

УДК 58-057.4

**РОЛЬ ПРОФЕССОРА А. Н. ПОНОМАРЕВА В РАЗВИТИИ БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ТРОИЦКОМ ЛЕСОСТЕПНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ, 1906–2006 ГГ.)**

**Л.А. Антонова**

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

Статья посвящена памяти известного ботаника-антэколога Анатолия Николаевича Пономарева и его роли в организации ботанических исследований в Троицком лесостепном заказнике.

В декабре 2006 г. исполнилось 100 лет со дня рождения талантливого ботаника, заведующего кафедрой ботаники Пермского государственного университета, председателя Пермского отделения Всесоюзного ботанического общества, профессора Анатолия Николаевича Пономарева.

Ученый с чрезвычайно широким кругозором, он оставил большое научное наследие, включающее работы по флористике, исторической географии, биологии и экологии растений. Основным направлением научной деятельности Анатолия Николаевича была экология цветения и опыления растений – антэкология. Мировую известность ему принесли работы именно в этой области.

Помимо научных трудов и созданной им антэкологической школы Анатолий Николаевич оставил еще один глубокий след в жизни, который невозможно измерить привычными мерками, след в памяти своих учеников и соратников, которым посчастливилось долгие годы работать рядом с большим ученым и незаурядным человеком.

На страницах этих воспоминаний речь пойдет о научных исследованиях, выполненных профессором А.Н. Пономаревым в Троицком лесостепном заповеднике, с которым его жизнь и творческая судьба были самым тесным образом связаны. В настоящее время заповедник имеет статус учебно-опытного хозяйства Пермского государственного университета (Челябинская обл.).

Впервые Анатолий Николаевич приехал в Троицкий заповедник еще в студенческие годы, в 1928 г., по заданию своего научного руководителя Л.А. Зиновьевой, о которой Анатолий Николаевич всегда отзывался с большим уважением и теплотой. Он провел первое научное исследование в своей жизни – изучал корневую систему люцерны. В результате тща-

тельных раскопок удалось установить, что облик корневой системы люцерны не является наследственно обусловленным, а определяется типом почв (Пономарев, 1928). Эта работа требовала безграничного терпения. Много лет спустя Анатолий Николаевич с присущим ему юмором вспоминал о часах, проведенных в почвенной яме.

Вновь вернуться в Троицкий лесостепной заповедник Анатолий Николаевич смог лишь в 1947 г., будучи уже доцентом кафедры морфологии и систематики растений Пермского государственного университета. С этого времени его внимание сосредоточено на вопросах цветения и опыления растений. В статье «К биологии ковылей» (Пономарев, Зворыгина, 1949) детально описаны особенности цветения и семенного возобновления ковылей и онтогенез дерновин. В мельчайших подробностях разобран процесс ввинчивания зерновок в почву и дана обоснованная трактовка биологической роли этого механизма. Эта работа удивляет тщательностью выполненных исследований, оригинальностью суждений и отточенностью стиля – качествами, которые вообще присущи трудам Анатолия Николаевича. В последующие годы появляется целая серия работ, посвященных цветению и опылению посевной люцерны (Пономарев, 1950, 1953, 1954, 1956, 1959). Эти исследования легли в основу докторской диссертации, защищенной в 1957 г.

Изучение цветения и опыления посевной люцерны было предпринято в связи с нуждами сельского хозяйства. Несмотря на обширную, полную противоречий литературу, посвященную этой культуре, причины низкой семенной продуктивности люцерны были совершенно неясны. Многолетние исследования и незаурядная наблюдательность

позволили Анатолию Николаевичу разобраться в этом вопросе. Было установлено, что люцерна является перекрестноопыляемым энтомофильным растением, что автоматическое самооткрывание и самоопыление у нее в природной обстановке лесостепи практически отсутствует, что медоносные пчелы, как правило, не опыляют люцерну и что важнейшими опылителями ее являются дикие одиночные пчелы и отчасти шмели. Отсюда логически вытекал очень важный для практики вывод о том, что опыление и, следовательно, семенная продуктивность люцерны зависят от обилия и опылительной деятельности одиночных пчел. При отсутствии стаций для гнездования пчел (например, в том случае, когда семенники люцерны расположены среди распаханных полей) семеноводство люцерны постоянно оказывается неэффективным. Особый интерес представляло выяснение биоэкологических связей между одиночными и медоносными пчелами в посевах люцерны. Эти отношения, как показал Анатолий Николаевич, отнюдь нельзя свести к непосредственному антагонизму, борьбе за пыльцу и нектар. При небольшом количестве одиночных пчел опыление люцерны идет слабо, цветки без опыления цветут долго: цветение становится обильным, в длительно цветущих цветках происходит накопление нектара, привлекающего медоносных пчел. Последние появляются на люцерне в массовом количестве, но не опыляют ее, похищая нектар через щель между флагом и пластинкой весла. Таким образом, богатое цветение, высокая нектарность, обилие нектарособирающих медоносных пчел и большой медосбор с люцерны, которые в сельскохозяйственной литературе рассматривались в качестве предвестников хорошего урожая семян, в действительности оказались показателями неблагоприятия в ее опылении и симптомами будущей низкой семенной продуктивности.

Изучение цветения злаков, начатое с 1952 г., имело вначале второстепенное значение и выполнялось параллельно с изучением цветения и опыления люцерны. Однако в дальнейшем злаки по-настоящему глубоко заинтересовали Анатолия Николаевича, определив тематику его исследований на долгие годы (Пономарев, 1950, 1960; Пономарев, Турбачева, 1962; Пономарев, 1966; Пономарев, Русакова, 1968; Пономарев, Русакова, Банникова, 1973; Пономарев, Прокудин, 1975 и др.). В качестве приспособлений злаков к опылению ветром обычно рассматривались некоторые особенности морфологии цветка: отсутствие околоцветника, раскачивающиеся пыльники, сыпучесть и летучесть пыльцы, большая площадь рылец. Анатолием Николаевичем впервые было доказано, что не менее важным приспособлением злаков к анемофилии является суточная ритмика цветения, т.е.

приуроченность цветения каждого вида злаков к определенному времени суток. По характеру суточной ритмики цветения были выделены следующие группы злаков: утренние злаки, злаки с двухразовым цветением (утренним и вечерним) в течение суток, ночные злаки, злаки, цветущие круглосуточно, полуденные и послеполуденные (предвечерние) злаки. Суточная ритмика цветения злаков, писал Анатолий Николаевич (1966), характернейшая особенность семейства злаков, связанная с анемофилией. Совмещение цветения особей каждого вида злаков в пределах ограниченного периода суток, иногда очень краткого, очень повышает шансы опыления – попадания на рыльце пыльцы, переносимой воздушными течениями. При таком одновременном и кратком цветении в течение суток у каждого вида создается значительно более высокая насыщенность приземного слоя воздуха пыльцой, нежели она была бы в том случае, когда то же самое ее количество рассеивалось бы непрерывно и постепенно.

Чрезвычайно тонким и сложным приспособлением к опылению ветром оказалось открытое у послеполуденных злаков (виды родов *Agropyron*, *Hordeum*, *Bromus*, *Festuca*, *Agrostis*, *Helictotrichon*) взрывчатое и порционное цветение. Взрывчатое цветение проявляется в массовом, одновременном и стремительном раскрытии цветков в популяции данного вида. Взрыв цветения длится не более 3–5 мин. Порционное цветение представляет собой форму взрывчатого. В этом случае в течение дня бывает не 1, а 2–3 последовательных взрыва цветения.

Многолетние наблюдения за цветением и опылением злаков убедили Анатолия Николаевича в том, что суточная ритмика цветения имеет у злаков систематическое значение. Приуроченность цветения и опыления к тому или иному периоду суток столь определена и постоянна, что должна быть признана достаточно хорошим видовым признаком, не менее существенным и постоянным, чем какие-либо морфологические признаки. Она внутренне присуща каждому виду злаков как определенная норма реакции, регулируемая в своем проявлении условиями погоды (Пономарев, Русакова, 1968). Генетическая обусловленность суточной ритмики цветения злаков побудила Анатолия Николаевича сделать интереснейшее предположение о ее важной роли в процессе симпатрического видообразования у злаков. На примере некоторых полиморфных видов (*Festuca sulcata*, *Agrostis alba* и др.) было показано, что суточная ритмика цветения может выступать в качестве изолирующего механизма, обособляющего популяции вида с несовпадающими сроками цветения (Пономарев, Русакова, 1968). Эта мысль была, безусловно, новой, ранее считалось, что симпатрическое видообразо-

вание у цветковых растений возможно лишь путем обособления внутривидовых фенологических форм в сезонные виды. Позднее были найдены различия в суточной периодичности опыления в полиплоидных рядах близких аллопатрических таксонов (в ранге видов или подвидов) злаков (Пономарев, Русакова, Банникова, 1973).

Сходные приспособления, хотя и в менее выраженной форме, были найдены и у некоторых других анемофилов (Пономарев, Колясник, 1974; Пономарев, Лыкова, 1966). В особенности интересны в этом отношении осоковые и ситниковые (Пономарев, Подосенова, 1975). Приспособление к ветроопылению выражается у них в заблаговременном и длительном экспонировании рылец и рассеивании пыльцы в сжатые сроки.

В 1959 г., изучая опыление шалфея степного (*Salvia stepposa* Shost.), Анатолий Николаевич обнаружил у этого вида гинодиэцию (женскую двудомность). Как известно, это явление было впервые открыто и описано Ч. Дарвином. Но за сто лет, прошедших со дня выхода в свет труда выдающегося английского натуралиста, в изучение гинодиэции не было внесено практически ничего нового. С 1967 г. в Троицком лесостепном заповеднике Анатолием Николаевичем совместно с Е.И. Демьяновой были начаты чрезвычайно интересные исследования, способные пролить свет на проблему гинодиэции. Изучались: распространенность этого явления в природе, соотношение в популяциях женских и обоеполюх цветков, нектарность и ряд других вопросов. Объектами изучения были виды дикорастущей флоры заповедника, а также растения, полученные из ботанических садов. Для этой цели был заложен коллекционный участок.

Начатые под руководством Анатолия Николаевича исследования были затем продолжены Евгенией Ивановной Демьяновой. Помимо гинодиэционных ею изучались также двудомные, функционально двудомные и андромоноэцичные (на примере зонтичных) виды. Полученные результаты позволили сделать вывод о более глубокой половой дифференциации покрытосеменных, чем это считалось ранее. Среди половых типов и форм наиболее широко представлена гинодиэция (исключая гермафродитизм). По мнению Е.И. Демьяновой, она является вполне устойчивой половой формой с хорошо сбалансированной системой скрещивания и, как правило, не обнаруживает тенденции к двудомности. В 1990 г. по теме исследования Е.И. Демьяновой защищена докторская диссертация.

Анатолий Николаевич многое сделал для познания флоры Троицкого лесостепного заповедника. Инвентаризационным работам он всегда придавал большое значение. Флора Троицкого заповедника уже конкретной флоры, поэтому гербар-

ный материал собирался и в других пунктах Троицкого района, например, по материковым склонам к долине р. Уй. Более чем тридцатилетний труд А.Н. Пономарева был завершён Е.И. Демьяновой.

В Анатолии Николаевиче часто поражала способность свободно ориентироваться во многих областях ботанической науки. Геоботаника и биогеоценология не входили в сферу его научных интересов, и тем не менее, именно Анатолий Николаевич выступил инициатором организации в Троицком лесостепном заповеднике комплексных биогеоценологических исследований. Он прекрасно понимал, что очень многие важные проблемы, прежде всего вопрос о происхождении зауральской березовой лесостепи, могут быть решены только путем комплексных исследований.

В 1972 г. Анатолием Николаевичем совместно с почвоведом профессором А.И. Обориным на территории Троицкого заповедника были выделены участки для длительных комплексных исследований – биогеоценологические стационары, составлены почвенные и геоботанические карты стационаров, описаны типичные почвенные разности и растительные ассоциации. Талантливый организатор Анатолий Николаевич привлек для работы на биогеоценологических стационарах ученых разных специальностей. Эти работы продолжались и после его ухода. Отдавая дань их инициатору и руководителю, нельзя не коснуться хотя бы очень кратко некоторых полученных результатов. Основной из них – установленная необычайно высокая лабильность степных биогеоценозов связана с особенностями климата лесостепного Зауралья. Она проявляется, например, в изменчивости в разные годы сезонного ритма развития отдельных видов и степных сообществ в целом (Антонова, 1983). В очень широких пределах колеблется величина запаса фитомассы и структура степных травостоев, т.е. соотношение в них ковылей и разнотравья (Антонова, Кайгородова, Лоскутова, 1994). В десятки раз в разные годы различается урожай зерновок эдификаторов степных сообществ ковылей (Антонова, Сорокина, 1989). Менее изменчивой оказалась их семенная продуктивность.

Анатолий Николаевич всегда живо интересовался вопросом о взаимоотношении леса и степи в Троицком заповеднике. По его просьбе и под его руководством лесничим заповедника Г.В. Ляшенко был выполнен сравнительный анализ материалов лесоустройства разных лет. Выяснилось, что за 50 лет со дня установления заповедного режима (1927–1977 гг.) площадь, занятая лесом, увеличилась на 60%. На фоне быстрого продвижения леса на степь выявилась зависимость скорости расширения границ лесной растительности от рельефа территории (Ляшенко, 1984). Аналогичные результа-

ты были получены позднее в результате непосредственных наблюдений на стационарах. Они свидетельствуют о том, что экспансия леса по-разному осуществляется в отдельных точках заповедника (Антонова, Акулов, 2000).

К 55-летию Троицкого лесостепного заповедника Анатолием Николаевичем был составлен сборник научно-исследовательских работ, выполненных на его базе. В него вошли труды по ботанике, зоологии, физиологии растений, почвенной микробиологии, почвоведению. К сожалению, этот сборник при жизни Анатолия Николаевича так и не увидел свет. Он был опубликован (в сильно сокращенном виде) только в 1984 г. в Уральском научном центре АН (г. Свердловск).

С 90-х гг. прошлого столетия в силу ряда причин биогеоценологические исследования в Троицком заповеднике прекратились. Хотелось бы, однако, напомнить слова Анатолия Николаевича, которые он часто повторял своим ученикам: «Вы должны рассматривать свою работу как отправную точку, как создание базы для будущих ученых, которые придут вслед за вами». Думается, это предвидение сбудется и биогеоценозы Троицкой лесостепи еще найдут своих исследователей.

Деятельность Анатолия Николаевича в Троицком лесостепном заповеднике, несомненно, вписала одну из самых ярких страниц в его историю и во многом способствовала становлению заповедника как научного учреждения.

Для Анатолия Николаевича Троицкий лесостепной заповедник был не только базой научных исследований. Каждую весну, едва заканчивались учебные занятия на факультете, он стремился в этот дорогой для него уголок уральской природы.

### **Библиографический список**

- Антонова, Л.А. Ритм сезонного развития растений разнотравно-ковыльных степей Троицкого заповедника // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 7. С. 916–925.
- Антонова, Л.А. О динамике семенного размножения ковыля перистого (*Stipa pennata* L.) в лесостепном Зауралье / Л.А. Антонова, Г.А. Сорокина // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1989. № 8. С. 57–61.
- Антонова, Л.А. Динамика запасов фитомассы в разнотравно-красноковыльной степи Троицкого заказника / Л.А. Антонова, М.С. Кайгородова, Н.М. Лоскутова // Экология. 1994. № 5. С. 13–18.
- Антонова, Л.А. Влияние заповедного режима на взаимоотношения леса и степи в Троицком лесостепном заказнике / Л.А. Антонова, А.А. Акулов // Флористические и геоботанические исследования в Европейской России: материалы Всерос. науч. конф. Саратов, 2002. С. 68–70.
- Ляшенко, Г.В. Динамика лесной растительности Троицкого лесостепного заповедника за 50 лет (1927–1977 гг.) // Исследование биогеоценозов лесостепи Зауралья. 1984. С. 27–30.

Мы не приводим здесь работы А.Н. Пономарева, поскольку полная библиография его дана в статье Р.Е. Девиной «Очерк жизни и деятельности А.Н. Пономарева и список его трудов», опубликованной в Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. № 2. С. 111–116.

Поступила в редакцию 25.05.2008

### **The contribution of professor A. N. Ponomarev to development of botanical researches to Troitsk forest-steppe reserve**

L.A. Antonova

The article is dedicate to memory of noted scientist botanist-anthecologist A. N. Ponomarev and his role at organization of botanical investigations at Troitsk forest-steppe reserve.