор еще не выяснены. К стеблю и листу они прикреплены очень слабо и легко отваливаются.

Вместе с отмиранием эпидермиса и коры после образования в стебле кольца пробки отмирают и все поверхностные образования эпидермиса.

Структура стебля, сложившаяся к концу вегетации, изображена на рис. 62. Такое строение свойственно и чубукам, парезаемым для вегетативного размножения.

Строение узла значительно отличается от строения междоузлия (рис. 63). Основное отличие заключается в том, что в зоне узла имеется гораздо

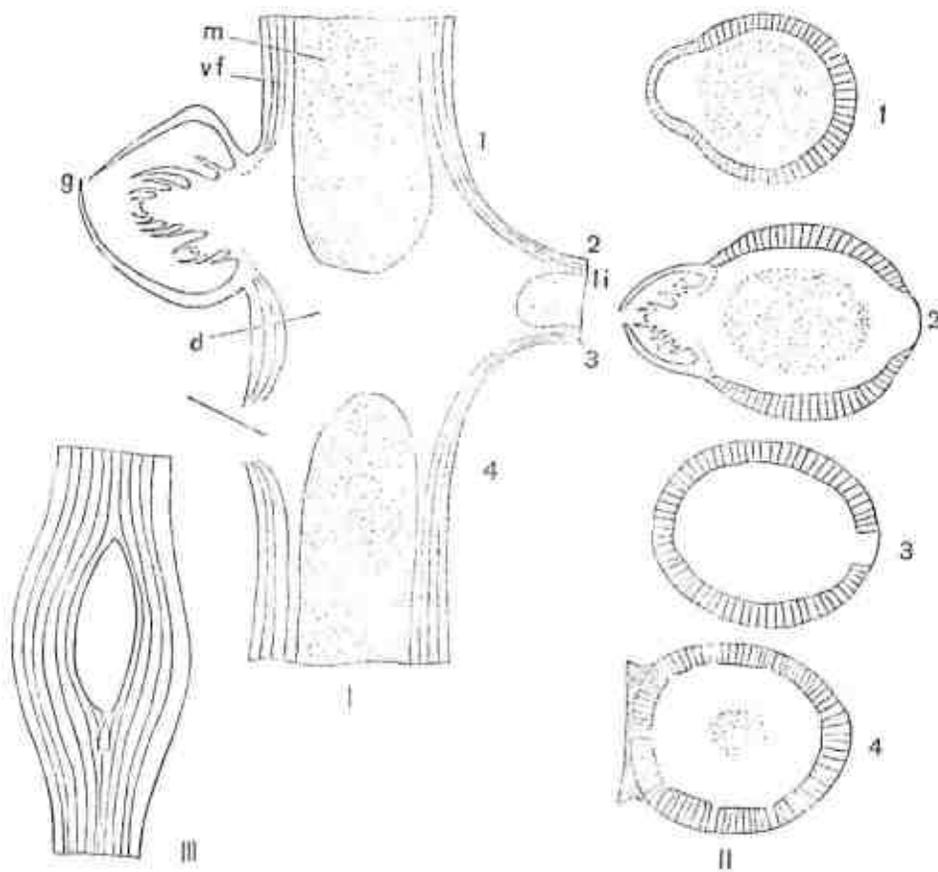


Рис. 63. Схема строения стебля в ноде узла:

I — на радиальном срезе; *II* — на поперечных срезах (*1-4* — на разных уровнях узла); *III* — на тангентальном срезе; *d* — диафрагма, *m* — сердцевина в стебле и усике, *vf* — проводящие пучки, *g* — почка, *li* — узел

больше паренхиматических тканей из плотно прилегающих друг к другу клеток. Коровая паренхима здесь значительно шире, чем в междоузлии,

а сердцевина имеет больший диаметр. Сердцевинные лучи из жизнедеятельных клеток в узле особенно широки. Входящие в стебель в зоне узла сосудисто-волокнистые пучки почек и листьев (веточные и листовые следы) образуют прорывы (щели) в цилиндре проводящей системы стебля, кото-

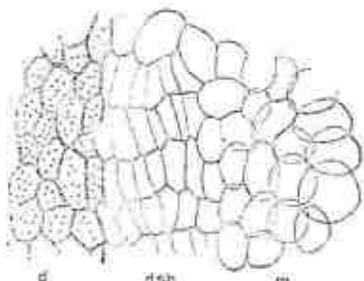


Рис. 64. Строение пограничной зоны диафрагмы и сердцевины:
d — ткань диафрагмы, dab — отрожившиеся клетки периферии диафрагмы, m — отрожившиеся клетки сердцевины.

Живая паренхимная ткань — диафрагма — перерезает сердцевину и разделяет ее на двух смежных междуузлиях. Ткань диафрагмы построена из клеток, напоминающих клетки сердцевинных лучей (рис. 64). В этих клетках, связанных многочисленными порами, отлагается большое количество крахмала. Диафрагма в узле заме-



Рис. 65. Корка на многолетнем стебле. Чередующиеся слои пробки *sb* и луба *ph*.

меняет сердцевину, которая к осени отмирает и, следовательно, не может играть роли питающей ткани, столь важной в узле. Наличие в узле оставшейся диафрагмы можно рассматривать как полезное для виноградной лозы приспособление, усиливающее питание глазков и пазушных побегов.

Многолетний побег (ствол, рукав) бывает толще, чем однолетний стебель. Поверхность многолетнего побега покрыта хорошо развитой и характерной коркой. Мощность корки увеличивается за счёт прибавляющихся ежегодно колец из периферического луба и сердцевинных лучей. На срезе через корку (рис. 65) можно видеть

чередующиеся слои пробки, образованной в разные годы, и слои луба. Корка на стебле винограда может сохраняться в течение ряда лет. Этим стебель отличается от корня, на котором корка, как правило, разрушается ежегодно и обнажает поверхность последней пробки. Но и на стебле корка отслаивается и в виде тёмнобурых лент держится на стебле, придавая специфический вид многолетним стеблям (рукавам) виноградной лозы.

рые заполнены паренхимой. Это увеличивает мощность паренхиматизации зоны узла. В биологии лозы такое строение имеет большое значение для лучшего обеспечения питательными веществами побегов, развивающихся на узле, так как паренхиматические клетки накаплиют на зиму запасные питательные вещества.

В зоне узла особенно мощно развита поверхностная механическая ткань — колленхима. Она способствует укреплению побега, так как в этом месте должна быть опора развивающегося на нём пазушного побега.

Многолетний побег (ствол, рукав) бывает толще, чем однолетний стебель. Поверхность многолетнего побега покрыта хорошо развитой и характерной коркой. Мощность корки увеличивается за счёт прибавляющихся ежегодно колец из периферического луба и сердцевинных лучей. На срезе через корку (рис. 65) можно видеть

Утолщение стебля идёт в основном за счёт ежегодного нарастания колец древесины. Флоэма же из года в год утрачивает свои периферические части.

Годичные слои ксилемы различимы вследствие смены летних сосудов с узким просветом на весенние сосуды следующего года с более широким просветом (рис. 66).

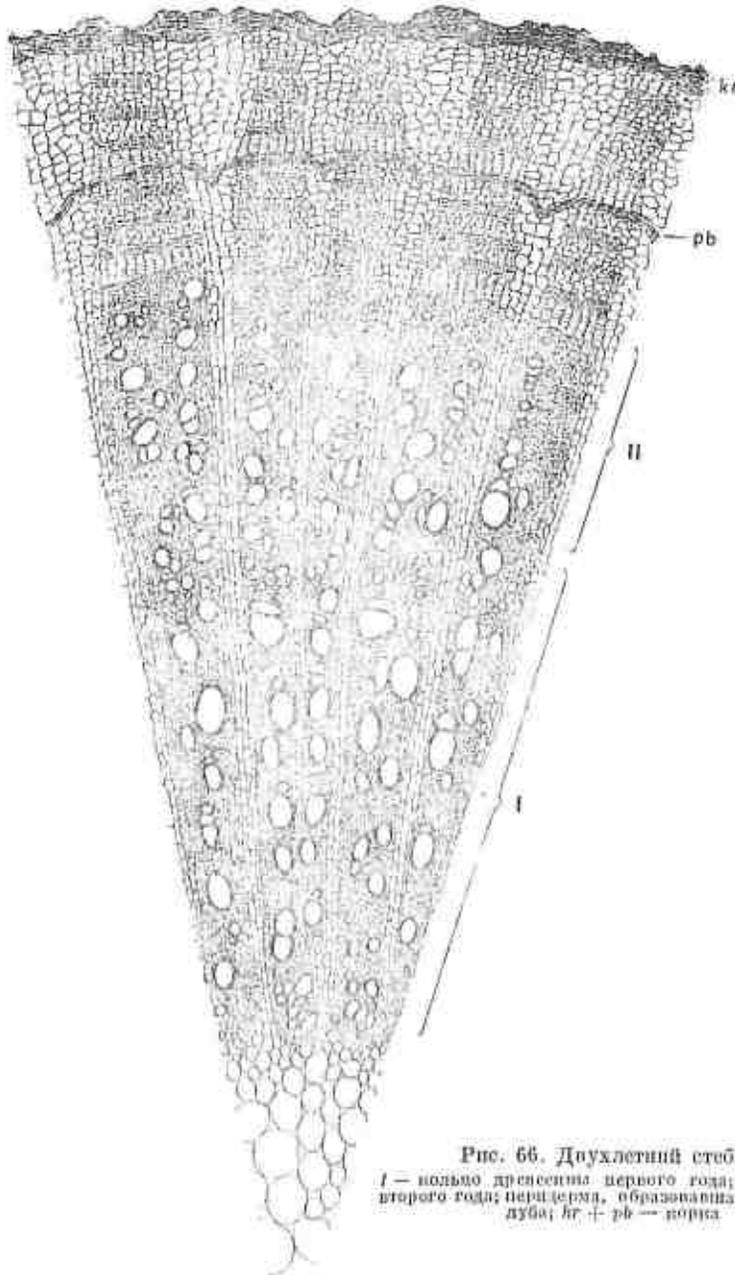


Рис. 66. Двухлетний стебель:
I — кольцо древесины первого года; II — кольцо
второго года; перидерма, образовавшаяся в ткани
луба; kr + pb — кора

В сосудах двухлетних и более старых стеблей образуются тиллы (рис. 67). Сосуды имеют обкладку из живых клеток древесной паренхимы. Те и другие соединяются через многочисленные поры, что имеет большое зна-

чении при передвижении веществ по телу растения. При тиллообразовании parenхимные клетки обкладки врастают в полость сосуда через поры *px*. Сначала в силу более высокого осмотического давления в клетке древесной parenхимы, чем в сосуде, в полость сосуда врастает протоплазматический отросток из клетки обкладки, одетый тонкой целлюлозной плёнкой. Этот отросток

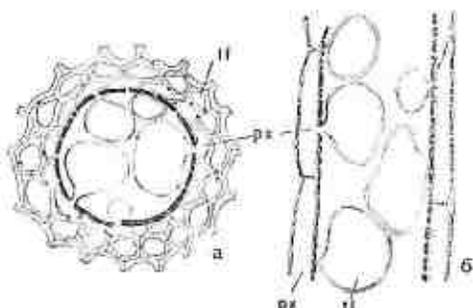


Рис. 67. Тиллы в сосуде стебля винограда

принимает шарообразную форму и растёт дальше, не теряя связи через кору с породившей его клеткой parenхимы. В полости живых тилл *tl* начинают отлагаться запасные питательные вещества совершенно так же, как они отлагаются в клетках обкладки. Таким образом, сосуд используется в известной части как хранилище запасов органических веществ. Так как тиллы могут вырасти из многих клеток древесной parenхимы и разрастись до значительных размеров, то между соприкасающимися тиллами возникает сообщение через поры в их оболочках.

Тиллы в сосудах древесных растений встречаются довольно часто. У винограда тиллы образуются и в ситовидных трубках, что у других растений наблюдается редко. Это явление у винограда отмечается, например, в месте срастания подвоя и привоя.

Вообще же у винограда в ситовидных трубках при старении идёт другой процесс. Ситовидные пластинки затягиваются каллозой, и это выводит их из строя на третий год жизни независимо от отрезания их пробкой вместе с другими элементами флоэмы. Каллоза, закупорившая поры осенью в первый год жизни трубки, весной рассасывается, и трубка функционирует ещё целое лето.

Сосуды ксилемы, несмотря на закупорку части их тиллами, продолжают проводить воду, а весной и пластические вещества в течение многих лет. Для винограда отмечают срок службы сосуда до 20—25 лет.

В более старом возрасте старые сосуды начинают выходить из строя. В это время усиленно образуются тиллы, которые закупоривают целло сосуды, и сокодвижение по ним прекращается. Оболочка у тиллов сильно утолщается, и внутри сосуда развивается плотная ткань. Кроме образования тиллов, в сосудах наблюдается выделение гумми (камеди), что ещё сильнее закупоривает сосуды. В этих старых зонах отмирают ткани древесной parenхимы и либриформа, а вместе с ними и клетки сердцевинных лучей, прилегающих к данной зоне ксилемы. Все отмирающие ткани пропитываются танином, консервирующим их и окрашивающим в тёмно-бурый цвет. Эти процессы приводят к тому, что в стеблях виноградной лозы, находящейся в возрасте, примерно, 20—25—30 лет, в центральной части появляется так называемое «ядро», гораздо более твёрдое, чем ткани, окружающие стебель лозы.

Известны многочисленные случаи, когда отдельные растения винограда имеют документально зарегистрированный возраст до 200 и более лет

(«старик»). Диаметр ствола у таких растений достигает 0,75 м и более. Следовательно, в условиях культуры растение может преобразовать тонкий стебель лианы в толстый ствол.

Усик. При помощи усиков лоза поднимается на высокие деревья и другие подпоры. Механизмом, позволяющим усикам выполнять эту функцию,

является его достаточно быстрое путающее (круговое) движение. Ч. Дарвин установил, что нутрирующая верхушка усика описывает полный круг всего лишь за 2 часа. Это облегчает усикам нахождение опоры и быстрое закручивание вокруг неё. В силу раздражения от прикосновения усик не только обвивает своей верхней частью опору, но и свободная нижняя часть усика приобретает характер спирали, вследствие чего побег подтягивается к опоре и закрепляется на ней.

Усик имеет типичную стеблевую структуру

(рис. 68). У усиков взрослого растения усиливаются пучки перидиальных волокон и в ксилеме утолщаются оболочки клеток либриформа. Эти изменения придают усикам большую прочность. Проводящая система в усике развита незначительно, так как она обслуживает лишь ограниченные толщи тканей.

Если усик не встречает опоры, то структура его обычно не меняется: он остаётся травянистым, держится некоторое время на побеге, затем отчленяется от него у своего основания вследствие образования пробковой прослойки (как у черешка листа перед листопадом) и отпадает.

Если же усик закрепился на опоре, то его ткани начинают быстро деревенеть (рис. 69). Резко увеличивается объём ксилемы, а в её основном месте занимает либриформ как важнейшая механическая ткань усика. Волокна

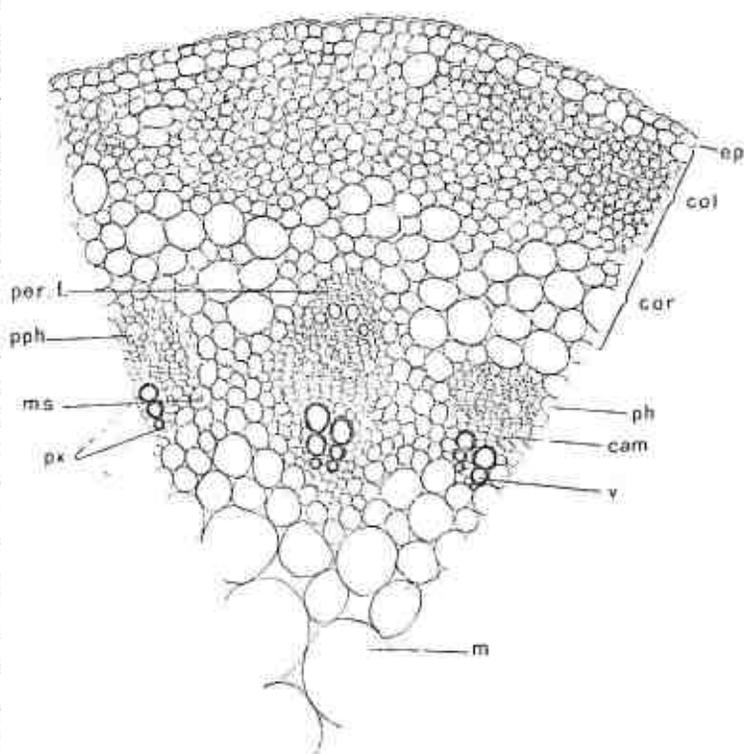


Рис. 68. Строение древесного усика:

ep — эпидермис, col — колленхима, cor — кора, per. f. — перидиальные волокна, ph — флоэма, pph — протофлоэма, px — протоксилема, cam — камбий, ms — сердцевинный луч, v — сосуды ксилемы, m — сердцевина

либриформа так сильно развиваются, что не дают простора для развития сосудов, которые имеют здесь незначительный диаметр. Резко возрастает количество пучков перидикловых волокон, которые теперь имеют одревесневшие стенки. Всё вместе взятое и определяет исключительную прочность усиков, на которых держатся в подвешенном состоянии нарастающие побеги виноградной лозы.

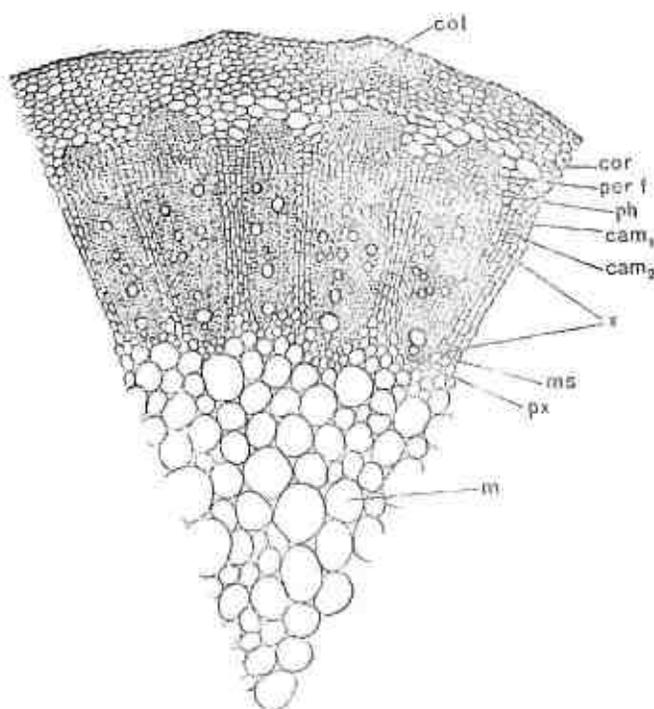


Рис. 69. Строение одревесневшей части усика:

col — кора, cor — пробка, per f — перидикловое волокно, ph — флоэма, cam₁ — пучковый камбий, cam₂ — межпучковый камбий, x — ксилема, px — протоксилема, m — сердцевина

Главные жилки, особенно срединная, в листе винограда так сильно развиты, что резко выделяются с нижней стороны пластинки, во много раз превышая её толщину (рис. 71).

В главной жилке находятся сосудисто-волокнистые пучки разной величины, расположенные кольцом. Самый мощный пучок находится внизу. В нём хорошо развиты ксилема и флоэма, а между ними залегает камбий. Над флоэмной частью идут тяжи механической склеренхимной ткани — перидикловые волокна. Пучок нарастает за счёт входящих в центральную жилку пучков из жилок второго порядка.

Сверху лежит второй, несколько меньший пучок (также имеющий хорошо развитую ксилему, флоэму и первичную склеренхиму). Боковые пучки в кольце представляют собой вошедшие в главную жилку пучки боковых жилок, не приложившиеся к основному нижнему пучку.

Лист. Лист винограда в процессе развития расчленяется на два прилистника, черешок и пластинку.

У взрослых растений все части листа более развиты, а форма более усложнена, чем у сеянца.

Основными конструктивными элементами формы пластинки листа являются пять главных жилок (нервов) и пять вырезок пластинки между ними.

От всех главных жилок отходят жилки второго порядка, а от последних — жилки третьего порядка и т. д. Конечные разветвления жилок анастомозируют друг с другом и дают тонкую сеть в мякоти листа (рис. 70). Окончания жилок второго порядка и главные жилки входят в зубчики по краю пластинки.

Кольцевое расположение пучков сближает строение главных жилок пластинки со строением черешка. Как и у последнего, строение жилки носит черты стеблевой структуры, а именно: флоэма в пучках обращена к периферии, а в середине кольца залегает сердцевина.

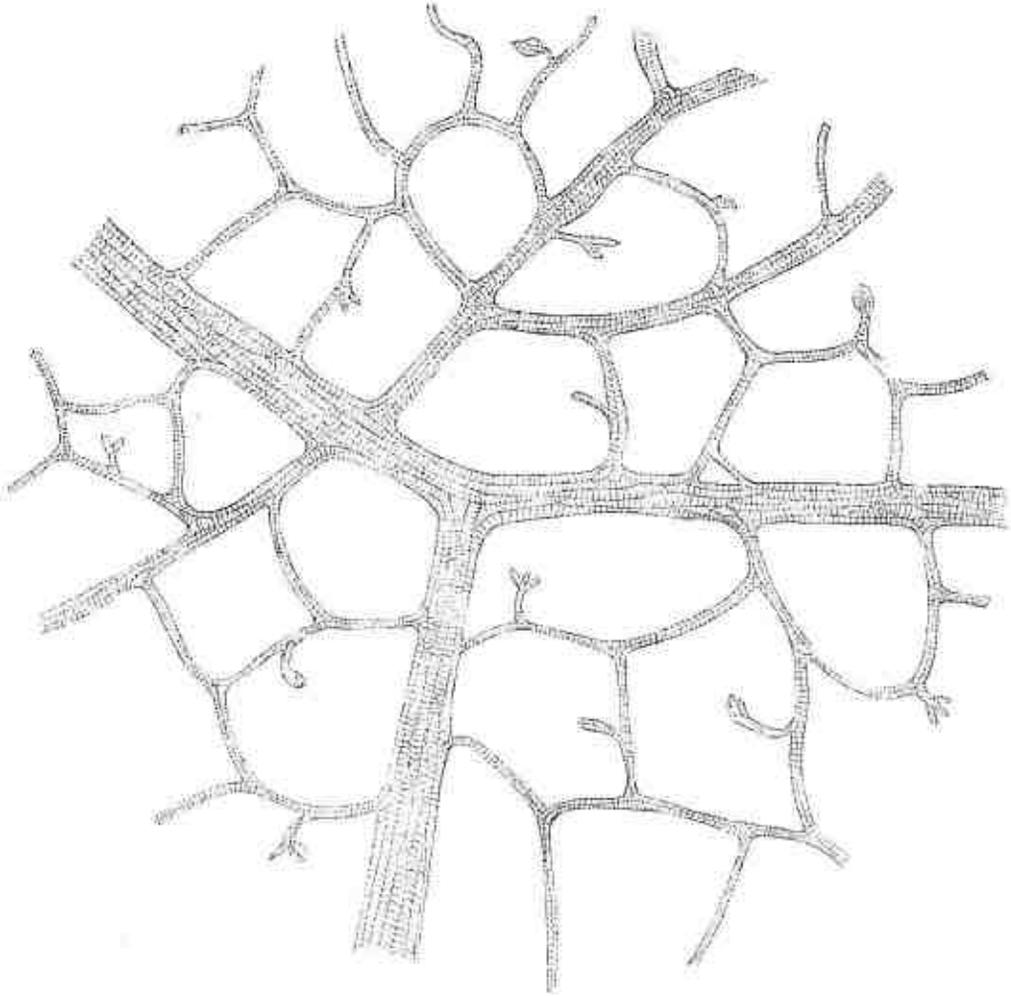


Рис. 70. Сеть жилок в мяоти листа

Перед переходом в черешок сосудисто-волокнистые пучки всех пяти главных жилок сближаются друг с другом. Войдя же в черешок, они снова разбиваются на более или менее обособленные пучки в одном кольце (рис. 72).

Строение черешка обеспечивает выполнение следующих основных функций:

1) поддержание большой пластинки листа (кольцо колленхимы и тяжи склеренхимных первичковых волокон придают черешку прочность и гибкость);

2) проведение больших количеств воды в лист и пластических веществ из листа (большое количество сосудов и ситовидных трубок);

3) временное отложение на короткие сроки пластических веществ, что связано с передаточной функцией черешка между пластинкой и стеблем.

Эпидермис пластинки листа над мякотью листа (мезофиллом) очень хорошо выражен и представлен крупными клетками с поверхностной плёнкой

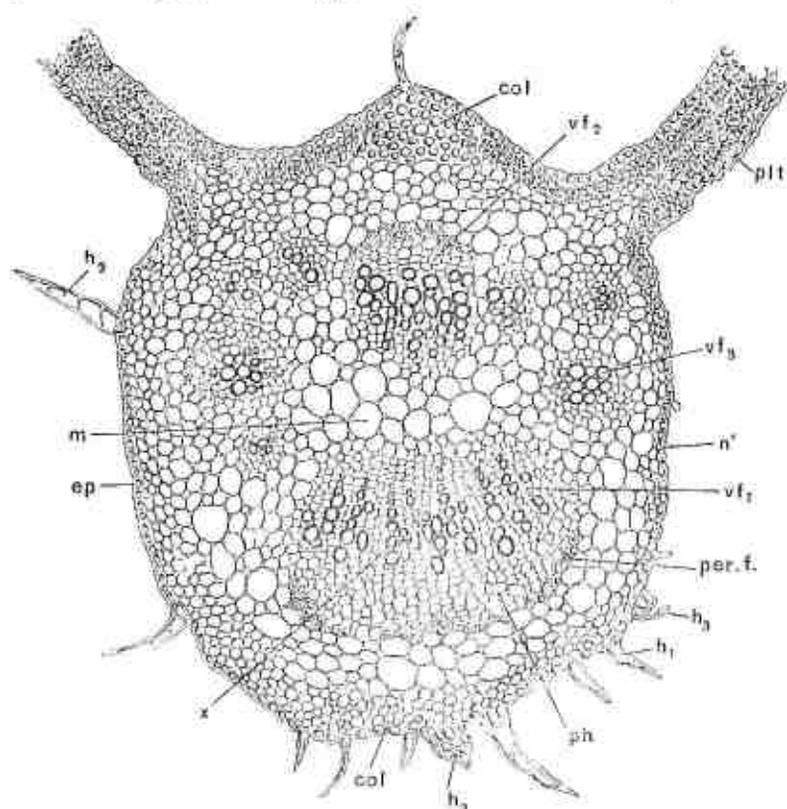


Рис. 71. Строение главной жилки листа:

n' — выступающая с верхней стороны пластинки главная жилка, pit — пластинка листа, ep — эпидермис, col — колленхима, $per. f.$ — перичикловидное кольцо (склеренхима), h_1 — простая устьица на эпидермисе, h_2, h_3 — многослеточные устьица, ph — флоэма, x — ксилема, vf_1 — наиболее мощный главный пучок, vf_2 — верхний пучок, vf_3 — более мелкие боковые пучки, m — ситовидная

кутикулы, особенно на верхней стороне пластинки (рис. 73). На эпидермисе у некоторых сортов встречается бороздчатая кутикула. Мержанян установил, что бороздчатость кутикулы наиболее хорошо выражена у мильдиюустойчивых сортов, хотя прямой связи здесь нет, так как гифы гриба *Plasmopara viticola* проникают в лист через устьица, а не через кутикулу.

Устьица у винограда как типичного мезофита встречаются лишь на нижней стороне (рис. 73). Исключения, когда единичные устьица встречаются на верхней стороне пластинки, очень редки.

Устьиц у винограда сравнительно немного: от 120 до 200 на 1 мм² (в среднем 140—150).

Количество устьиц непостоянно. Оно изменяется с возрастом растения, с высотой яруса на побеге, с условиями обитания (на солнечных местах возрастает) и т. п. Поэтому для диагностики сортов этим признаком нужно пользоваться с осторожностью. Как общее положение можно указать, что сорта более засухоустойчивые характеризуются большим количеством устьиц на единицу поверхности, но зато у таких форм обычно бывает меньшей общая площадь пластинки листа. То же нужно сказать и о величине устьиц (закрывающих клеток). Растения в сухих местобитаниях имеют более мелкие устьица.

Устьица у сортов *Vitis vinifera* располагаются обычно в уровень поверхности пластинки листа (рис. 73). Иногда устьица бывают приподняты, что характерно для листьев с сильным опушением на нижней стороне пластинки, как, например, у Изабеллы (рис. 75).

Под покровом верхнего и нижнего эпидермисов залегает мякоть, или мезофилл. В типе у винограда мезофилл дорзивентральный и имеет следующее строение: к верхнему эпидермису непосредственно прилегает слой клеток, вытянутых перпендикулярно к поверхности листа (палисадная, или столбчатая, паренхима).

У всех сортов и типов винограда этот слой прекрасно выражен, его клетки имеют продольный диаметр, в 5—6 раз превышающий поперечный. Клетки его особенно богаты хлорофиллом. Палисадный слой — основной аппарат фотосинтеза.

Под палисадным слоем находится слой более или менее вытянутых в том же направлении клеток. У одних сортов и видов винограда клетки этого слоя имеют отношение длины к ширине около 2 : 1 (рис. 74 и 76), у большинства же сортов более характерно отношение 2 : 1,5 (рис. 75 и 77).

Нижняя часть клеток этого слоя прилегает к окончаниям жилок, вернее к их петлям, и передает в окончания проводящей системы пластические вещества, выработанные клетками палисадной паренхимы. Их называют собирательными клетками.

К нижнему эпидермису прилегает рыхлая ткань из 3—5 слоёв клеток неправильных очертаний с большими межклетниками. Этот слой называют губчатой паренхимой. Проходящий через устьица воздух может свободно циркулировать по межклетникам и отдавать углекислоту для фотосинтеза

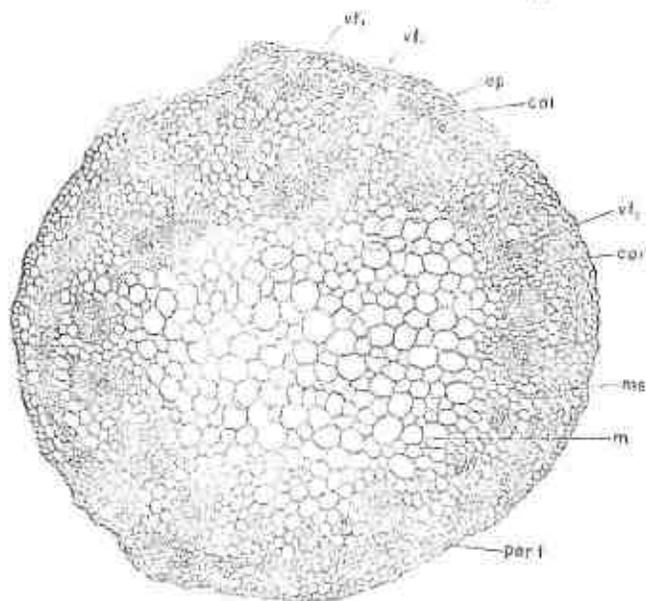


Рис. 72. Строение листового черешка:

ep — эпидермис, co' — губчатая мезофилла, co — палисадная мезофилла, me — склеренхимные пучки, m — склеренхимы, par I — паренхимные пучки, v1 — крупные сосудисто-волокнистые пучки, v2 — более мелкие сосудисто-волокнистые пучки, v2 — дополнительные сосудисто-волокнистые пучки шлюзика

и кислород для дыхания, а также обогащаться кислородом при фотосинтезе, углекислотой — при дыхании и водяными парами — при транспирации. Это — основная зона газообмена в листе. Она занимает в листе винограда в большинстве случаев большую часть толщи мезофилла.

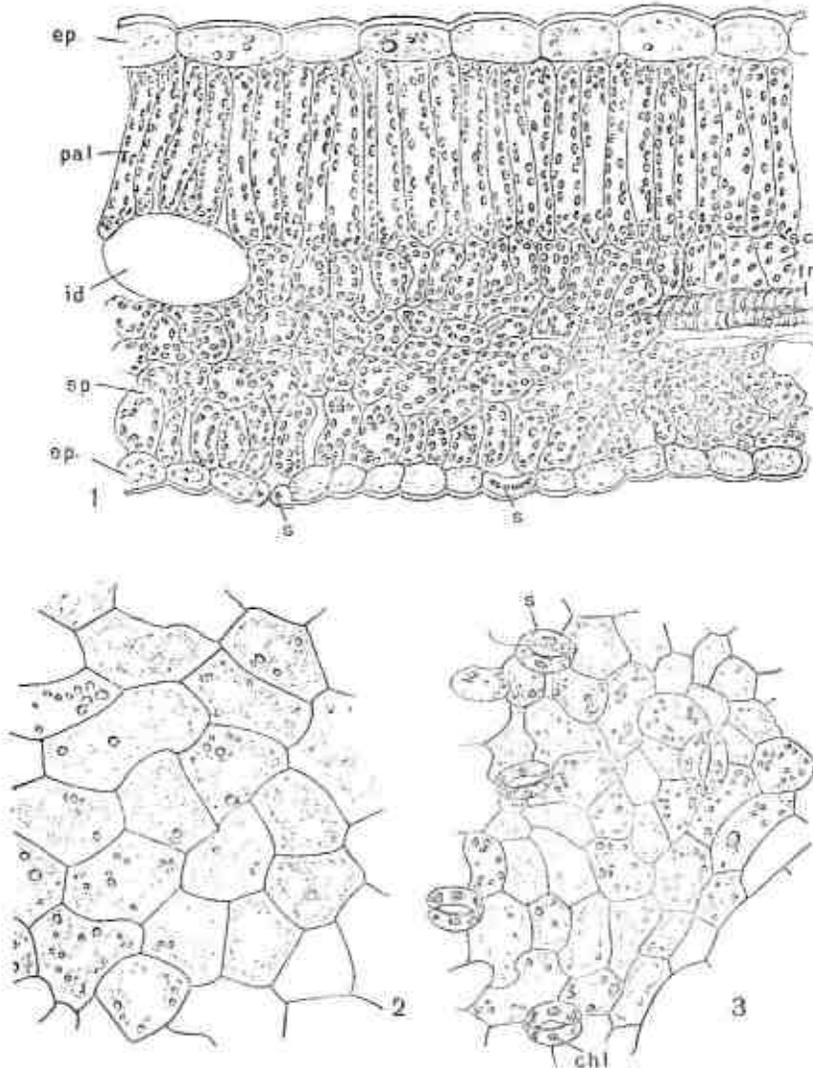


Рис. 73. Строение листа винограда (Хусайне):

1 — разрез через мидию пластинки, 2 — верхний эпидермис с поверхности, 3 — нижний эпидермис с поверхности, ep — верхний эпидермис, * — устьице, chl — хлорофилловые зёрна, pal — палисадная паренхима, sp — губчатая паренхима, sc — слой собирательных клеток, tr — трахеида, id — идиобласт — клетка, содержащая кристаллы метаболитического палища (кристаллы малакхитового палища).

Между собирательными клетками и губчатой паренхимой залегают проводящие элементы листа — трахеиды, или небольшие пучки из спиральных сосудов и ситовидных трубок (рис. 74).

Более крупные проводящие пучки идут между специальными бесхлорофилловыми клетками типа колленхимы со слегка утолщёнными стенками

(рис. 76). Губчатая ткань прилегает к ним лишь с боков. Бесхлорофилловые клетки составляют водоносную ткань листа.

Среди клеток, главным образом губчатой паренхимы и слоя собирательных клеток, и совсем редко среди палисадной паренхимы в листе винограда, особенно в верхних ярусах листьев, встречаются крупные клетки —

идиобласты (рис. 73) с включёнными в них кристаллами щавелевокислого кальция (оксалата кальция). В листьях винограда отложения щавелевокислого кальция представлены в различных формах: наиболее часто — в виде длинных тонких игольчатых кристаллов, лежащих пучком, — рафид (рис. 78),

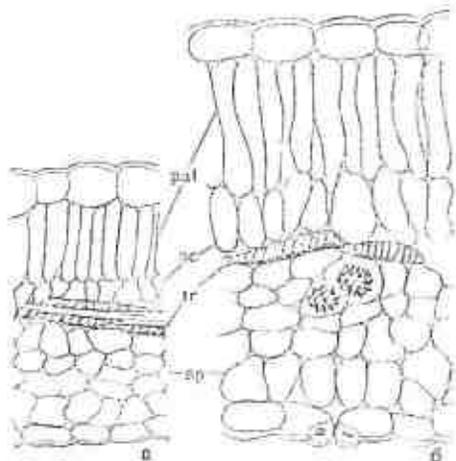


Рис. 74. Строение листа у *Vitis riparia* (а) и у *V. rupestris* (б):

pal — палисадная паренхима, sc — слой собирательных клеток, tr — трахеиды, sp — губчатая паренхима

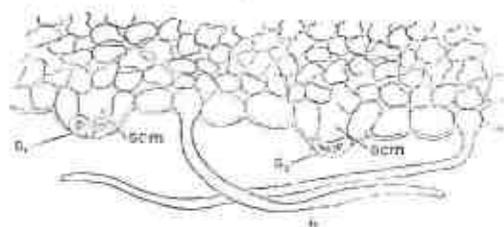


Рис. 75. Нижняя сторона листа *Vitis Labrusca* (Изабелла). Приподнятые над поверхностью эпидермиса устьица:

g₁ — устьице с перерезанными поперёк замыкающими клетками, g₂ — одна из замыкающих устьице клеток, перерезанная вдоль, scm — дыхательная полость, h — волоски

несколько реже — в виде спаянных кристаллов клиноромбической системы — друз (см. рис. 74 и 77) и реже всего — в виде сферокристаллов (см.

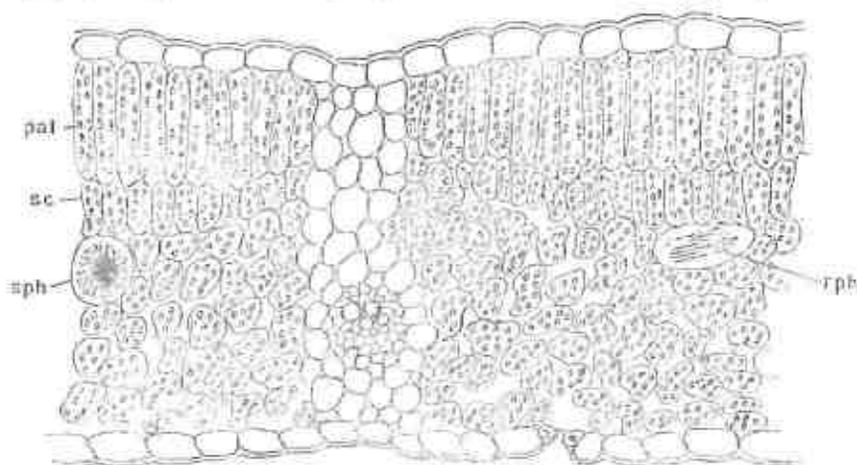


Рис. 76. Строение листа *Vitis vinifera* (Кара урюм):

pal — палисадная паренхима, sc — слой собирательных клеток, sph — сферокристалл, rpb — рафиды

рис. 72 и 78). Встречаются и одиночные кристаллы. Различные формы кристаллов щавелевокислого кальция зависят от тех условий, которые создались

в клеточном соке (при формировании кристаллов). Даже в одном листе у винограда эти условия могли быть различными (рис. 76). Биологическая роль щавелево кислого кальция в клетке листа еще неясна. Возможно, что это — продукт отброса, как у большинства растений. Виноградное растение очень богато щавелевокислым кальцием, встречающимся в самых различных тканях.

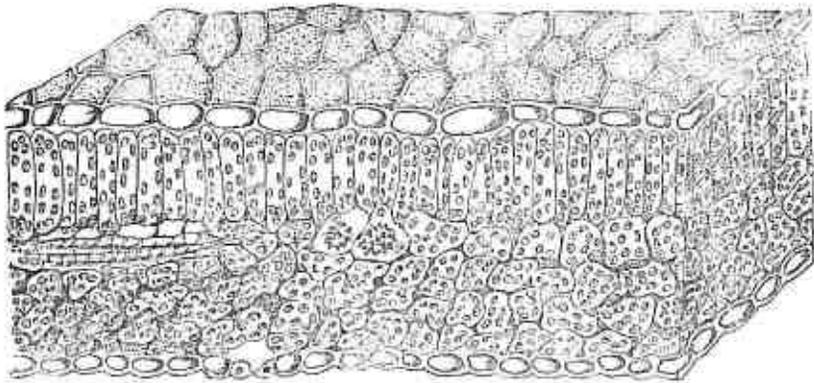


Рис. 77. Модель листа винограда (видна верхня сторона)

Общая толщина пластинки листа бывает различна в разных условиях культуры, но она характерна и для отдельных видов. Так например, *Vitis rupestris* имеет более толстый лист, чем *Vitis vitifera* (рис. 74). В данном слу-

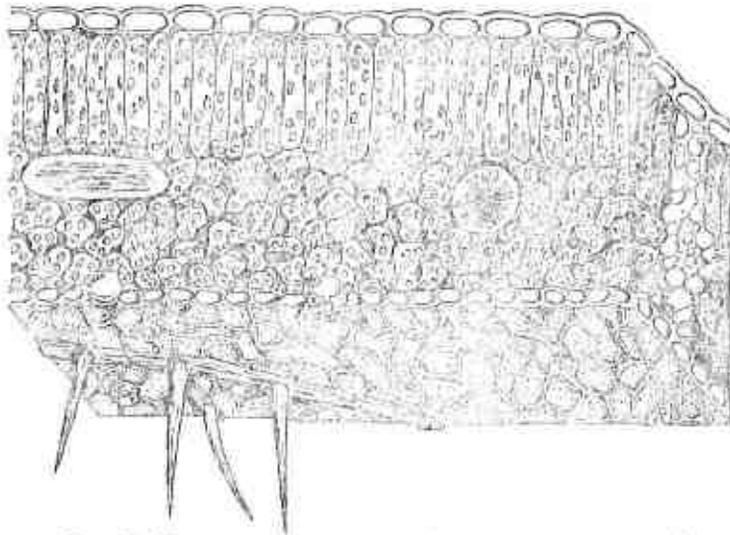


Рис. 78. Модель листа винограда (видна нижня сторона)

чае это зависит от того, что все элементы листа имеют более крупные клетки (листья взяты с одного яруса и срезы зарисованы при одинаковом увеличении).

Vitis vitifera — обитатель прибрежных террас и очень влаголюбив. Он сильно страдает от засухи. *Vitis rupestris*, наоборот, обитает в открытых долинах с каменистым субстратом, обладает засухоустойчивостью; даже в сильную засуху у него страдают листья только нижнего яруса, остальные остаются

ся свежими. Поэтому можно было бы ожидать, что именно этот вид имеет мелкие клетки, обычно характеризующие засухоустойчивые и светолюбивые формы. Большая же толщина пластинки листа *V. rupestris* соответствует засухоустойчивым признакам. Значительно более вытянутая форма клеток второго слоя мезофилла тоже является признаком засухоустойчивости. Поэтому палисадную паренхиму у *V. rupestris* можно считать двурядной. Но в целом всё же структура листа этого вида винограда сохранила все типичные для мезофита черты, несмотря на резко изменившиеся условия существования. Это может быть объяснено тем, что глубокая корневая система *V. rupestris* проникает к водоносным слоям почвы.

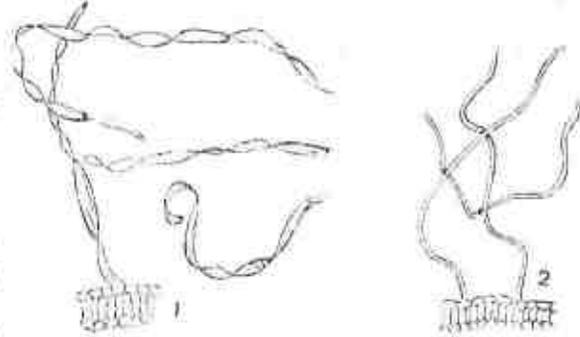


Рис. 79. Волоски на листе винограда: 1 — лентовидные, длинные, 2 — цилиндрические, более короткие

На поверхности листа у многих сортов винограда имеются различного вида волоски, развивающиеся из клеток эпидермиса (рис. 79 и 80).

У винограда встречается два типа волосков: длинные с тонкими стенками, стелющиеся на поверхности пластинки (волоски, или паутинки); короткие с заострённым концом и толстыми стенками, торчащие (щетинки или, если они очень короткие, сосочки).

Паутинистые волоски бывают двух родов:

1) очень тонкие, обычно с диаметром меньше диаметра породившей их клетки эпидермиса; они имеют округлое сечение и, следовательно, цилиндрическую форму и сравнительно коротки;

2) более толстые волоски; при высыхании их протопласта стенки снападают, поэтому они имеют эллиптическое сечение, а отсюда и лентовидную форму; для них характерны перекручивания. Обильное развитие волосков придаёт лству паутинисто-войлочное опушение.

Паутинистые волоски — мёртвые клетки, они ломки и у многих сортов легко стираются. Молодые, только что развернувшиеся листья значительно сильнее опушены, чем взрослые листья. Для распознавания сортов по этому признаку можно использовать лишь вполне развитые листья.

Щетинистые волоски состоят из живых клеток и бывают также двух родов: 1) простые щетинистые волоски, представляющие собой одноклеточные выпуклости эпидермиса — сосочки, суживающиеся к вершине в острей;

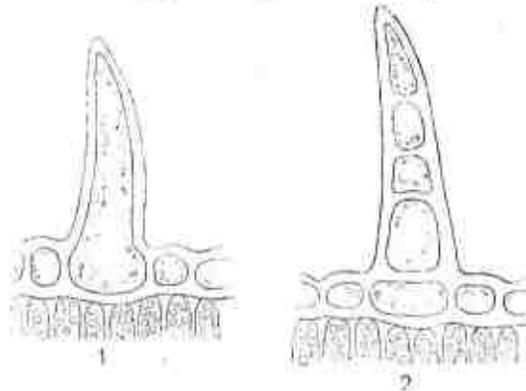


Рис. 80. Волоски на листе винограда: 1 — простые, 2 — многоклеточные

2) многоклеточные щетинистые волоски, суживающиеся также к вершине в острие; основание их бывает из одной клетки эпидермиса (рис. 76) или же из нескольких клеток, располагающихся розеткой (рис. 83); в некоторых случаях волосок на протяжении нескольких ярусов имеет многоклеточное сечение (см. рис. 71, h_3).

Опушение сосредоточено на нижней стороне пластинки. Верхняя сторона пластинки бывает опушена очень редко.

Количество волосков на единицу поверхности, распределение по поверхности, тип волосков, степень участия того или иного типа в комбинированном опушении довольно постоянны и могут служить для описания сортов.

На рис. 81—88 представлены типы опушения на листьях различных видов и сортов винограда.

Особенности строения виноградной лозы как лианы (направление адаптациоморфоза). Виноград — светолюбивое растение. В природной обстановке листья его находятся лишь над кроной деревьев, на которые они поднялись. В тени же, под пологом леса, листья на нижних частях побегов скоро опадают.

Виноград получил возможность достигать яркого света, необходимого для фотосинтеза, только выработав приспособление, позволяющее ему выносить листья выше кроны деревьев леса. Таким приспособлением оказался усик. Обвивая усиками ветви деревьев, виноград поднимает свой тонкий стебель на значительную высоту.

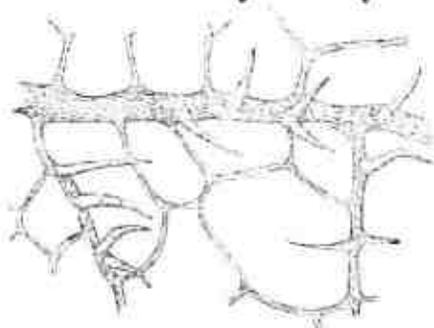


Рис. 81. *Vitis vinifera* (Хусэйне). Голый лист с многоклеточными щетинками на толстых жилках



Рис. 82. *Vitis vinifera* (Сырков). Щетинистое опушение из длинных многоклеточных щетинок



Рис. 83. *Vitis Labrusca* (Изабелла). Густовойлочное опушение из длинных волосков



Рис. 84. *Vitis vinifera* (Алиготе). Гнездно-войлочное опушение из длинных волосков, сбивающихся кучками



Рис. 85. *Vitis Coignetiae*. Войлочное опушение из тонких волосков и коротких простых щетинок по жилкам



Рис. 86. *Vitis vinifera* (Рислинг). Паутинистое опушение из лантоидных волосков и многоклеточных щетинок по жилкам

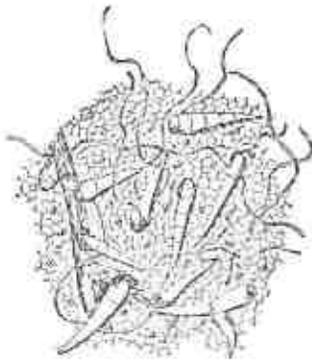


Рис. 87. *Vitis vinifera* (Дорреллаби). Паутинисто-щетинистое опушение из лантоидных волосков и многоклеточных щетинок

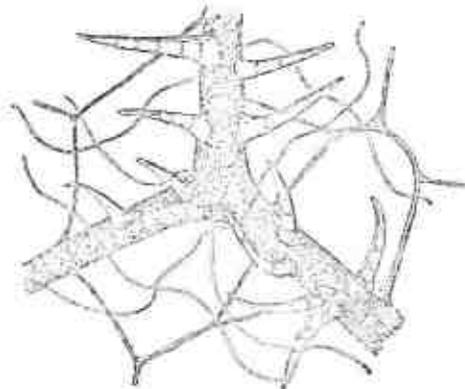


Рис. 88. *Vitis amurensis*. Паутинистое опушение и длинные многоклеточные щетинок по жилкам

При толщине одногодичных побегов в 1—1,5 см длина их может достигнуть за один вегетационный период 20—25 м. Если даже допустить, что нарастание побега шло в течение всего тёплого времени, т. е. 200 дней (на самом деле побег прекращает рост в конце лета и осенью не нарастает), то получается, что суточный прирост составляет в среднем по 10—15 см. Весной и в начале лета суточные приросты гораздо выше.

Тело виноградного растения складывается из многолетних ствола и рукавов и однолетних побегов (главные побеги и пасынки). В диком зарослях и иногда в культуре один куст может покрыть своими побегами площадь до 0,25—0,75 га.

Для того чтобы быстро построить тело таких размеров и поддержать его прикрепленным к опоркам, необходимо:

1) наличие больших запасов питательных материалов, совершенное поглощение воды и неорганических веществ из почвы и углекислоты из воздуха, быстрый синтез органических соединений, быстрое передвижение последних к нарастающим тканям;

2) максимальное облегчение веса побегов.

Современные знания особенностей развития и строения виноградной лозы показывают, что весь эволюционный процесс был направлен на выра-

ботку приспособлений для удовлетворения этих требований. Такое направление адапциоморфоза у неё обеспечило биологический прогресс роду *Vitis*. Это подтверждается и тем, что культурный виноград чрезвычайно быстро дичает и становится адвентивным элементом флоры в различных зонах земного шара.

Приспособление для накопления больших запасов питательных веществ. Запасные питательные вещества у винограда откладываются, главным образом, в корнях. Почти все ткани корня живые и могут функционировать в качестве запасяющих тканей. Особенно мощно развиты сердцевинные и радиальные лучи. Все механические элементы корня (либриформ и лубяные волокна) построены из живых клеток и заполнены питательными веществами. За исключением древеснеющих сосудов все остальные ткани корня мягкие, и это приводит к тому, что корень винограда имеет мясистый характер. Такое строение корня не встречается у других древесно-кустарниковых плодовых растений умеренной зоны. Оно обеспечивает винограду возможность накапливать большие запасы пластических материалов. Корни винограда, лишённого всей надземной части, могут оставаться живыми несколько лет.

Стебель также имеет структуры, построенные чрезвычайно целесообразно для хранения питательных веществ, но его ткани преимущественно не запасают, а транспортируют питательные вещества. Серцевинные лучи, тянущиеся иногда на протяжении нескольких междоузлий, в большей степени, чем другие ткани стебля, являются запасяющей тканью. Однако запасы и в этой ткани хранятся не столь длительный срок, как в тканях корня. Большое значение лучи имеют для проведения веществ в горизонтальном направлении.

Из тканей стебля специально запасяющую функцию имеет диафрагма в узлах стебля.

Появление диафрагмы как запасяющей ткани у подножия глаза составляет известный этап в биологическом прогрессе рода. Обособление диафрагмы от сердцевинных междоузлий в то же время способствовало облегчению веса тела растения.

Глазок, непосредственно связанный с диафрагмой, получает необходимые вещества для быстрого пробуждения при подходящих метеорологических условиях и для быстрого нарастания.

Приспособления для быстрого передвижения воды и питательных веществ. При поглощении из почвы воды и растворённых в ней минеральных солей большую роль играет корневое давление, особенно до распускания листьев и начала их нормальной транспирационной деятельности. Корневое давление у виноградной лозы очень велико. Во время весеннего «плача» из каждого среза побега обильно выделяется вода — пасока. Корневое давление пасоки у винограда составляет 1,5 атмосферы¹. Корневое давление велико и летом; во влажные ночи на листьях в зоне зубчиков часто выделяются капли воды (гуттация). Такое высокое корневое давление способствует быстрому передвижению воды по телу растения.

¹ Корневое давление было открыто Гельсом в 1727 г. именно из виноградном лозе. Им же был впервые установлен приведённый показатель силы давления пасоки.

Другим фактором всасывания воды и поднятия её по корню и стеблю является транспирация, главным образом через устьица пластинки листа. Квадратный метр площади листьев за летний день транспирирует 1 000—1 500 см³ воды. Виноградные кусты на 1 га могут за сутки пропустить и испарить до 30 тыс. л воды.

Поглощение и продвижение таких количеств воды на большую высоту может происходить только при весьма совершенном поглощающем и проводящем аппарате.

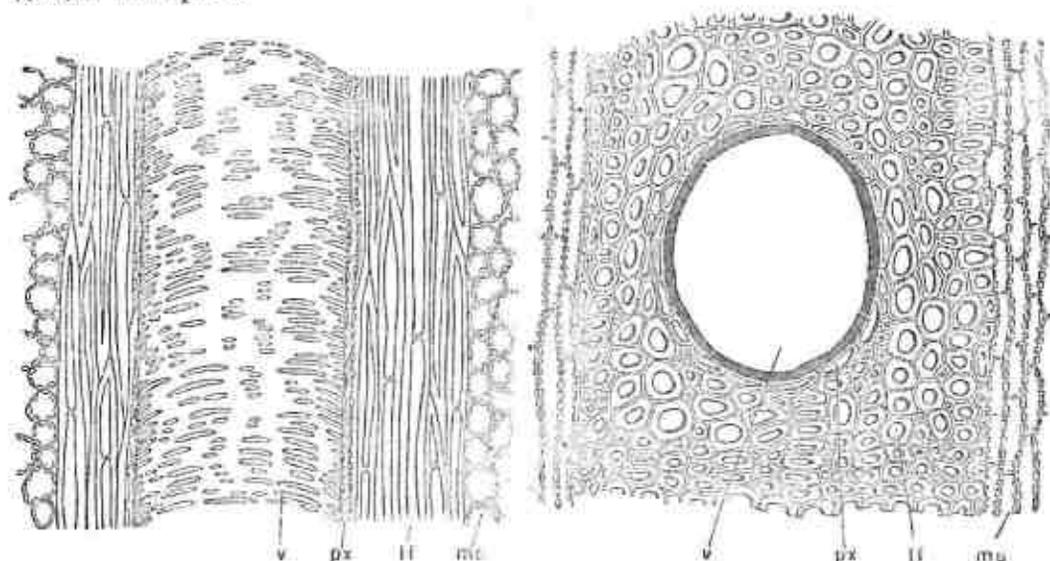


Рис. 89. Продольный и поперечный срезы через древесинную часть стебли
ms — склеренхима, v — сосуд, f — либриформ, px — древесная паренхима

Сосуды, по которым идёт ток воды у винограда, достигают значительного диаметра (рис. 89) и, следовательно, обладают большой пропускной способностью. Отдельные сосуды тянутся по стеблю на большом протяжении. Если в стакан с водой погрузить один конец длинного (в несколько междоузлий) отрезка стебля, а в другой конец дуть, то из конца отрезка, находящегося в воде, будут обильно выделяться пузырьки воздуха. О ширине сосудов можно судить, просматривая на свет отрезок стебля до полусантиметра длиной: через многочисленные сосуды будет виден не только свет, но и освещённые предметы.

Сосущая сила у винограда определяется прежде всего высоким осмотическим давлением клеточного сока в окружающих сосудах тканях. В древесной паренхиме, прилегающей в качестве обкладки к сосудам, и в далее расположенных клетках либриформа и лучей создаются условия для высокого осмотического давления.

Таким образом, быстрый подъём воды и растворённых в ней питательных веществ на большие расстояния обусловлен высоким корневым давлением, значительной транспирацией, большим осмотическим давлением внутри клеток, длиной сосудов и широкими их диаметрами.

Богатство сети жилок в листе даёт возможность не только совершенной отдачи воды в процессе транспирации, но и полного оттока из листа ассимилятов, создающихся, в значительных количествах в процессе фотосинтеза. Степень интенсивности фотосинтеза видна из того, что за летний день 1 м² листовой поверхности винограда может выработать до 6—8 г крахмала. Летом к 3 часам ночи лист винограда уже освобождается от ассимилятов.

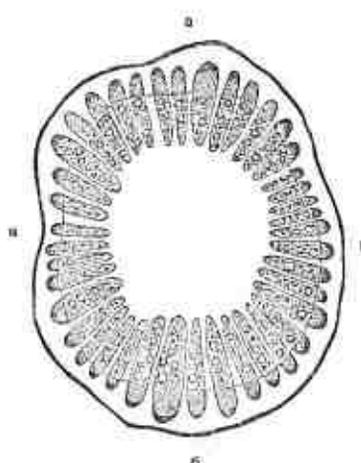


Рис. 90. Асимметричность строения стебля

а — спинная сторона, б — брюшная, в — желобчатая, г — плоская

Совершенству передвижения и распределения по телу растения ассимилятов (главным образом сахара) способствует наличие во всех частях его живых клеток. Быстрота передвижения пластических веществ вниз по стеблю и корню в известной степени достигается и вследствие того, что ситовидные трубки у винограда деятельны в течение двух лет, в то время как у большинства других растений они работают только один вегетационный период. Следовательно, при прочих равных условиях, при одинаковом числе развившихся ситовидных трубок деятельность их у винограда в два раза эффективнее, чем у других растений.

Всё вместе взятое обеспечивает возможность быстрого роста побегов виноградной лозы и совершенное обслуживание их водой и питательными веществами на всех этапах жизни.

Особенности роста виноградной лозы (плоскостная полярность). Быстроте роста осевых органов у винограда способствует резко выраженная полярность. Наиболее резко полярность винограда проявляется в том, что первыми трогаются в рост и сильнее нарастают побеги из почек, наиболее высоко расположенных на ветви. Благодаря этому свойству растение-лиана быстрее достигает поверхности кроны деревьев-подпорок и развивает листья при ярком освещении.

Плоскостная полярность у винограда выражается в дорзивентральности строения всех его органов (стебель, корень, лист, усик, ножка грозди). В стебле дорзивентральность переходит в асимметричность. Поперечное сечение стебля не округло, а приближается к прямоугольнику с закруглёнными углами. Степень развития тканей у всех четырёх сторон различна. Поэтому у стебля винограда можно различить четыре стороны: более узкие стороны (спинную и брюшную) и более широкие боковые (желобчатую и плоскую) (рис. 90).

На брюшной стороне стебля все структурные элементы (колленхима, перидермальные волокна, луб и древесина, сердцевинные лучи и т. д.) развиты наиболее сильно. На спинной стороне они развиты слабее, но ростовые процессы на этой стороне идут более активно. Ещё слабее структурные элементы развиты на желобчатой стороне и, наконец, слабее всего — на плоской стороне.

Ортостихи листорасположения проходят по желобчатой и плоской сторонам. В основании желобчатой стороны междоузлия расположен глазок, а плоской — усик. Следовательно, на протяжении стебля желобчатая и плоская стороны чередуются в зависимости от расположения глазков. Спинная и брюшная стороны сохраняют пространственное положение более постоянно.

Вследствие более усиленного роста клеток на спинной стороне побег виноградной лозы, как правило, загибается вершиной книзу и тем сильнее, чем сильнее разница в нарастании спинной стороны по сравнению с брюшной.

Для винограда как лианы такой рост побегов имеет важное приспособительное значение. Если бы вершина побега росла прямо, нежные тургоресцентные ткани верхних междоузлий непосредственно упирались бы в ветви дерева-подпорки и при раскачивании последних ветром постоянно подвергались бы опасности быть поломанными. Когда же растущий побег упирается в ветви дерева-подпорки более старыми междоузлиями, в которых уже успели развиться механические ткани, а вершина такого побега отклонена в сторону, опасность поломки уменьшается.

Дорзивентральность на побеге виноградной лозы выражается и в том, что в пазухах листьев пасынкoвый побег бывает сдвинут к спинной стороне, а глазок — к брюшной. Это также имеет приспособительное значение, так как создаёт лучшие условия для роста пасынка.

Прохождение ортостихов листьев по боковым сторонам побега способствует лучшему расположению листовых пластинок по отношению к падающему свету. На приспособительный характер такого листорасположения по формуле $\frac{1}{2}$ указывает и то, что у сеянца в первый год жизни листорасположение имеет формулу $\frac{2}{5}$, стебель у него округлый и нарастает прямо стоящей вершиной. Сеянец в первый год жизни, как правило, не прикреплен к подпорке, и обстановка для его нарастающих частей и ассимилирующего аппарата, следовательно, должна быть иной.

Дорзивентральность хорошо выражена и у корня виноградной лозы. У него резко отличаются спинная и брюшная стороны, в то время как боковые более или менее одинаковы; поэтому корень в отличие от стебля не асимметричный, а типично дорзивентральный орган. Можно думать, что дорзивентральность строения даёт корню винограда возможность лучше продвигаться в почве.

У усиков дорзивентральность также имеется, но выражена слабее.

Облегчение веса тела виноградной лозы. Наличие во всех тканях лозы живых клеток, содержащих плазму и клеточный сок, а также содержание в теле растения, главным образом в сосудах, значительных количеств воды способствуют увеличению веса тканей виноградной лозы. В то же время виноградная лоза должна иметь возможно более лёгкий вес, чтобы держаться на подпорах в подвешенном состоянии.

Одним из важных направлений приспособительной эволюции (адаптационморфо́за) виноградной лозы был путь уменьшения веса её тела.

Анализ структур виноградной лозы показывает, что противоречия между необходимостью в лёгком весе тела и в достаточном количестве тяжёлых тканей для отложения в запас и проведения штательных веществ и воды разрешались несколькими путями.

Сердцевина, достигающая в стебле значительной мощности, рано пробковеет, и её клетки, становясь мёртвыми, наполняются воздухом, и, следовательно, эта ткань имеет незначительный удельный вес.

В то же время необходимость иметь пластические материалы в ближайших точках к местам их наибольшего потребления определила то, что не вся сердцевина пробковеет и отмирает — часть её остаётся в узлах в виде диафрагмы. Таким образом достигаются уменьшение веса и наиболее совершенное расположение запасующей ткани.

В специфичном для виноградной лозы раннем развитии кольцевой пробки можно видеть второй путь облегчения веса тела растения. Действительно, довольно тяжёлые ткани коровой части стебля, богатые, в первую очередь, водой и толстостенными клетками механических тканей, отрезаются пробкой, отмирают и высыхают, преобразуясь в лёгкую корку. Корка же на стебле рано или поздно отпадает, что уменьшает вес тела.

В стебле виноградной лозы (за исключением узлов, где имеется кольцо колленхимы) совершенно отсутствуют специальные механические ткани. Все имеющиеся ткани могут быть названы мягкими. Тщательные специализированные склеренхимные механические ткани имеют значительный вес, и отсутствие их в стебле несомненно связано с облегчением веса растения.

Виноградная лоза укрепляется, главным образом, усиками, которые имеют богато представленными механические ткани. Даже в том, что усик, не зацепившийся за подпорку, не развивается дальше и отмирает, можно видеть приспособление для облегчения веса растения.

В достижении более лёгкого веса известное значение имеет и довольно рыхлое строение всех тканей стебля, особенно его сердцевинных лучей. Всюду имеются более или менее сильно развитые межклетники. Это облегчает вес растения и способствует проникновению воздуха во внутренние ткани и газообмену, несмотря на отсутствие у винограда чечевичек.

Лиана — чётко выраженная жизненная форма. Многие из лиан достигли лёгкого веса и обеспечения накопления больших запасов питательных веществ и передвижения воды иными путями, чем виноград, нередко приобретая аномальные структуры стебля.

Виноград же, имея нормальный тип строения соевых органов, в процессе эволюции приобрёл специфические черты лианы.

РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ

Переход от вегетации к плодоношению у винограда происходит обычно на пятый-седьмой год жизни сеянца. При вегетативном размножении чубуками плодоношение наступает на третий-четвёртый год после посадки. От этих средних показателей бывают значительные отступления. Так, известны случаи цветения винограда на второй год как у сеянцев, так и у растений, выросших из чубуков, и, наоборот, известны случаи вступления сеянцев в плодоношение на 15—20-й год.

Ещё точно не установлено, что именно определяет у винограда переход от вегетации к плодоношению. Можно только сказать, что на переход растения к

образованию генеративных органов оказывают большое влияние условия обитания лозы и агротехника.

Началом нового этапа в жизни лозы надо считать заложение плодущей почки, а не видимое появление цветов и ягод.

Развитие плодущей почки в глазке. На только что тронувшемся весной из зимующего глазка в рост побеге уже идут описанные выше активные процессы дальнейшего формирования пазушных почек, заложившихся в предыдущем году.

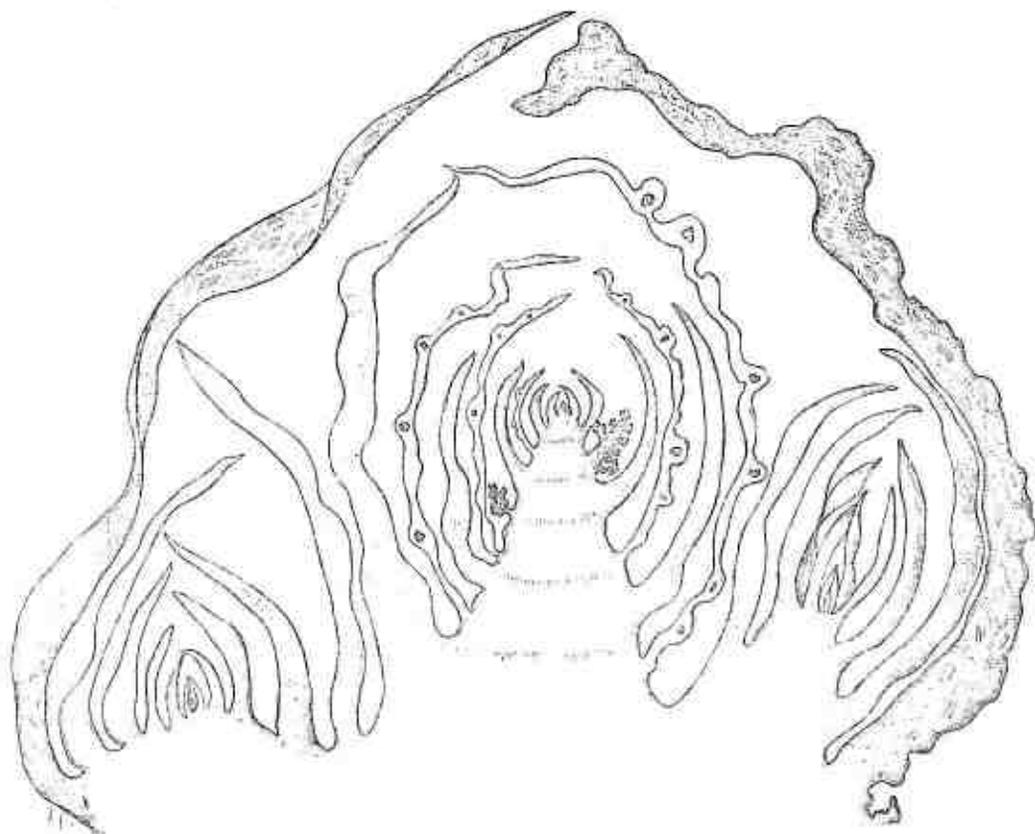
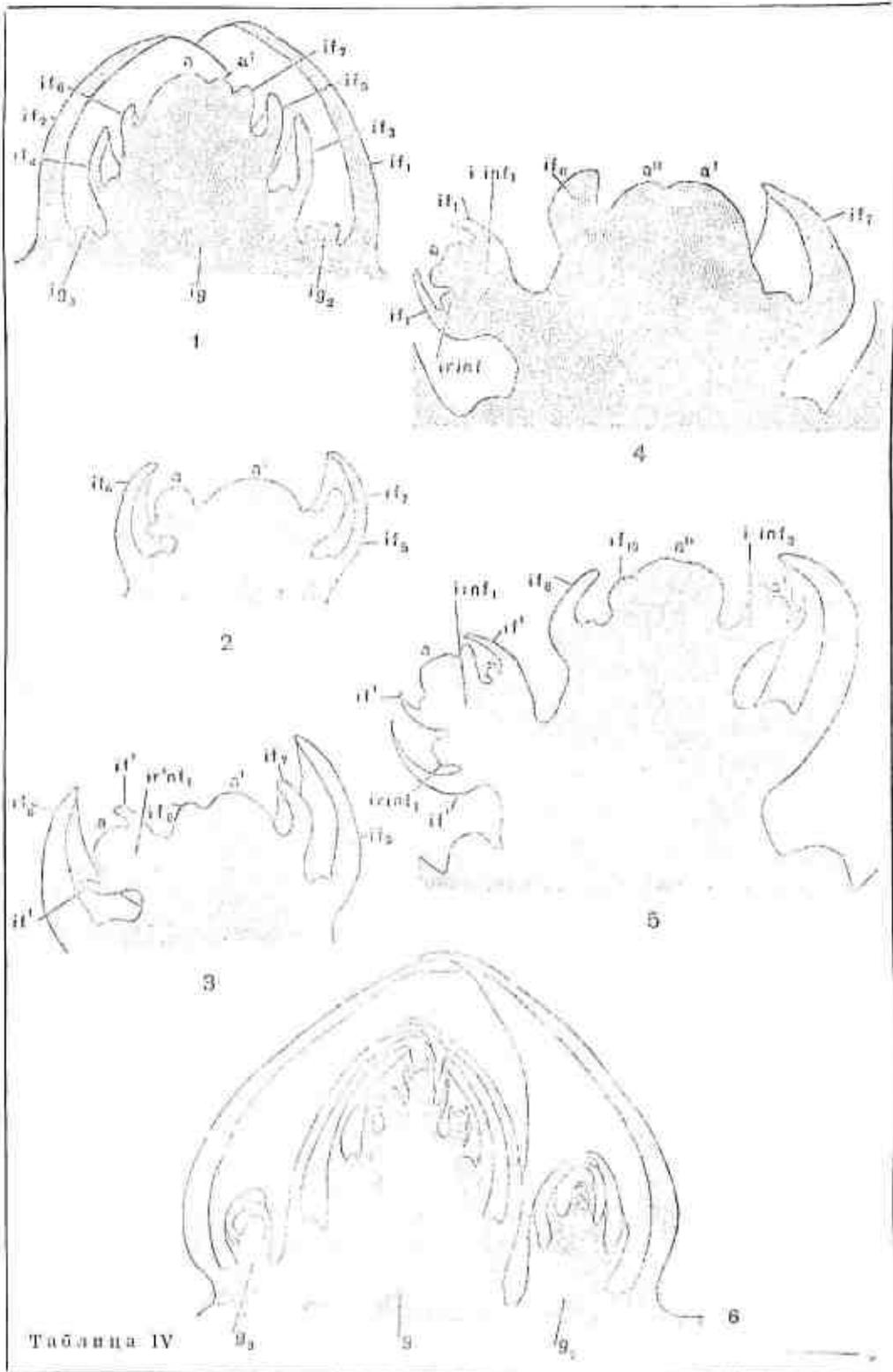


Рис. 91. Зимующий глазок с плодущей главной почкой и двумя замещающими почками

Состояние глазка в пазухах листьев нижних междоузлий молодого побега весной (в мае) изображено на таблице IV (рис. 1). Рост главной почки идёт под покровом двух нижних кроющих чешуй, ещё зелёных. На главной почке к этому времени уже заложилось несколько зачатков листьев *if* и даже зачатки почек в пазухах нижних из них.

В пазухах нижних кроющих чешуек развитие почек, естественно, ушло дальше других. Это — зачатки двух наиболее развитых замещающих почек в глазке *ig₂* и *ig₃*. В то же время на вершине *a* главной почки (в пазухе само-



го верхнего листового бугорка) закладывается бугорок a^1 . Этот бугорок развивается очень активно, сдвигает в сторону основную верхушечную точку роста и замещает её (табл. IV, рис. 2). Следовательно, в почке начинается симподиальный рост побега так же, как и при развитии усика (см. табл. II).

Из верхушечной точки роста a в почке на более или менее высоко расположенных узлах побега развивается именно усик.

Сдвинутая же в сторону основная верхушечная точка роста почек 5—10-го узлов развивается иначе, чем зачаток усика в почке, и в конечном счёте она даёт зачаток соцветия.

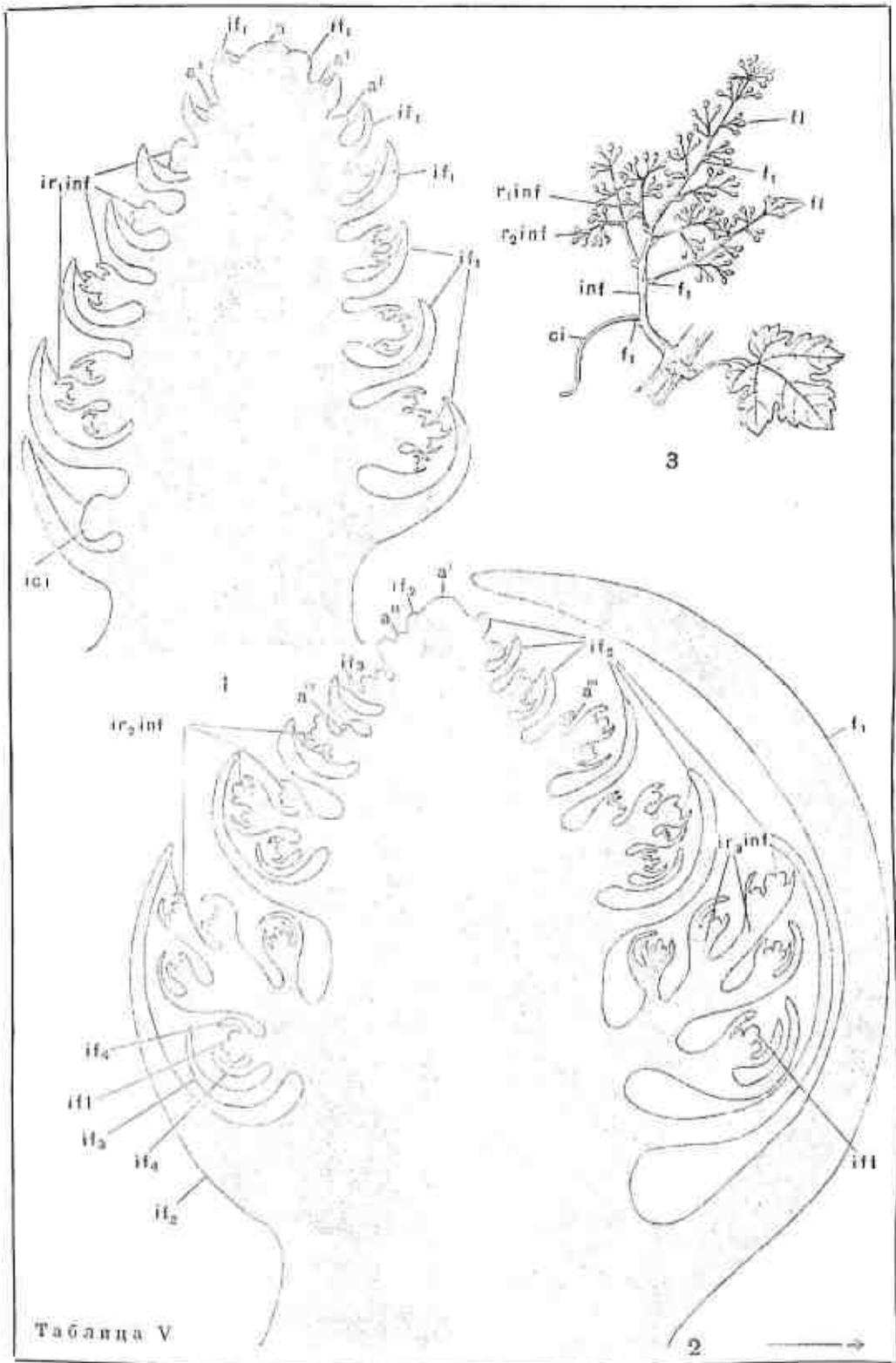
Ветвление усика идёт симподиально (см. табл. II, рис. 5—7). При развитии же соцветия наблюдается моноподиальное ветвление. Здесь точка роста a всё время остаётся верхушечной и откладывает новые бугорки-зачатки листьев if' . В пазухах боковых ветвей соцветия закладываются бугорки-зачатки боковых ветвей соцветия $irinf$. Эта дифференциация зачатка соцветия начинается примерно с первой половины июня и к концу вегетации достигает того, что в зимующем глазке в главной почке можно без особого труда различить зачатки одного-двух, а иногда и трёх соцветий (табл. IV, рис. 6, *g* и рис. 91). Помимо характера ветвления зачатки усика и соцветия в почке отличаются друг от друга меньшей толщиной и большей заострённостью усика. Практически на начальных стадиях усик и соцветие трудно отличимы.

Развитие соцветия и генетическая связь его с усиком. Верхушечная точка роста основной оси соцветия откладывает новые бугорки листьев (табл. V, рис. 1, if_1). Чем ниже на оси находится зачаток листа, тем он старше. Следовательно, заложение зачатков листьев идёт в акропетальном порядке. В таком же порядке закладываются и зачатки боковых ветвей соцветия — осей второго порядка (табл. V, рис. 1, $ir_1 inf$). На этих ветвях снова начинается деятельность верхушечной точки роста a' , которая даёт бугорки-зачатки новых листьев (табл. V, рис. 2, if_2). Развитие их идёт также моноподиально. В пазухе зачатков листьев if_2 закладываются новые бугорки a'' , которые дают начало новым ветвям соцветия — осям третьего порядка. Точка роста этих ветвей образует в том же порядке бугорки-зачатки листьев if_3 . Рост осей третьего порядка значительно более ограничен, чем осей второго порядка. У большинства сортов винограда ветвление соцветия ограничивается заложением этих трёх осей. Лишь немногие сорта имеют в соцветиях короткие оси четвёртого и даже пятого порядка.

Более активно оси закладываются и развиваются в основании соцветия. Поэтому и зачаток соцветия в почке, и развитое соцветие винограда имеют в основном коническую форму (табл. V, рис. 3), видоизменяемую у разных сортов количеством осей и степенью их развития (отсюда и получаются соцветия и грозди: конические, крылатые, цилиндрические и т. д.).

Таблица IV. Развитие зимующего глазка с цветочной почкой

Рис. 1. Первые этапы формирования глазка: развитие главной (цветочной) почки ig и заложение двух замещающих почек ig_1 и ig_2 . Рис. 2—5. Симподиальное заложение на развивающейся оси главной почки зачатков двух соцветий (представлена вершина зачатка главного побега): a — основная верхушечная точка роста зачатка пазушного побега; a' — первая точка роста, замещающая основную; a'' — вторая точка роста, замещающая точку a' ; il_1 и il_2 — проливы междоузлия глазка (первые «крылья» зачатка главного побега); if_1 — зачаток последующих листьев на побеге; $ir_1 inf_1$ и $ir_1 if_1$ — зачатки двух первых соцветий на главном побеге; if' — зачаток листьев-ветвей на соцветии; $irinf$ — зачаток боковых ветвей соцветия. Рис. 6. Зимующий глазок в разрезе.



В процессе развития соцветия в почке в первую очередь нарастает основная его ось первого порядка. Чем лучше условия воспитания лозы в этот период, тем длиннее ось первого порядка, тем больше заложится на ней боковых ветвей — осей второго порядка и последующих осей, а следовательно, тем больше заложится зачатков цветов, и урожай на следующий год будет выше.

Веточки, которые заканчиваются в почке зачатками цветов ifl , будут самыми короткими.

Бугорки-зачатки цветов закладываются следующим образом. Точка роста последнего ответвления соцветия (табл. V и VI, а^{''}) даёт сначала листовую бугорку if' . Затем с другой стороны образуется листовая бугорка if'' , расположенный почти напротив первого. В то время, когда закладывался второй листовая бугорка, в пазухе первого успел уже заложиться новый бугорок ifl_1 (табл. VI, рис. 2). Вскоре за ним закладывается бугорок и в пазухе второго супротивного листа ifl_2 (табл. VI, рис. 3). Вершина данной укороченной веточки (точка роста а^{'''}) на этом временно прекращает деятельность и становится подобной лежащим по бокам её пазушным бугоркам ifl_2 (табл. VI, рис. 3). Судьба этой вершины в дальнейшем подобна указанным пазушным бугоркам. Все они являются зачатками (примордиями) цветов ifl_1 , ifl_2 , ifl_3 . Следовательно, последняя веточка соцветия заканчивается цветком.

Динамика заложения примордиев цветов винограда показывает, почему в соцветиях винограда цветы, как правило, располагаются пучками из трёх цветов, и у основания этих пучков находится по две чешуйки.

Заложением последних осей, на которых разовьются примордии цветов, заканчивается подготовительная работа зимующей почки в предшествующее цветению лето. В таком виде зачатки соцветий и зимуют. Дальнейшие преобразования примордиев в цветы протекают весной следующего года после пробуждения почек.

Соцветие винограда представляет собой сложную кисть, которую называют также метёлкой.

Анатомическое строение осей соцветия напоминает строение молодых побегов: устьица на эпидермисе встречаются редко, первичная кора имеет под эпидермисом тяжи колленхимы, сосудисто-волокнистые пучки разделены сердцевинными лучами; в пучках со вторичным строением хорошо видны полоски камбия; сердцевина хорошо выражена.

В осях соцветия хорошо выражена дорзивентральность строения. Дорзальная сторона ножки соцветия плоская, вентральная — выпуклая; такие же особенности имеет и строение осей соцветия.

Таблица V. Развитие соцветия

Рис. 1. Развитие оси соцветия первого порядка и заложение на ней оси второго порядка.
Рис. 2. Развитие оси второго порядка и заложение на ней оси третьего порядка и зачатков цветов.
Рис. 3. Соцветие с осями первого iof , второго r_1iof и третьего r_2iof порядков, пучками цветов fl и усиком ci : a — верхушечная точка роста соцветия (оси первого порядка), a' — верхушечная точка роста оси второго порядка; a'' — то же — оси третьего порядка; a''' — точка роста последнего ответвления соцветия; ic_1 — зачаток усика; if — зачаток листочка-чешуек у основания осей второго порядка; if_1 — то же у осей третьего порядка; if_2 — зачаток чешуек у основания осей четвертого порядка (у ножки пучка цветов); if_3 — зачаток супротивных чешуек у основания пучка цветов; fl — листочек-чешуйка у основания усиков и осей второго порядка; r_1iof — зачаток оси второго порядка; r_2iof — зачаток оси третьего порядка; ic_2if — зачаток оси четвертого порядка; ifl — зачаток цветов (пучка)

Соцветием у винограда заканчивается произведшее его междоузлие, но в силу симподиального роста верхушка междоузлия, а следовательно, и соцветие, сдвинута в сторону. Поэтому соцветие у винограда имеет вид бокового ответвления.

Точно так же закладывается усик, который, следовательно, гомологичен соцветию. Уже учёные первой половины XIX в., в том числе Чарльз Дарвин, написавший классическое исследование «О движениях и повадках лазящих растений», чётко указывали на происхождение усика виноградной лозы от соцветия.

Первое ответвление на соцветии винограда бывает веточкой усика (см. табл. V). Усик на соцветии совершает круговые движения и может обвивать подпорку и закрепляться на ней. Можно рассматривать такой усик как приспособление для поддерживания на опоре довольно тяжёлой грозди винограда (рис. 92, по Ч. Дарвину).

Степень развития усика на соцветии различна. На любом винограднике можно найти все переходы между соцветием без усика до типичного усика с одной-двумя ягодами. На комбинированном образовании «усик — соцветие» продолжением общей ножки является соцветие с его моноподиальным ветвлением, боковой пазушной веточкой — усик (это хорошо видно на рисунке Дарвина). Если усик ветвится дальше, то это ветвление будет симподиальным.

Переходы между соцветием и усиком особенно хорошо видны у *Vitis Labrusca*, у которого развивается подряд несколько соцветий (четыре-пять на следующих один за другим узлах). Самое нижнее или два нижних соцветия не имеют усиков. В следующем соцветии на боковой ветви уже значительно меньше цветов; эта ветвь вытянута и обладает способностью совершать круговые движения. В расположенном выше соцветии боковая ветвь нацело теряет цветы и является только усиком. Ещё выше соцветия имеют мало цветов и на главной оси. Дальше идут настоящие усики.

Из зачатка соцветия не всегда развивается именно соцветие. Он целиком или частично может преобразоваться в усик. Это обычно бывает в тех случаях, когда зачаток не достигает необходимого предела дифференциации осей соцветия. Лишь тогда, когда дифференциация зачатка соцветия в почке к осени дойдёт до заложения укороченных веточек, на которых должны развиваться цветы, может оформиться совершенное соцветие.

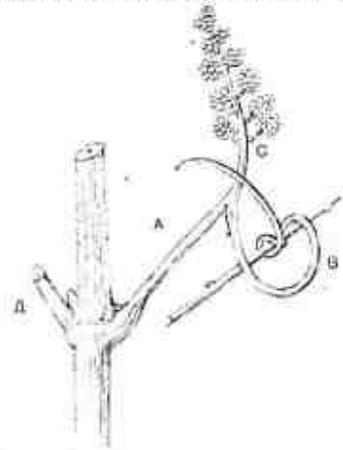


Рис. 92. Соцветие с развитым усиком:

А — общая ножка, В — цветочный усик с чешуйкой при основании, С — соцветие, Д — черешок противоположного листа

Таблица VI. Заложение и развитие цветка винограда (морфогенез цветка)

Рис. 1—3. Развитие примордиев трёх цветов пучка if_1, if_2, if_3 ; a'' — точка роста оси соцветия третьего порядка; a''' — точка роста пучка цветов, заложившаяся в пазухе листового бутона U_1 ; U_1 и U'' — два листочка, заложившие точку роста a''' . Рис. 4—5. Заложение и развитие зачатков чашелистиков (ch). Рис. 6. Заложение зачатков лепестков (lp) и зачатков тычинок st . Чашелистики уже срослись боками и облизались верхним краем. Рис. 7. Заложение плодоложников ica . Рис. 8—9. Развитие элементов цветка: ca — чашечка; cor — венчик (подпяток); st — тычинка; pat — пестик; на рис. 9 видно заложение в зачатке буторной семпочки (se) и нетарниона: нижнего круга nc и верхнего круга nc . На рис. 8а и 8б показано срастание плодоложников краями и образование перегородки в завязи. Рис. 10. Пучок цветов винограда

Механизм преобразования соцветия в усик в онтогенезе лозы может объяснить переходы по длине побега: совершенное соцветие — соцветие с зачаточным усиком — соцветие переходного типа к усикам — усик с небольшим числом цветов — типичный усик. Чем лучше условия формирования плодущих зимующих глазков и чем раньше они закладываются, тем больше создаётся возможностей для прохождения за лето всех этапов дифференциации в зачатке соцветия и, следовательно, тем вернее развиваются на следующий год наиболее совершенные соцветия с максимальным числом осей и цветов.

Общей закономерностью для всех видов рода *Vitis* является переход по длине побега от соцветия к усикам. Если на побеге появился усик, то после него никогда не появляется соцветие.

То, что происходит в онтогенезе виноградной лозы, происходило и в филогенезе её.

У светолюбивого предка виноградной лозы рост побегов заканчивался по всей вероятности соцветием. Завершение побега соцветием ограничивало для растения возможность развивать длинные побеги, и предок виноградного растения с конечными соцветиями был вернее всего кустарником, но не лианой. Только широко распространённый среди древесных растений переход от моноподиального роста к симподиальному мог обеспечить растению значительно большие возможности в развитии длинных побегов. В эволюции предка виноградной лозы большое значение имело осуществление в качестве морфогенетической закономерности перехода от заложения конечного соцветия к заложению его как симподиальной ветви.

Этот метаморфоз и обеспечил возможность предку винограда при переходе его из открытых мест в тенистые леса преобразоваться в лиану, обладающую буйным и мощным ростом побегов.

На пути преобразования растения в лиану одним из первых этапов приспособительной эволюции было превращение соцветия в усик.

Это превращение давало формирующейся лиане необходимый орган для лазания и поддержания тела растения в подвешенном состоянии на деревьях. Возможно, что усик возник на соцветии в результате стерилизации его нижней веточки как приспособление для лучшего поддержания грозди. Веточка-усик обычно встречается и в настоящее время. Это изменение функции, оказавшееся полезным для растения, в результате естественного отбора привело к образованию типичных усиков.

«Если бы род *Vitis* был неизвестен, то даже самый смелый приверженец учения об изменении видов никогда не предположил бы, что один и тот же растительный индивидуум в один и тот же период роста может представить всевозможные переходы между обычными цветочными ножками, служащими поддержкой цветам и плодам, и усиками, употребляемыми исключительно для лазания. Но виноградная лоза воочию представляет нам такой именно случай, и он кажется мне самым разительным и любопытным примером перехода, какой только можно представить себе»¹.

Путь превращения соцветия в усик не единичен в растительном мире. В семействе *Passifloraceae* и *Sapindaceae* усик, обеспечивающие закрепление

¹ Ч. Дарвин, «Лазящие растения», Соч., т. VIII, изд. Академии наук СССР, 1941, стр. 119.

тела растения на подпорке, также произошёл в результате видоизменения соцветий. Об этом рассказывает Ч. Дарвин в упомянутой нами работе.

Морфогенез цветка винограда. Весной плодущая почка пробуждается, и в ней можно наблюдать продолжение тех процессов формирования генеративных органов, которые начались в почке летом предыдущего года.

Дальнейшие этапы развития происходят по линии формирования примордиев и развития из них цветов. Когда сформируются примордии (по три на конечных веточках соцветий), на поверхности каждого из них появляются пять вышуклин-бугорков, расположенных по окружности на одинаковом расстоянии один от другого (табл. VI, рис. 4). Эти бугорки являются зачатками чашелистиков. Они разрастаются как вверх, так и в стороны (табл. VI, рис. 5). Рост в стороны приводит к тому, что края бугорков спаиваются и образуют по краю примордия круговой валик, на котором видны вершины производящих его бугорков. Валик-чашечка нарастает кверху, и этот рост приводит к тому, что над поверхностью примордия образуется свод. После заложения бугорков-чашелистиков основу, на которой они заложались, можно назвать цветоложем, или торусом, а нижнюю вытянувшуюся часть примордия — цветоножкой.

Во время формирования свода-чашечки на цветоложе происходит заложение следующего, внутреннего круга бугорков (табл. VI, рис. 6, *ip*), которые располагаются против мест спаивки чашелистиков. Они являются зачатками лепестков и ведут себя так же, как зачатки чашелистиков: края спаиваются, а в результате нарастания вершины над цветоложем образуется второй свод (табл. VI, рис. 6, *ip*).

В таком поведении зачатков чашечки и венчика отчётливо видна защитная роль околоцветника на ранних этапах развития. Во взрослом состоянии чашечка у винограда представлена лишь узенькой плёчатой каймочкой у основания колпачка и, конечно, защитного значения не имеет.

Под покровом двойного свода из чашечки и венчика на цветоложе закладывается третий круг, снова из пяти бугорков — зачатков тычинок (табл. VI, рис. 7, *ist*). Тычиночные бугорки закладываются против места заложения лепестковых бугорков.

Наконец, закладывается и самый внутренний круг бугорков. Здесь бугорков уже не пять, а всего два. Эти бугорки являются зачатками плодolistиков, из них развивается пестик цветка.

Заложившиеся части цветка растут. Растущий колпачок-венчик из спаившихся друг с другом лепестков прорывает наружный свод из чашелистиков. Рост чашечки после этого связан, главным образом, с ростом по окружности в соответствии с разрастанием цветоложа. Вверх чашечка почти не нарастает и остаётся узкой каймой по краю цветоложа. Зачатки тычинок вытягиваются кверху (табл. VI, рис. 8, *ist*).

Зачатки плодolistиков нарастают боками и кверху, сближаясь вершинами. Такой рост плодolistиков приводит к образованию нового свода на цветоложе. Этот свод — первый этап в формировании пестика (табл. VI, рис. 8, *ipst*).

Встретившиеся края плодolistиков срастаются и, соединившись с обеих сторон, растут дальше внутрь полости завязи. В результате образуется перегородка, разделяющая полость завязи на два гнезда (табл. VI, рис. 8б).

Дальнейшее развитие цветка связано с усиленным ростом колпачка, с формированием тычинок и пестика. Вытянувшийся зачаток тычинки дифференцируется на пыльник и тычиночную нить (при этом первое время пыльник занимает почти всю длину тычинки, и в нём идут сложные процессы формирования пыльцы, тычиночная же нить пока ещё очень коротка).

Вершина сросшихся плодолистиков начинает вытягиваться и формирует столбик с рыльцем, и таким образом завершается формирование пестика.

Когда пестик оформился, у основания завязи появляется пять нектарников.

Во время формирования цветка прорастает плодущая почка, заложившийся в ней главный побег с соцветиями выходит из-под покрова кроющих чешуй и начинает активнее расти.

Когда соцветие, плотно сложенное в виде конуса, показывается наружу из-под прикрывающих его листочков, то в развивающихся на нём цветах все описанные этапы уже пройдены. В молодых бутонах идёт дальнейшее развитие генеративных элементов. Ткани пыльников усиленно дифференцируются, формируется стенка пыльника, и идёт созревание материнских клеток. В гнездах завязи, на плаценте уже можно видеть заложение зачатков семязпочек (табл. VI, рис. 9, *inv*).

Морфогенез частей цветка приводит к оформлению бутонов и затем цветков. На таблице VI (рис. 10) показан пучок из трёх цветков. Обычно средний цветок, заканчивающий последнюю веточку соцветия, развивается раньше других. С некоторой задержкой развивается цветок из первого пазушного бугорка ifl_1 , ещё медленнее — цветок из второго пазушного бугорка ifl_2 . Очень часто из пучка сохраняется лишь один средний цветок, а оба боковые или один из них опадают.

У сортов винограда имеются разные цветы: в обоеполых цветах нормально функционирует и андроцей и гинецей; в мужских цветах андроцей функционирует нормально, а гинецей характеризуется стерильностью; в женских цветах гинецей нормален, андроцей же производит стерильную пыльцу.

Формирование пыльника и развитие пыльцы. После дифференциации зачатка тычинки на пыльник и тычиночную нить ткань пыльника составлена однородными клетками, но вскоре под эпидермисом пыльника выделяются группы клеток первичного археспория с более густой плазмой и более крупными ядрами (рис. 93).

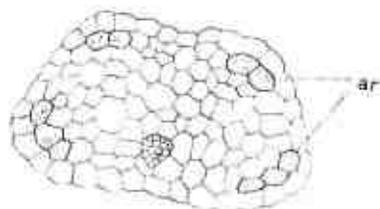


Рис. 93. Заложение первичного археспория *ar* в пыльнике

Клетки, слагающие первичный археспорий, делятся тангентальными перегородками, и под эпидермисом образуется два слоя клеток. Прилегающий к эпидермису слой при последующих делениях также тангентальными перегородками даёт в дополнение к эпидермису несколько слоёв стенки пыльника (рис. 94). Вторым слоем является ткань вторичного археспория, который порождает

ткань материнских клеток пыльцы.

Стенка молодого пыльника состоит из эпидермиса, одного слоя эндотекума, двух-трёх слоёв толкостенных клеток и внутреннего слоя тапетума, выстилающего гнездо пыльника (рис. 95).

Слой клеток тапетума *tp* весьма важен для развивающейся пыльцы. Его клетки богаты питательными веществами и плазмой с крупными ядрами. Он питает материнские клетки и затем пылинки. К созреванию пыльцы он бывает уже использован. Поэтому в зрелом пылинке винограда стенка состоит лишь из двух слоёв: тонкого слоя эпидермальных клеток и толстого слоя клеток эндотециума.

Во время процессов дифференциации внутренних тканей пыльник растёт и в длину и в ширину. Растёт и тычиночная нить. Вскоре пыльник прикрепляется к ней своей серединой. Но всё же по сравнению с тычиночной нитью в открывшемся цветке нить молодой тычинки очень коротка, активный рост её начинается позднее — перед сбрасыванием колпачка.

В результате ряда делений клеток вторичного археспория под покровом стенки пыльника образуется значительный комплекс клеток, называемых материнскими клетками пыльцы.

Материнские клетки получают через тапетум усиленное питание, активно растут и выделяются среди окружающих тканей пыльника размерами, густой протоплазмой и очень крупными ядрами.

В ядре материнских клеток начинается процесс редукционного деления. Это деление приводит к образованию клеток с уменьшенным числом хромосом

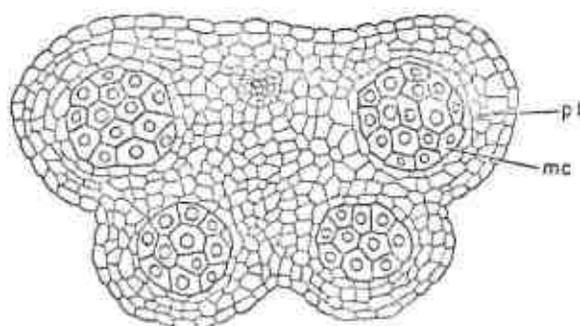
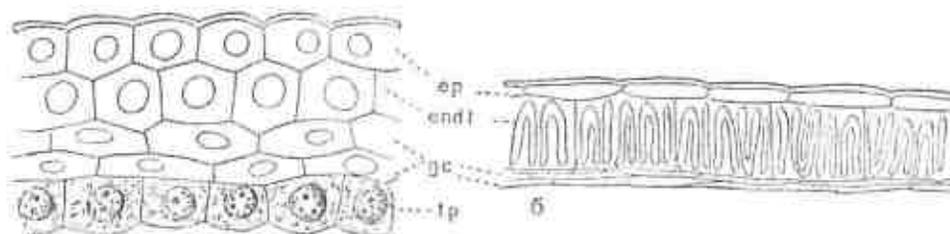


Рис. 94. Комплексы материнских клеток пыльцы, заложившихся в пылинке *mc*, и стенки молодого пыльника *pt*.



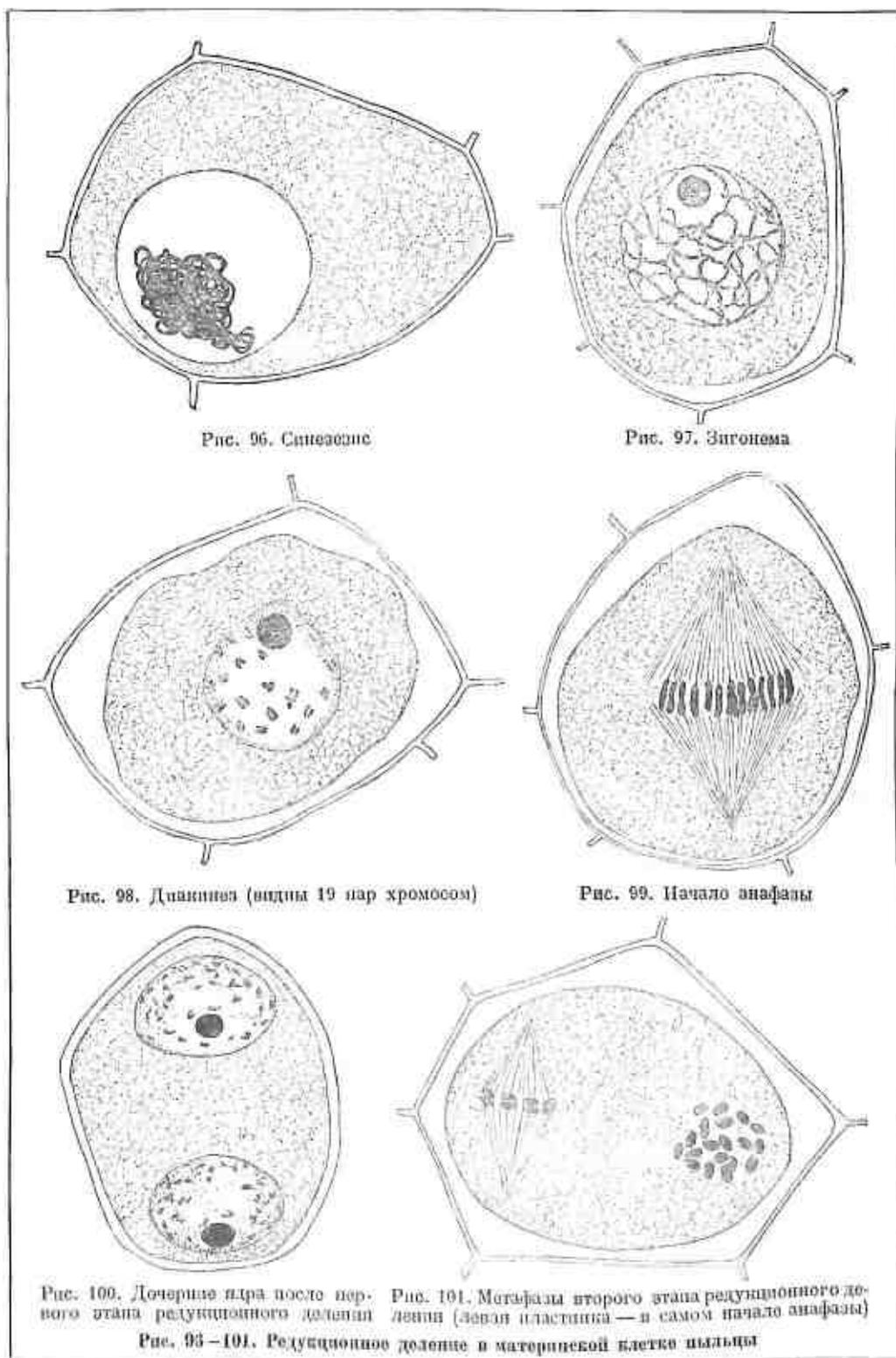
а

Рис. 95. Стенка пыльника:

а — молодого до начала заложения материнских клеток, б — перед раскрыванием: *ep* — эпидермис, *endf* — эндотециум (вздувшийся слой), *tc* — слой тонкостенных сминающихся клеток, *tp* — тапетум

в ядрах. Редукционное деление (мейозис) охватывает два последовательных деления ядра и, следовательно, приводит к образованию четырёх ядер.

Первый этап мейозиса — профазы — изображён на рис. 96—100. Во время профазы происходит важнейший процесс — конъюгация хромосом. После конъюгации хромосомы укорачиваются и парочками лежат в полости ядра, образуя фигуру диакинеза (рис. 98). Во время диакинеза, которым заканчивается профазы, легко подсчитать количество парочек хромосом. Ядро теряет оболочку, ядрышко пропадает. Парочки хромосом лежат непосредственно в полости клетки и быстро стягиваются к экватору её, образуя эква-



торнальную пластинку. Эта фаза получила название метафазы. За ней следует анафаза, во время которой компоненты каждой парочки хромосом расходятся к разным полюсам клетки (рис. 99). У винограда к полюсу отходит по 19 хромосом, но так как каждая хромосома ещё до метафазы успела расщепиться на дочерние (они не видны, так как очень плотно прилегают друг к другу), то фактически к полюсам после первого этапа редукционного деления отходит по 38 хромосом.

У полюсов клетки вокруг собравшихся хромосом появляется снова ядерная оболочка и затем ядрышко (рис. 100). Хромосомы в таком ядре хорошо различимы.

Дочерние ядра существуют как таковые очень короткий срок. Они приступают к продолжению редукционного деления, и вскоре наступает метафаза деления этих ядер (рис. 101). У винограда пластинки метафаз располагаются под прямым углом друг к другу. Ещё на первом этапе редукционного деления хромосомы были расщеплены на дочерние половинки. После метафазы эти половинки начинают расходиться к полюсам. Теперь число расходящихся хромосом составляет 19. Это число и называют гаплоидным.

В связи с положением пластинок метафаз разошедшиеся хромосомы обеих пластинок располагаются по углам тетраэдра, и в полости клетки в этих местах вскоре образуются четыре ядра (рис. 102).

Затем наступает процесс образования сразу четырёх клеток в результате одновременного появления перегородок между четырьмя ядрами. Следовательно, для винограда характерно одновременное заложение перегородки между ядрами в отличие от наблюдаемого у многих других растений последовательного образования перегородок сначала между дочерними, а затем между внучатыми ядрами.

Образовавшиеся после редукционного деления в материнской клетке пыльника четыре клетки называются тетрадой микроспор (рис. 103).

Сначала клетки тетрады окружены общей оболочкой материнской клетки и имеют общие первичные разгораживающие стенки из каллозы. Затем на каждой клетке возникают целлюлозная оболочка, материнская оболочка, первичные разгораживающие стенки растворяются, и клетки микроспор отходят друг от друга. Микроспоры плавают в пыльниковом соке, который образовался в результате секреторной деятельности тапетума. К моменту

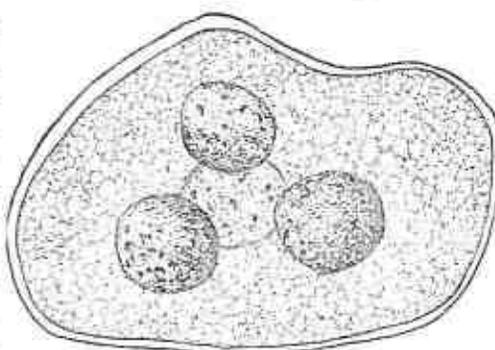


Рис. 102. Четыре ядра в результате редукционного деления материнской клетки

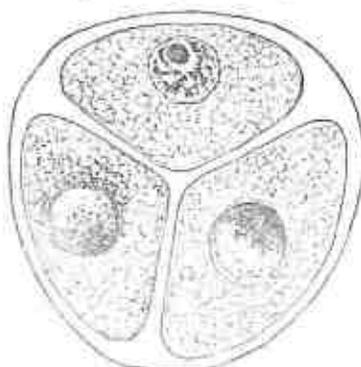


Рис. 103. Тетрада микроспор винограда

образования микроспор тапетум бывает разрушен, и деформированные остатки его прилегают к стенке пыльника.

Формирование пыльников из микроспор, или процесс прорастания микроспор, начинается без какого-либо перерыва. Единственное ядро микроспоры сдвигается к оболочке пыльника, и здесь проходит деление (рис. 104 и 105). Во время этого деления снова можно увидеть и подсчитать 19 хромосом. Из двух гаплоидных ядер, образовавшихся в результате деления ядра микроспоры, одно остаётся около оболочки, другое сдвигается на середину клетки. Оставшееся вблизи оболочки ядро и окружающая его плазма отрезаются от остальной плазмы собственной оболочкой (рис. 106). Эта клетка имеет линзовидную форму. Она является генеративной клеткой, так как из неё в дальнейшем возникают мужские оплодотворяющие элементы — спермии.

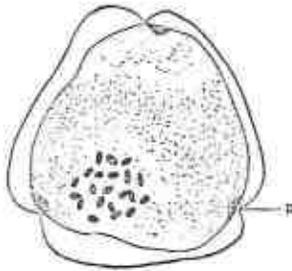


Рис. 104. Развитие пыльника. Деление ядра микроспоры—метафаза (р—пора)

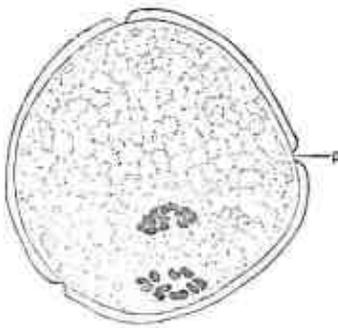


Рис. 105. Развитие пыльника. Деление ядра микроспоры—телефаза (р—пора)

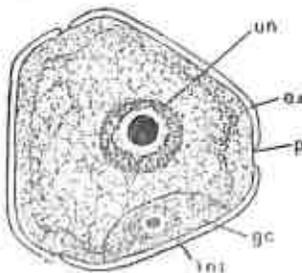


Рис. 106. Сформированная пыльница винограда на генеральном разрезе:

вс—генеративная клетка, вл—вегетативное ядро, эк—экзина, инт—интина, р—пора

Отошедшее к центру клетки ядро значительно вырастает. Оно является ядром вегетативной клетки, или вегетативным ядром.

Во время описанных процессов деления ядра микроспоры и образования генеративной клетки оболочка микроспоры начинает утолщаться, и в ней появляются три поры, лежащие на дне трёх борозд, тянущихся вдоль пыльника (рис. 104, 105, 106). Затем на поверхности протоплазмы возникает вторая внутренняя оболочка. Утолщенная и претерпевшая соответственный метаморфоз оболочка микроспоры называется экзиной, а внутренняя тонкая, остающаяся всё время целлюлозной, собственная оболочка пыльника — интиной.

В таком виде пыльница может считаться сформированной и готовой к опылению (рис. 106 и 107).

Развитие генеративных элементов является важнейшим этапом в жизненном цикле каждого организма. У винограда развитие пыльницы должно привлекать особое внимание, так как у многих его форм имеются серьезные нарушения редукционного деления на тех или иных этапах, и это вызывает бесплодие пыльницы.

Развитие семяпочки и зародышевого мешка.

Семяпочки в завязи винограда закладываются на плаценте в нижней части края плодоловостников, образовавших перегородку в завязи. Семяпочек закладывается по две в каждом гнезде завязи, а всего, следовательно, четыре. Заложение большего числа семяпочек — редкое исключение.

Возникший на плаценте бугорок вначале построен из однородных клеток (табл. VII, рис. 1). Однако вскоре одна из подэпидермических клеток на вершине бугорка становится больше. Это — клетка первичного археспория (табл. VII, рис. 2, *ar*¹). Затем она разделится тангентальной перегородкой на две. Нижняя из них — клетка вторичного археспория, а верхняя — родоначальница кроющих клеток.

Первое время семяпочка растёт прямо, а затем начинает изгибаться в сторону полости гнезда завязи (табл. VII, рис. 2 и 3). В этом процессе изгибания семяпочки известную роль играют покровы семяпочки — интегументы, залагающиеся в это время на стороне семяпочки, обращённой к перегородке завязи. Сначала закладывается внутренний интегумент (табл. VII, рис. 2, *ii*), а затем наружный (табл. VII, рис. 3, *ie*). На указанной стороне интегументы растут значительно сильнее и всё более и более способствуют поворачиванию семяпочки. Она в конце концов принимает «обратное» положение, т. е. становится анатропной (табл. VII, рис. 4), и её вершина обращена теперь к дну гнезда.

Внутренний интегумент обрастает всё тело семяпочки, и на вершине её оставляет лишь узкий проход для пыльцевой трубки, называемой семявходом, или микропиле (табл. VII, рис. 5, *my*). Наружному интегументу со стороны перегородки соответствует вырост, называемый obturatorом, *obt*; он играет роль при прохождении пыльцевых трубок к микропиле. Кроющие клетки образуют толстый слой, отодвигающий клетку вторичного археспория глубоко в ткань нуцеллуса.

В разросшейся клетке вторичного археспория ядро также сильно увеличивается в размерах. В ней происходит редукционное деление (табл. VII, рис. 6), и, следовательно, данная клетка становится материнской клеткой макроспор. Первый этап редукционного деления приводит к образованию двух клеток (табл. VII, рис. 7), — второй заканчивается, как обычно, четырьмя клетками, расположенными друг над другом вдоль тела семяпочки тетрадой макроспор (табл. VII, рис. 8). В отличие от микроспор, где все клетки сохранились жизнеспособными и начинали прорастать, давая пылинки, в тетраде макроспор жизнеспособной оказывается лишь одна нижняя макроспора. Она очень сильно вырастает и сдавливает расположенные над ней три другие макроспоры, содержащее же их использует на питание.

У винограда не всегда образуется четыре макроспоры. Иногда верхняя из двух дочерних клеток (табл. VII, рис. 7) несколько отстаёт от нижней в развитии и не делится, а начинает разрушаться. Поэтому образуется всего три макроспоры, из которых две верхние разрушаются.

Сильно выросшая нижняя макроспора начинает прорастать. Её ядро переходит к делению. Последовательных делений бывает три. Сначала в полости макроспоры образуются два ядра (табл. VII, рис. 10), затем четыре (табл. VII, рис. 11) и, наконец, восемь (табл. VII, рис. 12).

Эти восемь ядер и приступают к формированию зародышевого мешка (табл. VII, рис. 13). Из верхней четвёрки ядер образуется три клетки яйцевого аппарата: две синергиды *syn* и яйцеклетка *ec*; одно ядро остаётся в полости мешка; это будет первое полярное ядро *p*. Из нижней четвёрки ядер воз-

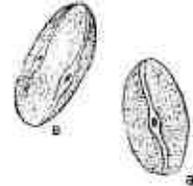
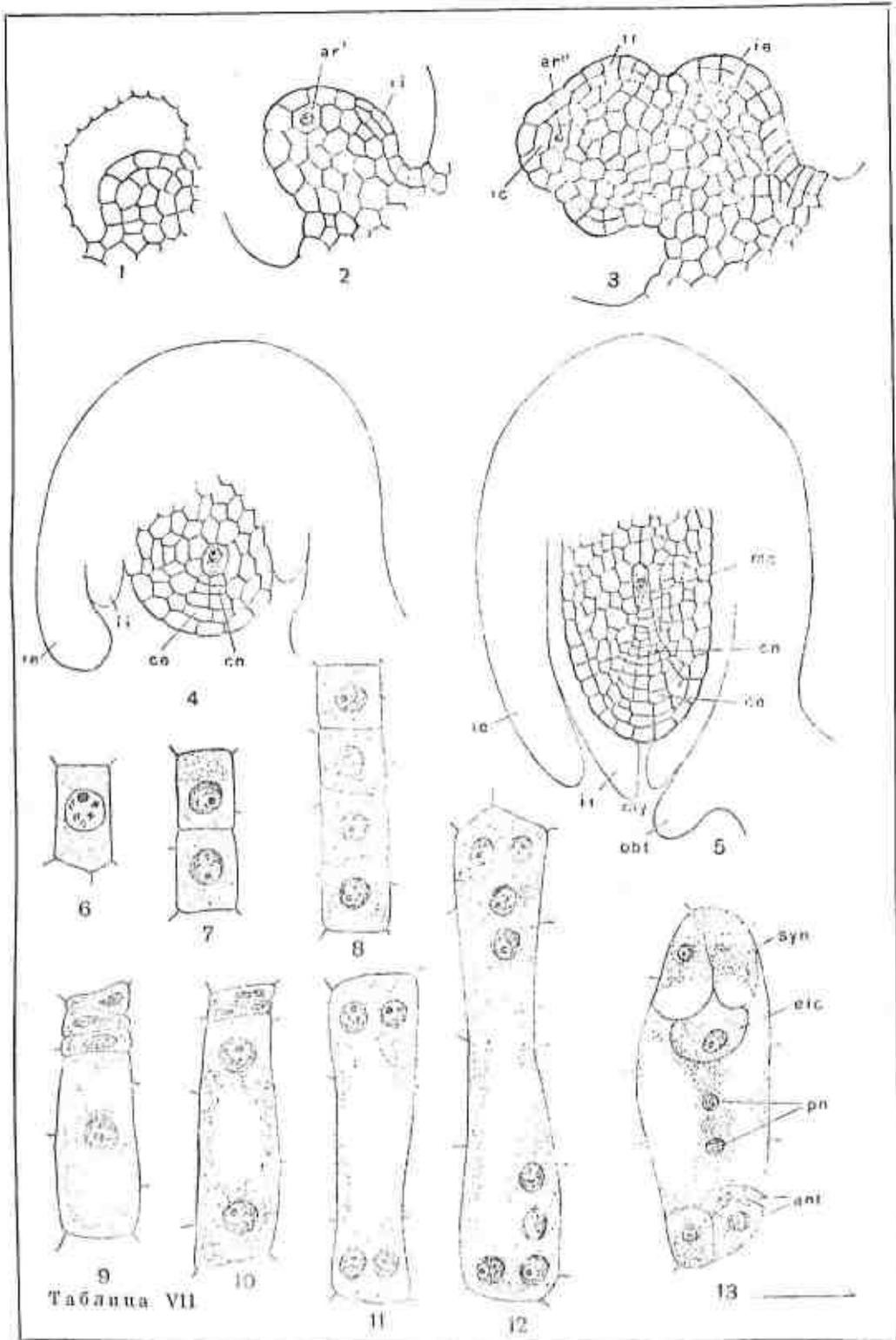


Рис. 107. Зрелые пылинки винограда:
а — вид сбоку (видны поры на дне бороздок),
б — вид сверху



никают три антипода *ant* и второе полярное ядро. Полярные ядра прикладываются друг к другу и обычно дожидаются двойного оплодотворения; иногда же они сливаются и образуют вторичное ядро зародышевого мешка.

В яйцевом аппарате синергиды легко отличимы от яйцеклетки: для них характерна большая вакуоль, лежащая ниже ядра, в то время как в яйцеклетке вакуоль развивается над ядром (рис. 108).

Антиподы в зародышевом мешке винограда недолговечны. Они разрушаются и идут на питание других растущих элементов мешка. Перед оплодотворением антиподы в зрелом мешке обычно отсутствуют.

На питание растущего мешка используются и прилегающие к нему клетки нуцеллюса.

Образование колпачка из рядов кроющих клеток не останавливалось во время макроспорогенеза и даже во время первых этапов развития зародышевого мешка.

Колпачок над зародышевым мешком у винограда имеет двойное происхождение: первые ряды кроющих клеток образуются из материнской клетки колпачка (табл. VII, рис. 3, *ie*). Затем на вершине семязпочки начинается деление тангентальными перегородками двух-трех клеток эпидермиса (табл. VII, рис. 4, *ce*). Таким образом, закладывается сначала нуцеллярный колпачок *cn*, а затем эпидермальный колпачок *ec*.

При разрастании обоих колпачков клетки делятся очень правильно: основные деления идут тангентальными и радиальными перегородками. Поэтому в семязпочке винограда колпачки хорошо заметны в виде веера из правильных рядов клеток, стоящего на зародышевом мешке (табл. VII, рис. 5). Колпачки у винограда достигают большой мощности: в хорошо развившейся семязпочке нуцеллярный колпачок имеет до 20 рядов, а эпидермальный — до 10—12 рядов клеток.

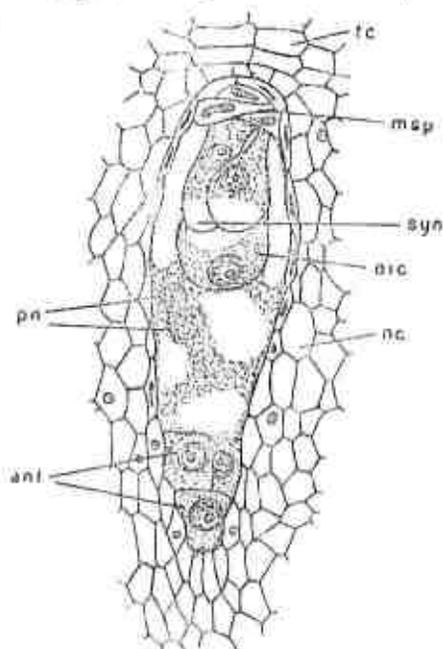


Рис. 108. Сформированный зародышевый мешок винограда:

ec — яйцеклетка, *ant* — антиподы, *ra* — полярные ядра, *ant* — антиподы, *nc* — нуцеллюс, *ec* — нижняя часть колпачка, *mar* — три отмершие макроспоры

Таблица VII. Заложение и развитие семязпочки и зародышевого мешка

Рис. 1. Заложение семязпочкового бугорка на плаценте. Рис. 2. Заложение первичного археспория *ar*¹ и внутреннего интегумента *ii*. Семязпочка начала изгибаться. Рис. 3. Заложение вторичного археспория *ar*² материнской клетки колпачка *ic* и наружного интегумента *ie*. Семязпочка приняла горизонтальное положение. Рис. 4. Дальнейшее развитие интегументов. Кроющие клетки отодвинули археспориальную клетку в глубь нуцеллюса. Заложение эпидермального колпачка *ce* и нуцеллярного колпачка *cn*. Семязпочка приняла анатропное положение. Рис. 5. Сформированная семязпочка. Археспориальная клетка приступает к редукционному делению, т. е. стала материнской клеткой макроспор (тетрады). Рис. 9. Материнская клетка зародышевого мешка. Сверху лежат три отмирающие макроспоры. Рис. 10—12. Этапы развития восьмиядерного зародышевого мешка винограда. Рис. 13. Зародышевый мешок: *ec* — яйцеклетка; *sul* — синергиды; *ra* — полярные ядра; *ant* — антиподы

Строение цветов винограда. Цветы виноградной лозы построены по пятерному типу (рис. 109). Наружный круг околоцветника (чашечка) возник из пяти бугорков, внутренний круг (колпачок-венчик) тоже из пяти бугорков, третий круг образован пятью тычинками, и лишь четвёртый круг (пестик) образован двумя плодолистиками (рис. 110 и 111).

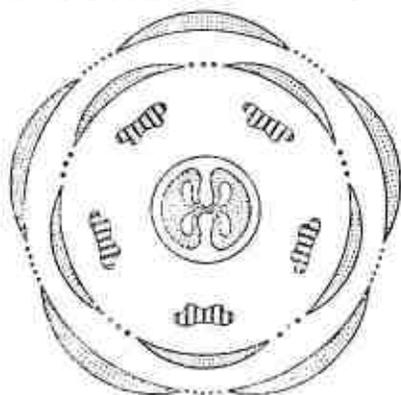


Рис. 109. Диаграмма цветка винограда

Цветоножка тонкая, зелёная, имеет анатомическое строение стеблевого характера; сердцевина слабо развита; через цветоножку проходят сосудисто-волокнистые пучки, связывающие части цветка с осью соцветия.

Цветоложе отличается по строению от цветоножки большим развитием коровой паренхимы.

Чашечка представляет собой плёчатую каёмочку по краю цветоложа у основания колпачка. Она образована сросшимися чашелистиками и имеет пять тупых зубчиков. У разных сортов винограда степень развития чашечки бывает различной, как бывает различен и характер зубчиков. Анатомически чашечка имеет очень простое строение: вся её внутренняя ткань представлена тонкостенными паренхимными клетками различной величины, а с поверхности находится эпидермис из выгнутых клеток. Клетки ткани чашечки рано отмирают, и чашечка приобретает характер плёночки.

В пазухе чашечки развивается валик, который часто рассматривается как круг нектарников, что мало правдоподобно. Из этого валика образуется подушечка ягоды. Имеется также основание видеть его роль в отрывании основания колпачка цветка.

Венчик в цветке винограда образован пятью сросшимися лепестками и имеет вид колпачка. О том, что колпачок произошел из пяти сросшихся лепестков, свидетельствуют пять проводящих пучков, заложившихся в средней части лепестков (рудименты средней жилки). Кроме того, колпачок при отрывании от венчика обычно разделяется на слагающие его лепестки. Кроме небольших проводящих пучков, вся остальная ткань колпачка состоит из недифференцированных паренхимных клеток, покрытых эпидермисом со слегка кутинизированной наружной стенкой.

Тычинка в обоеполом цветке имеет довольно длинную прямостоящую тычиночную нить, по длине равную, примерно, высоте пестика. Пыльники прикрепляются к тычиночной нити в нижней трети своей длины. В бутоне пыльники обращены к пестику (рис. 110). После сбрасывания же колпачка они описывают полуокружность и обращаются в сторону от него.

Тычиночная нить имеет один проводящий пучок, проходящий далее в связник пыльника (см. рис. 94). Эпидермис тычиночной нити образован вытянутыми по длине нити клетками. Внутренняя ткань построена из тонкостенных паренхиматических клеток (рис. 110, 111, 115,а). Тычинки располагаются против лепестков (против проводящих пучков в колпачке). В соответствии с

четырьмя группами археспориев в пыльнике образуется четыре пыльцевых гнезда.

Пестик имеет двухгнездную завязь с двумя анатропными семязпочками в каждом гнезде. Края плодолистиков, которые образуют перегородку, нередко не дорастают друг до друга, и между ними бывает щель. Из цветоложа в завязь входят проводящие пучки, которые сразу же разбиваются на несколько ветвей. Значительное количество пучков идёт в стенку завязи и, поднимаясь по ней, доходит до столбика.

Четыре веточки проводящих пучков направляются к семязпочкам и через них выходят в семяпочки. Две веточки идут в перегородку и там проходят вблизи от краёв плодолистиков, поднимаясь к столбику и соединяясь с пучками из стенки. В остальном завязь построена из паренхимных клеток и с поверхности покрыта эпидермисом. Столбик и рыльце построены из рыхлой ткани, что облегчает прохождение по ним пыльцевых трубок. Клетки лежат особенно рыхло на поверхности рыльца и имеют характер сосочков.

В нижней части завязи возникает пять нектарников. Они располагаются, чередуясь с тычиночными нитями. Нектарники выделяют приятно пахнущие эфирные масла, но нектара в них не образуется. Всё тело их построено из паренхимы, одетой снаружи эпидермисом (рис. 112).

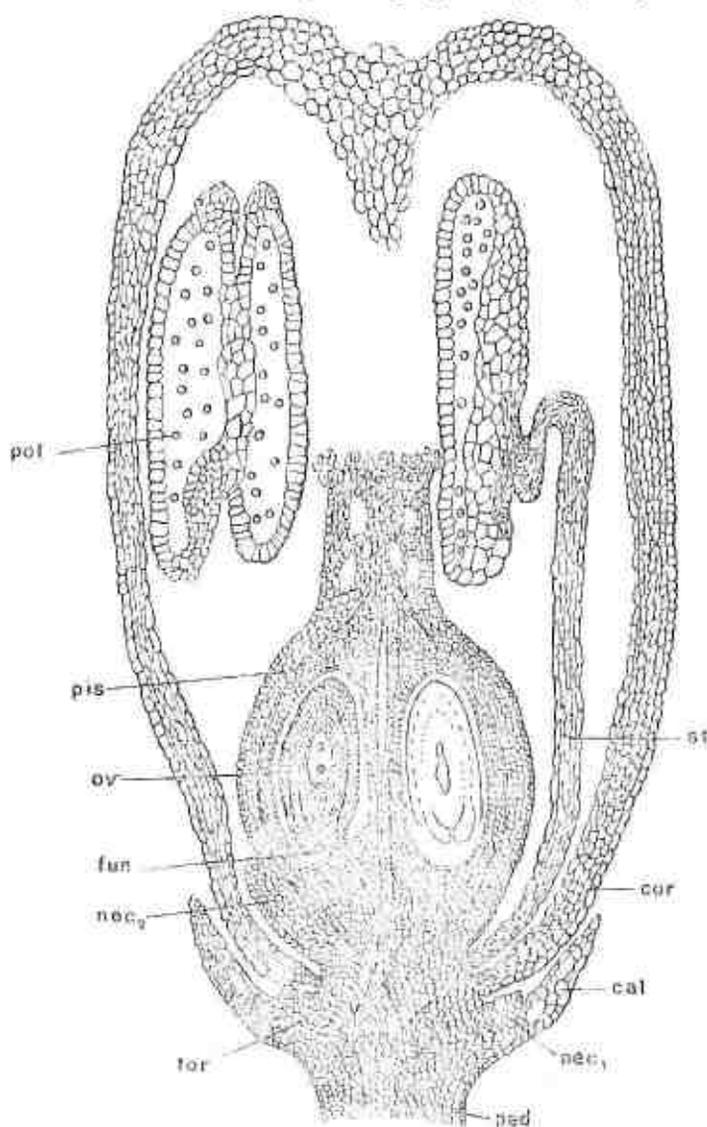


Рис. 110. Продольный разрез через бутон цветка винограда перед сбрасыванием колпачка:

ped — цветоножка, tor — цветоложе, ca' — чашечка, nec — валик на цветоложе, первый круг нектарников, cor — венчик-колпачок, st — тычинка, pol' — пыльник, pis — пестик, fun — продолжение пучка, ov — семяпочка, nec — подбелочный нектарник (подбелочный диск).

Цветок винограда раскрывается необычным для других растений способом. Венчик-колпачок не раскрывается, как обычно, «звездочкой», а целиком сбрасывается с цветка. Этот процесс связан с отрыванием основания лепестков от цветоложа и приподниманием колпачка тычинками. Отрывание колпачка происходит под влиянием следующих причин: 1) неравномерный рост лепестков на внутренней и внешней сторонах, создающий соответственное напряжение тканей, показателем чего является обычно наблюдающееся закручивание наружу нижней части оторвавшихся лепестков; 2) рост подпестичных нектарников и валика (диска), между которыми прикрепляются лепестки (растущие валики как бы выталкивают основание лепестков); 3) выпрямление в силу повышения тургора тычиночных

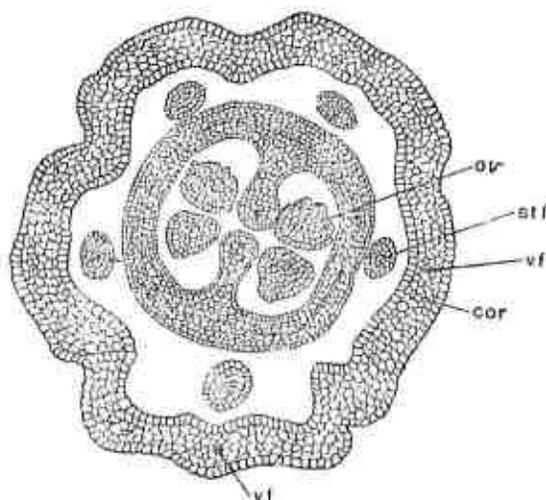


Рис. 111. Поперечный разрез бутона цветка винограда (на уровне завязи): cor — венчик-колпачок, vf — проводящие пучки, st — тычиночная нить, ов — семязпочка

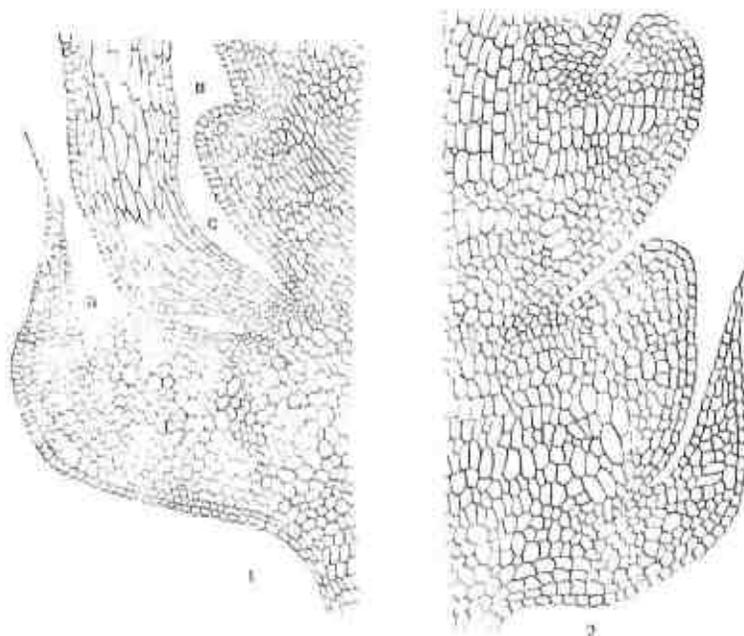


Рис. 112. Строение валика *a* и пестичного нектарника *e*; *c* — основание лепестка между нектарником и валиком:
1 — в бутоне, 2 — после сбрасывания колпачка

Функционально женский цветок имеет иное строение (рис. 114). Тычинки в цветке женских сортов не прямостоящие, а свешивающиеся вниз. Тычиночные нити в этих случаях значительно короче и толще и бывают

нители, которые в бутоне имеют в верхней части форму колена и при выпрямлении этого колена давят пыльниками на свод колпачка (рис. 113). Обычно считается, что перед самым сбрасыванием колпачка наблюдается усиленный рост тычиночных нитей; однако прямые измерения этого не подтверждают: в зрелых бутонах и после сбрасывания колпачка длина нитей оказывается, примерно, одинаковой.

закрученными. На верхней стороне тычиночной нити, обращённой к завязи, клетки эпидермиса и паренхимы мельче, чем на другой (рис. 115). Такое строение и, вернее всего, неравномерный рост верхней и нижней сторон и вызывает отгибание и закручивание книзу тычинок. У прямостоящих тычинок в обоеполых цветах клетки обеих сторон нити одинаковы. Проводящая система в обоих типах тычинок построена нормально, и всё отличие её у отгибающихся тычинок состоит в том, что у них меньшие диаметры клеток в соответствии с общей мелкоклетчатостью тканей и меньшей толщиной нити.

Самое же главное отличие функционально женского цветка от обоеполого состоит в том, что в пыльниках первого находится стерильная пыльца, неспособная к прорастанию и, следовательно, лишённая оплодотворяющей способности. В их экаэзии нет пор. Пылинки имеют заострённые концы (рис. 116).

У цветов с отогнутыми тычинками зародышевый мешок развивается нормально, и его генеративные элементы (яйцеклетки и вторичного ядра) функционируют правильно.

Бесплодная пыльца и нормальный зародышевый мешок делают цветок с функциональной стороны однополым, женским. С морфологической стороны этот цветок, как имеющий мужские (тычинки) и женские (пестик) органы, должен рассматриваться как обоеполый. Поэтому такие цветы винограда называют функционально женскими. Сорта с такими цветами могут нормально плодоносить лишь при условии опыления пыльцой обоеполого сорта (или пыльцой мужских лоз).

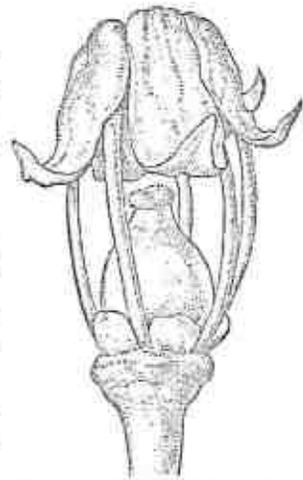
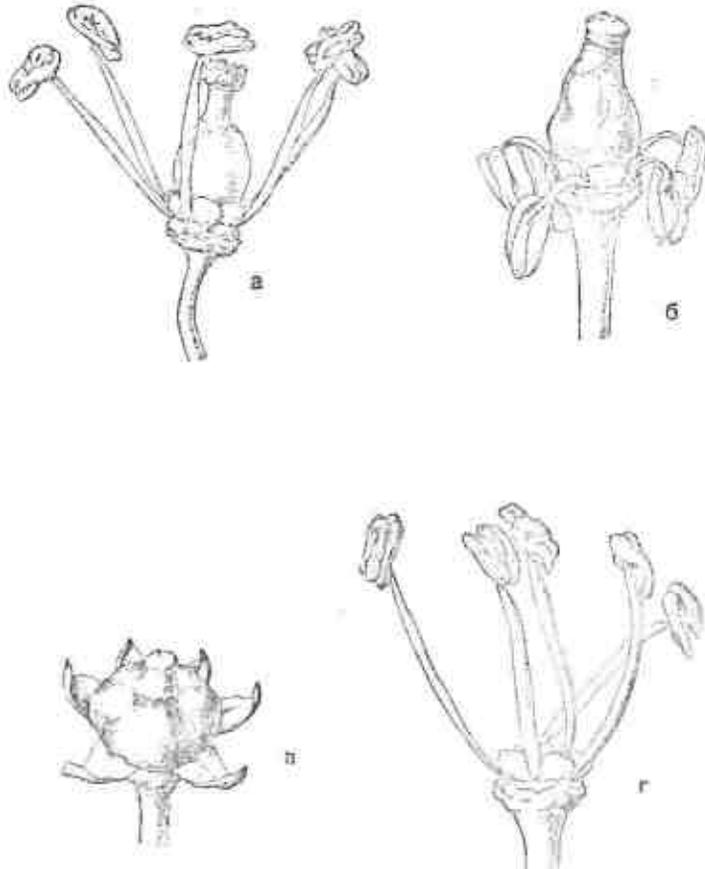


Рис. 113. Раскрывание цветка сорта Кишмиш черной путем сбрасывания колпачка; колпачок поднят вытянувшимися тычинками

Рис. 116. Типы цветов винограда:

а — обоеполый, б — функционально женский, в — истинно женский, г — мужской

Мужской цветок винограда резко отличается от обоеполого цветка отсутствием пестика (см. рис. 114). Обычно на месте пестика имеется лишь небольшое бугорчатое возвышение без дифференцированного столбика.

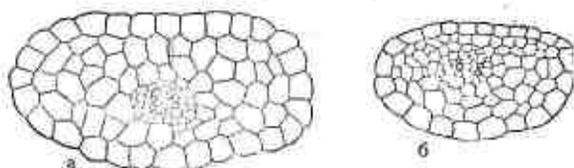


Рис. 115. Строение тычиночной нити: а—в обоеполом цветке (примостоящие тычинки), б—в мужском цветке (отсутствуют тычинки)

Редко пестик достигает известного развития, но остаётся редуцированным. Пестичные нектарники развиваются, как правило, хорошо даже на редуцированных пестиках. Понятно,

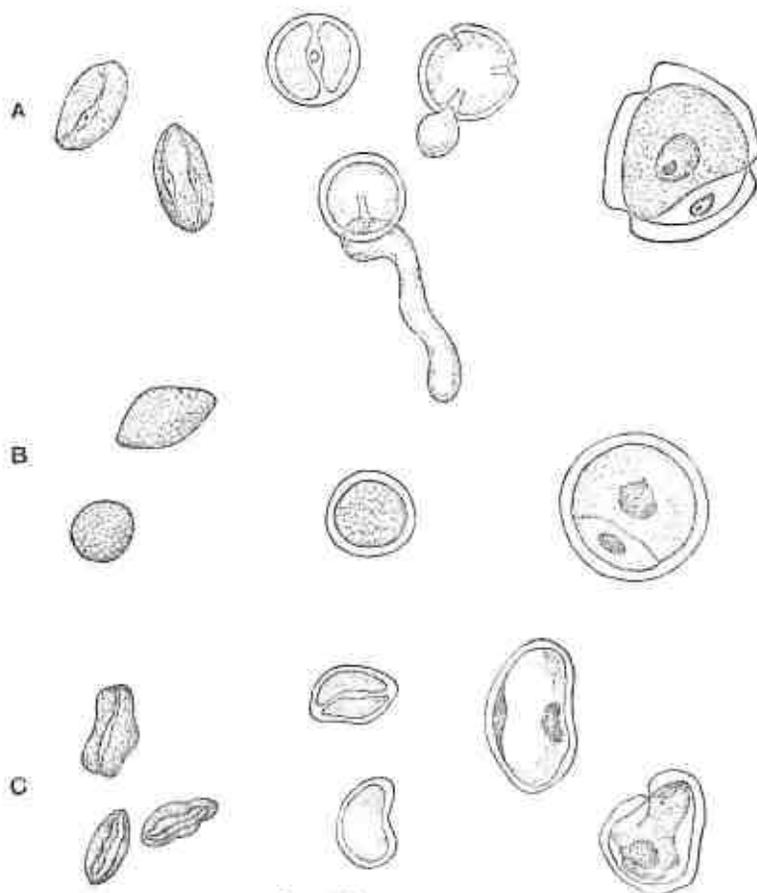


Рис. 116. Пыльца

А—фертильная; В—организационно стерильная; С—случайно стерильная: а—бухан; б—в питательной среде; в—на цитологическом препарате

что такой цветок не может дать ягоды, в поэтому его можно считать функционально мужским цветком.

После цветения мужские соцветия засыхают и отваливаются. В редких случаях на лозах с мужскими соцветиями остаются гребни и ягоды. Иногда встречаются отклонения от основных типов цветка, возникшие в большинстве

случаев как почковые мутации. Среди них наибольший интерес представляет форма сорта Мурведр с истинно женским цветком. Кроме полного отсутствия тычинок, этот цветок отличается большим числом гнёзд в завязи и характером плацентации, что в семействе Vitaceae присуще лишь подсемейству Leeoideae.

Типы стерильности у винограда. В основе половой дифференциации цветков винограда лежит стерильность или женской или мужской сферы цветка.

Стерильность всех лоз с отогнутыми тычинками в цветке строго закономерна, закреплена эволюционным процессом и постоянно повторяется из года в год для данных сортов или женских индивидуумов в диких зарослях. Такую пыльцу можно назвать организационно стерильной.

Организационно стерильная пыльца связана с двумя морфологическими проявлениями: пыльца не имеет пор в экзине; ядра и протоплазма в формирующихся пыльниках отмирают. Процесс заложения первичного и вторичного

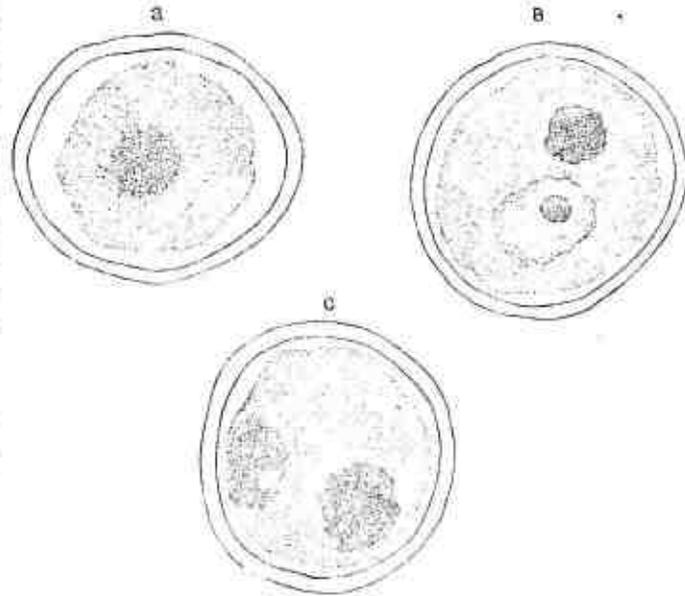


Рис. 117. Дегенерация ядер в пыльнике женского сорта: а — отмирание ядра микроспоры, б — отмирание ядер вскоре после деления ядра микроспоры, в — отмирание вегетативного ядра и ядра генеративной клетки (по Ивановой-Паровой)

археспориев в пыльниках протекает нормально. Нормально идёт весь процесс редукционного деления, что приводит к образованию нормальных тетрад микроспор. Это доказывает, что в основе стерилизации пыльцы у винограда не лежат ненормальности редукционного деления, свойственные многим отдалённым гибридам. Дегенерационные процессы начинают проявляться при прорастании микроспоры, т. е. при формировании пыльнок. Наиболее ранние дегенерационные процессы относятся к отмиранию ядра микроспоры до его деления (рис. 117, а). Обычно же ядро микроспоры успевает разделиться, в пыльнике уже сформирована генеративная клетка и лежит крупное вегетативное ядро. Только тогда начинается отмирание ядер и плазмы (рис. 117, б). К этому времени относится развитие пор в экзине. Следовательно, сёе основание думать, что дегенерация ядер в пыльнике связана с отсутствием заложения пор в оболочке. Пыльца с отмершими ядрами и лишённая пор incapable к оплодотворению.

Попытки получения урожая от женских сортов без опыления чужой пыльцой обречены на неудачу. Собственная пыльца, попавшая на рыльце, может обеспечить лишь горошение, т. е. образование гроздей с мелкими бессемянными ягодами. При недостаточном попадании фертильной пыльцы с

обоеполовых цветов на рыльце пестика женских цветов грозди образуются с несколькими крупными ягодами от чужой пыльцы и массой мелких бессемянных ягод от собственной пыльцы. В этом можно видеть стимулирующее действие стерильной пыльцы на развитие ягод. Пестики женских сортов, совершенно лишённые какой-либо пыльцы, как правило, в ягоду не преобразуются.

От организационно стерильной пыльцы нужно отличать случайно стерильную пыльцу, которая может образоваться в том или ином проценте в любом пыльнике любого обоеполого или мужского цветка под влиянием неблагоприятных условий, главным образом под влиянием холодной, сырой погоды в период формирования пыльцы. Эта пыльца отличается как от фертильной, так и от организационно стерильной своей деформированностью и явной недоразвитостью. Кроме того, у неё обычно нет пор, и внутреннее содержимое также дегенерирует. Большой процент случайно стерильной пыльцы снижает урожай.

Смешивание понятий «организационно стерильная» пыльца и «случайно стерильная» приводило к многочисленным теоретическим ошибкам и к ложным представлениям о методах борьбы с последствиями стерильности пыльцы в практике.

Разница между фертильной, организационно стерильной и случайно стерильной пылью показана на рис. 116.

Процесс стерилизации генеративных элементов в семяпочке мужских лоз начинается не сразу. В мужском цветке всегда закладываются буторки плодолистиков, и они как минимум формируют несколько приплюснутую завязь с углублением вместо пестика. Иногда же можно встретить мужские цветы даже с более или менее сформированным пестиком, т. е. имеющим на завязи столбик (интерсексы). В завязи во всех случаях закладываются семяпочки, и в них начинается редукционное деление, которое доходит в большинстве случаев до образования тетрады макроспор. Только в цветах с максимально редуцированным пестиком отмирание (дегенерация) ядер и плазмы начинается во время заключительных этапов редукционного деления или на стадии макроспор. Если же на завязи имеется хотя бы мало заметный столбик, то развитие идёт дальше — нижняя макроспора прорастает, и зародышевый мешок развивается вплоть до формирования всех его элементов (яйцевого аппарата, полярных ядер и антинодов). В соответствии со степенью развития пестика на более ранней или более поздней фазе формирования зародышевого мешка начинается отмирание его ядер. Нередко отмирает яйцевой аппарат. Следовательно, женская часть в мужском цветке может быть представлена с морфологической точки зрения совершенно нормально, но оплодотворение не осуществляется, и яйцеклетки отмирают. Однако ягоды на мужских лозах иногда встречаются.

Вариации в степени развития пестика в мужском цветке винограда представлены на рис. 118. Цветок с редуцированным пестиком следует называть функционально мужским. Истинно мужской цветок у винограда не обнаружен.

В пестиках обоеполовых цветов и в пестиках женских цветов встречаются также и случайно стерильные зародышевые мешки. О наличии таких мешков с дегенерированными яйцеклетками сигнализирует недораз-

витие в данных цветах пестика. Появление на лозе значительного числа цветков с недоразвитыми пестиками указывает на неблагоприятные условия культуры, на неприспособленность сорта к местности, на неблагоприятные метеорологические условия периода бутонизации и т. д.

Особую форму стерильности у винограда представляет бессемянность.

Генезис цветов виноградной лозы. Все представители рода *Vitis* на современном этапе его эволюции являются двудомными.

Однако приуроченность дегенерационных процессов к гаметогенезу и к уже сформированным гаметам, а также наличие в женских цветах тычинок, а в мужских цветах — пестиков указывает на то, что двудомность у винограда приобретена недавно. Ближайший предок виноградной лозы несомненно имел обоеполые цветы. Среди ныне существующих родов семейства *Vitaceae* встречаются виды с обоеполыми цветами (например в роде *Cissus*).

Направление эволюционного процесса, приведшего к двудомности представителей рода *Vitis*, определялось приспособлением к перекрестному опылению. Кроме того, у винограда можно отметить направление и в сторону обеспечения энтомофильного опыления, на что указывает развитие мощных подпестичных нектарников. Однако, несмотря на такой хороший показатель

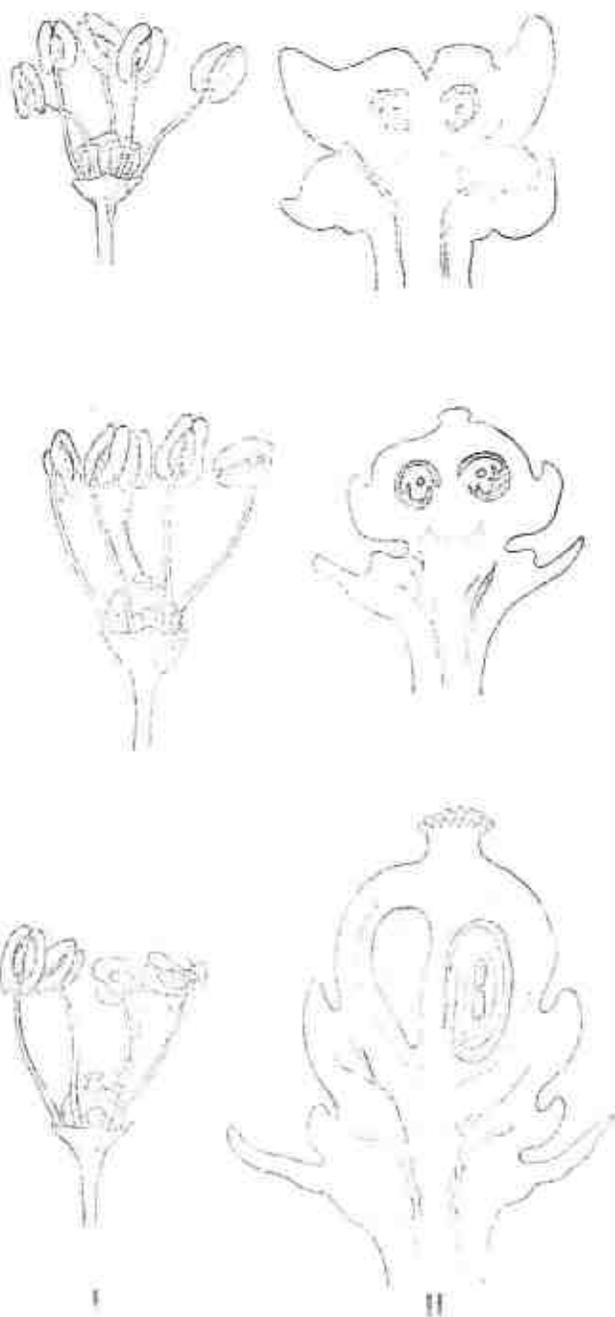


Рис. 118. Вариации мужского цветка (I) у *Vitis silvestris* с Копет-Дага: степень развития пестика после опадения тычинок на разрезе (II).

энтомофильности, как развитие нектарников, виноград является в основном анемофильным (ветроопыляемым) растением.

На начальные этапы приспособления к перекрёстному опылению указывает отгибание и закручивание тычиночных нитей в женских цветах сразу же после сбрасывания венчика. Это обеспечивает отдаление пыльников от рыльца своего цветка, а следовательно, устраняет возможность самоопыления.

Стерилизация мужских и женских гамет в соответственных цветах, однако, не достигла одинакового закрепления, консервативности. В женских цветах стерильность пыльцы — чрезвычайно стойкий признак; это — признак конституции особи. Стерильность же зародышевого мешка гораздо более лабильна как по амплитуде в фазах развития генеративной сферы, на которой она начинает проявляться (от фаз макроспорогенеза до сформированного зародышевого мешка), так и по возможности избежать её в зародышевых мешках некоторых цветов, которые могут дать ягоды, т. е. функционировать как обоеполые цветы.

Это обстоятельство разъясняет происхождение обоеполого цветка у культурных лоз. Он, несомненно, возник на диких мужских лозах, среди которых могли оказаться формы, особенно лабильные в отношении стерильности зародышевого мешка.

С приведёнными на эмбриологической основе обоснованиями происхождения обоеполого цветка от мужского полностью согласуются и данные экспериментального изучения наследования типа цветка у винограда.

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ

Опыление. Хазмогамия и клейстогамия у винограда. Цветение у винограда начинается сбрасыванием колпачка с бутонов. У большинства сортов сбрасывание колпачка определяет открытое цветение, или хазмогамию. Однако у винограда пыльники обычно лопаются до открывания цветка, и ещё под колпачком пыльца попадает на рыльце пестика собственного цветка, т. е. происходит строгое самоопыление, автогамия. В этом можно видеть известное проявление клейстогамности. Однако цветок открывается сразу же после растрескивания пыльников¹, и даже прорастание пыльцы, а тем более оплодотворение, происходит в открывшемся цветке. Но у винограда можно наблюдать и типичную клейстогамию, когда опыление, оплодотворение и первые этапы развития плода протекают в закрытом цветке.

Есть обоеполые сорта винограда с короткими тычиночными нитями в цветке.

Короткие тычиночные нити не могут принять участия в сбрасывании колпачка, как бы они ни были тургоресцентны (рис. 119). Поэтому лишь развивающаяся ягода поднимает колпачок, отделившийся от цветоножки в силу появления полоски рыхлой ткани в месте прикрепления лепестков,

¹ Раскрывание пыльников совпадает с выпрямлением тычиночной нити. Нужно думать, что давлением пыльников на колпачок стимулируется растрескивание стенки пыльника.

роста валика и неравномерного роста внутренней и наружной сторон самих лепестков. Засохший колпачок долгое время сидит на вершине растущей ягоды (рис. 120).

Реже колпачок совершенно не может оторваться от цветоножки без участия тычинок. В этих случаях ягода разрывает остающийся долгое время зелёным колпачок по швам срастания лепестков, и они могут открыться звёздочкой.

У короткотычиночных сортов, как, например, Буаки, клейстогамия — характерный признак, но и у длинно тычиночных сортов винограда можно встретиться с клейстогамией. Это бывает при неблагоприятной погоде в период, предшествующий цветению, и сказывается на недоразвитии тычиночных нитей и на их способности выпрямляться. Закрытое цветение можно наблюдать и на соцветиях, развившихся в условиях сильного затенения. Такую клейстогамию можно назвать случайной. Клейстогамию же типа Буаки можно считать организационной клейстогамией. При случайной клейстогамии характерно и недоразвитие валика на цветоножке (рис. 121).

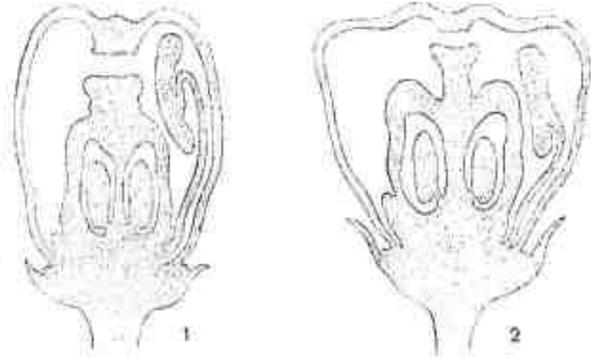


Рис. 119. Бутоны перед раскрытием:
1 — у Кипишица чёрного (тычиночная нить длинная),
2 — у Буаки (нить короткая)

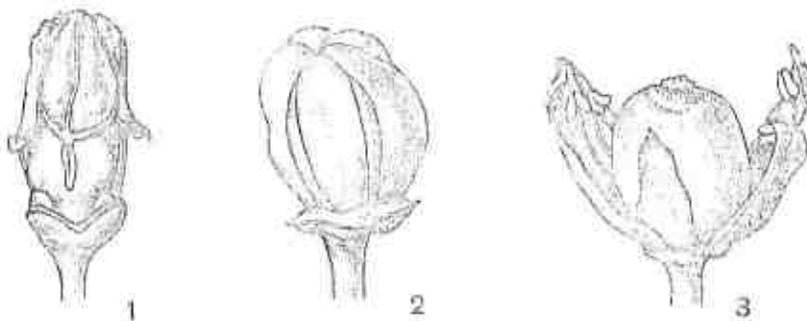


Рис. 120. Сбрасывание и разрывание колпачка развивающейся ягодой:
1 — у Буаки, 2 и 3 — у Кипишица чёрного

Автогамия у винограда не вызывает снижения урожая, поэтому можно признать виноград с обоеполыми цветами самоопыляющимся растением.

У функционально женских сортов винограда цветение, как правило, открытое. Особенности строения их тычиночных нитей и неравномерный рост на разных сторонах нити вызывают при тургоресцентном состоянии сильное давление на боковые стенки колпачка. Хотя тычиночные нити у женских сортов короткие, но колпачок легко соскальзывает с цветка.

Опыление функционально женских цветов должно быть перекрёстным. В природе оно осуществляется благодаря наличию в зарослях мужских

лоз с продуцируемым ими огромным количеством пыльцы. В условиях же культуры опылителями «женских» сортов должны быть специально подсаживаемые обоеполые сорта.

Метеорологические условия во время цветения накладывают весьма резкий отпечаток на эффективность опыления. В дождливую погоду пыльца с обоеполого цветка не может долететь до рыльца женского цветка. Опылению во время дождливой погоды мешает и то обстоятельство, что через поры пылинки при попадании её в воду выбрасывается плазма вследствие резкого несоответствия осмотического давления внутри и вне пылинки.

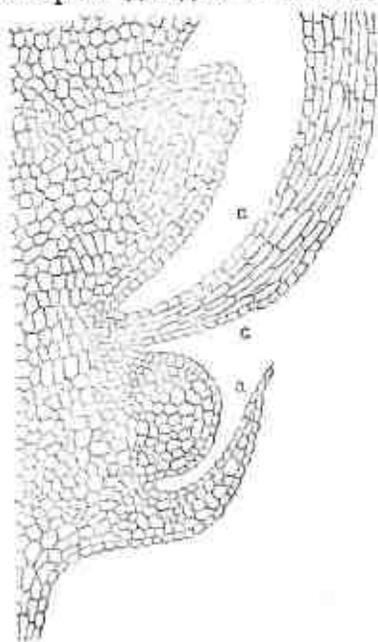


Рис. 121. Основание лепестка *c*, остающегося между нектарином *b* и пыльником *a* при клейстогамии у Кизильника чёрного

При холодной погоде пыльца на рыльце не прорастает. Оптимальной температурой для прорастания пыльцы считается 30° , а минимальной 15° . Непроросшая на рыльце пылинка может при изменившихся температурных условиях прорасти в следующие дни, если на рыльце пестика не подсохнет выделенная им жидкость. Вообще же у винограда развивается так много пыльцы, что обычно обеспечивается достаточно полное опыление.

Оплодотворение. Пылинки, попавшие на рыльце, прорастают при подходящих температурных условиях. При прорастании интина вытягивается через одну из трёх пор аксины. Сначала вышедшая через пору интина образует шарообразный вырост, который затем принимает вытянутую форму и образует пыльцевую трубку (см. рис. 116). В пыльцевую трубку входит сначала вегетативное ядро, а затем генеративная клетка.

Пыльцевая трубка сперва растёт между вытянутыми клетками рыльца, обильно выделяющими специфический сок, хорошо заметный на рыльце в первый день цветения в виде капельки. Если этот сок в силу каких-либо причин не выделяется клетками рыльца или же быстро подсыхает при суховея во время цветения, то прорастание пыльцы затрудняется.

Затем пыльцевая трубка вступает в столбик. У винограда прекрасно выражен в столбике специальный проводящий путь для пыльцевых трубок. Он образован рыхлой тканью из вытянутых клеток (их иногда называют грифельными), также выделяющих обильно влагу.

По этому проводящему пути пыльцевая трубка дорастает до перегородки в завязи. Она растёт дальше по тканям перегородки к ножке семязачатка. Через obturator пыльцевая трубка приближается к микропиле. Через микропиле она врастает в колпачок из кроющих клеток и, пройдя его, вступает в зародышевый мешок (рис. 122).

Во время роста пыльцевой трубки внутри её происходит деление генеративной клетки на две сперматозоиды. Сперматозоиды быстро преобразу-

зуются в спермии, представляющие собой голые мужские генеративные ядра.

Вошедшая в зародышевый мешок пыльцевая трубка попадает в полость клетки одной из синергид. Конец пыльцевой трубки ослизняется, и через него в синергиду наливается содержимое трубки: остатки плазмы, два гене-

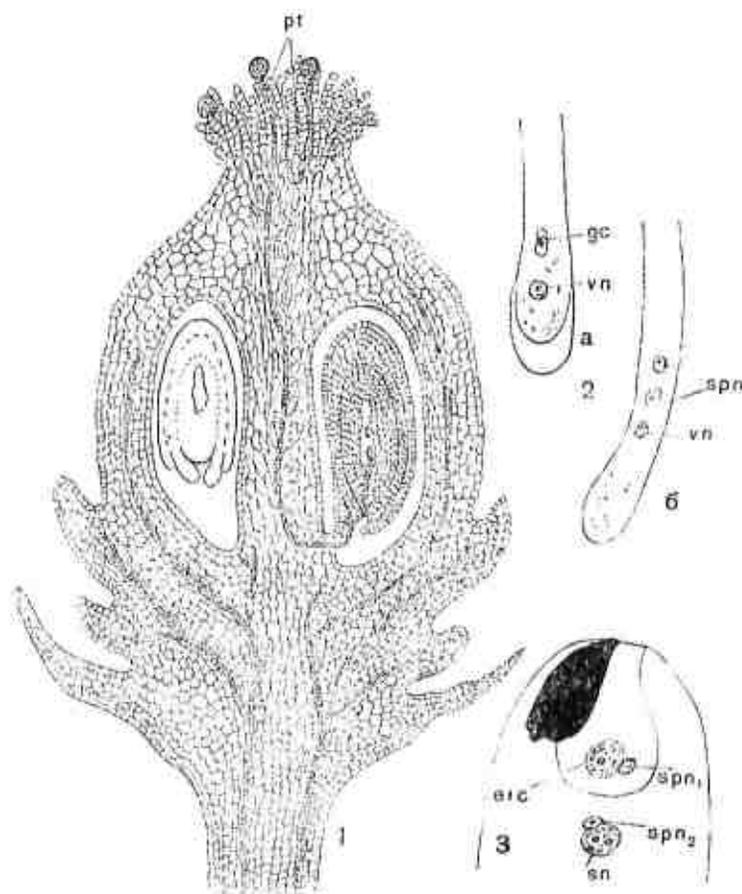


Рис. 122. Оплодотворение у винограда:

1 — прохождение пыльцевой трубки *pt* по тканям вестника и входение ее в зародышевый мешок; 2 — конец пыльцевой трубки: а — до деления генеративной клетки *gc*, б — после деления ее — видны два спермия *сп* и вегетативное ядро *vn* (по Гильяру из Влада); 3 — двойное оплодотворение: *сп*₁ — спермий, сливающийся с яйцеклеткой *eic*, *сп*₂ — спермий, сливающийся с вторичным ядром зародышевого ядра *zn*.

ративных ядра-спермия и вегетативное ядро. Плазма и вегетативное ядро, как и все содержимое синергиды, отмирают, а генеративные ядра через ослизнившуюся стенку синергиды вступают в полость зародышевого мешка. Там одно из генеративных ядер подходит ко вторичному ядру и прикладывается к нему, затем оба ядра сливаются. Иногда происходит слияние сразу обоих полярных ядер и генеративного ядра. Второе генеративное ядро направляется к яйцеклетке и сливается с ней. Таким образом совершается двойное оплодотворение у винограда.

Между опылением и оплодотворением у винограда протекает короткий срок. Уже через день-два после опыления можно видеть последствия оплодотворения. Прежде всего начинает припухать завязь, а столбик с рыльцем отсыхает и образует так называемый пупок ягоды. В это время уже начинается деление оплодотворённого вторичного ядра и образование первых ядер эндосперма. Затем делится оплодотворённая яйцеклетка; в результате этого де-

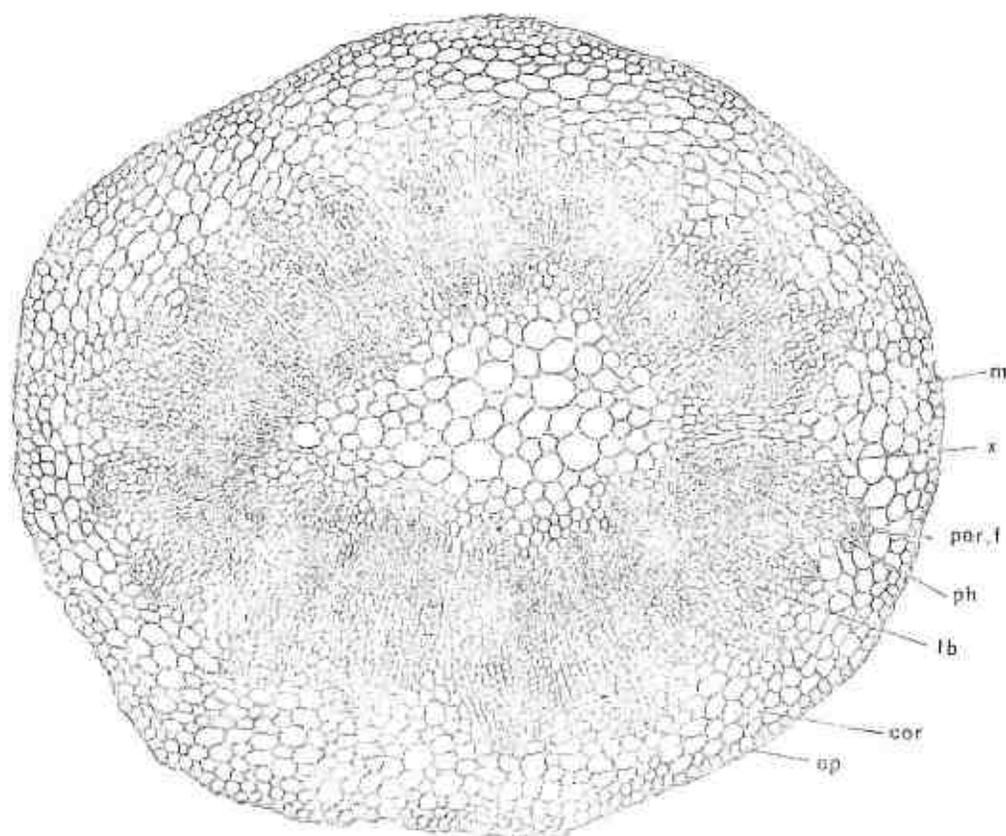


Рис. 123. Строение гребня:

ep — эпидермис, cor — кора, per. f. — перидермальные волокна, ph — флоэма, x — ксилема, lb — либриформ, m — сердцевина

ления образуются зачаток зародыша (нижняя клетка) и зачаток подвески (верхняя клетка, обращённая к микропиле).

Строение грозди. После оплодотворения соцветие виноградной лозы — метёлка — преобразуется в гроздь разной степени разветвления. Оси соцветия преобразуются в гребень грозди.

Форма соцветия определяет и форму грозди. На окончательную же структуру грозди сильно влияет количество ягод, развившихся на ней. Значительное число цветков часто осыхает сразу же после цветения. Опадают также и нераскрывшиеся бутоны. В большом количестве осыхают начавшие развиваться ягоды, достигшие диаметра 3—4 мм. Во время массового осы-

пания цветов и ягод потенциальное количество ягод в грозди может уменьшиться в несколько раз. Уменьшение числа ягод вдвое и даже втрое против имеющегося на соцветии количества цветов является вполне естественным и свойственно всем плодово-ягодным культурам. Сама конструкция гребня грозди винограда не позволила бы вместить всех ягод, если бы они и могли развиваться. Поэтому осыпание бутонов, цветов и ягод в указанных пределах не деформирует грозди и не нарушает её типичности для сорта.

Основной причиной осыпания цветов и ягод у винограда является недостаточное их питание (Мержанян).

Осыпанию цветов и ягод предшествуют заложение и быстрое развитие прослойки из рыхлых клеток у основания цветоножки или молодой плодоножки. После образования такой прослойки связь между цветами и осью соцветия или ягодами и гребнем становится очень слабой, и достаточно бывает лёгкого сотрясения, чтобы цветы и ягоды начали осыпаться.

Полоска из рыхлой ткани может образоваться и в основании веточек (осей) соцветия или даже в основании самой ножки соцветия и вызвать опадение отдельных веточек соцветия или всего соцветия целиком.

Преобразуясь в гребень, оси соцветия увеличивают механические и проводящие ткани (рис. 123). В ветвях гребня и особенно в ножке грозди сильно увеличивается количество клеток либриформа в клеточной части пучков. Увеличивается также и количество перидикловых волокон. Всё это связано с увеличивающейся нагрузкой на гребень возрастающего веса ягод.

Из проводящих элементов в гребне достигают большого развития элементы мягкого луба (ситовидные трубки и лубяная паренхима). Водопроводящая же система (сосуды в гребне) увеличивается меньше, чем в осях соцветия. Разрастание мягкого луба обеспечивает приток в ягоды больших количеств пластических веществ, главным образом сахара.

Количество пучков в гребне значительно; они образуют сплошное кольцо, прерываемое узкими сердцевинными лучами и более широкими веточными следами. К основанию оси первого порядка собирается наибольшее число сосудисто-волокнистых пучков.

Кора в гребне развита хорошо, а сердцевина слабее, чем в стебле.

Ягоды прикреплены к гребню плодоножками (бывшими цветоножками). По структуре плодоножка отличается от осей гребня меньше развитой сердцевинной и сильнее развитой корой (рис. 124). Для плодоножек почти всех сортов винограда особенно характерно развитие на них чече-

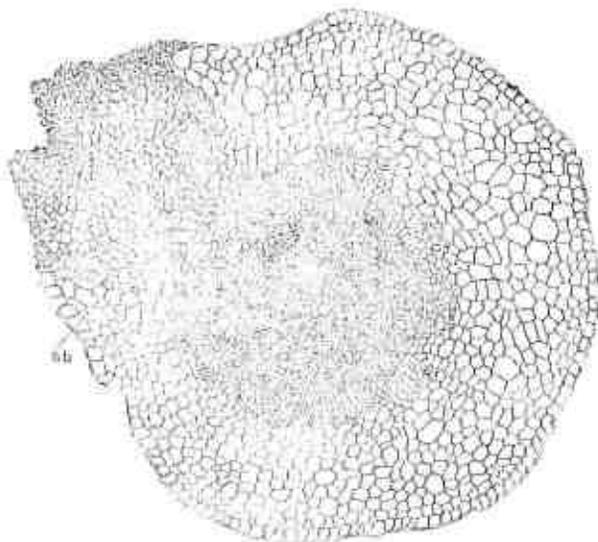


Рис. 124. Строение плодоножки; разрез через чечевичку.
ab — пробка