

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН
ДАГЕСТАНСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ГОРНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ДНЦРАН
ДАГЕСТАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

БОТАНИКА В СОВРЕМЕННОМ МИРЕ

**ТРУДЫ XIV СЪЕЗДА
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
И КОНФЕРЕНЦИИ «БОТАНИКА
В СОВРЕМЕННОМ МИРЕ»**

Том III



-
- Споровые растения • Микология • Структурная ботаника •
 - Физиология и биохимия растений •
 - Эмбриология растений •
-



Махачкала 2018

УДК 58
ББК 28.5
Б-86

Съезд и конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 18-04-20028 и № 18-04-20023) и ФАНО России

Ответственный редактор:
проф. А. Л. Буданцев

Редакционная коллегия:

проф. Л. В. Аверьянов, д.б.н. М. П. Андреев, д.б.н. Е. М. Арнаутова, проф. З. М. Асадулаев, проф. О. Г. Баранова, к.б.н. О. В. Войцеховская, к.б.н. Е. А. Глазкова, д.б.н. Л. Б. Головнева, проф. В. И. Дорофеев, к.б.н. А. А. Егоров, к.б.н. П. Г. Ефимов, к.б.н. И. В. Змитрович, к.б.н. Г. Ю. Конечная, к.б.н. А. Ф. Лукницкая, к.б.н. Р. А. Муртазалиев, д.б.н. В. Ю. Нешатаева, проф. А. А. Паутов, д.б.н. А. Д. Потемкин, д.б.н. И. Н. Сафронова, к.б.н. Т. Н. Смекалова, к.б.н. И. В. Соколова, д.б.н. Н. И. Ставрова, к.б.н. Г. Е. Титова, к.б.н. Е. В. Тютерева, К. Е. Чеботарева, проф. И. И. Шамров, к.б.н. О. В. Яковлева, проф. В. Т. Ярмишко, М. А. Ярославцева

Б-86 **Ботаника в современном мире.** Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18-23 июня 2018 г.). Т. 3: Спорывые растения. Микология. Структурная ботаника. Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений. – Махачкала: АЛЕФ, 2018. – 414 с.

ISBN 978-5-00128-023-1

В третьем томе трудов XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» представлены результаты исследований по спорывым растениям, микологии, структурной ботанике, физиологии, биохимии и эмбриологии растений. Представленные работы отражают современное состояние науки по этим направлениям в России.

ISBN 978-5-00128-023-1

© Русское ботаническое общество, 2018
© Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 2018
© Дагестанский научный центр РАН, 2018
© Горный ботанический сад ДНЦ РАН, 2018
© Дагестанский государственный университет, 2018
© Издательство «АЛЕФ», 2018

Споровые растения



РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДА *DIDYMOSPHENIA GEMINATA* В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ)

Аджиева Д. Х. *, Слонов Т. Л., Слонов Л. Х.

г. Нальчик, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова

*E-mail: janet1010@yandex.ru

Значительная роль диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в глобальных биогеохимических процессах, их повсеместное распространение на планете делают исследования этой группы организмов востребованными, а для Кабардино-Балкарской Республики (КБР) (Центральный Кавказ) особенно актуальными в связи с их крайне малой изученностью. Исследуя диатомовые флоры различных экосистем на территории республики, мы надеемся на дальнейшее, более глубокое изучение предмета с применением электронной микроскопии, молекулярно-генетического анализа. Однако, уже на данном этапе исследования проявляются некоторые закономерности, касающиеся частоты встречаемости, особенностей распределения и распространения видов.

Цель настоящей работы – проанализировать результаты исследования частоты встречаемости *Didymosphenia geminata* (Lingbye) M. Schmidt в водных местах обитания на территории КБР.

Didymosphenia geminata является голарктическим, бореальным видом, а также известны находки в Аргентине, Австралии, Новой Зеландии.

Общая площадь речных бассейнов КБР 18740 км², направленность рек – с юго-запада на северо-восток (исключая р. Терек), характерные особенности – интенсивная скорость течения и небольшая глубина. Исследованные водотоки относятся к рекам смешанного типа – р. Баксан (Азау), р. Малка, р. Каменка, р. Нальчик (Хара), р. Урвань, р. Шалушка.

Исследованные озера: Комсомольское (искусственный водоем) в 30 км от г. Тырныауза, Нижнее Голубое (Церик Кель) в 30 км к югу от г. Нальчика, одно из самых глубоких карстовых озер мира (275 м) с постоянной температурой 9,3° С и сероводородными источниками на больших глубинах.

Материал отбирался с 2014 по 2017 гг. из рек в виде соскобов с плит, укрепляющих берега, обрастаний на камнях, выстилающих русла рек, ила со дна водотоков. Сбор проб из Нижнего Голубого оз. (Церик Кель) проводился на глубине от 10 до 30 м.

Створки диатомовых водорослей освобождали от органических веществ кипячением в течение 10 часов в 30-40% р-ре перекиси водорода и заключали в канадский бальзам. Для изучения постоянных препаратов использовали световой микроскоп Zeiss Axio Scope A1 и бинокулярный микроскоп МИКМЕД-5.

Проанализированы данные, полученные в ходе первых исследований 2014-2015 гг. Приведены микрофотографии 15 видов диатомей (Аджиева и др., 2017). *Didymosphenia geminata* найдена в верхнем течении р. Баксан (Азау), в районе города Тырныауз, в том же водотоке в районе г. Баксан (40 км ниже по течению) не встречен. Общий список диатомовых водорослей составляет более 50 видов.

Анализ результатов исследования, приведенный в работе В. Л. Разумовского (Разумовский, 2014) на территории Краснодарского края, Карачаево-Черкесской и Кабардино-Балкарской Республик представлен сводным списком более 400 видов диатомовых водорослей из современных озерных осадков и донных отложений. Следует отметить, что вид *Didymosphenia geminata* не был встречен В. Л. Разумовским ни в одной из проб донных отложений и поверхностных осадков изученных озер.

Таким образом, из всех изученных мест обитания, единственным, где был найден вид *Didymosphenia geminata*, остается верховье р. Баксан (Азау), 1300 м над у. м.

Авторы признательны М. С. Куликовскому (Институт биологии внутренних вод РАН) за ценные замечания и консультации.

Список литературы

Аджиева Д. Х., Слонов Т. Л., Слонов Л. Х., Моллаев Р. Б. 2017. Первые находки диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в реках Кабардино-Балкарии (Центральный Кавказ) // Бот. журнал. Т. 102, №3. С. 390-393.

Разумовский В. Л. 2014. Выявление долговременных геоэкологических изменений малых горных озер методами диатомового анализа (Западный и Центральный Кавказ). Дис. ... канд. геогр. наук. М. 164 с.

Distribution of *Didymosphenia geminata* in water bodies and streams of Kabardino-Balkarian republic (Central Caucasus)

Adzhiyeva J. H. *Slonov T. L., Slonov L. H.
Nalchik, Kabardino-Balkarian State University
*E-mail: janet1010@yandex.ru

Presents the results of the frequency of occurrence of the species *Didymosphenia geminata* in some aquatic ecosystems within the Kabardino-Balkarian Republic (Central Caucasus). The question dedicated to belonging of this species to particular habitat in the region listed above is being discussed.

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИНТЕРЕСНЫХ ВИДАХ МХОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЦУДАХАРСКОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БАЗЫ

Алексеева А. С.^{1,2*}, Федосов В. Э.³

¹Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

³Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

*E-mail: asya_abakarova@list.ru

Флора Восточного Кавказа в целом и Дагестана в частности характеризуется высоким видовым разнообразием. В результате длительной изоляции Горного Дагестана наряду с особенностями горообразования и засушливого климата протекали процессы, в которые были вовлечены элементы различных флористических областей. Несмотря на более чем трехсотлетнюю историю изучения флоры Дагестана, можно с уверенностью утверждать, что республика принадлежит к одному из наименее изученных районов Кавказа (Муртазалиев, 2010). В 2009 году активные бриологические исследования в Дагестане возобновились после продолжительного перерыва, но, тем не менее, республика и вообще восточная часть Кавказа к настоящему времени остаются малоизученными в отношении мхов.

Внутреннегорный Дагестан (от 700 до 2500 м) представляет собой сильно расчлененную сложную складчатую систему, образованную рядами хребтов, с отдельными вершинами до 2500 м и выше. Хребты разделяются глубокими низинами и речными долинами, врезанными до глубины 500–700 м. Район пересекается глубокими долинами четырех рек (Андийское Койсу, Аварское Койсу, Кара-Койсу и Казикумухское Койсу) и делится на 2 подрайона: северный или известняковый, сложенный верхнеюрскими и меловыми отложениями, и южный или сланцевый, сложенный юрскими сланцами (Чиликина, Шифферс, 1962). Засушливый климат является следствием изолированности Внутреннегорного Дагестана орографическими барьерами, но локальные мезоклиматические обстановки в его пределах сильно варьируют.

Цудахарская экспериментальная база ГорБС ДНЦ РАН находится во Внутреннегорной известняковой части Дагестана, в Левашинском районе республики, в 2 км от с. Цудахар на правом берегу реки Сана, которая в свою очередь является правым притоком реки Казикумухское Койсу. Территория представляет собой типичный участок горно-долинной зоны отрогов хребта Чакулабек, с перепадом высот 900–1300 м над уровнем моря. Отличается засушливостью и высокими суточными перепадами температур, характерными для аридных котловин. Среднегодовое количество осадков – около 350 мм/год. Крутых горных вершин нет, склоны зачастую в прошлом представляли собой системы напашных террас для культивирования преимущественно зерновых культур. Растительность представлена сообществами нагорных ксерофитов, характеризующаяся разреженностью, со слабым задернением почвы и наличием каменистых осыпей. В ксерофитных котловинах Внутреннегорного Дагестана сухие горные степи и осыпные склоны образуют ландшафт, неоднократно описанный различными авторами. Собственно база с экспериментальными участками находится в котловине, со всех сторон ее окружают сухие каменистые и осыпные горные склоны, на которых произрастают *Rosa canina* L., *Rosa spinosissima* L., *Crataegus pseudoheterophylla* Pojark., *Berberis vulgaris* L., *Spiraea hypericifolia* L., *Artemisia salsoloides* Willd., *A. marshalliana* Spreng., *Thymus daghestanicus* Klok. et Shost., *Onobrychis cornuta* L., *Medicago daghestanica* Rupr., *Anthemis fruticulosa* Bieb., *Astragalus haesitabundus* Lipsky., *A. alexandri* Char., *A. onobrychioides* Bieb., *A. bungeanus* Boiss. и др. Из злаков чаще других встречаются *Botriochloa ischaetum* L. и *Stipa daghestanica* Grossh., образующие различные ассоциации с участием *Salvia canescens* C. A. Mey. и ряда других ксерофитов.

Помимо характерных аридных ландшафтов, в окрестностях с. Цудахар на высоте 1150–1300 м расположен памятник природы «Грабовая роща». Лесной массив расположен на склоне отрога хребта Чакулабек северной экспозиции с горно-лесной черноземовидной почвой, крутизной 30–40°. В этом месте смыкаются отроги хребтов Лес, Чакулабек и Нукатль. Большая часть территории находится на высоте 1000 – 1300 м над ур. моря, крутых горных вершин нет. Склоны, смотрящие на север и северо-восток, заняты древесно-кустарниковой растительностью, а южные и юго-западные являются безлесными. Общая площадь лесного массива, приуроченного к несвойственным для граба котловинам, составляет около 15 га.

На данный момент в окрестностях Цудахарской базы выявлено 111 видов мхов, (Абакарова et al., 2015). Некоторые из них рассмотрены ниже.

Aloina rigida (Hedw.) Limpr. – аридный вид, считавшийся редким до многочисленных находок в европейской части России. Для Дагестана известен из ущелья Исти-Су-Кака (далее – Талгинское ущелье) и парка «Верхний Гуниб» (далее – Гуниб), также отмечен в Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкессии, Ставропольском крае и Северной Осетии (частые находки). Местонахождения на Кавказе приурочены к аридным котловинам. Занесен в Красные книги Сибири и Московской области.

Entosthodon muhlenbergii (Turner) Wife – аридный эфемерный мох; в Дагестане обнаружен в Чир-Юрте, Гунибе и Талгинском ущелье, на Кавказе – в Ставропольском крае (Пятигорск), Крыму, Адыгее, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкессии и Осетии (Моздок). Не исключено произрастание в Чечне и Ингушетии, однако эти республики пока не изучены. По данным Федосова (2010) в России встречается только на Кавказе. Еще в 2009 году считался редким видом, но впоследствии находки участились. По-видимому, причиной послужило то, что данный вид является эфемером, а часть сборов производилась после окончания вегетационного периода. Широко распространен в засушливых регионах, встречается в Закавказье (Грузия, Азербайджан), Средиземноморье (в т.ч. и Северной Африке), в западной, Центральной и Восточной Европе, Скандинавии, Великобритании, Персидской и Средней Азии, Австралии, Новой Зеландии и Северной Америке (Мексика).

Indusiella thianschanica Broth. et Müll. Hal. – редкий преимущественно центральноазиатский аридный вид. Все местонахождения в Дагестане приурочены к горной части республики – встречается в Гунибе, Чародинском и Тляратинском районах. Помимо Дагестана встречается в Ставропольском крае (Кавказские Минеральные Воды), Кабардино-Балкарии, Якутии (редко), Южной Сибири, на Таймыре и Алтае, аридных районах Монголии (Гоби). Занесен в Красную книгу РФ, один из немногих мхов, занесенных в Красную книгу Дагестана (1998).

Jaffuelobryum latifolium (Lindb. et Arnell.) Thér. – аридный центральноазиатский вид; Цудахар – второе его местонахождение для Дагестана после окрестностей Гуниба, Федосовым также собирался в Тляратинском районе. На территории России известен также из Западной и Южной Сибири, с Анабарского плато и из Якутии. В Кабардино-Балкарии *Jaffuelobryum latifolium* предложено внести в список охраняемых видов. В 2012 г. Ц. Цэгмед отметила произрастание в восточной части пустыни Гоби в Монголии.

Lindbergia grandiretis (Lindb. ex Broth.) Ignatov et Ignatova – в 2010 и 2011 была найдена в Гунибе. До 2010 г. для территории России и Закавказья указывалась как *Lindbergia brachyptera* (Mitt.) Kindb. и под этим же названием была занесена в Красную книгу Дагестана, но ревизия рода *Lindbergia* показала, что на территории Евразии этот вид не встречается, в то время как *Lindbergia grandiretis* выявлена в Краснодарском и Ставропольском крае (Кисловодск), Северной Осетии, Карачаево-Черкессии, Кабардино-Балкарии, Сибири (Бурятия) и Забайкалье. Везде, кроме Дагестана, отмечены единичные находки, а все местонахождения на Северном Кавказе приурочены к аридным котловинам. Вероятно произрастание в Ингушетии и Чечне. Других местонахождений в восточной Европе пока нет. Для Закавказья вид отмечен в Грузии и Армении.

Microbryum curvicollum (Hedw.) R. H. Zander – в Дагестане впервые найден в 2010 г. в Талгинском ущелье (Абакарова и др., 2013), при повторных поисках в 2013 г. не обнаружен. Встречается единично в Астраханской и Ростовской области, где считался исчезнувшим. Произрастает в Калмыкии, Калининградской области, Украине, Турции, Израиле, большинстве стран Европы и Северной Африке.

Molendoa schliephackei (Limpr. ex Schlieph.) R. H. Zander – редкий аридный вид; достаточно часто встречается в окрестностях Гуниба, на Кавказе распространен от Карачаево-Черкессии до Ингушетии, зачастую приурочен к влажным выходам известняков. В Кабардино-Балкарии найден Н. Н. Портниером в 2006 г. Для Восточной Европы известен только с Кавказа.

Orthotrichum dagestanicum Fedosov et Ignatova – второе местонахождение на территории республики. Впервые собран Федосовым в ходе экспедиции по Ахтынскому району в долине реки Са-

мур в 2010 г. и описан совместно с Е. А. Игнатовой как новый для науки вид. А в 2015 году этот вид был найден чешским бриологом Витецлавом Плажеком в горах Тянь-Шаня, где оказался широко распространен. Недавно вид также был обнаружен в Средней Азии.

Pseudosymblypharis bombayensis (Müll. Hal.) P. Sollman – ранее обнаружен в Гунибе (Игнатова, 2012) тропический вид, в Европе и России известен только по двум местонахождениям из Дагестана. Отмечен в Лагодехском ущелье Грузии (Абрамов, Абрамова, 1952). Широко распространен в тропических и субтропических районах Азии, Китая, Японии, Индии, в Таиланде, на островах Папуа-Новая Гвинея и Филиппинах, на Аравийском полуострове.

Tortula atrovirens (Sm.) Lindb. – помимо окрестностей Цудахара в Дагестане приводится для Гуниба и Талгинского ущелья. В 2006 был найден в Актопракской аридной котловине и Безенгийском ущелье в Кабардино-Балкарии (при участии М. С. Игнатова, Е. А. Игнатовой, З. Х. Харзинова и Н. Н. Портениера). Также произрастает в Закавказье, Турции, Восточной и Средней Азии.

В целом бриофлора исследованной территории не отличается высоким видовым разнообразием, но в ее составе присутствует множество редких ксерофильных видов с дизъюнктивными ареалами, характерных для среднеазиатской флоры, указывая на преимущественно восточные связи, реализовавшиеся при ее формировании, что в целом характерно для Дагестана.

Список литературы

Абакарова А. С., Федосов В. Э., Игнатов М. С. 2013. К бриофлоре памятника природы «Талгинское ущелье» (предгорный Дагестан) // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти, 16–22 сентября 2013 г.) / Тольятти: Кассандра / С. 226–227.

Муртазалиев Р. А. 2010. Таксономический анализ флоры Дагестана // Биологическое разнообразие и управление биологическими ресурсами экорегиона Восточного Кавказа: Сб. материалов совместной науч. сессии ПИБР и ГорБС ДНЦ РАН (Махачкала, 7–9 апреля 2010 г.). Махачкала. С. 18–20.

Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. 1962. Карта растительности Дагестанской АССР. М.–Л. 95 с.)

Abakarova A. S., Fedosov V. E., Doroshina G. Ya. 2015. Mosses of Tsudakhar (Dagestan, Caucasus // *Arctoa*. Vol. 24(2). P. 536–540. doi: 10.15298/arctoa.24.45

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 15. P. 1–130.

Some rare and interesting mosses (Bryophyta) of Tsudakhar experimental station.

A.S. Alekseeva*^{1,2}, V.E. Fedosov³

¹Makhachkala, Mountain Botanical Garden DSC RAS;

²St.Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

³Moscow, Lomonosow Moscow State University;

*E-mail: asya_abakarova@list.ru

The moss flora of Tsudakhar Experimental Station of Mountain Botanical Garden and surroundings is studied. Though the overall diversity of mosses is rather low (111 moss species) due to the xeric climate, many rare xeric species, e.g. *Indusiella thianschanica*, *Jaffueliobryum latifolium*, *Pseudosymblypharis bombayensis*, *Orthotrichum dagestanicum* and *Lindbergia grandiretis* occur there, indicating the floristic connections with Central Asia. In Europe these species occur only in Caucasus.

ЛИШАЙНИКИ АНТАРКТИКИ: ВИДОВОЙ СОСТАВ, ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СИНУЗИЙ НА ОРНИТОГЕННЫХ ПОЧВАХ

Андреев М. П.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: andreevmp@yandex.ru

В экстремально суровых условиях Антарктики, кроме двух сосудистых растений (*Deschampsia antarctica* и *Colobantus quitensis*), лишь лишайники и, в несколько меньшей степени, мохообразные способны выживать и даже формировать сомкнутые растительные группировки на свободной ото льда суше. Число таких видов невелико и выявленная в настоящее время антарктическая лишенофлора не превышает 500 видов (Øvstedal, Lewis Smith, 2011), включая виды, встречающиеся на субантарктических островах Южного океана.

Наиболее богатая и разнообразная лишайниковая флора и сомкнутые сообщества тундрового типа развиваются в регионе морской Антарктики, с его более мягким и влажным климатом, где отмечено большинство лишайников антарктической флоры. В этих областях наиболее заметную роль в лишайнофлоре играют представители сем. *Physciaceae*, *Teloschistaceae*, *Cladoniaceae*, *Lecanoraceae* и *Ramalinaceae*, а наиболее распространенными родами являются *Amandinea*, *Buellia*, *Lecanora*, *Cladonia*, *Caloplaca*, *Lecidella*, *Lecania*, *Rhizocarpon*, *Acarospora*, *Carbonea*, *Rhizoplaca* и *Ochrolechia*. В сложении растительного покрова, особенно на высоких приморских террасах здесь определяющую роль играют кустистые лишайники, в основном два вида рода *Usnea* и *Himantormia lugubris*, часто в сочетании с *Sphaerophorus globosus* и видами рода *Cladonia*. На обогащенных азотом приморских скалах доминируют *Ramalina terebrata* и виды рода *Caloplaca*.

Для оазисов и полярных пустынь континентальных областей, главными особенностями которых является короткий вегетационный период с сильными ветрами и низкими температурами и недостаток влаги, в общей сложности известно не более 150 видов лишайников, которые способны формировать лишь крайне разреженные, часто одновидовые группировки, как правило, в наиболее укрытых и обеспеченных влагой местах. Видовой состав локальных лишайнофлор на всем пространстве континента достаточно однообразен. Как правило, он ограничен 20–40 видами из семейств *Acarosporaceae*, *Lecanoraceae*, *Lecideaceae*, *Physciaceae*, *Rhizocarpaceae*, *Stereocaulaceae* и *Theloschistaceae*, которые в том или ином сочетании встречаются во всех секторах.

Интересной особенностью Антарктики является заметное повышение видового разнообразия лишайников и развитие более сомкнутых лишайниковых группировок вблизи птичьих гнезд и мест кормления птиц, где, вследствие обогащения фосфором и азотом, происходит формирование орнитогенных почв. В тоже время, вблизи колоний пингвинов, где обогащение избыточно, видовое богатство резко снижается, а растительный покров однообразен и формируется небольшой специфической группой лишайников и водорослью *Prasiola crispa*.

Первые коллекции антарктических лишайников, поступившие для изучения к советским ученым, были собраны, начиная с 1956 г., во время первых советских антарктических экспедиций. Сборы были сделаны на скальных выходах в окрестностях антарктической станции Мирный (Земля Королевы Мери) и на близлежащих островах Хасуэлл, Буромского и Строителей, а наиболее важные и интересные коллекции из этого сектора Антарктики были собраны в оазисе Бангера. В начале 60-х годов впервые были собраны лишайники в оазисе Ширмахера (Земля Королевы Мод) и на Земле Эндерби (станция Молодежная). В морской Антарктике первые сборы были сделаны в 70-х годах прошлого века, когда на о-ве Кинг-Джордж (Южные Шетландские острова) была основана советская антарктическая станция Беллинсгаузен.

Образцы передавались в Отдел споровых растений Ботанического института (БИН РАН), где их изучением занимались выдающиеся советские ученые проф. В. П. Савич и Н. С. Голубкова. Их публикации были посвящены систематике отдельных групп лишайников (сем. *Umbilicariaceae*, *Acarosporaceae*, *Usneaceae*) и описаниям новых таксонов (*Acarospora petalina*, *Caloplaca nigrescens*, *Gyrophora koroikeviczii*, *Physcia caesioides*), либо это были флористические сводки для окрестностей советских станций (Молодежная, Новолазаревская).

В семидесятые годы в Антарктике достаточно активно работали зарубежные исследователи. Ими были изучены некоторые континентальные оазисы и сделан ряд таксономических обработок. В 2001 году вышла первая серьезная фундаментальная сводка по антарктическим лишайникам (Øvstedal, Lewis Smith, 2001).

В 1985–1986 гг. сбор материала непосредственно в Антарктике впервые был проведен советским специалистом лишайнологом. Выявленная автором флора полуострова Файлдс на о-ве Кинг-Джордж, в окрестностях станции Беллинсгаузен, насчитывала 119 видов лишайников и стала тогда самой крупной из изученных антарктических локальных флор (Андреев, 1988). В 1989 г. впервые была детально изучена флора лишайников крупнейшего в континентальной Антарктиде оазиса Бангера. Тогда был выявлен 41 вид лишайников, и в тот период это была самая богатая флора континента (Андреев, 1990). После этого, вплоть до начала 2000-х годов исследования антарктической флоры советскими и российскими учеными не проводились. Они возобновились лишь в 2004 г. и с тех пор почти без перерывов продолжаются до настоящего времени.

Наиболее интересные и важные исследования в этот период проводились в регионе залива Прюдс, у шельфового ледника Эймери. В 2004–2005 гг. в горах Принс Чарльз (Земля Мак Робертсона), на удалении ок. 200 км вглубь континента, были обследованы окрестности озера Рэдок.

Было найдено 27 видов лишайников. В дальнейшем работы в этом секторе были продолжены изучением флоры и растительности отдаленного и труднодоступного горного массива Клеменс, расположенного в южной области гор Принс Чарльз, на широте $72^{\circ}12'$, у северо-восточного окончания ледника Ламберта в, то есть приблизительно в 400 км от океана. Изученная флора оказалась неожиданно богатой, всего было выявлено 38 видов лишайников. Летом 2015 г. были исследованы горные массивы Раймилл, Блумфилд и Стинир, расположенные в самой южной части гор Принс Чарльз, еще на 140 км южнее массива Клеменс, между $72^{\circ}56'$ и $73^{\circ}09'$ ю. ш., к северу от ледника Фишера вблизи его соединения с ледником Ламберта, то есть, приблизительно, в 500–600 км от океана. Все три массива представляли собой изолированные нунатаки, возвышающиеся над поверхностью ледника на высоту от 400 до 1500 м, с абсолютными отметками вершин от 1104 до 1721 м над уровнем моря. Растительный покров массивов оказался крайне беден. Было выявлено всего 17 видов лишайников из 12 родов и 7 семейств. Обширные площади были совершенно лишены растительности, а общее проективное покрытие территории растительными группировками не превышало долей процента. Небольшие сомкнутые мохово-лишайниковые группировки были обнаружены лишь в наиболее низкой части массива Стинир, в укрытом от губительных южных ветров понижении.

Вблизи от залива Прюдс, на Земле Принцессы Елизаветы в течение ряда сезонов были обследованы окрестности станции Прогресс, расположенной на холмах Ларсеманн, и полевой базы Дружная-4 (утес Лендинг). В окрестностях станции Прогресс было выявлено 35 видов лишайников из 18 родов и 8 семейств. Флора лишайников окрестностей базы Дружная-4 составила 25 видов. Работы, проводившиеся на островах Рёуэр вблизи оазиса Вестфолль, подтвердили крайнюю бедность флоры засоленных и подвергающихся регулярному воздействию ураганных ветров островов этого архипелага.

В 2008 г., во время циркумантарктического рейса НЭС «Академик Федоров» автором впервые были собраны коллекции лишайников у российских станций Ленинградская (Земля Отса) и Русская (мыс Беркс, Земля Мери Берд), а также на острове Линдси и в горах Хадсон (Земля Элсуорта). Все обследованные точки расположены в наименее изученном в лихенологическом плане тихоокеанском секторе Антарктики. На указанных территориях было выявлено 35 видов лишайников из 21 рода и 11 семейств. В континентальной Антарктике в 2010–2011 гг. проводились также исследования в окрестностях станции Молодежная. В результате было выявлено 39 видов лишайников из 21 рода и 11 семейств.

В настоящее время, благодаря многолетним работам исследователей разных стран, в том числе и автора, наиболее полно изучена лихенофлора оазиса Ширмахера (окр. станции Новолазаревская). В недавно опубликованной книге (Olech, Singh, 2010) для оазиса приводится 57 видов, но по нашим данным флора насчитывает 75 видов лишайников из 26 родов и 11 семейств. На материалах, собранных в оазисе Ширмахера описаны новые для науки виды: *Lecidea polyrycnidophora* и *Lecidella greenii*.

В морской Антарктике в последнее десятилетие, в течение нескольких сезонов изучалась лихенофлора Южных Шетландских островов и некоторые районы Антарктического полуострова. Были собраны большие коллекции лишайников и выявлена достаточно богатая и разнообразная флора. В частности, для окрестностей залива Максвелл (остров Кинг Джордж и остров Нельсон) в настоящее время известно более 225 видов лишайников, а для всего острова Кинг Джордж – около 300 видов (Olech, 2004).

Работы, проведенные автором в 2006 г. в районе Антарктического п-ова (Земля Грэйама и арх. Палмера) и материал, собранный в окр. станции Альмиранте Браун (Аргентина) в бухте Пэрэдайт Харбор, станции Порт Локрой (Великобритания) на о-ве Виенке, станции Академик Вернадский (Украина) на о-ве Галиндез в архипелаге Аргентинские острова и на о-ве Плено в архипелаге Вильгельма, позволили выявить 69 видов лишайников. В целом же число видов лишайников во флоре Антарктического п-ова достигло 264. Позднее на мысе Ханна Пойнт (о. Ливингстон, Южные Шетландские о-ва) было собрано 40 видов, а на п-ове Баргон (о. Кинг Джордж) – 60 видов лишайников.

В 2016 г. впервые проводилось детальное изучение флоры и растительности берегового оазиса у мыса Стинкер Пойнт, расположенного в юго-западной части острова Элефант (Южные Шетландские о-ва), расположенного примерно в 260 км от станции Беллинсгаузен и от северной оконечности Антарктического полуострова. Выявлено 84 вида лишайников из 39 родов и 22 семейств.

В последние годы, помимо флористического, развиваются и другие направления ботанических исследований в Антарктике. Для оценки антропогенного влияния на природные экосистемы проводятся работы по изучению содержания тяжелых металлов во мхах и лишайниках. Проводятся популяционные, молекулярно-генетические и биохимические исследования некоторых видов. Изучается брио- и лишайнофауна, в частности – нематоды, обитающие во мхах и лишайниках. Изучается влияние климатических изменений на растительный покров и воздействие обогащения фосфором и азотом птичьего помета на почвы и растительный покров.

В ближайшие годы основное внимание российских ботаников в Антарктиде будет направлено на дальнейшее углубленное изучение локальных и региональных флор и систематики всех групп обитающих в Антарктике растительных организмов. Важно отметить при этом уникальные возможности, имеющиеся у российских ученых – сравнительно большое число и циркумпольное расположение российских антарктических станций позволяет им проводить исследования во всех секторах Антарктики. Это дает исследователям возможность сравнительного изучения особенностей флор отдельных регионов, а также возможность проследить закономерности формирования и связи антарктической флоры.

В дальнейшем предполагается целая серия междисциплинарных проектов: молекулярно-популяционных и экологических исследований, которые будут способствовать решению фундаментальных проблем, связанным с изменением климата, экологической безопасностью и сохранением биоразнообразия нашей планеты. Предполагается комплексное изучение видового состава лишайников и лишайниковой растительности, развивающейся на орнитогенных почвах. Запланированы экспедиции на антарктические и субантарктические острова, в неизученные районы побережья и в расположенные в глубине континента отдаленные области. Для получения более целостной картины лишайнофлоры Антарктиды необходимо продолжать работы в крупных оазисах континента и в малоизученных его секторах, материалы из которых отсутствуют полностью или недостаточны, например, в оазисе Бангера, в массиве Вольтат, в горах Гумбольта, в южных районах гор Принс Чарльз, в частности – на уступе Моусона, и в многочисленных небольших береговых оазисах. Важным промежуточным итогом этой работы станет обновленная и существенно дополненная новая версия Флоры лишайников Антарктики.

Работа выполнена в рамках проекта РФФИ, грант № 18-04-00900 «Орнитогенные почвы Антарктики: формирование, география и биогеохимия».

Список литературы

Андреев М. П. 1988. Лишайники полуострова Файлдс, остров Кинг Джордж, Антарктика // *Новости систематики низших растений*. Т. 25. С. 111–118.

Андреев М. П. 1990. Лишайники оазиса Бангера (Восточная Антарктида) // *Новости систематики низших растений*. Т. 27. С. 85–93.

Olech M. 2004. *Lichens of King George Island, Antarctica*. Krakow. 393 p.

Olech M., Singh S. M. 2010. *Lichens and lichenicolous fungi of Schirmacher Oasis, Antarctica*. Goa. 140 p.

Øvstedal D. O., Lewis Smith R. I. 2001. *Lichens of Antarctica and South Georgia. A guide to their identification and ecology*. Cambridge. 401 p.

Antarctic lichens: taxonomic composition, history and outlook of further study and the features of lichen synusia on ornithogenic soils.

Andreev M. P.

Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: andreevmp@yandex.ru

Lichens and mosses, except two vascular plants, are the only organisms which can form dense plant communities in Antarctic. Lichen flora of Antarctic is totally less than 500 species, including the species occurring on Subantarctic islands. Starting from 1956 Soviet and Russian lichenologists have studied the flora of continental and maritime Antarctic. During last decades especially detailed were studied by the author the region of Prudz bay until nunataks situated on latitude S 73°09' in distance of 500–600 km from the coast, the areas near all Russian Antarctic stations, and the maritime Antarctic near the Antarctic Peninsula and the South Shetlands Islands. Mainly in Antarctic the most rich lichen flora and more developed vegetation were discovered on the enriched ornithogenic soils near bird nests. The main goals of the further lichenological works in Antarctic will be the investigation of the other unstudied intracontinental areas, coastal oases and Subantarctic islands.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДОМИНАНТНОГО ВИДА ЛИШАЙНИКА *HYPOGYMNIA PHYSODES* В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ

Андросова В. И.*, Суроева Л. Е.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Вид *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. – один из самых широко распространенных видов лишайников. Этот листоватый эврисубстратный лишайник является популярным объектом широкого спектра исследовательских работ, а также часто используется как тест-объект в мониторинговых исследованиях при оценке состояния окружающей среды.

Известно, что *H. physodes* – мезофит-гигрофит, умеренный фотофил, ацидофильный токситолирантный вид (Wirth et al., 2013), фотобионтом которого является зеленая водоросль *Trebouxia* sp. В хвойных лесах южной Карелии этот лишайник является абсолютным доминантом на стволах основных лесообразующих пород. По своей экологии это вид, приуроченный к влажным и затененным местообитаниям, характеризуется довольно высокой чувствительностью к изменению условий увлажнения (Андросова и др., 2009).

Несмотря на активное изучение этого вида и обилие информации, интерес к нему сохраняется, растет число работ, в том числе и экспериментальных, по изучению структурных и физиологических особенностей *H. physodes*, которые характеризуют его реакции на изменяющиеся условия окружающей среды. Широкое распространение вида *H. physodes* позволяет изучить его в большом градиенте значений разных условий местообитаний и исследовать адаптационные возможности этого лишайника.

Целью настоящего исследования является изучение структурно-функциональных особенностей лишайника *H. physodes* в лесных сообществах Карелии.

В данном исследовании был применен комплексный подход к изучению влияния условий местообитания (включающих характеристики сообщества местообитания, параметры деревьев и отдельных участков ствола) на структурно-функциональные характеристики талломов. В основу работы легли материалы, собранные в 2003–2016 гг. в еловых сообществах Национального парка «Водлозерский» (62°08'с. ш., 36°15'в. д.) и в сосновых – на территории заповедников «Костомукшский» (64°33'с. ш., 30°20'в. д.), «Кивач» (62°16'с. ш., 33°58'в. д.) и Петрозаводского городского округа (61°50'с. ш., 34°20'в. д.), включая Ботанический сад ПетрГУ. В ходе исследования было заложено 25 пробных площадей, на которых выполнены полные геоботанические описания, включающие в себя определение характеристик сообществ, деревьев и почвенного покрова. На каждой пробной площади отбирались 10 деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) или ели европейской (*Picea abies*), на стволах которых анализировался эпифитный лишайниковый покров (ЭЛП). Описания ЭЛП выполнены на площадках размером 10 x 20 см у основания ствола и на высоте 1.3 м от земли с 4-х сторон света (север, запад, юг, восток). В месте описания ЭЛП определялись следующие характеристики местообитания: радиус и высота нижней границы кроны, сквозистость древостоя, угол наклона поверхности ствола. С участков стволов, где проводились описания ЭЛП были собраны образцы талломов *H. physodes*. В лаборатории ПетрГУ определение содержания фотосинтетических пигментов проводилось спектрофотометрическим методом с приготовлением спиртовых вытяжек, измерение параметров флуоресценции хлорофилла (Fv/Fm, Y(II), qP, NPQ, ETR) проводилось на компактном портативном импульсном флуориметре (Walz Junior PAM), анатомические особенности талломов (общая толщина, толщина корового слоя, толщина альгального слоя, доля альгального слоя, размеры клеток водорослей) анализировались с помощью приготовления срезов (Axio Scope A1). Для каждого таллома были оценены значения показателей WHC (water holding capacity) и STA (specific thallus mass). Анализ количественных данных выполнен при помощи однофакторного дисперсионного и регрессионного анализа.

Для эпифитных лишайников условия обитания в первую очередь определяются параметрами деревьев, совокупность которых создает определенный микроклимат для талломов. В ходе исследования изучалось влияние характеристик сообщества и деревьев (форофитов) на анатомические особенности талломов *H. physodes*, содержание в них фотосинтетических пигментов, а также параметры флуоресценции хлорофилла.

Согласно полученным данным, общая толщина талломов *H. physodes* в изученной выборке варьировала от 83 до 361 мкм (табл. 1), толщина верхнего корового слоя – от 7 до 63 мкм, альгально-

го слоя – от 29 до 159 мкм. Доля альгального слоя у талломов разных функционально-возрастных групп варьирует в пределе от 15 до 61%.

Таблица 1. Структурные характеристики талломов лишайника *Hypogymnia physodes* в исследованных лесных сообществах.

Район исследования	Общая толщина, мкм	Толщина верхнего корового слоя, мкм	Толщина альгального слоя, мкм	Доля альгального слоя, %
ГПЗ «Костомукшский»	93–421	16–63	29–145	15–61
ГПЗ «Кивач»	103–345	7–35	53–155	40–50
Петрозаводск	83–351	4–36	33–159	37–45

Среди исследованных характеристик местообитания *H. physodes* наиболее сильная связь анатомических показателей получена с параметрами кроны дерева. Так, толщина анатомических слоев талломов лишайника возрастает с увеличением высоты прикрепления и сквозистости кроны и уменьшается с увеличением ее радиуса. Значения толщины исследованных анатомических слоёв *H. physodes* в сосновых сообществах заповедников выше, чем в Петрозаводске. Кроме того, в северотаежных лесных сообществах ГПЗ «Костомукшский» общая толщина талломов исследованного вида выше в сравнении с южнотаежными. Согласно полученным результатам, толщина альгального слоя наиболее чувствительна к изменению условий местообитания.

Результаты анализа содержания фотосинтетических пигментов в талломах *H. physodes* исследованных лесных сообществ представлены в табл. 2.

Таблица 2. Содержание фотосинтетических пигментов в талломах лишайника *Hypogymnia physodes* в исследованных лесных сообществах.

Район исследования	Содержание пигментов, мг/г сухой массы				
	Chl <i>a</i>	Chl <i>b</i>	Car	<i>a/b</i>	<i>a+b/car</i>
Петрозаводск	0.67±0.20	0.23±0.23	0.25±0.09	2.9	3.6
НП «Водлозерский»	1.22±0.21	0.87±0.12	0.86±0.11	1.4	2.4
ГПЗ «Кивач»	0.17± 0,03	0.07± 0.07	0.13±0.03	2.4	1.9
ГПЗ «Костомукшский»	0.07±0.03	0.05±0.02	0.04±0.01	1.6	3.0

Примечание: Chl – хлорофилл; Car – каротиноиды.

Результаты исследования выявили, что содержание пигментов в талломах эпифитного вида *H. physodes* в сосновых сообществах в наибольшей степени зависят от характеристик, обуславливающих степень увлажнения и освещения поверхности ствола – в первую очередь параметры кроны дерева, угол наклона поверхности ствола. Так, зарегистрирована, обратная зависимость содержания пигментов от высоты прикрепления и сквозистости кроны. Согласно полученным результатам, в условиях более интенсивного освещения и меньшего увлажнения, содержание ассимиляционных пигментов в исследованных талломах *H. physodes* уменьшается. В еловых сообществах зависимости содержания фотосинтетических пигментов в талломах лишайника *H. physodes* от исследованных характеристик местообитания в зарегистрировано не было (Андросова и др., 2008), что вероятно связано с выравниванием условий освещения и увлажнения на стволах елей в сравнении с сосновыми сообществами. Содержание фотосинтетических пигментов в талломах вида *H. physodes* в условиях Петрозаводска выше в 2–4 раза, чем в образцах ГПЗ «Кивач» и «Костомукшский».

Для талломов *H. physodes* сосновых сообществ заповедника «Костомукшский» и Ботанического сада ПетрГУ были оценены показатели STM и WHC. STM – важный функциональный показатель, который определяется как отношение сухой массы таллома к его площади. Значения этого показателя у талломов северотаежных сосновых сообществ ГПЗ «Костомукшский» в изученной выборке варьировали от 0.31 до 1.90 мг сух. веса·см⁻², составляя в среднем 1.09±0.31, что в 2 раза ниже в сравнении с талломами сообществ Ботанического сада ПетрГУ, где они составили от 1.10 до 3.35 мг сух. веса см⁻² (в среднем 2.20±0.56). Показатель WHC определяет максимальное количество воды, которое может удерживать таллом и рассчитывается как отношение массы воды при насыщении к площади таллома. Показатель WHC является функцией параметра STM, в связи с чем его значения в 2 раз были ниже в заповеднике (1.54–6.43 мг H₂O·см⁻², среднее 3.39±1.18) в сравнении с талломами сооб-

ществ Ботанического сада 2.24 до 13.61 мг Н₂О·см⁻², среднее 6.51±2.65). Была зарегистрирована отрицательная связь обоих показателей с радиусом и сквозистостью кроны.

Измерение флуоресценции хлорофилла используется для определения эффективности фотосинтетического аппарата и оценки физиологического состояния всех фотосинтезирующих организмов. В ходе исследования были оценены параметры флуоресценции хлорофилла талломов *H. physodes* сосновых сообществ заповедника «Костомукшский» и Ботанического сада ПетрГУ. Соотношение Fv/Fm отражает потенциальную квантовую эффективность фотосистемы II, понижение значения этого показателя может быть связано с ингибированием ее работы и уменьшением доли ее реакционных центров, не способных к восстановлению терминального акцептора (Гольцев и др., 2014). Согласно полученным результатам анализа значения соотношения Fv/Fm в талломах *H. physodes* варьировали от 0.1 до 0.8. В ходе исследования наиболее сильные связи показателя Fv/Fm талломов *H. physodes* зарегистрированы с параметрами кроны деревьев: прямая с высоты кроны и сквозистостью, обратная – с ее радиусом.

Таким образом, все изученные характеристики местообитания, в той или иной степени, отражают условия увлажнения субстрата лишайников. Условия освещения на исследуемом участке ствола (0–2 м) характеризуются большей равномерностью. Именно условия увлажнения разных участков ствола и продолжительность периода времени, в течение которого талломы лишайника остаются в увлажненном состоянии, являются лимитирующим фактором распространения данного вида. Изменения условий местообитания вызывают структурные и функциональные изменения в талломах *H. physodes*, отражая разные пути адаптации этого вида. Среди исследованных параметров наиболее вариabельным в талломах *H. physodes* было содержание фотосинтетических пигментов, наиболее чувствительными к изменению условий оказались анатомические параметры и параметры флуоресценции хлорофилла.

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ за счет проекта 5.8740.2017/8.9 (Базовая часть Госзадания).

Список литературы

Андросова В. И., Вержбицкая Е. В., Слободяник И. И. 2008. Содержание фотосинтетических пигментов в талломе лишайника *Hypogymnia physodes* L. в разных условиях местообитания // Материалы Всероссийской конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» в рамках XII съезда Российского Ботанического Общества. (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Петрозаводск. С. 10–12.

Андросова В. И., Тарасова В. Н., Горшков В. В. 2009. Экология вида *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. в хвойных лесах южной Карелии. // Материалы V Междунар конф. «Изучение грибов в биогеоценозах». г. Пермь, 7–13 сентября 2009. Пермь. С. 268–272.

Гольцев В. Н., Каладжи М. Х., Кузманова М. А., Аллахвердиев С. И. 2014. Переменная и замедленная флуоресценция хлорофилла а – теоретические основы и практическое приложение в исследовании растений. Москва-Ижевск. 220 с.

Wirth V., Hauck M., Schultz M. 2013. Die Flechten Deutschlands. Bd. 1. Stuttgart. 534 S.

Structural and functional characteristics of the dominant lichen species *Hypogymnia physodes* in forest communities of Karelia Republic

Androsova V. I.*, Suroeva L. E.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: vera.androsova28@gmail.com

Anatomical characteristics, photosynthetic pigment content and parameters of chlorophyll fluorescence of thalli of widespread lichen species *Hypogymnia physodes* in forest communities of Karelia (middle and northern boreal subzone) were studied. The correlation analysis between all the structural and physiological characteristics of the lichen and habitat parameters was performed. Changes in habitat conditions lead to structural and functional changes in thallus of *H. physodes* that reflect different ways of adaptation of this species. Among the studied parameters, the content of photosynthetic pigments was the most variable in thallus of *H. physodes*. The anatomic and chlorophyll fluorescence parameters were the most sensitive to the changes in habit conditions.

СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ *CYSTOSEIRA CRINITA* (FUCALES PHAEOPHYCEAE) СЕВЕРО-КАВКАЗСКОГО ШЕЛЬФА ЧЕРНОГО МОРЯ

Афанасьев Д. Ф.^{*}, Камнев А. Н.², Сушкова Е. Г.¹

¹Ростов-на-Дону, Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,

²Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

*E-mail: dafanas@mail.ru

Сообщества с доминированием морских водорослей рода *Cystoseira* порядка Fucales являются одним из основных элементов растительности сублиторальной зоны Средиземного, Мраморного и Черного морей. Растительность Черного моря является одной из наименее изученных среди других внутренних морей Атлантического бассейна. Такие особенности Черного моря, как относительно низкая соленость (в среднем у северо-восточного шельфа - 18‰), низкая температура воды и широкий диапазон их колебаний на мелководных участках, изолированность от других морей и океанов, обуславливают довольно низкое биологическое разнообразие макрофлоры. Виды рода *Cystoseira* доминирующие на шельфе Средиземного моря и прилегающих районах Атлантического Океана насчитывают около 50 таксонов, в то время как в Черном море встречаются 5, а в его северо-восточной части - только 2 вида. Тем не менее, эти 2 вида - *Cystoseira crinita* и *C. barbata* - играют основную роль в формировании донных растительных сообществ в Черном море, а черноморские сообщества с доминированием *C. crinita* являются наиболее богатыми во флористическом отношении. Если в Средиземном море разные виды цистозир занимают разные местообитания в зависимости от глубины, угла экспозиции по отношению к волновой активности и других экологических факторов, то в Черном море глубины от 0.5 до 15-20 м заняты только сообществами *C. crinita* и *C. barbata*. Цель настоящего исследования - изучить сезонную динамику видового состава и структуры всех сообществ с доминированием *C. crinita* относительно чистых районов северо-восточной части Черного моря, рассматриваемых авторами в качестве единого синтаксона.

Для исследований сезонных вариаций видового состава и сырой биомассы сообществ с доминированием *C. crinita* был выбран полуостров Абрау северо-восточной части Черного моря, донная флора и растительность которого отличается максимальным разнообразием и наибольшей глубиной проникновения. Исследования проводили в районе пос. Сукко - м. Большой Утриш. Дно здесь сложено скально-валунным грунтом с микрорельефом 10-30 см, реже – до 50 см. Выбранный район (открытый берег Абрауского полуострова) является одним из наименее загрязнённых районов северо-кавказского шельфа Черного моря.

Разрезы (линейные трансекты) располагали перпендикулярно берегу, в сторону открытого моря. На трансектах исследовали глубины 2, 5 и 10 м. Визуальный осмотр, оценка проективного покрытия фитоценозов, ярусности и обилия доминирующих видов по шкале Друде проводилась при продвижении водолаза вдоль трансекты в полосе 20-30 м. Для количественной оценки фитоценозов пробы отбирали на площади 0,25 м² (50 x 50 см). На каждой глубине исследовали от 4 до 11 рамок. Все водоросли-макрофиты из каждой рамки отбирали в газовые мешки. Определение видового состава и биомассы по видам проводили в лаборатории. Для оценки сырой биомассы видов, водоросли промокали фильтровальной бумагой до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Полученные результаты пересчитывали на 1,0 м². Для мелких красных корковых видов водорослей и некоторых мелкоразмерных видов эпифитов биомасса не определялась.

Анализировалась биомасса водорослей “на заросли” (Vmead) (без учета общего проективного покрытия) и общая биомасса с учетом общего проективного покрытия (Va). Исследования проводили в течение года в период с июня 2012 по май 2013 г. в третьих декадах июня, августа, ноября 2012 г., февраля и мая 2013 г. Всего было проанализировано 108 проб макрофитов.

Для проверки гипотезы о влиянии глубины обитания водорослей и сезона на общую биомассу сообществ, биомассу видов *C. crinita* и *C. barbata*, биомассу диагностических видов сообществ, числа видов в пробе был использован двухфакторный анализ вариант (ANOVA). Для проверки парных гипотез *post hoc* использовали тест Тьюки (Tukey HSD test).

Для визуализации паттернов сходства сообществ на разной глубине и в разные сезоны использовали метод многомерного шкалирования (MDS-ординация). Ординация была выполнена на основании данных по биомассе видов, которые были предварительно трансформированы путем извлечения корня четвертой степени в целях снижения влияния доминантных видов с большой биомассой, в первую очередь, *C. crinita* и *C. barbata*. При создании матрицы сходства использовали индекс

Брей-Кертиса. Для тестирования статистической значимости выделения групп на MDS диаграмме использовали однофакторный анализ вариант. Для оценки вклада биомассы отдельных видов водорослей в общую биомассу выделенных групп, полученный набор нетрансформированных данных проанализирован с помощью анализа SIMPER (*C. crinita* и *C. barbata* из анализа исключены).

Результаты обработаны и визуализированы с использованием программных пакетов Statistica 6.0, Primer 5 и MS Excel.

Всего в сообществах с доминированием *C. crinita* было определено 80 видов водорослей-макрофитов, в том числе 51 вид красных (Rhodophyta), 12 - бурых (Heterokontophyta, Phaeophyceae) и 17 - зеленых (Chlorophyta). На глубине 2 м за весь период наблюдений было выявлено 56 видов, на глубине 5 м - 52 вида, на глубине 10 м - 51 вид. В течение всего года в верхнем ярусе доминировала *C. crinita*, на большинстве станций вместе с ней встречалась *C. barbata*. Максимальное количество видов выявлено в мае (48 видов) и августе (45 видов), минимальное - в июне и ноябре (27 и 31 вид соответственно). В целом, в течение года количество видов в пробах на разных глубинах менялось от 18 до 35.

Общее проективное покрытие водорослей на глубине 2 и 5 м во все исследованные сезоны было близко к 90-100%. На глубине 10 м на дне появлялись участки не занятые растениями, что частично зависело от накопления рыхлых осадков. Расположение сообществ здесь носило мозаичный характер, а общее проективное покрытие фитобентоса менялось от 30 до 70%.

Согласно результатам статистической обработки проб, оба исследованных комплекса факторов (сезон и глубина отбора проб) значимо влияли на общую биомассу исследованных сообществ, биомассу *C. crinita* и *C. barbata* (как с учетом ОПП, так и биомассу “на заросли”) и число видов в пробе.

Метод многомерного шкалирования в первую очередь отделяет фитоценозы, произрастающие на глубине 10 м от фитоценозов, развивающихся на глубинах 2 и 5 м. Всего выделяется 3 группы проб – две из них объединяют пробы, отобранные на глубинах 2 и 5 м (группа 1 включает пробы, отобранные в июне, августе и ноябре, группа 2 – в феврале и мае). Третья группа объединяет все пробы, отобранные на глубине 10 м. Выделение всех групп статистически значимо.

Кроме дифференциации фитоценозов по глубине, метод позволяет проследить за траекторией изменения состава и структуры сообществ в течение исследованных сезонов. Из полученных результатов следует, что наиболее выраженные изменения в исследованных параметрах сообществ наблюдаются в период между концом зимы и концом весны, особенно на глубинах 2 и 5 м. На глубине 10 м степень сезонной изменчивости фитоценозов меньше.

С увеличением глубины, общая биомасса сообществ, биомасса *C. crinita* и *C. barbata* (как с учетом ОПП, так и “на заросли”) достоверно снижаются во все сезоны года. Изменение общей биомассы сообществ и биомассы *C. crinita* с учетом ОПП достоверно зависит от сезона только на глубине 2 и 5 м. Оба параметра имеют один сезонный минимум (февраль). Сезонные изменения биомассы *C. barbata* выявляются только на глубине 2 м.

99% биомассы сообщества (без учета *C. crinita* и *C. barbata*) во все сезоны и на всех глубинах формируют только 22 таксона водорослей.

Таким образом, на глубинах 2 и 5 м общее проективное покрытие сообществ *C. crinita* в Черном море не меняется, однако к глубине 10 м оно снижается почти вдвое. Частично это можно объяснить накоплением рыхлых грунтов в понижениях между валунами. Однако на этой же глубине встречаются и валуны, не покрытые зарослями макрофитов, чего не наблюдается на меньших глубинах. Достоверное снижение с глубиной общей биомассы водорослей, биомассы *C. crinita* и *C. barbata* “на заросли” позволяет сделать вывод, что снижение биомассы происходит не только по причине уменьшения ОПП сообществ – в пятнах зарослей на глубине 10 м биомасса также была достоверно ниже, чем на глубине 2 и 5 м. Таким образом, изреживание зарослей сообществ *C. crinita* к глубине 10 м зависит от комплекса факторов – накопления рыхлых осадков и неидентифицированного фактора (или факторов), действие которого пропорционально глубине (возможно, освещенность, температура и т.п.).

Большинство исследованных параметров фитоценозов имеют выраженную сезонную динамику лишь на глубинах 2 и 5 м. На глубине 10 м, очевидно, происходит стабилизация условий среды, сезонные флуктуации состава и структуры сообществ здесь либо слабо выражены, либо вовсе не наблюдаются.

По сравнению со Средиземным морем общее количество выявленных видов в черноморских сообществах *C. crinita*, как правило, ниже. В то же время, в северо-восточной части моря эти сообщества богаче в таксономическом отношении, по сравнению с аналогичными сообществами северо-западной части Черного моря.

Другой особенностью черноморских сообществ *C. crinita* является значительный вклад в общую биомассу *C. barbata*, доля которой составляет в среднем 22,1% от общей. В целом, изменение общей биомассы сообществ *C. crinita* оказывается зависимой практически только от биомассы самой *C. crinita*, доля которой в среднем составляет 66% общей биомассы всего сообщества. Средняя суммарная биомасса обоих видов цистозир составляет 88%. Весной, летом и осенью на глубине 2 и 5 м доля цистозир по биомассе максимальна (95-99%), зимой она снижается до 76-78%. На глубине 10 м во все сезоны, кроме весны, доля этих видов достоверно ниже (в среднем 80-83% летом и осенью и 63% зимой).

Таким образом, основные паттерны сезонных изменений сообществ *C. crinita* северо-восточного побережья Черного моря проявляются на глубинах 2 и 5 м. Сезонность проявляется в основном в изменении биомассы вида-доминанта – *C. crinita* – которая имеет один сезонный минимум (февраль) и сезонный максимум (май-июнь). Сезонная динамика биомассы *C. barbata* в целом аналогична динамике *C. crinita*, однако достоверна только на глубине 2 м. Сезонная динамика сообществ на глубине 10 м для большинства исследованных параметров не выявлена.

Structure and seasonal dynamics of *Cystoseira crinita* (Fucales, Phaeophyceae) dominated communities from the north-eastern Black sea

Afanasyev D.F.^{1*}, Kamnev A.N.², Sushkova E.G.¹

¹Rostov-on-Don, Azov Research Institute for Fisheries

²Moscow, Lomonosow Moscow State University

*E-mail: dafanas@mail.ru

The structure and seasonal dynamics of *Cystoseira crinita* communities have been studied on the northeastern shelf of the Black Sea. The basic patterns of seasonal changes in the *C. crinita* communities at 2, 5, and 10 m depths have been revealed. Seasonal fluctuations are found to be mainly manifested in biomass changes of the dominant species *C. crinita*. Seasonal changes in biomass of *Cystoseira barbata* and *C. crinita* remain equal at 2 m depth only. Seasonality does not exert the pronounced effect on the species abundance in the samples and on the Shannon index. Seasonal dynamics of the communities at 10 m depth has not been revealed for the majority of the studied parameters.

О ПРОЕКТЕ ГИС-СИСТЕМЫ ПО РАЗНООБРАЗИЮ МОХООБРАЗНЫХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Баишева Э. З.*, Федоров Н. И. Бикташев Т. У.

Уфа, Уфимский Институт биологии Уфимского ФИЦ РАН

*E-mail: elvbai@mail.ru

Изучение структуры и пространственно-временной динамики биоразнообразия входит в число приоритетных задач фундаментальной экологии и биогеографии. Одним из современных подходов к решению этой проблемы является создание карт и баз данных по флоре и растительности, а также использование специальных ГИС-программ с автоматизацией процесса анализа данных с научными и прикладными целями (Charman et al., 2005 и др.).

Сеточное крупно- и мелкомасштабное картирование распространения видов является современным инструментом упорядочивания флористических данных и позволяет проводить обобщения с использованием разнообразных статистических методов. Примеры использования метода мелкомасштабного сеточного картирования в отечественной флористике единичны, он был использован при изучении флоры Владимирской области и, с некоторыми ограничениями, для флор сосудистых растений других регионов России (Серегин, 2013). По отношению к мохообразным такие данные практически отсутствуют, что связано в первую очередь со слабой изученностью многих регионов, а также нехваткой специалистов-бриологов. В связи с этим, имеющиеся знания о флоре и растительности регионов часто недостаточно эффективно используются из-за ограниченной интеграции данных.

Использование информационно-аналитических ГИС-систем является необходимым условием для применения математических методов при выявлении взаимосвязи между распространением видов и условиями их обитания, проведении статистической оценки вклада факторов среды в формирование ареала вида, прогнозировании потенциального распространения видов, могут быть полезны для планирования охраны видов, проектирования охраняемых территорий и определения ключевых участков для охраны местообитаний конкретных видов на ООПТ. Эти подходы также необходимы для математического моделирования, прогнозов воздействия разных направлений хозяйственной деятельности на среду обитания видов, а также влияния изменения климата на биоразнообразие и экосистемы.

В настоящее время национальные проекты по мелкомасштабному картированию флоры реализуются во многих странах мира (например, в Германии – FloraWeb, Швейцарии – Info flora и др.), часть этих проектов входят в информационно-аналитические системы по биоразнообразию, интегрирующих разноплановые базы данных и другие источники в единую информационную платформу на национальном уровне, например, National Biodiversity Network Великобритании, PLADIAS – создающаяся с 2014 г. единая информационно-аналитическая база данных по флоре и растительности Чешской Республики и др. В задачи этих проектов входит обобщение всех имеющихся данных о флоре и растительности для национальной территории в единую постоянно обновляющуюся базу, которая сопряжена с международными базами данных и представлена в онлайн-портале.

Примеры использования мелкомасштабного сеточного картирования по отношению к мохообразным Великобритании показали его перспективность для решения широкого спектра вопросов биогеографии, макроэкологии, выявления и оценки роли в формировании разнообразия и распространения отдельных видов различных экологических факторов (климатических показателей, особенностей геоморфологического строения территории, почвенного покрова, характера антропогенного воздействия на природные экосистемы в настоящее время и в прошлом и др.), изучения динамики флоры, а также объективной оценки редкости видов и их потребности в охране (Blockeel et al., 2014).

Очевидно, что этот метод используется в основном в странах и регионах с высокой плотностью флористической информации, однако эта высокая степень изученности во многом была достигнута и в результате работ по сплошному сеточному картированию (Серегин, 2013). Значительным ограничением применения данного подхода к мохообразным является, в первую очередь, недостаток информации о распространении видов. В то же время, в условиях стремительно изменяющегося под влиянием человека растительного покрова такие обобщения, обеспечивающие доступность и интеграцию всех имеющихся флористических данных (литературных источников, гербарных коллекций, локальных списков видов и др.) остро необходимы. Для бриофитов особенно актуально сопоставление результатов моделирования видового богатства с имеющимися знаниями о распространении видов, а также выявление областей, которые в бриологическом отношении наиболее слабо изучены.

Республика Башкортостан является одним из наиболее хорошо обследованных в геоботаническом и флористическом отношении субъектов РФ. В равнинных частях республики представлены зоны и подзоны темнохвойно-широколиственных и широколиственных лесов, лесостепи, степи, в горах Южного Урала выражена поясность. Наряду со значительной долей ООПТ (около 7,25% территории республики), в регионе также представлены значительные площади земель различных видов хозяйственного использования. Это делает район исследования удачным модельным регионом для изучения закономерностей формирования пространственной структуры биоразнообразия мохообразных, в сочетании с возможностью изучения процессов антропогенной трансформации бриофлоры.

В настоящее время разрабатывается информационно-аналитическая десктопная ГИС-система по биоразнообразию мохообразных Башкортостана, которая позволит создать единый геопортал, где будут представлены все имеющиеся на настоящий момент данные по бриофлоре региона. Информационно-аналитическая десктопная версия предназначена для сбора и статистической обработки геоданных с целью анализа зависимости разнообразия и распространения отдельных видов от экологических переменных, рельефа, характера растительности, интенсивности и характера антропогенного влияния. Кроме того, в задачи ГИС-системы входит выявление особенностей распространения и причин редкости нуждающихся в охране видов, а также оценка репрезентативности действующей системы ООПТ для охраны бриофлоры и разработка рекомендаций для оптимизации охраны бриофитов.

Для решения этой задачи используется кроссплатформенная ГИС-система QGIS, дополненная специальными программными модулями, созданными на языке программирования Python. В зависимости от задач, хранение информации осуществляется в реляционной базе данных SQLite с расшире-

нием для пространственных данных SpatialLite или же в многопользовательской свободной объектно-реляционной системе управления базами данных PostgreSQL, в которой для поддержки работы с пространственными данными установлено расширение PostGIS (использованная в дальнейшем при создании ГИС-портала).

Геоданные – информация о местонахождениях каждого вида – одновременно хранятся в точечном слое и нескольких полигональных слоях. На полигональном слое, предназначенном для анализа приуроченности конкретного вида к растительным сообществам, его местонахождение представлено в виде окружностей диаметром 20 м. Остальные полигональные слои являются сетками разного масштаба, построенными в системе координат WGS 84 с помощью специально разработанных модулей, позволяющих избежать накапливаемых отклонений, возникающих при построении сеток стандартными средствами QGIS, в которых местонахождения вида представлены квадратами-полигонами.

Размер ячеек первой сетки 6' по широте на 10' по долготе (примерно 10 на 11 км) совпадает с размером ячеек большинства сеток, используемых в информационно-аналитических ГИС-системах биоразнообразия в Европе, и эта сетка предназначена для сравнительных флористических исследований. Ячейки этой сетки имеют уникальную нумерацию, позволяющую использовать сетку при анализе и мониторинге биоразнообразия разных территорий. Во втором полигональном слое каждый квадрат первой сетки разбит на 100 частей (т.е. 36" по широте на 1' по долготу), данный слой предназначен для более детальных исследований, например на территориях ООПТ. В третьем слое сетка имеет размер ячейки 30", совпадающий с размером пикселя в слоях в базе данных WorldClim, этот слой предназначен для анализа климатических закономерностей распространения видов. Кроме основных сеток предусмотрена возможность построения полигональной сетки с ячейкой 3" на 3", совпадающей с размером пикселя радарной топографической съемки (SRTM), позволяющей построить трехмерную модель рельефа.

Остальная информация, относящаяся к местонахождениям вида, хранится в атрибутивных таблицах, которые не имеют геопривязку, но при необходимости присоединяются к геоданным по столбцу, содержащему уникальные номера точек нахождения вида. К этим слоям подгружаются дополнительные слои – картографическая подложка (OpenStreetMap), космические снимки (спутников Landsat 7 и 8, Sentinel-2), оцифрованные растровые тематические карты (территориальное деление республики, геоботаническое зонирование и т.д.), слои климатических данных из базы данных WorldClim, а также создаваемые в настоящее время карты распространения растительных сообществ, выделенных на основе флористической классификации.

Для анализа данных будет использоваться набор стандартных модулей QGIS «Зональная статистика» (автоматизирует процесс расчета извлекаемых из растрового слоя значений для большого числа полигонов), «Морфометрический анализ» (расчет экспозиции, угла уклона, индекса расщеченности рельефа), а также модули программы GRASS, интегрированные в QGIS. При необходимости использования цифровой модели рельефа будут привлекаться открытые данные SRTM и Aster GDEM V2. Для детальной характеристики температурных особенностей местообитаний предполагается использовать тепловые каналы спутников Landsat 7 и 8, по другим каналам этих спутников – длительность сохранения снежного покрова и продолжительность периода вегетации (по NDVI).

В будущем на основе десктопной версии планируется создание информационно-справочной WEB-версия – геопортал «Бриофлора Республики Башкортостан». В ее функциональные возможности будет входить визуализация данных по местонахождениям каждого вида в виде квадратов размером 10 × 11 км и квадратов размером 1,0 × 1,1 км, которые, в зависимости от масштаба отображения будут выводиться по отдельности или вместе на подгружаемых по запросу картографических подложках (OpenStreetMap, карта территориального деления и карта ООПТ республики и др.).

Поиск вида в базе данных будет осуществляться набором его названия или же выбором из списка (выбор рода в выпадающем поле, затем выбор вида в списке видов). При выборе вида будет загружаться его страница, на которой будет содержаться следующая информация: название вида, фотография, характеристика общего ареала и созданное в десктопной версии изображение – карта распространения вида на территории РБ масштаба 1:5000000 (в 1 см 50 км), на которой местонахождения вида отмечены квадратами размером 10 × 11 км. На странице будут также размещены две графические кнопки – «Распространение» и «Экология». При нажатии кнопки «Распространение» будут загружаться три слоя – два полигональных слоя, на которых местонахождения вида будут представлены квадратами 10 × 11 км и 1,0 × 1,1 км, а также растровый слой – географическая подложка (по

умолчанию – OpenStreetMap). При выделении квадрата-местонахождения вида будет выводиться поле с относящейся к нему информацией – местообитание (краткая характеристика растительного сообщества, тип местообитания в системе EUNIS), дата нахождения вида, имя коллектора, уточнение источника информации (номер гербарного образца, номер геоботанического описания в БД TUR-BOVEG, и, при наличии, ссылка на литературный источник. Внизу экрана будет графическая кнопка «Сохранить карту распространения вида», при нажатии которой изображение карты будет сохраняться в формате png.

Создаваемые ГИС-системы позволят осуществлять мониторинг и оптимизацию охраны растительного покрова территории РБ. В дальнейшем их можно легко адаптировать как для исследований других таксономических групп растений, так и для других регионов. Создание для региона России ГИС-системы, объединяющей мелкомасштабные региональные карты распространения видов с высоким разрешением и геосистемной привязкой и базу данных, позволит выявить закономерности распределения видового богатства мохообразных, интегрировать знания о бриофлоре региона в российские и международные базы данных, а также предоставить данные широкому кругу специалистов в онлайн-портале, что значительно повысит уровень информативности и востребованности результатов проведенных бриологических исследований. Исследования поддержаны грантом РФФИ № 18-04-00641 А.

Список литературы

Серегин А. П. 2013. Сеточное картирование флоры: мировой опыт и современные тенденции // Вестник Тверского гос. ун-та. Сер. Биология и экология. Вып. 32. С. 210–245.

Bloccel T. L., Bosanquet S. D. S., Hill M. O., Preston C. D. (eds.). 2014. Atlas of British & Irish Bryophytes. Newbury. V.1., V.2. P. 1–652.

Chapman A.D., Muñoz M. E. S., Koch I. 2005. Environmental information: placing biodiversity phenomena in an ecological and environmental context // Biodiversity Informatics. Vol. 2. P. 24–41. doi: 10.17161/bi.v2i0.5

On the project of GIS-system on bryophyte diversity in the Republic of Bashkortostan

Baisheva E. Z.*, Fedorov N. I., Biktashev T. U.

Ufa, Ufa Institute of biology UFRC RAS

*E-mail: elvbai@mail.ru

The aim of this project is inventory, study of spatial, taxonomic and ecological structure of the bryophyte flora of the Republic of Bashkortostan (the Southern Urals) as well as creation and public access in the online portal of analytical GIS system that combines small-scale regional grid maps of the species distribution with high resolution and the database combined all available information on the diversity of bryophytes in the study area (herbarium specimens, geobotanical relevés, publications, etc.). The implementation of this project will allow to carry out statistical processing of the bryological data, to reveal patterns of spatial distribution of species, to assess the dependence of bryophyte species on the characteristics of the climate, relief, type of surrounding vegetation and intensity of the human impact.

СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ МХОВ РЕСПУБЛИКИ ИНГУШЕТИЯ

Берсанова А. Н.*, Шагапсов С. Х.

Магас, Ингушский государственный университет

*E-mail: aza_bersanova@mail.ru

По последней известной нам сводке флора мхов Кавказа насчитывает 627 видов (Ignatov, 1993). Несмотря на это по Республике Ингушетия, имеются только отдельные публикации и до сегодняшнего дня она остается недостаточно изученной.

С 2004 г нами была начата целенаправленная работа по сбору материала листостебельных мхов и обработке собранного гербарного материала с целью инвентаризации бриофлоры РИ и ее анализа. Сбор и обработка материала проводились по методике изучения мохообразных (Игнатов, Игнатова, 2003, 2004).

В результате собственных исследований, учета литературных данных, нами составлен предварительный список листостебельных мхов, состоящий из 140 видов, относящихся к 75 родам, 32 семействам, 13 порядкам (таблица 1).

Таблица 1. Таксономическая структура листостебельных мхов КБР

Семейство	Класс	Число видов	Число родов	Род и число видов в нем
Sphagnopsida				
<i>Sphagnaceae</i>		4	1	<i>Sphagnum</i> (4)
Bryopsida				
<i>Andreaeaceae</i>		1	1	<i>Andreaea</i> (1)
<i>Polytrichaceae</i>		3	2	<i>Atrichum</i> (1), <i>Polytrichum</i> (2)
<i>Funariaceae</i>		2	2	<i>Funaria</i> (1), <i>Physcomitrium</i> (1)
<i>Encalyptaceae</i>		3	1	<i>Encalypta</i> (3)
<i>Pottiaceae</i>		14	9	<i>Barbula</i> (1), <i>Bryoerythrophyllum</i> (1), <i>Didymodon</i> (1), <i>Leptodontium</i> (1), <i>Oxystegus</i> (1), <i>Pterygoneurum</i> (1), <i>Tortella</i> (2), <i>Tortula</i> (5), <i>Weissia</i> (1)
<i>Grimmiaceae</i>		6	3	<i>Grimmia</i> (4), <i>Racomitrium</i> (1), <i>Schistidium</i> (1)
<i>Fissidentaceae</i>		1	1	<i>Fissidens</i> (1)
<i>Orthotrichaceae</i>		11	2	<i>Orthotrichum</i> (10), <i>Ulota</i> (1)
<i>Ditrichaceae</i>		3	3	<i>Ceratodon</i> (1), <i>Distichium</i> (1), <i>Ditrichum</i> (1)
<i>Dicranaceae</i>		11	3	<i>Campylopus</i> (1), <i>Dicranum</i> (9), <i>Paraleucobryum</i> (1)
<i>Bryaceae</i>		10	3	<i>Anomobryum</i> (1), <i>Bryum</i> (8), <i>Rhodobryum</i> (1)
<i>Mniaceae</i>		9	3	<i>Mnium</i> (3), <i>Plagiomnium</i> (4), <i>Rhizomnium</i> (2),
<i>Timmiaceae</i>		1	1	<i>Timmia</i> (1)
<i>Fontinalaceae</i>		1	1	<i>Fontinalis</i> (1)
<i>Climaciaceae</i>		1	1	<i>Climacium</i> (1)
<i>Hedwigiaceae</i>		1	1	<i>Hedwigia</i> (1)
<i>Leucodontaceae</i>		1	1	<i>Leucodon</i> (1)
<i>Anomodontaceae</i>		4	1	<i>Anomodon</i> (4)
<i>Thamnobryaceae</i>		1	1	<i>Thamnobryum</i> (1)
<i>Leskeaceae</i>		2	2	<i>Leskea</i> (1), <i>Pseudoleskeella</i> (1)
<i>Thuidiaceae</i>		4	2	<i>Abietinella</i> (1), <i>Thuidium</i> (3)
<i>Helodiaceae</i>		1	1	<i>Palustriella</i> (1)
<i>Cratoneuraceae</i>		1	1	<i>Cratoneuron</i> (1)
<i>Amblystegiaceae</i>		6	6	<i>Amblystegium</i> (1), <i>Calliargon</i> (1), <i>Campylium</i> (1), <i>Sanionia</i> (1), <i>Serpoleskea</i> (1), <i>Cratoneuron</i> (1)
<i>Brachytheciaceae</i>		18	8	<i>Brachythecium</i> (10), <i>Camptothecium</i> (1), <i>Eurhynchium</i> (1), <i>Oxyrrhynchium</i> (1), <i>Homalothecium</i> (2), <i>Isothecium</i> (1), <i>Brachytheciastrum</i> (1), <i>Sciurohypnum</i> (1)
<i>Entodontaceae</i>		2	1	<i>Entodon</i> (2)
<i>Plagiotheciaceae</i>		1	1	<i>Plagiothecium</i> (1)
<i>Hypnaceae</i>		12	6	<i>Ctenidium</i> (1), <i>Hypnum</i> (6), <i>Isopterygiopsis</i> (1), <i>Platydictya</i> (2), <i>Platygyrium</i> (1), <i>Ptilium</i> (1),
<i>Hylocomiaceae</i>		3	3	<i>Hylocomium</i> (1), <i>Pleurozium</i> (1), <i>Rhytidiadelphus</i> (1)
<i>Rhytidiaceae</i>		1	1	<i>Rhytidium</i> (1)
<i>Pylaisiaceae</i>		2	2	<i>Stereodon</i> (1), <i>Pylaisia</i> (1)

Как видно из таблицы 2 крупнейшие семейства насчитывают в общем 97 видов, относящихся к 43 родам, что составляет 69,2% всей флоры мхов РИ.

Расположение двух выше указанных семейств совпадает с общекавказским реестром (Абрамова, Абрамов, 1974), а в целом спектр ведущих семейств, в основном, полностью совмещается с таковыми кавказскими. Отличие заключается только в порядке их расположения.

Таблица 2. Ранжирование ведущих семейств

№	Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов
1	<i>Brachytheciaceae</i>	18	12,9	8	10,7
2	<i>Pottiaceae</i>	14	10	9	12
3	<i>Hypnaceae</i>	12	8,6	6	8
4	<i>Dicranaceae</i>	11	7,9	3	4
5	<i>Orthotrichaceae</i>	11	7,9	2	2,7
6	<i>Bryaceae</i>	10	7,2	3	4
7	<i>Mniaceae</i>	9	6,4	3	4
8	<i>Amblystegiaceae</i>	6	4,3	6	8
9	<i>Grimmiaceae</i>	6	4,3	3	4
Суммарные значения		97	69,5	43	57,4

Преобладание семейств *Brachytheciaceae*, *Dicranaceae*, *Hypnaceae*, *Mniaceae*, *Orthotrichaceae* и отчасти *Amblystegiaceae*, отражает значительную роль лесного типа растительности как экотопа для мхов. Большинство представителей этих семейств участвуют в формировании напочвенного покрова, обрастании стволов деревьев, разлагающейся древесины и каменистых субстратов под. Преобладание *Pottiaceae* и *Grimmiaceae* свидетельствует об аридности условий обитания (степные районы и аридные котловины республики) и о широком распространении каменистых и скальных обнажений на территории республики. Присутствие семейств *Amblystegiaceae*, *Hypnaceae*, а также *Bryaceae* указывает на значительную оводненность и заболоченность.

Из таблицы 3 видно, что наибольшим количеством видов (от пяти и больше) во флоре исследуемой территории представлены следующие роды: *Brachythecium* (10 видов), *Orthotrichum* (10 видов), *Dicranum* (9 видов), *Bryum* (8 видов), *Hypnum* (6 видов) и *Tortula* (5 видов). Эти 6 родов 48 видов. Все остальные роды флоры РИ имеют в своем составе от одного до четырех видов, т.е. представлены незначительным количеством видов.

Ведущие 6 родов (табл. 3), объединяют 48 видов, что составляет 34,2 % от всей флоры листостебельных мхов РИ. Все крупные роды относятся к крупным семействам: *Brachythecium* → *Brachytheciaceae*; *Orthotrichum* → *Orthotrichaceae*; *Dicranum* → *Dicranaceae*; *Bryum* → *Bryaceae*; *Hypnum* → *Hypnaceae*; *Tortula* → *Pottiaceae*.

Таблица 3. Ранжирование ведущих родов

№	Роды	Число видов	% от общего числа видов
1	<i>Brachythecium</i>	10	7,1
2	<i>Orthotrichum</i>	10	7,1
3	<i>Dicranum</i>	9	6,4
4	<i>Bryum</i>	8	5,7
5	<i>Hypnum</i>	6	4,3
6	<i>Tortula</i>	5	3,6
Суммарные значения		48	34,2

В основу классификации географических элементов листостебельных мхов РИ была положена система широтных и долготных поясов, применяемая в бриологии (Ignatov, 1993; Акатова, 2004).

Анализ геоэлементов показал (табл. 4), что плюризональный (широко распространенные виды), элемент занимает ведущее место по видовому составу: 36 видов (25,7%), из них 34 вида (25,4%) имеют широкий циркумполярный и циркумполярно дизъюнктивный ареал. Видов с более узким ареалом насчитывается – 2 (1,4%). Неморальных видов – 33 (23,6%), бореальных – 32 (22,9%), арктоальпийских – 27 (19,3%), и аридных – 12 (8,6%). Для 2 видов Кавказ является восточной границей ареала (*Plagiomnium undulatum* (Hedw.) Schimp. in B.S.G., *Thamnobryum alopecurum* (Hedw.) Gang., а для 2 видов - крайней западной границей ареала (*Orthotrichum callistomum*, *O. vladikavkanum* Vent.). *Leptodontium flexifolium* для России известен только с Кавказа. Таким образом, флору листостебельных мхов РИ можно охарактеризовать как плюризонально-неморально-бореальную.

Таблица 4. Спектр географических элементов флоры листостебельных мхов КБР

Долготные группы ареалов	Широтные группы ареалов					Общее число видов
	Аркто-альпийские	Бореальные	Неморальные	Плюри-зональные	Аридные	
Циркумполярные	20	25	10	31	6	92
Циркумполярные дизъюнктивные	5	2	11	3	4	25
Западно-палеарктические (+ С. Америка)	2	5	7	2	2	18
Восточно-средиземноморские	-	-	5	-	-	5
Восточно-азиатские	-	-	-	-	-	-
Общее число видов	27	32	33	36	12	140

Работа по изучению листостебельных мхов Республики Ингушетия в настоящий момент не закончена, исследования будут продолжаться.

Список литературы

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. 1974. Обзор бриофлоры Кавказа //Новости систематики низших растений. Т. 11. С.304–311.

Акатова Т. В. 2004. Листостебельные мхи Кавказского заповедника. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 27 с.

Игнатов М. С., Игнатова Е. А. 2003. Флора мхов средней части Европейской России. Т. 1. М. 608 с.

Ignatov M. S. 1993. Moss diversity on the territory of the former USSR // *Arctoa*. Vol. 2. P. 13–47.

Systematic and geographical structure of moss flora of the Republic of Inguchetia

Bersanova A. N., Shhgapsoev S. H.

Magas, Inguch State University

*E-mail: aza_bersanova@mail.ru

Summary

Preliminary results of study of mosses of the Republic of Ingushetia are described. In total 140 species belonging to 75 genera, 32 families, 13 orders are known for the republic at present. The results of taxonomic and geographical analysis of revealed species composition are provided.

МХИ-УТЕПЛИТЕЛИ ДЕРЕВЯННЫХ ДОМОВ МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА «КИЖИ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

Бойчук М. А.^{1*}, Мартъянов Р. С.²

¹Петрозаводск, Институт биологии КарНЦ РАН

²Петрозаводск, музей-заповедник «Кижис»

*E-mail: boychuk@krc.karelia.ru

Государственный историко-архитектурный и этнографический музей-заповедник «Кижис», созданный в 1966 году, находится на островах небольшого архипелага в северной части Онежского озера, в Медвежьегорском районе Карелии. Он включает ценные памятники народного деревянного зодчества со всей Карелии. Территория музея-заповедника вместе с охранной зоной входят в состав государственного природного заказника «Кижский» федерального уровня.

Название музея дано по о. Кижис (62°05'02" с. ш., 35°12'42" в. д.), где располагается основная часть экспозиции. Главный объект – Кижский погост (XVIII–XIX вв.) – в 1990 году был внесен в Список Всемирного наследия ЮНЕСКО. После войны (1941–1945 гг.) на остров были перевезены несколько деревянных домов, а также другие постройки XVIII–XX вв. – часовни, амбары, риги, кузницы, бани и др.

Ранее происхождение названия о. Кижы связывали с карельским словом «kižad» (игры, игрища), поскольку на острове в прошлом проводились ритуальные праздники. В конце XX века появилась новая («моховая») версия этимологии этого топонима (Агапитов, 1993). Известно, что люди, проживавшие на о. Кижы и в его окрестностях, в своей хозяйственной деятельности широко использовали водный мох. Его добывали в заливах озера, сушили и прокладывали между бревнами для утепления деревянных домов, церквей (зимних), бань. Появилось выражение «мшить избу». Постройки, в которых не было необходимости сохранить тепло (часовни, амбары и др.), не мшились. Название Кижы восходит к карельскому слову «kiidžin» – мох (Муллонен, 2014).

Применение мхов в строительстве деревянных домов в качестве межвенцового утеплителя обусловлено их низкой теплопроводностью, экологичностью, гигроскопичностью, воздухопроницаемостью, бактерицидностью и доступностью. Даже в XXI веке предпочтение отдается мхам, а не искусственным материалам (пакля, евролен, пенопласт и др.). К распространенным «строительным» мхам относятся лесо-болотные и болотные виды – кукушкин лен (политрихум обыкновенный) и сфагнумы.

Целью данной работы являлось изучение мхов, используемых для мшения деревянных домов на территории музея-заповедника «Кижы» и его охранной зоны, для подтверждения или опровержения «моховой» версии происхождения названия о. Кижы.

В июле 2017 года авторами статьи было отобрано 77 образцов мхов из 34 деревянных домов в 15 деревнях (Еглово, Пустой Берег, Васильево, Ямка, Оятевщина, Мальково, Середка, Потаневщина, Воробы, Лахта, Кургеницы, Дудниково, Телятниково, Шлямино, Сычи) на 4 островах (Кижы, Еглов, Волкостров, Б. Клименецкий) и Заонежском полуострове. Дома были построены и мшились в разное время – от XIX (1830, 1886, 1874, 1888 гг.) до первой половины XX века (1905, 1906, 1918, 1924, 1926, 1928, 1930-е гг.). Из исследованных построек более раннюю дату создания имеет Покровская церковь (1764). Мхи отбирались в различных частях домов (жилая часть первого и второго этажа, сени и др.), в Покровской церкви – в трапезной и подклете кафоликона в присутствии главного хранителя недвижимых памятников.

Результаты обработки материала позволили выявить 17 видов мхов (названия – по: Ignatov et al., 2006), из них «чистые» образцы составляют только 6 видов (*Warnstorfia exannulata*, *Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Polytrichum commune*, *Calliergon megalophyllum*, *Drepanocladus aduncus*). Остальные 11 видов (*Calliergon cordifolium*, *C. giganteum*, *C. richardsonii*, *Climacium dendroides*, *Hamatocaulis vernicosus*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, *S. teres*, *Warnstorfia fluitans*, *W. tundrae*) обнаружены в образцах только в качестве небольшой примеси. Почти все выявленные виды являются прибрежно-водными. Это можно объяснить близостью Онежского озера с многочисленными заливами, типичной для Карелии особенностью строительства домов у воды (прибрежно-рядовая застройка), историей природопользования.

По частоте встречаемости в деревянных домах лидируют *Warnstorfia exannulata* (в 28 из 34) и *Scorpidium scorpioides* (в 20). Эти два вида обнаружены в различных частях домов (первый и второй этажи, подклет, сени) различной экспозиции (северная, южная, западная, восточная) различного года постройки (с 1886 по 1936) и даже в Покровской церкви (1764). Заметно присутствие *Scorpidium cossonii* (9 домов), *Polytrichum commune* (8), *Calliergon megalophyllum* (7), *C. giganteum* (6), *Drepanocladus aduncus* (5). Участие остальных видов незначительно (в 1–2 домах).

В прошлом мхи собирали с помощью различных приспособлений (крюки, грабли, вертушки) со дна неглубоких, хорошо прогреваемых озерных заливов Онежского озера. Об этом до сих пор свидетельствуют местные жители. На о. Кижы мхи заготавливали в Мошгубе, их доставали с глубины 0,5–1 м (Агапитов, 1993).

В настоящее время естественный режим Онежского озера изменился в связи со строительством в 1952 году Верхне-Свирской ГЭС на р. Свири в Ленинградской области. Онежское озеро превратилось в водохранилище. В среднем уровень озера поднялся на 30–40 см (Онежское..., 2010), а местами и выше – 88 см (Медвежьегорск). Изменились экологические условия для произрастания водных мхов. В Мошгубе их не видно, но на лодке граблями с глубины 2 м нам удалось собрать образцы основных мхов-мшителей – *Warnstorfia exannulata* и *Scorpidium scorpioides*. Эти находки свидетельствуют о том, что Мошгуба была источником мохового ресурса в прошлом.

Проведенное исследование подтверждает версию, что название о. Кижы связано с прибрежно-водными мхами, которые использовали для утепления деревянных домов.

Список литературы

- Агапитов В. А. 1993. Кижы: что в имени твоём? (О происхождении названия Кижы и не только...) // Родные сердцу имена (Ономастика Карелии). Петрозаводск. С. 20–21.
- Муллонен И. И. 2014. Заонежье на топонимической карте российского Северо-Запада // Церковь Преображения Господня на острове Кижы: 300 лет на заонежской земле / под ред. И. В. Мельникова. Петрозаводск: Издательский центр музея-заповедника «Кижы». С. 221–228.
- Онежское озеро. Атлас. 2010. Петрозаводск. 151 с.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova T. A. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 5. P. 1–130.

Warmth-keeping mosses of wooden houses of the museum-reserve «Kizhi» (Republic of Karelia)Boyчук М. А.^{1*}, Martjanov R. S.²¹*Petrozavodsk, Institute of Biology of KRC RAN*²*Petrozavodsk, Museum-reserve «Kizhi»*

*E-mail: boychuk@krc.karelia

Museum-Reserve «Kizhi» is located on the islands in the northern part of Onega Lake. It was created in 1966 to preserve valuable monuments of wooden architecture in Karelia. Previously, Kizhi was associated with the Karelian word «kizad» (game) because of the celebrations, now – with «kiidžin» (moss). Mosses were used for heat insulation of wooden houses. In 2017, the authors selected 77 moss samples from 34 wooden houses (XIX – early XX century) in 15 villages. 17 species were identified, of which 2 are most common (*Warnstorfia exannulata*, *Scorpidium scorpioides*). In the past, mosses were collected in large amount from the bottom of shallow bays of the Onega lake. At present only *Warnstorfia exannulata* и *Scorpidium scorpioides* were found, that explained by rise of the lake level in connection with the construction of the Nizhne-Svir Hydroelectric Power Station.

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИШАЙНИКОВ КАВКАЗСКИХ ЛЕСОВ ЗНАЧИТЕЛЬНО ВЫШЕ ЕВРОПЕЙСКИХВондрак Я.^{*1}, Урбанавичюс Г. П.², Маличек И.³, Урбанавичене И. Н.⁴, Палице З.⁵^{1,5}*Прухонице, Институт Ботаники Академии наук Чешской Республики*¹*Чешские Будёёвицы, Университет Южной Богемии*²*Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН*³*Прага, Карлов университет*⁴*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

*E-mail: j.vondrak@seznam.cz

Было изучено разнообразие лишайников самого большого европейского девственного леса, известного в Кавказском заповеднике. Группа лишайников (Г. П. Урбанавичюс, И. Н. Урбанавичене, И. Маличек, Я. Вондрак, З. Палице) в соревновательном режиме исследовала семь площадок размером 1 га в местах предполагаемого локального максимума видового разнообразия лишайников. Площадки были расположены на высотах от 710 до 1919 м над ур. м. вдоль трансекты от села Гузерипль, в пределах всех основных типов леса. В результате исследования суммарно для всех площадок было выявлено высокое региональное видовое разнообразие (гамма-разнообразие) – 636 видов лишайников. Было установлено количество видов для каждой площадки (альфа-разнообразие) – от 240 до 372 видов, в среднем – 313 видов. Предполагаемое видовое разнообразие для самой богатой площадки определяется как 450 +/- 20 видов (по ЧАО2). Таким образом, леса Кавказского заповедника значительно превышают по количеству видов лишайников другие девственные леса Европы. Для сравнения, самая богатая из 20 исследованных площадок в Чешской республике насчитывает 190 видов (лес с доминированием бука), в Украинских Карпатах это 228 видов (также лес с доминированием бука), в Дагестане мы обнаружили 179 видов (сосново-березовый лес).

Caucasian forest lichen diversity is superlative within EuropeVondrak J.,^{*1}Urbanavichus G. P.², Malíček J.³, Urbanavichene I. N.⁴, Palice Z.⁵^{1,5}*Pruhonice, Institute of Botany, Academy of Sciences of the Czech Republic*¹*České Budějovice, University of South Bohemia*²*Apatity, Institute of North Industrial Ecology Problems, FRC KSC RAS*

³Prague, Charles University

⁴Saint-Petersbourg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: j.vondrak@seznam.cz

Largest European virgin forest complex situated in the Caucasus National park was surveyed for lichen biodiversity. Seven plots in altitudinal gradient 710–1919 m above the village Guzeripl including main local forest types were studied by authors using the field method of multi-expert competitive survey on 1 hectare hot-spot plots. Main results are: high total species richness (636 species), huge numbers of lichen species in plots – 240–372 (average 313), Chao2 species richness estimation for the richest plot is 450+/-20 species. Species richness in Caucasian plots highly exceeds numbers known from virgin forests in other European Areas: the richest plot in the Czech Republic has 190 recorded species (beech-dominated forest), in Ukrainian Carpathians it has 228 (beech-dominated forest), in Dagestan we obtained 179 species (pine-birch forest).

БРИОФЛОРА ЛЕСОСТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Воронова О. Г.

Тюмень, Тюменский государственный университет

E-mail: voronova@utmn.ru

Флористическое изучение природных территорий необходимо с целью их рационального использования и сохранения биоразнообразия региона. Зона лесостепи расположена на юге Тюменской области. Ее ландшафты носят вторичный характер, т.к. сильно изменены антропогенной деятельностью. Леса, в основном мелколиственные, встречаются отдельными массивами в полосе остепненных лугов и луговых степей, большая площадь которых используется под сенокосы, пастбища, пашни (Растительный покров ..., 1985). Бриофлора лесостепи Тюменской области практически не изучена, не считая сведений о заказнике регионального значения «Таволжанский» (Воронова, 2017).

Бриологические исследования проводили в 2011 году в Сладковском р-не. Кроме того, локальные сборы мхов в Сладковском р-не (памятник природы «Брусничное») сделаны К. Останиной в 2016 году, в Казанском (заказник «Дубынский») и Армизонском р-нах Н.В. Хозяиновой в 2007 и 2017 годах, соответственно. Согласно ботанико-географическому районированию Западной Сибири указанные районы относятся к зоне лесостепи (Растительный покров ..., 1985). Всего описано 27 ассоциаций: в сосняках, в том числе заболоченных, – 4: сосново-разнотравная (8), сосново-вейниково-костяничная (10), сосново-плеврозиевая (20), сосново-багульниково-сфагновая (26 – памятник природы «Брусничное»); в мелколиственных лесах – 12: осиново-вишнево-злаково-разнотравная (1), березово-вишнево-вейниковая (3), осиново-хмелево-разнотравная (4), березово-вишнево-разнотравная (5), осиново-черемухово-хмелево-вейниково-костяничная (6), березово-ивово-разнотравная (7), березово-вейниково-разнотравная (9), березово-вейниково-костяничная (17), березово-осоковая (19), березово-осоково-разнотравная (21), березово-злаково-осоково-разнотравная (22), осиново-разнотравная (27 – заказник «Дубынский»); в искусственных насаждениях – 1: яблонево-караганово-люцерново-овсяницева (11); в кустарниковых сообществах – 3: боярышниково-разнотравная (2), ивово-тростниково-хвощевая (15), ивово-осоковая (16); на суходольном лугу – 1: разнотравная (25); по берегам озер – 6: тростниково-зеленомошная (12), тростниково-рдестовая (13), тростниково-разнотравная (14), осоковая (18), тростниковая (23), тростниково-осоковая (24). Ряд видов собран на антропогенно нарушенных местообитаниях (28).

Указанная нумерация использована в конспекте флоры мхов, составленном на основе обработки более 100 многовидовых образцов. Виды мхов приведены в соответствии с «Check-list of Mosses of East Europe and North Asia» (Ignatov et al., 2006). Наличие спороношения отмечено знаком S+. Встречаемость оценивали по шкале: Un – вид встречен только однажды, R – редко, вид известен из 2 – 5 местонахождений, Sp – спорадично, из 6 – 14, Cm – часто, из 15 – 21, W – повсеместно встречающиеся, из 22 – 28. Наличие спороношения отмечено S+. Образцы собранного материала хранятся в гербарии Тюменского государственного университета.

Конспект флоры мхов

(* - виды, указанные для заказника «Таволжанский»)

Класс Sphagnopsida

Семейство Sphagnaceae Martynov

1. *Sphagnum balticum* (Russow) C. E. O. Jensen – Уп: на сырой почве (26). 2. *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. – Уп: на сырой почве (26). 3. *S. magellanicum* Brid. – Уп: на сырой почве (26). 4. *S. warnstorffii* Russow – Уп: на сырой почве (26).

Класс Polytrichopsida, Bryopsia

Семейство Polytrichaceae Schwägr.

5. *Polytrichum juniperinum* Hedw. – Ср: на пнях (17, 22), опаде, почве в колее лесной дороги (9), основаниях стволов берез (9, 21). 6. *P. piliferum* Hedw. – R: на пнях (21), основаниях стволов берез (22). 7. *P. strictum* Brid. – Уп: на сырой почве (26).

Класс Polytrichopsida, Bryopsia.

Класс Bryopsida

Семейство Funariaceae Schwägr.

8. *Funaria hygrometrica* Hedw. – Уп: на умеренно влажной почве возле жилого дома в с. Сладково (28).

Семейство Dicranaceae Schimp.

9. *Dicranum bonjeanii* De Not. – Уп: на валежнике (27).

10. **D. flagellare* Hedw. – R: на стволах берез (3, 6, 17). 11. **D. flexicaule* Brid. – R: на основаниях стволов берез (1, 3, 5, 21). 12. **D. fuscescens* Turner – Уп: на валежнике (3). 13. **D. montanum* Hedw. – Ср: на валежнике (1, 2), основаниях стволов берез (3, 6, 9, 17), пнях (9). 14. **D. polysetum* Sw. – R: на основаниях стволов берез (3), почве (8, 10, 20). 15. **D. scorarium* Hedw. – Ср: на почве (8), валежнике (2, 6, 10), пнях (1), основаниях стволов берез (3, 5, 9).

Семейство Ditrichaceae Limpr.

16. **Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. – Ср: на почве (8, 17, 25, 26), валежнике (1, 5, 9, 21, 22), пнях (1, 8, 9, 19, 22). 17. *Ditrichum pusillum* (Hedw.) Hampe – R: на почве (7, 12). S +.

Семейство Meesiaceae Schimp.

18. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wilson – Уп: на умеренно влажной почве возле жилого дома в с. Сладково (28).

Семейство Orthotrichaceae Arn.

19. *Orthotrichum obtusifolium* Brid. – R: на стволе старой осины (9), основаниях стволов яблонь (11).

Семейство Bryaceae Schwägr.

20. **Bryum creberrimum* Taylor – См: на почве (7, 8, 9, 12, 23, 25), валежнике (1, 2, 6, 9, 10, 15, 19, 21, 22), пнях (9, 10, 22), основаниях стволов (15, 17, 21, 22) и выступающих корнях берез (17). S+. 21. **B. toravicum* Podr. – Уп: на валежнике (6). Вид, включенный в новое издание Красной книги Тюменской области (Постановление..., 2017). 22. *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) P. Gaertn. – Ср: на почве (7, 9, 12), валежнике (1, 6, 17), опаде (19).

Семейство Mielichhoferiaceae Schimp.

23. **Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. – Ср: на почве (7, 26), валежнике (1, 2, 4, 6, 17, 19), пнях (1, 9, 10, 17, 19, 20, 22), основаниях стволов берез (9, 17, 19, 21). S +.

Семейство Mniaceae Schwägr.

24. **Plagiommium cuspidatum* (Hedw.) T. Кор. – Ср: на почве (9, 20), валежнике (1, 3, 4, 6, 9, 10, 15, 17, 19), пнях (1, 9, 17), основаниях стволов берез (15, 19).

Семейство Aulacomniaceae Schimp.

25. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. – Ср: на почве (9, 12, 23, 26), валежнике (22, 27), пнях (17, 22), основаниях стволов берез (9, 19, 22).

Семейство Plagiotheciaceae (Broth.) M. Fleisch.

26. *Plagiothecium denticulatum* (Hedw.) Bruch et al. – R: на валежнике (10, 19), пнях (9, 17, 19), основаниях стволов берез (9, 17, 19). 27. *P. laetum* Bruch et al. – R: на основаниях стволов берез (9, 21, 27).

Семейство Leucodontaceae Schimp.

28. *Leucadon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. – Уп: на стволе старой осины (9). Первая находка вида на территории Тюм. обл.

Семейство Pylaisiadelphaceae Goffinet et W. R. Buck

29. **Platygyrium repens* (Brid.) Bruch et al. – R: на валежнике (2), стволах берез, осин (9).

Семейство Climaciaceae Kindb.

30. **Climacium dendroides* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr – R: на валежнике (1, 6, 27), пнях (9), основаниях стволов берез (19).

Семейство Hylocomiaceae (Broth.) M. Fleisch.

31. **Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. – R: на почве (20), валежнике (3). 32. **Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Sp: на почве (8, 9, 10, 26), валежнике (1, 3, 4, 5, 6, 10), пнях (9), стволах берез (1, 3, 5, 6, 19). S+. 33. *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. – Un: на почве (20).

Семейство Brachytheciaceae Schimp.

34. **Brachythecium salebrosum* (F. Weber et D. Mohr) Bruch et al. – Cm: на почве (8, 9, 12, 20, 21, 25), опаде (9), валежнике (2-6, 9, 10, 15, 17, 19, 22, 27), пнях (1, 9, 10, 17, 19, 22), основаниях стволов берез (1, 3, 4, 5, 9, 15, 17, 19, 21, 22), осин (1, 3, 4), боярышника (2, 6), яблонь (11), выступающих корнях деревьев (17), кочках (19). S+. 35. *Sciuro-hypnum oedipodium* (Mitt.) Ignatov et Huttunen – R: на почве (9), валежнике (10). 36. **S. reflexum* (Starke) Ignatov et Huttunen – Un: на пне (1).

Семейство Calliergonaceae (Kanda) Vanderp., Hedenäs, C. J. Cox et A. J. Shaw

37. *Warnstorfia exannulata* (Bruch et al.) Loeske – R: на почве, в том числе в придорожной канаве (7, 28), валежнике (17, 19, 27), опаде, пнях, основаниях стволов берез (19), а также в воде озера Вьялково в окрестностях д. Вьялково Армизонского р-на. 38. *W. fluitans* (Hedw.) Loeske – Un: на почве (7).

Семейство Scorpidiaceae Ignatov et Ignatova

39. **Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske – Sp: на почве (12), валежнике (1, 2, 5, 6, 9, 17), пнях (1), опаде (19), основаниях стволов берез (1, 3, 5, 9, 21), осин (1), яблонь (11).

Семейство Pylaisiaceae Schimp.

40. **Callicladium haldanianum* (Grev.) H. A. Crum – Sp: на валежнике (1, 5), пнях (1), основаниях стволов берез (3, 9, 17). 41. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske – Un: на почве (26). 42. **Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch et al. Sp: на валежнике (1, 2, 4, 5, 6, 10, 15, 19, 27), пнях (1), основаниях стволов берез (3, 4, 17), осин (1, 3, 4, 9, 15), боярышника (2, 6), яблонь (11). S+. 43. *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. – R: на почве (20), основаниях стволов берез (9). 44. **Stereodon pallescens* (Hedw.) Mitt. – Cm: на валежнике (1-6, 9, 10, 17, 19, 22, 27), пнях (10, 17, 19, 20), основаниях стволов берез (1-6, 9, 17, 21, 22), осин (1, 3, 9), боярышника (2), выступающих корнях деревьев (17). S+.

Семейство Leskeaceae Schimp.

45. **Leskea polycarpa* Hedw. – R: на валежнике (1), основаниях стволов яблонь (11).

Семейство Thuidiaceae Schimp.

46. **Haplocladium micropylum* (Hedw.) Broth. – Sp: на валежнике (1, 2, 5, 6), стволе старой осины (9). 47. **Helodium blandowii* (F. Weber et D. Mohr) Warnst. – R: на валежнике (6, 19). 48. *Thuidium recognitum* (Hedw.) Lindb. – Un: на почве (20).

Семейство Amblystegiaceae G. Roth

49. **Amblystegium serpens* (Hedw.) Bruch et al. – Cm: на почве (16, 25), опаде (16, 19), валежнике (1, 2, 4, 5, 6, 9, 10, 15, 17, 19, 25, 27), пнях (9, 10, 17, 19), основаниях стволов берез (1, 3, 15, 17, 19, 25), осин (1, 3, 4), боярышника (2, 6), яблонь (11), выступающих корнях деревьев (17), кочках (19). S+. 50. **Campylidium sommerfeltii* (Myrin) Ochyra – Un: на валежнике (1). 51. **Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Warnst. – Sp: на почве (12, 16, 18, 23), опаде (16), валежнике (6), стволах ив (16), кочках (19), в воде (13, 14, 24). 52. **D. polygamus* (Bruch et al.) Hedenäs – Sp: на почве (7, 8, 12, 25), валежнике (1, 6, 9, 17, 19, 27), основаниях стволов берез (17). S+.

Согласно проведенным исследованиям флора мхов лесостепных сообществ Тюменской области представлена 52 видами, относящимися к 35 родам, 23 семействам, 8 порядкам, 3 классам: Sphagnopsida, Polytrichopsida, Bryopsida. Ведущую роль в сложении растительных сообществ играют мхи порядка Hurliales, составляющие 51, 9% от общего числа видов. Наибольшее видовое разнообразие характерно для семейств Sphagnaceae, Dicranaceae, Pylaisiaceae, Amblystegiaceae, на долю которых приходится 32,7%. Виды с повсеместным распространением на исследованной территории не отмечены. К числу наиболее часто встречающихся, относятся *Bryum creberrimum*, *Brachythecium salebrosum*, *Stereodon pallescens*, *Amblystegium serpens*. Только по одному местонахождению отмечено для 17 видов.

Бриофлора мелколиственных лесов представлена 42 видами, сосняков – 25, кустарниковых сообществ – 13, сообществ по берегам озер – 9, искусственных насаждений – 6, суходольного луга – 5, антропогенно нарушенных местообитаний – 3. Наибольшее видовое разнообразие отмечено для ассоциаций мелколиственных лесов, таких как березово-вейниково-разнотравная – 26, осиново-

вишнево-злаково-разнотравная – 21, осиново-черемухово-хмелево-вейниково-костяничная – 19, березово-вейниково-костяничная и березово-осоковая по 18 видов.

По отношению к субстрату мхи распределились следующим образом: гниющая древесина – 34 (валежник – 31, пни – 19), стволы деревьев – 30 (березы – 25, осины – 9, яблони – 6, боярышник – 4, ивы – 1), почва – 29, опад – 7, выступающие корни деревьев – 4, кочки из осоки – 3, вода – 2. Строгую избирательность показали 22 вида, их них эпигейных – 12, эпиксильных – 6, эпифитных – 4. Следует отметить, что эпифитные мхи обрастают в основном основания стволы деревьев.

Список литературы

Воронова О.Г. 2017. Видовое разнообразие мхов государственного комплексного природного заказника регионального значения «Таволжанский» // Мат. XIV Всерос. научно-практ. Конф. «Тобольск научный – 2017». Тобольск. С. 23–26.

Постановление администрации Тюменской области от 04.04.2005 №67-пк «О перечне видов, подлежащих занесению в Красную книгу Тюменской области» в ред. От 29.11.2017 № 590-п 2017. https://admtumen.ru/ogv_ru/about/ecology/bio_security.htm (Accessed 12.01.2018).

Растительный покров Западно-Сибирской равнины. 1985. Новосибирск. 250 с.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. 2006. Check-list of Mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 15. P. 1–130.

Bryoflora of the forest-steppe communities of the Tyumen Region

Voronova O. G.

Tyumen, Tyumen State University

E-mail: voronova@utmn.ru

Summary. In bryoflora of the forest-steppe communities of the Tyumen Region 52 species of 35 genera, 23 families and 3 classes (Sphagnopsida, Polytrichopsida, Bryopsida) were recorded. The families Sphagnaceae, Dicranaceae, Pylaisiaceae, Amblystegiaceae include up 32,7% of the species of the region. The most widespread species are *Bryum creberrimum*, *Brachythecium salebrosum*, *Stereodon pallescens*, *Amblystegium serpens*. The highest rate of moss diversity (42 species) is characteristic for the small-leaved forest. The dominant substrate is decaying trees with 34 moss species.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЦИАНОПРОКАРИОТ АРКТИКИ

Давыдов Д.А.

Апатиты, Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН

E-mail: d_disa@mail.ru

Освоение Арктики входит в число приоритетных стратегических направлений развития России, но современное состояние биоразнообразия цианопрокариот на значительной территории евразийской Арктики ранее не анализировалось. Отдельные регионы, входящие в указанную зону, имеют различную историю и степень изученности. Наиболее длительно и планомерно исследовалась территория архипелага Шпицберген (Давыдов, 2010), менее изучены архипелаги российской Арктики и континентальные районы (Davydov, Patova, 2017).

Для обобщения собственных многолетних исследований цианопрокариот архипелага Шпицберген и литературных данных использована информационная система (ИС) CRIS (<http://krabg.ru/cris/>), в частности, ее раздел CYANOpro (<http://krabg.ru/суанopro/>) (Мелехин и др., 2013). Использование ИС позволяет актуализировать и хранить большие массивы данных, а также всесторонне анализировать полученные результаты.

Генеральным фактором, определяющим развитие цианопрокариот, следует считать обводненность. В наземных полярных экосистемах требования к режиму увлажнения являются более значимыми, чем минеральное питание или сумма эффективных температур. В местах с устойчивым запасом влаги и питательных веществ обилие и видовое разнообразие цианопрокариот относительно высокое. По мере увеличения степени неблагоприятных условий, в основном, в процессе регидратации численность и разнообразие видов снижается. Вариативность полярных местообитаний можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через водно-наземные (субаэрофитные) до сухих наземных. Эти группы местообитаний различаются по периодичности, амплитуде и регулярности увлажнения. Соответственно и виды цианопрокариот можно разделить на две большие экологические группы по гидрологическим предпочтениям: водные и наземные, последние в свою оче-

редь делятся на субаэрофитные (водно-наземные) и аэрофитные (обитатели скальных субстратов и поверхности почв).

Возможной основой для классификации местообитаний цианопрокариот Арктики может послужить следующая модель, основанная на Европейской ИС (<http://eunis.eea.europa.eu>) с некоторыми дополнениями и изменениями.

А. Морские местообитания традиционно не рассматриваются в рамках исследований пресноводной флоры. **В. Приморские местообитания**, расположены выше приливного уровня, но непосредственно на морском побережье, испытывают морское влияние в виде заплеска и аэрозолей. Среди них цианопрокариоты занимают две подгруппы. **В1: приморские дюны и песчаные побережья**. Несмотря на то, что цианопрокариоты в таких местообитаниях редки, могут встречаться небольшие обрастания в толще песка или на его поверхности. Заметные маты формируют *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*. Встречаются отдельные колонии *Nostoc commune*, иногда *Anabaena inaequalis*, *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*. **В2: приморские галечниковые пляжи**. Чаще всего лишены цианопрокариот, здесь найдены только: *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *Calothrix parietina*.

С. Континентальные водные бассейны. Все водные объекты, расположенные на континенте, за исключением постоянных снежников и ледников. **С1: стоячие водные бассейны – водоемы**. Из всех типов водоемов в Арктике распространены только три группы: это постоянные (С1.1) олиготрофные водоемы, эфемерные (С1.6) водоемы и постоянные озера, большую часть лета, покрытые льдом (С1.7).

С1.1 Постоянные олиготрофные водоемы - широко распространены, велико обилие мелких бассейнов, небольшой глубины, хорошо прогреваемых и обильно зарастающих. Далее деление идет по местообитаниям С1.11: бентосные сообщества; С1.16: планктонные сообщества; С1.18 тихопланктонные сообщества; С1.6: эфемерные озера, пруды, лужи. На дне неглубоких пересыхающих озер формируются цианобактериальные маты. Наиболее распространенными видами в таких сообществах являются *Phormidium uncinatum*, который располагается в верхнем слое и *Leptolyngbya* cf. *gracillima* и *Pseudanabaena* cf. *minima*, образующие нижний слой. Менее часто встречаются маты с участием *Petalonema alatum*, *P. crustaceum*. **С1.7: постоянные озера, покрытые льдом большую часть вегетационного периода**. Из-за климатических особенностей и широкого распространения ледников озера данного типа являются характерной чертой Арктики.

Для водных экосистем высоких широт одной из главных экологических особенностей является заметное уменьшение разнообразия типичных водных цианопрокариот с юга на север. Это связано как с низкой трофностью, так и с значительным числом водоемов подгруппы С1.7. В таких условиях видовой состав и биомасса цианопрокариот планктона и бентоса чрезвычайно бедны. Во флорах Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Новой Земли низко разнообразие типичных планктонных видов из родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Dolichospermum*, в субарктических тундрах их разнообразие заметно возрастает. Например, типичный широко распространенный вид *Aphanizomenon flos-aquae* до настоящего времени не обнаружен на арктических архипелагах, но широко встречается на более южных тундровых и гипоарктических территориях, где часто вызывает «цветение» воды.

В планктоне крупных озер полярных пустынь и высокой Арктики цианопрокариоты представлены видами родов *Pseudanabaena*, *Leptolyngbya*, *Jaaginema*, *Oscillatoria*. Большинство отмеченных в планктоне видов – это тихопланктон, т.е. виды не являющиеся типично планктонными, а попадающими в толщу воды в результате интенсивного ветрового перемешивания из перифитона и бентоса. В мелких прогреваемых озерах с более высоким трофическим статусом разнообразие цианопрокариот значительно выше. В таких озерах наряду с видами родов *Dolichospermum* и *Anabaena* отмечены *Nostoc kihlmanii*, *N. zetterstedtii*, *N. paludosum*, *Merismopedia elegans*, *M. glauca*, *M. minima*, *M. punctata*, *Gomphosphaeria aponina*, *G. cordiformis*, *Woronichinia compacta*, *W. delicatula*, *Gloeotrichia echinulata*.

В отличие от планктонных сообществ, цианопрокариоты перифитона и бентоса в арктических и гипоарктических озерах более разнообразны и обильны. Одним из самых распространенных бентосных видов в озерах высоких широт является *Oscillatoria tenuis*. Нередки также бентосные маты *Phormidium uncinatum*. В условиях Шпицбергена ряд планктонных видов обнаруживаются в составе бентосных обрастаний, сформированных на основе видов *Leptolyngbya*: *Snowella lacustris*, *Woronichinia karelica*.

В более южных озерах тундровой зоны в составе бентоса чаще других отмечаются: *Tolythrix tenuis*, *T. distorta*, *Hapalosiphon fontinalis*, *H. intricatus*, в горных озерах: *Scytonema crispum*, *Chamaesiphon incrustans*, *C. rostafinskii* и *C. confervicolus*. Для не глубоких тундровых озер характер-

ным является массовое развитие на дне крупных колоний ностоков. Среди них наиболее часто встречается *N. pruniforme*, *Nostoc linckia* и др.

C2: Проточные водные бассейны – водотоки. C2.1: ключи и ручьи, которые они формируют, гейзеры. C2.14: термальные источники. Хотя и встречаются в Арктике, но довольно редки и не отличаются обилием видов. Здесь отмечены *Microcoleus autumnalis*, *Chamaesiphon confervicolus* var. *angustus*, *Chroococcus minor*, *Kamptonema formosum*, *Phormidium ambiguum*, *P. aerugineo-caeruleum*, *Leptolyngbya laminosum*.

Остальные типы ручьев в условиях Арктики можно разделить на два типа – быстрые и медленные. C2.2: постоянные быстрые турбулентные водотоки. Быстрые ручьи имеют ледниковое питание и характеризуются высокой скоростью, температурой на несколько градусов выше нуля и мутной водой. Их подразделяют на C2.21: верхние и средние части течения горных ручьев, характеризующиеся турбулентным течением. C2.22: нижние части течения горных ручьев. C2.23: ледниковые стоки. Водорослевая растительность в них представлена эпилитами, которые формируют слизистые образования на поверхности крупных валунов. Обычно это маловидовые сообщества. Так в быстрых ручьях можно встретить *Chamaesiphon polonicus*, *Trichocoleus delicatulus*, *Schizothrix facilis* реже *Phormidium uncinatum*. C2.24: водопады. При небольших перепадах и малом расходе воды водопады имеют богатую растительность, но здесь отсутствуют специфические виды. Так, помимо названных видов, характерных для быстрых ручьев, здесь можно обнаружить и обитателей бентоса ручьев и озер *Leptolyngbya compacta*, *Phormidium interruptum*, *Cyanothece aeruginosa*.

C2.3: постоянные медленные водотоки делятся на C2.31: верхние течения постоянных медленных водотоков и C2.32: средние и нижние течения постоянных медленных водотоков. Сюда же относятся и арктические реки. Реки в Арктике в верховьях имеют вид бурных потоков мутной холодной воды, что крайне неблагоприятно для развития цианопрокариот. В нижнем течении скорость потока замедляется, но прозрачность и температура воды часто остается низкой. Видовой состав цианопрокариот рек сходен с таковым в более мелких водотоках – ручьях.

Водосборы более южных рек характеризуются высокой заболоченностью, поэтому прозрачность воды здесь низкая. Как арктические, так и гипоарктические реки зачастую порожисты. Типичными обитателями рек следует считать *Merismopedia* spp., *Microcystis aeruginosa*, *Coelospherium kuetzingianum*, *Chamaesiphon confervicolus*, *C. rostafinskii*, *Stigonema mamillosum*, *Nostoc linckia*, *Dolichospermum* spp., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Tolypothrix* spp., *Rivularia* spp. Массовое развитие цианопрокариот отмечено только в зонах эстуариев крупных рек.

Медленные ручьи более богаты цианопрокариотами. «Пионером» заселения в верхних течениях медленных ручьев (обычно они начинаются от снежников) является *Phormidium uncinatum*. Ниже по течению к нему присоединяются *Leptolyngbya aeruginea*, *L. compacta*, *L. valderiana*. Мелкие гальки на дне ручьев – характерное местообитание для *Dichothrix gypsophila*.

C3: Литоральная зона континентальных водных бассейнов. В этой группе следует выделить C3.6: незаросшие или слабозаросшие берега с подвижными грунтами, среди которых преобладают C3.64: осушаемые незаросшие галечниковые и песчаные берега пресноводных озер. Этот переходный тип местообитаний – характерный экотоп для многих видов: *Aphanocapsa delicatissima*, *A. fonticola*, *A. grevillei*, *A. rivularis*, *Aphanothece microscopica*, *Gloeocapsa violascea*, *Leptolyngbya* cf. *gracillima*, *L. sieminskae*, *Petalonema incrustans*, *Phormidiochaete nordstedtii*, *Phormidium uncinatum*.

Наземные местообитания имеют большее разнообразие цианопрокариот, возрастающее от юга на север, что, вероятно, связано со снижением конкуренции со стороны высших растений и увеличением числа экологических ниш.

Переходные между водными и наземными экосистемами местообитания субаэрофитов. По частоте встречаемости субаэрофитные местообитания самые распространенные в высоких широтах, в таких местообитаниях разнообразие цианопрокариот самое высокое. D: Болота, верховые кочковатые болота и топи. В этой группе в северных районах Арктики наиболее представлены D3: аапа, бугристые и полигональные болота и D7: минеротрофные болота. Набор видов цианопрокариот этих экотопов в значительной степени совпадает с обитателями следующей группы – влажных вариантов тундр (E: Пустоши, кустарники и тундра. F1: тундра. F1.2: моховая и лишайниковая тундра). Эпифитно на мхах чаще всего здесь встречаются *Chroococcus turgidus*, *Symplocastrum friesii*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Fischerella muscicola*, *Aphanocapsa muscicola*, *Scytonema ocellatum*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc punctiforme* и др. Вероятно, самым распространенным и характерным для любых типов тундровых местообитаний, но особенно для влажных тундр, является *Nostoc commune*. Еще одной субаэрофитной группой являются X: Комплексные местообитания. Помимо различных вариантов приснежных сообществ (X05) сюда же относятся и seerages. Постоянное таяние снега в летний пери-

од сопровождается обильным стоком, который в условиях мерзлоты приводит к переувлажнению верхних почвенных горизонтов. Такие местообитания принято называть seepages. Здесь можно встретить: *Gloeocapsa kuetzingiana*, *G. sanguinea*, *G. violascea* и виды, чаще обитающие в лужах и ручьях: *Chroococcus turgidus*, *Microcoleus autumnalis*, *Oscillatoria tenuis*, *Phormidium kuetzingianum*, *P. uncinatum*.

В группе **Н: Наземные лишённые растительности или слабо заросшие местообитания**. Объединены Н1: пещеры и пещерные комплексы, Н2: осыпи, Н3: скалы, каменные блоки и обнажения и Н4: криофильные местообитания. Здесь преимущественно обитают аэрофитные цианопрокариоты. Горные поднятия широко распространены на территории Арктики. Большое разнообразие пород и отсутствие конкуренции благоприятно влияют на видовое богатство цианопрокариот. Наибольшее обилие отмечается на влажных скалах, по которым идет сток от расположенных выше снежников. При наличии твердых пород такой сток будет обильнее на протяжении многих метров по высоте склона. Если породы рыхлые, то они легко дренируются и такие скалы обычно сухие большую часть лета, а, следовательно, не заселены цианопрокариотами. В типичных арктических условиях более распространены глеокапсовые скальные обрастания, состоящие из *Gloeocapsa kuetzingiana*, *G. compacta*, *G. atrata*, *G. alpina*, *G. ralfsii*, *G. sanguinea* и *Chroococcus cohaerens*, *C. pallidus*, *C. spelaeus*. Скальные выходы могут быть покрыты корками из *Phormidium uncinatum*, *Calothrix parietina*, *Pseudanabaena frigida*, *Petalonema crustaceum*, *P. incrustans*, *Cyanothece aeruginosa*, *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *A. parietina*.

Цианопрокариоты, образующие разрастания на поверхности грунтов разнообразны по составу и формируют специфические биологические корки на больших площадях, благодаря большой представленности оголенных участков в арктических регионах. На влажной почве обычны *Microcoleus vaginatus*, *M. favosus*, *Aphanocapsa grevillei*, *Nostoc commune*, *N. punctiforme*, *Stigonema ocellatum*, *S. minutum*, *Scytonema ocellatum*, *S. Crustaceum*, *Leptolyngbya boryana*, *Tolypothrix tenuis*, *T. distorta*.

В толще почвы часто с относительно высоким обилием встречаются: *Chroococcus cohaerens*, *Cyanothece aeruginosa*, *Cyanobacterium cedrorum*, *Leptolyngbya boryana*, *L. foveolarum*, *Phormidium ambiquum*, *P. animale*, *Nostoc punctiforme*, *N. linckia*, *N. microscopicum*.

В целом, в водных местообитаниях Арктики разнообразие цианопрокариот снижено по сравнению с более южными территориями, но в наземных местообитаниях, не встречая конкуренции, они могут образовывать значительные по площади обрастания, образуя доминирующие сообщества. С продвижением на юг картина меняется - водные цианопрокариоты более разнообразны и продуктивны, зачастую вызывают «цветение», но в наземных условиях имеют значительно меньшее значение. Наблюдается ограниченное число доминирующих видов.

Исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ №№ 15-29-02662_офи_м, 18-04-00171_a, 18-04-00643_a.

Список литературы

Давыдов Д. А. 2010. Цианопрокариота Шпицбергена, состояние изученности флоры // Ботанический журнал. Т. 95, № 2. С. 169–176.

Мелехин А. В., Давыдов Д. А., Шалыгин С. С., Боровичев Е. А. 2013. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 118. Вып. 6. С. 51-56.

Davydov D., Patova E. 2017. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Holarctic. *Hydrobiologia*. P. 1-19. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3>

Ecological features of Arctic cyanoprokaryotes flora

Davydov D.A.

Apatity, Polar-Alpine Botanical Garden-Institute KSC RAS

E-mail: d_disa@mail.ru

The currently state of the cyanoprokaryotes biodiversity study has not been analyzed in the massive area occupied by the Eurasian Arctic. Some regions of the Eurasian Arctic zone have various history and the stages research. More long and systematically has been studied Svalbard archipelago (Davydov, 2010), few studies have been carried out in the Russians archipelagos and continental areas (Davydov, Patova, 2017). We combined our findings with records from our CYANOpro database (<http://kpagb.ru/cyanopro/>) (Melichin et al., 2013), obtained during an extensive literature analysis, in order to review cyanoprokaryotes diversity in the Eurasian Arctic. Possibly the new basis of cyanoprokaryotes habitats classification in the Arctic can be following scheme. There is basically EUNIS habitat type (<http://eunis.eea.europa.eu>) with some additions and changes. At the results, we can assume that high diversity of cyanoprokaryotes in the Arctic and

that species occupy a wide range of aquatic and terrestrial habitats where they form dominant communities. To the south, the pattern is reversed and aquatic cyanoprokaryotes grow in abundance and cause blooms but in terrestrial habitats, cyanoprokaryotes are of greatly reduced importance.

ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ И НЕЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ ДАГЕСТАНА: РАЗНООБРАЗИЕ И АНАЛИЗ

Исмаилов А. Б.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

E-mail: i.aziz@mail.ru

Во флоре Дагестана насчитывается 300 видов древесных растений: деревьев – 57 видов, кустарников – 204, кустарничков, лиан и полукустарников – 39. В низменной части Дагестана произрастают пойменные леса (*Populus alba* L., *P. nigra* L., *Quercus robur* ssp. *pedunculiflora* (K. Koch) Menitsky), среди которых выделяется Самурский реликтовый лиановый лес с доминированием *Carpinus betulus* L., *Quercus robur* ssp. *pedunculiflora*. В нижней части предгорий распространены дубовые леса и редколесья (*Quercus petraea* ssp. *iberica* (Steven) Krassih., *Q. petraea* L. ex Liebl., *Q. pubescens* Willd.), арчевники, шибляки, выше которых, полосой, с северо-запада на юго-восток протянулись леса с преобладанием бука (*Fagus orientalis* Lipsky), граба (*Carpinus betulus*). Во Внутригорном Дагестане развиты сосновые (*Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch), березовые (*Betula litwinowii* Doluch., *B. pendula* Roth, *B. raddeana* Trautv.) и смешанные сосново-березовые леса местами с примесью *Acer platanoides* L., *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior* L., *Populus tremula* L., *Quercus macranthera* Fisch. & C.A. Mey. ex Hohen., *Salix caprea* L., *Tilia cordata* Mill. и др. В высокогорной части Дагестана, среди сосновых и березовых лесов, небольшими островками встречаются участки широколиственных лесов с доминированием бука восточного (Asadulaev et al., 2013).

На данных видах деревьев выявлено 345 эпифитных/эпиксильных лишайников и нелихенизированных грибов (за исключением лихенофильных видов), которые составляют около 43% от лишенофлоры Дагестана. Они относятся к 128 родам из 51 семействам. Для сравнения, в Азербайджане известно около 400 таксонов эпифитов/эпиксиллов, включая подвиды, разновидности и формы (Новрузов, Алвердиева, 2014), в Армении – 230 (Gasparyan, Sipman, 2016), в Кабардино-Балкарии – 101 (Слонов, 2002). Среди выявленных – 199 видов микролишайников и 137 видов макролишайников. Девять видов нелихенизированных грибов мы не относим ни к одной из групп, так как они не формируют таллом. Отношение числа микро-/макролишайников (биоморфологический показатель степени изученности) составляет 1.45, что указывает на средний уровень изученности. В наиболее изученных лишенофлорах микролишайников в 2–3 раза больше.

Непосредственно на коре и древесине найдено 296 видов, а 49 видов, помимо древесного субстрата, отмечены также на камнях, почве, мхах (например, представители родов *Candelariella*, *Cladonia*, *Evernia*, *Peltigera*, *Physcia*, *Phaeophyscia* и др.). Только на лиственных деревьях обнаружено 197 видов (практически все представители классов *Arthoniomycetes*, *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*), среди которых 107 видов (54%) были специфичны тому или иному виду древесных. При этом наибольшее разнообразие представителей *Arthoniomycetes* выявлено на гладкой коре граба (68%), а также на дубе (48%) в пойменном Самурском лесу. Специфичных хвойным (*Juniperus* spp., *Pinus kochiana*) – 46 видов (например, *Caloplaca asserigena*, *Evernia mesomorpha*, *Hypogymnia austerodes*, *Letharia vulpina*, *Parmeliopsis ambigua*, *Usnea perplexans*, *Vulpicida pinastri* и др.).

Среди семейств наиболее представлены *Parmeliaceae* (63 вида), *Physciaceae* (42), *Lecanoraceae* (27), *Ramalinaceae* (25), *Teloschistaceae* (23), *Roccellaceae* (11), *Arthoniaceae* (11), *Coniocybaceae* (9), *Caliciaceae* (8), *Candelariaceae* (8), *Collemataceae* (8). Выделим также семейство *Cladoniaceae* (14), некоторые представители которого, в той или иной степени, связаны с древесным субстратом (пни, валеж, основания стволов деревьев). Распределение представителей ведущих семейств по основным видам древесных пород показано в таблице. Среди ведущих родов следует выделить *Lecanora* (18), *Usnea* (13), *Rinodina* (10), *Caloplaca* (9), *Physcia* (9), *Bacidia* (8), *Chaenotheca* (8), *Arthonia* (7), *Bryoria* (7), *Candelariella* (7), *Phaeophyscia* (7), *Ramalina* (7), *Micarea* (7), *Physconia* (6), *Lecidella* (6). В составе пяти родов (*Calicium*, *Chaenothecopsis*, *Hypogymnia*, *Lecania*, *Melanelixia*) отмечено по 5 видов. Среднее количество видов в роде (родовой коэффициент) составляет 2.7.

Таблица. Распределение эпифитов ведущих семейств по видам древесных пород.

Семейство (число видов-эпифитов)	Вид					
	<i>Betula</i> spp.	<i>Pinus kochiana</i>	<i>Quercus</i> spp.	<i>Carpinus caucasica</i>	<i>Salix caprea</i>	<i>Fagus orientalis</i>
<i>Parmeliaceae</i> (63)	53	49	12	6	16	7
<i>Physciaceae</i> (42)	28	12	18	15	11	9
<i>Lecanoraceae</i> (27)	16	14	9	10	6	8
<i>Ramalinaceae</i> (25)	12	4	12	9	7	5
<i>Teloschistaceae</i> (23)	13	5	9	5	4	3
<i>Arthoniaceae</i> (11)	2	1	4	7	0	3
<i>Roccellaceae</i> (11)	2	0	7	9	1	1
<i>Coniocybaceae</i> (9)	4	4	1	2	0	0
<i>Caliciaceae</i> (8)	4	4	0	0	0	0
<i>Candelariaceae</i> (8)	8	3	3	2	4	1
<i>Collemtaceae</i> (8)	4	1	4	1	3	0
Всего видов: 220	146	97	79	66	52	37

Исходя из таблицы, отметим некоторые специфичные семейства лишайников по отношению к заселяемому форофиту. Так большинство представителей семейства *Arthoniaceae* и *Roccellaceae* отмечены на дубе и грабе. При этом большая их часть выявлена и известна только из лианового леса субтропического типа в дельте р. Самур на Приморской низменности. Это, например, виды с океаническим распространением *Bactrospora dryina*, *Dendrographa decolorans*, *Enterographa crassa*, *E. hutchinsiae*, также редкие и индикаторные виды *Arthonia spadicea*, *Coniocarpon cinnabarinum*, *Pachnolepia pruinata*. На коре и древесине березы и сосны выявлены практически все виды семейств *Coniocybaceae* и *Caliciaceae*. Это представители родов *Calicium* и *Chaenotheca*, чаще произрастающие на древесине валежа и пнях в старовозрастных малонарушенных лесах. Их наличие указывает на высокую природоохранную ценность лесов. Также на коре березы отмечены все эпифитные виды из семейства *Candelariaceae*, а на березе и дубе – большинство представителей семейства *Collemtaceae*.

Наибольшее число видов выявлено на березе – 194 вида. Среди них 52 вида обнаружены только на березе, например, *Arthopyrenia salicis*, *Bryoria kuemmerleana*, *Buellia disciformis*, *Catillaria erysiboides*, *Heterodermia japonica*, *Hypotrachyna laevigata*, *Ochrolechia pallescens*, *Pannaria conoplea*, *Parmeliella triptophylla*, *Parmelina carporrhizans*, *P. pastillifera*, *P. quercina*, *Pertusaria constricta*, *Punctelia borneri*, *Rinodina conradii*. В спектре ведущих семейств более 50% состава эпифитов березы приходится на представителей *Parmeliaceae* и *Physciaceae*. Также более 55% видового состава родов *Lecanora* и *Caloplaca* встречается на березе, а эпифитов из родов *Ramalina*, *Rinodina*, *Usnea* – более 90%.

На сосне известно 137 видов, 42 из которых отмечены только на этом форофите. Это, например, *Bryoria fuscescens*, *Buellia griseovirens*, *Caloplaca asserigena*, *Evernia mesomorpha*, *Lecanora albellula*, *Lecanora strobilina*, *Letharia vulpina*, *Micarea misella*, *Pyrenora praestabilis*, *Usnea perplexans*. В спектре ведущих семейств эпифитов сосны отметим возрастание доли представителей *Lecanoraceae*. На коре сосны выявлено более 70% видов рода *Bryoria* и *Usnea*, а на древесине валежа и пней – 100% видов *Micarea* и 50% *Chaenotheca* от их известного состава.

На коре и древесине дуба выявлено 109 видов. Среди них 17 видов (например, *Acrocordia cavata*, *Agonimia borysthenica*, *Alyxoria culmigena*, *Gyalecta carneola*, *G. truncigena*, *Inoderma byssaceum*, *Strigula affinis*) встречены только на дубе. Большинство выявленных только на дубе видов являются индикаторами малонарушенных сообществ. Также на дубе отмечено 63% представителей семейства *Roccellaceae* (7 из 11), 57% видов рода *Arthonia* (4 из 7) и все эпифитные виды рода *Gyalecta*.

Из 84 выявленных на грабе видов, 14 отмечено только на данном форофите, например, *Arthonia apatetica*, *Bacidia polychroa*, *Caloplaca lucifuga*, *Coniocarpon cinnabarinum*, *Graphis betulina*, *Pyrenula macrospora*, *Rinodina albana* и др. Отметим, что 63% эпифитов семейства *Arthoniaceae* (7 из

11) и 81% *Roccellaceae* (9 из 11) встречаются на грабе. При этом 75% видов рода *Pyrenula* также предпочитают гладкую кору граба

Менее изучен состав эпифитов бука и ивы. Здесь выявлено по 55 видов, среди которых 8 видов (например, *Bacidia biatorina*, *Diplotomma pharcidium*, *Lecanora subrugosa*, *Pertusaria leioplaca*, *Ricasolia amplissima*) известны только с бука, а 3 вида (*Bacidia igniarii*, *Peltigera collina*, *Scytinium gelatinosum*) – с ивы.

Проведен кластерный анализ на уровне видов и порядков. По результатам кластеризации видового состава эпифитов по основным древесным породам выделилось два кластера – береза–сосна и ива–бук–граб–дуб. При этом во втором кластере бук, граб и дуб располагались близко друг к другу. При аналогичном анализе на уровне порядков более четко разделяется второй кластер на два подкластера – ива–бук и граб–дуб. Результаты многомерного шкалирования показывают распределение форофитов, аналогичное кластерному анализу. В целом, более изученные береза и сосна во всех случаях формировали отдельный кластер. Близкое расположение граба и дуба, вероятно, объясняется значительным числом общих видов (51 вид), а на уровне порядков, от остальных деревьев их отличают *Arthoniales*, *Monoblastiales*, *Ostropales*, *Pyrenulales*.

Проведено сравнение степени сходства видового состава с использованием коэффициента Серенсена-Чекановского. Приведем некоторые результаты: береза/сосна – 0.5, граб/дуб – 0.53, сосна/дуб – 0.29, сосна/граб – 0.19, береза/граб – 0.33, береза/дуб – 0.4, граб/бук – 0.37, дуб/бук – 0.41, ива/бук – 0.27, береза/бук – 0.24, сосна/бук – 0.18.

К редким эпифитам, включенным в Красную книгу РФ и найденным в Дагестане, относятся *Leptogium hildenbrandii* (найден на дубе и ясене), *Letharia vulpina* (на сосне), *Lobaria pulmonaria* (бук, липа), *Ricasolia amplissima* (бук), *Tornabea scutellifera* (дуб, боярышник, вяз), *Usnea florida* (береза, сосна).

Леса Дагестана, в целом, изучены неравномерно. Наиболее изучен состав эпифитов в горных сосновых и березовых лесах, меньше – в широколиственных лесах с преобладанием бука восточного. При этом значительное число видов-эпифитов сконцентрировано, на наш взгляд, в высокогорных букняках, где осадков выпадает до 1100 мм в год.

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 15-29-02396. Автор благодарит Г. П. Урбанвичюса (ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты), Я. Вондрака (Институт ботаники АН Чехии, Прухонице) за помощь в изучении эпифитных лишайников, Д. М. Анатова (ГорБС ДНЦ РАН, Махачкала) за статистическую обработку некоторых данных.

Список литературы

- Новрузов В. С., Алвердиева С. М. 2014. Конспект лишайников Азербайджана. Баку. 237 с.
 Слонов Т. Л. 2002. Лихенофлора Кабардино-Балкарии. Нальчик. 136 с.
 Asadulaev Z., Murtazaliev R., Aliev H. 2013. Types of Dagestan forests and peculiarities of their distribution // International Caucasian forestry symposium proceeding. Artvin. P. 662–668.
 Gasparyan A., Sipman H.J.R. 2016. The epiphytic lichenized fungi in Armenia: diversity and conservation // Phytotaxa. Vol. 281, №1. 68 p.

Epiphytic lichens and non-lichenized fungi of Dagestan: diversity and analysis

Ismailov A. B.

Makhachkala, Mountain Botanical Garden DSC RAS

E-mail: i.aziz@mail.ru

Epiphytic and epixylic lichens and non-lichenized fungi in lichen flora of Dagestan include 345 species (43% of total known species). They belong to 128 genera and 51 families. Among them 199 species are microlichens, 137 – macrolichens, biomorphological index is 1.45. The genus coefficient is 2.7. Only on bark and wood registered 296 species, other 49 species besides the wood substrate also found on stones, soil and mosses. Only on deciduous trees revealed 197 species, among them 107 species were specific for one of trees. 46 species are specific for coniferous (*Juniperus* spp., *Pinus kochiana*). The information about species composition of different trees is presented. The results of multidimensional scaling, cluster analysis and Sørensen's similarity indices are shown.

ЛИШАЙНИКИ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «РЕМДОВСКИЙ» (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Истомина Н. Б.*, Лихачева О. В.

Псков, Псковский государственный университет

*E-mail: pgpu.istomina@mail.ru

Создание сети особо охраняемых природных территорий – один из путей сохранения естественной природной среды и биоразнообразия. На территории Псковской области насчитывается 42 охраняемых природных объекта. Из них: 1 ООПТ международного, 3 – федерального, 28 – регионального (11 государственных зоологических заказников и 17 памятников природы) и 10 – местного значения. Авторами проведены лишенологические исследования на 8 ООПТ различного статуса охраны, в 1 музее-заповеднике и 46 усадебных парках (Истомина, Лихачева, 2017).

Государственный природный заказник «Ремдовский» имеет федеральный статус охраны и входит в состав водно-болотного угодья международного значения «Псковско-Чудская приозерная низменность», выделенного в соответствии с принципами и критериями Рамсарской конвенции для изучения и сохранения уникальных природных комплексов в районе Псковско-Чудского водоема. Заказник был создан в 1985 году на территории Псковского и Гдовского районов Псковской области. Занимает площадь в 74 700 га (Красная..., 2014).

В разные годы на данной особо охраняемой территории проведены инвентаризационных исследований водорослей, мохообразных, высших сосудистых растений и других компонентов биоты (Рамсарское..., 2006). В настоящем сообщении приводятся первые сведения о видовом составе лишайников данной ООПТ.

На территории заказника «Ремдовский» в полевые сезоны 2003–2004 и 2016 гг. обследованы окрестности биологической станции «Пнево» Псковского государственного университета, расположенной в деревне Пнево, прибрежная часть озера Теплого и окрестности деревни Путьково (Гдовский район). Сбор лишайников осуществлялся в лесных фитоценозах (сосновые боры, черноольшанники, сероольшанники, смешанные мелколиственные леса), а также в сообществах дюнных комплексов, расположенных по побережью озера. Обследовались разнообразные субстраты: кора живых деревьев и кустарников, почва, разлагающаяся древесина естественного происхождения (пни, поваленные стволы), гранитные валуны.

Обработанная коллекция лишайников насчитывает 84 вида. В работе номенклатура видов лишайников приводится по сводке А. Nordin et al. (2011).

Лишайники заказника относятся к 4 эколого-субстратным группам (эпифиты, эпиксилы, эпигеиды, эпилиты). В районе исследования преобладают лишайники-эпифиты (53 вида), приуроченные к разнообразным растительным сообществам вторичного происхождения.

В сосновых сообществах широко распространены бореальные виды лишайников: *Evernia mesomorpha* Nyl., *Hypocenomyce scalaris* (Ach.) M. Choisy, *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Platismatia glauca* (L.) W. L. Culb. et C. F. Culb., *Tuckermannopsis chlorophylla* (Willd.) Hale, *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf, *Usnea hirta* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *U. subfloridana* Stirt., *Vulpicida pinastri* (Scop.) J.-E. Mattsson et M. J. Lai, приуроченные к стволовым частям деревьев сосны обыкновенной. В комлевых частях стволов произрастают разнообразные виды рода *Cladonia* (*C. coniocraea* (Flörke) Spreng., *C. digitata* (L.) Hoffm., *C. fimbriata* (L.) Fr., *C. macilenta* Hoffm. и др.). На коре можжевельника обыкновенного встречаются *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Cetraria sepincola* (Ehrh.) Ach., *Cladonia cenotea* (Ach.) Schaer., *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora symmicta* (Ach.) Ach., *Melanohalea exasperatula* (Nyl.) O. Blanco et al., *M. olivacea* (L.) O. Blanco et al., *Parmelia sulcata* Taylor, *Platismatia glauca*, *Polycauliona polycarpa* (Hoffm.) Frödén et al., *Vulpicida pinastri* и др. На единичных экземплярах ели европейской обнаружены *Hypogymnia physodes*, *Lecanora varia* (Hoffm.) Ach., *Polycauliona polycarpa*, *Scoliosporium chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda.

В черноольховых сообществах на коре ольхи черной и ольхи серой произрастают *Caloplaca cerina* (Hedw.) Th. Fr., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Hypogymnia physodes*, *Lecania naegeli* (Hepp) Diederich et van den Boom, *Lecanora allophana* Nyl., *L. carpinea* (L.) Vain., *L. pulicaris* (Pers.) Ach., *Lecidella euphorea* (Flörke) Hertel, *Loxospora elatina* (Ach.) A. Massal., *Melanohalea elegantula* (Zahlbr.) O. Blanco et al., *M. exasperatula*, *Parmelia sulcata*, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot., *Physcia adscendens* H. Olivier, *P. stellaris* (L.) Nyl., *P. tenella* (Scop.) DC., *Platismatia glauca* и др.

Для смешанных мелколиственных лесов, образованных березой, осинкой, ивой характерны следующие виды: *Anartychia ciliata* (L.) Korb., *Caloplaca cerina*, *Calogaya lobulata* (Flörke) Arup et al., *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Lecania naegeli*, *Lecanora allophana*, *L. argentata* (Ach.) Malme, *L. carpinea*, *L. pulicaris*, *L. sambuci* (Pers.) Nyl., *L. symmicta*, *Melanelixia glabrata* (Lamy)

Sandler et Arup, *Melanohalea exasperatula*, *M. olivacea*, *M. septentrionalis* (Lyngé) O. Blanco et al., *Physcia adscendens*, *P. stellaris*, *P. tenella*, *P. aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrnr., *Polycauliona polycarpa*, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr., *Ramalina farinacea* (L.) Ach., *R. pollinaria* (Westr.) Ach., *Scoliciosporum sarothammi* (Vain.) Vězda.

Лишайники-эпиксилы представлены в районе исследования 10 видами: *Trapeliopsis flexuosa* (Fr.) Coppins et P. James, *Hypocenomyce scalaris*, *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *Cladonia cenotea*, *C. coniocraea*, *C. digitata*, *C. fimbriata*, *C. mitis* Sandst., *Vulpicida pinastri*.

На каменистом субстрате (гранитные валуны) в районе исследования произрастают 15 видов лишайников. К ним относятся *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Myriolecis dispersa* (Pers.) Śliwa et al., *Physcia caesia* (Hoffm.) Fűrnr., *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Xanthoparmelia conspersa* (Ach.) Hale и др. Кроме типичных эпифитов, на валунах обнаружены широко распространенные и экологически пластичные виды: *Parmelia sulcata*, *Physcia dubia* (Hoffm.) Lettau, *P. tenella*, *Xanthoria parietina*.

На почве выявлен 21 вид лишайников, приуроченных к сосновым сообществам и дюнным комплексам. В сосняках выявлены такие широко распространенные виды, как *Cetraria islandica* (L.) Ach., *Cladonia rangiferina* (L.) F. H. Wigg., *C. fimbriata*, *C. deformis* (L.) Hoffm., *C. cornuta* (L.) Hoffm., *C. mitis*, *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda, *C. gracilis* (L.) Willd. subsp. *gracilis*, *C. phyllophora* Hoffm., *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm. и др.

Особый интерес в районе исследования представляют дюнные комплексы, представленные в Псковской области только по побережью Псковско-Чудского водоема. В данных сообществах в настоящее время наблюдаются сукцессионные процессы, связанные с зарастанием и формированием сосняков. На дюнах произрастают напочвенные виды родов *Cladonia*, *Cetraria*, *Peltigera*. Среди них: *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot., *C. cornuta*, *C. crispata* (Ach.) Flot. var. *crispata*, *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. rei* Schaer., *C. sulphurina* (Michx.) Fr., *C. uncialis* (L.) Weber ex F. H. Wigg., *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer.; *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *C. ericetorum* Opiz, *C. islandica*, *Peltigera rufescens* (Weiss) Humb.

На побережье Теплого озера обнаружено второе местонахождение редкого для Псковской области вида – *Cetraria aculeata*, указанного ранее для территории национального парка «Себежский» (Истомина, Лихачева, 2011). Выявлено новое местонахождение вида *Ramalina fraxinea*, внесенного в Красную книгу Псковской области (2014).

Имеющиеся сведения о лишенобиоте государственного природного заказника «Ремдовский» носят предварительный характер, существующий список может быть дополнен новыми видами.

Список литературы

Истомина Н. Б., Лихачева О. В. 2011. К изучению лишайников национального парка «Себежский» // Труды национального парка «Себежский». Вып. 1. С. 165–169.

Истомина Н. Б., Лихачева О. В. 2017. Система ООПТ Псковской области и сохранение разнообразия лишенобиоты // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России. Тверь. С. 199–206.

Красная книга Псковской области. 2014. Псков. 544 с.

Рамсарское водно-болотное угодье «Псковско-Чудская приозерная низменность» // Псковские особо охраняемые природные территории федерального значения. Вып. 2. / Под ред. В. Ю. Мусатова и С. А. Фетисова. 2006. Псков. 373 с.

Nordin A., Moberg R., Tønnsberg T., Vitikainen O., Dalsätt Å., Myrdal M., Snitting D., Ekman S. 2011. Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi. Ver. April 29, 2011. <http://130.238.83.220/santesson/home.php>.

Lichens of State Nature Reserve «Remdovsky» (Pskov Region)

Istomina N. B.*, Likhacheva O. V.

Pskov, Pskov State University

*E-mail: pgpu.istomina@mail.ru

The article presents the first data of lichen biota at the territory of state nature reserve «Remdovsky» (Pskov region) of federal protection status. The list of lichens includes 84 species, which represent 4 substrate groups (epiphytic, epigeous, epilithic, epixylic). Second location of a rare species for Pskov Region (*Cetraria aculeata*) and new location of a protected species (*Ramalina fraxinea*) are reported.

ФЛОРА МОХООБРАЗНЫХ ГОРНОЙ СТРАНЫ ХАМАР-ДАБАН: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ

Казановский С. Г.

Иркутск, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН

E-mail: kazanovsky@mail.ru

Хамар-Дабан – горная страна в южном Прибайкалье, имеет широтное протяжение более чем на 350 км, при ширине в 50–60 км. Большая часть горной страны расположена в пределах Республики Бурятия, западная – на территории Слюдянского района Иркутской области. В систему Хамар-Дабана входят Хангарульский и Ключевский хребты в юго-западной части, Хамбинский в юго-восточной. Хамар-Дабан отделен от расположенного южнее хребта Малый Хамар-Дабан хорошо разработанной долиной реки Темник, а в юго-западной части от Ключевского хребта извилистыми долинами нескольких рек: Сангина, Бартой, Джиды, Доторджа. Климатические условия северного и южного макросклонов сильно различаются. Северный склон задерживает влагонесущий поток, южный склон находится в дождевой тени и испытывает иссушающее действие забайкальских степей. Климат района характеризуется значительной расчлененностью и умеренной континентальностью. Климат северной части Хамар-Дабана умеренный и влажный, с осадками до 1300 мм в год; в высокогорных районах – 2000 мм и более. Средняя температура января составляет -17°C , средняя температура июля 15°C . Южный макросклон характеризуется резко континентальным климатом. Здесь средняя температура января -31°C , температура июля 14°C . За год выпадает 382 мм осадков, на зимний период приходится всего 19 мм.

Согласно геоботаническому районированию, хребет входит в Саяно-Хамар-Дабанский округ. Он расположен вблизи стыка двух зон Евразии – таежной и степной. Такое положение хребта обуславливает большое разнообразие растительности. Южный скат хребта испытывает влияние степных пространств Забайкалья и Монголии. Но в целом Хамар-Дабан все же характеризуется как горно-таежная область. На хребте выражена вертикальная поясность растительности.

В западной части северного макросклона в горно-лесном поясе в нижней части распространены леса из *Larix sibirica* Ledeb., выше они сменяются лесами из *Pinus sibirica* Du Tour. Верхняя граница леса образована кедром. В подгольцовом поясе отмечаются кедровые редколесья, заросли *Pinus pumila* (Pall.) Regel с *Rhododendron aureum* Georgi, вересковые пустоши (с *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab., *Vaccinium myrtilloides* L.), высокотравья и субальпийские луга занимают небольшие площади. В гольцах – высокогорные тундры, обычно лишайниковая, реже щебнисто-дриадовая, моховая. Средняя и северо-восточная части северного ската Хамар-Дабана наиболее интересны. Этот район характеризуется наиболее влажным климатом. Главной отличительной особенностью его является значительное распространение пихты. В лесном поясе эта порода входит в состав кедрово-пихтовой, пихтово-кедровой, елово-пихтовой тайги. Склоны отрогов покрыты почти исключительно темнохвойной тайгой, изредка перемежающейся высокотравьями у выходов подземных вод. По долинам рек узкими лентами тянутся леса из *Populus suaveolens* Fisch. На нижних байкальских террасах распространены вторичные березовые леса, сфагновые болота, елово-кедровые, кедрово-еловые и кедрово-пихтовые леса. Для этого района наиболее типичны пихтовые леса, в которых встречается большое число неморальных реликтовых видов во флоре сосудистых растений. Подгольцовый пояс образован пихтовыми парками, высокотравьями, субальпийскими лугами, которые перемежаются филлодоцевыми, черничными, бадановыми пустошами. Гольцы заняты высокогорной тундрой, преимущественно лишайниковой (кладониевой, алекториевой). В восточной части макросклона хребта нижняя часть лесного пояса образована преимущественно сосновыми и лиственничными лесами со следами остепенения. Высокогорья в данном подрайоне не выражены. Растительность южной части горной страны довольно однородна. В целом для этого района типично распространение лиственничных и сосновых лесов. Характерно наличие степных ценозов во всех поясах. Нижний пояс образован горной лесостепью. Настоящие и литофильные степи распространены преимущественно по южным склонам и надпойменным речным террасам. Горно-лесной пояс образован на западе лиственничными, на северо-востоке сосновыми лесами, выше располагаются лиственнично-кедровые и кедровые леса. Подгольцовый пояс слагают кедровые криволесья, редко встречаются участки субальпийских лугов. В гольцовом поясе широко распространены разнообразные горные тундры: каменистые, лишайниково-моховые, осоково-моховые. Широко распространены каменные россыпи.

Несмотря на довольно длительную историю изучения флоры и растительности, нельзя сказать, что горная страна Хамар-Дабана в ботаническом отношении изучена детально. Первым исследователем флоры хребта был выдающийся ботаник Н. С. Турчанинов, работавший на Хамар-Дабане в первой половине прошлого века. С того времени хребет изучался многими ботаниками. В отличие от

растительности и флоры сосудистых растений, бриофлора Хамар-Дабана до начала 1990-х годов почти не изучалась, существовали немногочисленные сборы мохообразных сделанные геоботаниками и флористами. До 50-х годов XX века сведения о бриофлоре хребта практически отсутствовали. В 20-х годах в районе хребта активно коллекционировал В. И. Смирнов с сотрудниками. Собранные мхи передавались для определения В. Ф. Бротерусу. Эти материалы остались не опубликованы, хранятся в LE, отчасти в IRK. В литературе до 1959 г. мы находим упоминание о двух хамар-дабанских видах: *Gollania smirnovii* Broth, *Andreaea hartmanii* Thed.

В работах геоботаников 50-х – 80-х гг. XX в. Н. А. Еповой, Т. И. Солодковой, М. А. Решикова, Г. И. Галазия, О. П. Дугиной, Е. Г. Мартусовой, В. Н. Моложникова и др. приводились в основном массовые лесные и болотные виды мхов, выступающие доминантами и субдоминантами напочвенного покрова: *Polytrichum commune*, *P. juniperinum*, *P. strictum*, *Dicranum polysetum*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilium crista-castrensis*, *Hylocomium splendens*, *Rhytidium rugosum*, *R. triquetrus*, *Thuidium philibertii*, *Aulacomnium palustre*, *Climacium dendroides*, *Helodium blandovii*, *Tomentypnum nitens* и др. Первым профессиональным бриологом, работающим на Хамар-Дабане, был Л. В. Бардунов. В разные годы, начиная с конца 50-х годов в различных районах хребта, им были обследованы долины по всему профилю, или части долин рек Утулика, Большого Мамая, Снежной (до оз. Снежинского), Мишихи, Мангурихи, окрестности г. Бабушкина, п. Танхой на северном макросклоне; берега оз. Гусино, окрестности п. Тарбагатай, п. Таежного на южном макросклоне. Часть материалов была обработана самим Л.В. Бардуновым и хранится в бриологическом гербарии (IRK). Эти материалы отчасти вошли в "Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири" (Бардунов Л., 1969). В нем мы находим упоминания для 35 видов с территории Хамар-Дабана.

В 1980-х годах появились три работы бриологов из Чехословакии. В них содержатся сведения о 62 видах листостебельных мхов (Soldán, Pujmanova, 1988) и о 32 видах печеночников Хамар-Дабана (Váňa, Soldán, 1985; Váňa, 1988). Авторы проводили сборы бриофитов в 1980 г. в низовьях рек Слюдянка, Утулик, в окрестностях Карьерских (Теплых) озер. Кроме того, ими были обработаны коллекции печеночников, собранные сибирскими ботаниками Л. В. Бардуновым, М. М. Ивановой, Л. И. Мальшевым, В. И. Смирновым.

Всего в литературе до начала 1990-х годов для Хамар-Дабана приводилось 156 видов мохообразных, из них 32 вида печеночных мхов и 124 вида листостебельных мхов. Таковы, в основном, были итоги семидесятилетнего изучения бриофлоры Хамар-Дабана, которые можно расценить как самые предварительные.

В 1993 г. мною была защищена кандидатская диссертация «Бриофлора хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье)», которая включала 451 вид мохообразных. Печеночные мхи во флоре были представлены 119 видами, листостебельные мхи – 332 видами. На то время наши исследования на 65% увеличили число известных до того видов Хамар-Дабана. Впервые для хребта указывалось 87 видов печеночников и 208 видов листостебельных мхов. Список печеночников был опубликован (Казановский, Потемкин, 1995), а вот список листостебельных мхов полностью не публиковался.

В конце 1990-х и в 2000-е гг. на Хамар-Дабане работали бриологи В. А. Бакалин, Н. А. Константинова и А. Н. Савченко, М. С. Игнатов, Ю. С. Мамонтов, О. М. Афонина. Эти исследователи выявили на данной территории ряд ранее неизвестных здесь видов. Из долины р. Слюдянки были описаны новые для науки виды *Brachythecium baicalense* Ignatov и *Coscinodon pseudohartzii* Hastings, Ignatova et Köckinger.

Основным материалом по флоре мохообразных явился бриологический гербарий, собранные в основном мною в 1989–1995 гг., а также материалы IRK, в меньшей степени LE, просмотрено свыше 15 тыс. образцов, учтены также все литературные данные.

Флора мохообразных горной страны Хамар-Дабан в настоящее время включает 570 видов из 224 родов и 83 семейств, в то числе печеночники представлены 183 видами из 74 родов и 35 семейств, мхи – 387 видов из 150 родов и 48 семейств. Можно предположить, что флора мхов и печеночников выявлена примерно на 70–80%.

Хорологическая структура флоры мохообразных разнородна, она свидетельствует о сложности пути флорогенеза и смешении различных элементов флоры. В бриофлоре подавляющее число видов имеют циркумполярный голарктический ареал – 370 видов (64,9%), 119 видов (20,9%) имеют биполярное распространение. Число бриофитов с ограниченными ареалами сравнительно невелико – 81 вид (14,2%), из них евразийских 31 (5,4%), собственно азиатских 32 (5,6%) и азиатско-североамериканских – 17 видов (3,0%).

Таксономическая структура флоры мохообразных Хамар-Дабана в целом соответствует географическому положению территории на стыке таежной и степной зон. Бриофлору территории в це-

лом можно охарактеризовать как горно-таежную со значительным участием неморальных и аркто-альпийских видов. Причем, в бриофлоре явно преобладают восточноазиатские генетические связи над европейскими, что, вероятно, связано с наличием непрерывного горного пояса, соединяющего горы Южной Сибири с районами Дальнего Востока.

На исследованной территории собраны виды, включенные в Красную книгу России (2008) – 5 видов печеночников: *Protolophozia elongata* (Steph.) Schljakov, *Scapania sphaerifera* H. Buch et Tuom., *Nardia breidlerii* (Limpr.) Lindb., *Iwatsukia jishibae* (Steph.) Kitagawa, *Plagiochasma japonicum* (Steph.) C. Massal. и бриевый мох *Neckera borealis* Nog., 17 видов печеночников и 14 видов мхов, включенных в Красную книгу Республики Бурятия (2013). Кроме упомянутых выше видов Красной книги России, входящих и в Красную книгу Бурятии, это печеночники: *Anastrepta orcadensis* (Hook.) Schiffn., *Tetralophozia filiformis* (Steph.) Urmí, *Calycularia laxa* Lindb. et Arnell, *Cephalozia lacunculata* J. B. Jack ex Spruce, *C. macounii* (Austin) Austin, *Gymnomitrium alpinum* (Gottsche ex Husn.) Warnst., *G. commutatum* (Limpr.) Schiffn., *Cololejeunea subkodamae* Mizut., *Porella gracillima*, *Riccia glauca* L., *Obtusifolium obtusum* (Lindb.) S. W. Arnell и мхи: *Anomodon attenuatus* (Hedw.) Huebener, *A. rugelii* (Müll. Hal.) Keissl., *Ditrichopsis baicalensis* Ignatova et Afonina, *Fissidens adianthoides* Hedw., *Physcomitrium eurystomum* Sendtn., *Jaffueliobryum latifolium* (Lindb. et Arnell) Thér., *Mnium heterophyllum* (Hook.) Schwägr., *Struckia enervis* (Broth.) Ignatov, T. J. Kop. et D. G. Long, *Hilpertia velenovskyi* (Schiffn.) R. H. Zander, *Lescuraea incurvata* (Hedw.) E. Lawton, *Gollania turgens* (Müll. Hal.) Ando, *Pylaisiadelphina tenuirostris* (Bruch et Schimp. ex Sull.) W. R. Buck, *Haplocladium angustifolium* (Hampe et Müll. Hal.) Broth.; 7 видов печеночников и 8 видов мхов, включенных в Красную книгу Иркутской области (2010) – печеночники: *Calycularia laxa*, *Porella gracillima* Mitt., *Lophocolea bidentata* (L.) Dumort., *Scapania glaucocephala* (Taylor) Austin, *S. sphaerifera*, *Marsupella funckii* (F. Weber et D. Mohr) Dumort., *Prasanthus suecicus* (Gottsche) Lindb.; мхи: *Andreaea obovata* Thed., *Orthotrichum scanicum* Groenwall, *Plagiomnium maximoviczii* (Lindb.) T. J. Kop., *P. vesicatum* (Besch.) T. J. Kop., *Lescuraea patens* Lindb., *Anomodon rugelii*, *Neckera borealis*, *Claopodium pellucinerve* (Mitt.) Best. *Biantheridium undulifolium* (Nees) Konstant. et Vilnet – включен в список редких и исчезающих печеночников мира.

Начато создание базы данных бриологического отдела гербария (IRK), в которую заносятся этикетки. На текущий момент БД по бриофитам включает около 2 тыс. записей. Имеется значительное количество еще необработанного гербария, собранного в разных районах Хамар-Дабана, который еще предстоит определить.

Следует отметить, что в последнее время в связи с использованием молекулярно-филогенетических методов произошли большие изменения в таксономии мхов, в связи с чем назрела необходимость ревизии гербарных материалов, собранных и определенных ранее. Прежде всего, по родам *Lophozia* s. l., *Dicranum*, *Oncophorus*, *Schistidium*, *Grimmia*, *Orthotrichum*, *Brachythecium* s. l., *Hedwigia* и некоторым другим.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-04-00822 А.

Список литературы

- Бардунов Л. В. 1969. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л. 330 с.).
 Казановский С. Г., Потемкин А. Д. 1995. К флоре печеночных мхов хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье) // Новости сист. низш. раст. Т. 30. С. 98–110.
 Soldán Z., Pujmanova L. 1988. Contribution to moss flora in the southern part of the Baikal Lake // Novit. Bot. Univ. Carol., Praha. Vol. 4. P. 27–38.
 Vána J. 1988. Contribution to the knowledge of liverworts (Hepaticae) of the Soviet Central Asia (East Sayan Mts., Baikal lake) // Novit. Bot. Univ. Carol. Praha, Vol. 4. P. 17–25.
 Vána J., Soldán Z. 1985. Some new and phytogeographically interesting bryophytes from Central Siberia // Abstracta botanica. Vol. 9, Suppl. 2. P. 123–144.

Flora of the Bryophyta of Khamar-Daban Mountain Area: results and prospects of study

Kazanovsky S. G.

Irkutsk, Siberian Institute of Plant Physiology & Biochemistry SB RAS

E-mail: skazanovsky@mail.ru

In total 570 species of bryophytes belonging to 224 genera and 83 families are known for the Khamar-Daban Mountain Area, including 183 liverwort species of 74 genera and 35 families and 387 moss species of 150 genera and 48 families. History of study, taxonomic composition, geographical structure and genesis of the bryophyte flora are discussed.

ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ ГОСУДАРСТВЕННЫХ ПРИРОДНЫХ ЗАКАЗНИКОВ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)

Лиштва А. В.

Иркутск, Иркутский государственный университет

E-mail: lishtva@rambler.ru

Территория Байкальского региона относительно хорошо, хотя и фрагментарно, изучена в лихенологическом отношении. Крупные лихенофлористические сводки по региону, как правило, посвящены горным массивам Южной Сибири и особо охраняемым природным территориям (заповедникам и национальным паркам). В целом, видовое разнообразие лишайников Прибайкалья оценивается более чем в 1800 видов, из которых 406 – эпифиты, обитающие на стволах и ветвях древесных растений. Площадь государственных природных заказников составляет около 1% всей площади региона, но именно заказники, в которых запрещена активная хозяйственная деятельность, сохранили коренные старовозрастные лесные группировки с богатым видовым составом различных таксонов практически в первозданном виде.

В целом, в заказниках в настоящее время установлено наличие 374 видов эпифитных лишайников (табл. 1). Наибольшим видовым разнообразием отличаются Окунайский и Иркутный заказники (по 234 и 202 вида).

Таблица 1. Видовое богатство эпифитных лишайников в заказниках Предбайкалья.

№ п/п	Заказник	Площадь, тыс. га	Число видов
1	Бойские болота	15.713	58
2	Магданский	85.213	127
3	Таюрский	53.105	169
4	Туколонь	109.648	71
5	Чайский	24.957	187
7	Кирейский	29.525	153
8	Кадинский	50.677	65
9	Эдучанский	45.642	109
10	Зулумайский	65.792	91
11	Иркутный	29.635	202
12	Кочергатский	12.428	166
13	Окунайский	213.096	234
14	Озерный	40.0	64
15	Кимельтейский	53.012	83
	Итого:	828.111	374

Широко известно, что важнейшими факторами, определяющими видовое разнообразие лишайников, являются температурный режим и влажность климата, а также площадь и разнообразие экотопов. Соответственно, чем разнообразнее растительные сообщества и ландшафты территории заказника, тем выше видовое богатство. Именно эта особенность и приводит к тому, что даже небольшие по территории заказники – Иркутный, Кирейский и Таюрский, уникальны по части видового разнообразия эпифитных лишайников.

Сопоставление изученных флористических комплексов с использованием коэффициентов Жаккара-Мальшева и Чекановского-Сёренсена, позволило установить, что все они являются составными элементами единой флоры, но только в части флористического ядра, сложенного широко распространенными голарктическими видами с широкой экологической амплитудой (табл. 2). Родовой спектр эпифитных лишайников заказников вполне типичен для бореальных лесных флор, со значительной долей представителей родов *Usnea*, *Bryoria*, *Hypogymnia*; участие в головной части спектра порошкоплодных лишайников из родов *Calilium*, *Chaenotheca* и *Chaenothecopsis* может служить надежным доказательством слабой нарушенности изученных лесных сообществ.

Сравнение видового состава эпифитных лишайников государственных заказников Предбайкалья на уровне нижней (сателлитной) части спектра позволило сделать вывод о существенном отличии флористических комплексов темнохвойных (заказники юга, запада и северо-востока региона) и светлохвойных (центральная и юго-восточная части региона) лесов. Видовой состав эпифитов темно-

хвойных лесов, вследствие особенностей экологической обстановки определено богаче и разнообразнее за счет влаголюбивых неморальных и, отчасти, бореальных видов. В то время как в сосняках и лиственничниках, даже при значительном обилии и проективном покрытии стволовых эпифитов, их видовое разнообразие невелико.

Таблица 2. Головная часть спектра ведущих родов.

№ п/п	Род	Число видов	Ранг
1	<i>Lecanora</i>	21	I
2	<i>Pertusaria</i>	12	II–V
3	<i>Phaeophyscia</i>	12	II–V
4	<i>Usnea</i>	12	II–V
5	<i>Rinodina</i>	12	II–V
6	<i>Chaenotheca</i>	11	VI
7	<i>Bryoria</i>	10	VII–IX
8	<i>Calicium</i>	10	VII–IX
9	<i>Bacidia</i>	10	VII–IX
10	<i>Chaenothecopsis</i>	9	X–XI
11	<i>Hypogymnia</i>	9	X–XI

Заказники, находящиеся в пределах Предсаянского прогиба (Кирейский, Зулумайский, Иркутский) и располагающие значительными массивами сибирско-сосновых лесов с участием пихты и ели, отличаются большим видовым разнообразием эпифитов, часть из которых весьма редки в регионе и принадлежат к группе охраняемых видов, но с точки зрения ареалогии – имеют низкую специфичность. Как правило, флоры указанных заказников объединяют виды с евроазиатскими, евроазиатско-северо-американскими и голарктическими ареалами.

Охраняемые территории северо-востока региона (Чайский, Таурский и Окунайский заказники), характеризующиеся преобладанием или значительным участием пихтачей в сложении растительного покрова, демонстрируют значительную специфичность за счет видов азиатского и восточно-азиатского распространения. Часть таких лишайников находится на западной границе своего ареала (*Usnea diffracta* Vain., *Parmelia asiatica* A. Crespo et Divakar, *Graphis tenella* Ach. и др.). Кроме того, представляется важным что некоторые редкие и новые для региона виды эпифитных лишайников ассоциированы с чозенией (*Chosenia arbutifolia* (Pal.) A. Skvorts. (Salicaceae)) – амфиберингийским видом, также находящемся в Предбайкалье на крайней западной границе ареала. Среди таких лишайников – *Rinodina metaboliza* Vain., *Catinaria atropurpurea* (Schaerer) Vězda & Poelt., *Rinodina degeliana* Coppins, *Caloplaca ahtii* Søchting, *Caloplaca obscurella* (J. Lahm ex Körb.) Th. Fr., *Lecania naegelii* (Hepp) Diederich & van den Boom, *Thelenella pertusariella* (Nyl.) Vain., *Biatora ocelliformis* (Nyl.) Arnold, *Bacidina phacodes* Körb.

Эпифитная лишайнофлора государственных природных заказников Предбайкалья представляется разнообразной и богатой, она включает практически весь (кроме 32 видов) видовой состав эпифитных лишайников, известных на сегодняшний день в регионе. Пополнения видового списка можно ожидать за счет накипных видов, порошкоплодных лишайников, стерильных представителей рода *Pertusaria* и лепрозных форм.

Epiphytic lichens of the state nature reserves of the CIS-Baikal region (Eastern Siberia)

Lishtva A. V.

Irkutsk, Irkutsk State University

E-mail: lishtva@rambler.ru

Epiphytic lichen flora of the state nature reserves of the CIS-Baikal region (Eastern Siberia) is rich and varied, includes 374 species. Reserves of the Southern and Western parts of the region – nonspecific and consists of widely distributed Holarctic species of lichen. The flora of the Northern part of the region-specific and consists of East-Asian and Asian species.

BERINGIA CASTANEA (GIGARTINALES, RHODOPHYTA)**В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ**Лопатина Н. А.^{1*}, Санамян Н. П.¹, Жигадлова Г. Г.¹, Панина Е. Г.¹*Петропавловск-Камчатский, Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН*

*E-mail:miranda-n@yandex.ru

Во флоре морских багрянок Дальнего Востока России некоторые виды пластинчатых гигартиновых (ранее криптонемиевых) водорослей на основании имеющихся данных достаточно долго считались эндемиками российских вод, как, например, виды родов *Crossocarpus* Ruprecht, *Velatocarpus* Perestenko и *Kallymeniopsis* Perestenko. Систематика и таксономия этих и других родов остаются на сегодняшний момент недостаточно изученными как по причине трудностей их сбора в удаленных ненаселенных районах дальневосточного побережья, так и в силу ограниченности морфолого-анатомических признаков для их идентификации. Наконец, красные водоросли Дальнего Востока России пока практически не секвенировали, в то время как генетика близкородственных им видов багрянок из других районов Северной Пацифики исследована уже довольно глубоко.

Ревизию дальневосточных видов пластинчатых багрянок в середине - конце прошлого века проводила в основном Л. П. Перестенко. В одной из своих статей (Перестенко, 1975) она выделила новое семейство, описала три новых рода и шесть новых для науки видов, которые тогда относили к порядку Сруptonemiales. Потом часть этих водорослей, ареал которых выходил за пределы России, перенесли в другие порядки и этот процесс до сих пор продолжается. Среди описанных Л. П. Перестенко видов была и *Beringia castanea* Perestenko. При этом в статье с первописанием автор назвала ее «*costanea*», а затем в определителе водорослей дальневосточных морей России (Перестенко, 1994) это название она поменяла на «*castanea*», которое перевела как «каштановая», со ссылкой на первописание. Маловероятно, что в статье 1975 года содержится типографская ошибка, иначе автор бы заметила и исправила ее раньше. Поскольку берингия имеет каштановый цвет и не имеет ничего похожего на ребро (от лат. «*costa*»), правильным названием, по нашему мнению, должно быть *B. castanea*, а *B. costanea* следует считать его орфографическим вариантом.

Кроме упомянутых выше публикаций, сведения, касающиеся *B. castanea*, крайне ограничены. До настоящего времени берингию каштановую указывали только у Камчатки и у Командорских островов как редкий вид флоры данных районов. В камчатских гербарных коллекциях водорослей нам встречались лишь единичные экземпляры *B. castanea*, остальные были предварительно отнесены к ней по внешнему виду, но при изучении их анатомии оказалось, что они принадлежали другим видам.

В августе 2016-2017 гг. Н. П. Санамян вместе с Е. Г. Паниной в составе Камчатско-Курильской экспедиции, выполненной при поддержке Русского географического общества, проводили отбор проб морской биоты в районе острова Матуа (Курильские острова). В ходе этих экспедиций помимо огромного количества других водорослей они собрали и несколько растений *B. castanea*. У острова Матуа берингия росла на глубинах 13-17 м в виде одиночных пластин или группами на гидроидах совместно с другими гигартиновыми водорослями. При этом, так же, как и в других районах, она попадалась в сборах не часто. К сожалению, собранные с острова Матуа растения были молодыми и не имели репродуктивных органов.

Таблица. Признаки *Beringia castanea*, отличающие ее от других видов дальневосточных пластинчатых багрянок

Вид	Поперечник пластины, см	Форма пластины	Толщина краевой части пластины, мкм	Светопреломляющие звездчатые изодиаметрические клетки, мкм
<i>Beringia castanea</i>	2-8	Округлая или расчленена на секторы	100-300	16-55, лучи 45-76
<i>Neoabbottiella araneosa</i>	10-50	Округлая, складчатая, перфорированная	190-820	Другой тип светопреломляющих клеток
<i>Kallymeniopsis lacera</i>	4-30,5	Клиновидная или веерообразная	175-860	Другой тип светопреломляющих клеток

На основании изучения имеющихся у нас образцов с острова Матуа и других, собранных ранее на Камчатке и у Командор, а также данных Л. П. Перестенко, расширено представление об анатомо-морфологической изменчивости вида *B. castanea*. Признаки из этой таблицы могут помочь в диагностике водорослей, которые внешне иногда похожи на *Beringia*.

Как видно из этой таблицы, *B. castanea* имеет в основном более мелкие и тонкие округлые или рассеченные на секторы пластины, по сравнению с *Kallymeniopsis lacera* (Postels & Ruprecht) Perestenko и *Neoabbottiella araneosa* (Perestenko) Lindstr., хотя по цвету пластины этих видов бывают похожими друг на друга. Кроме того, в сердцевине у берингии имеются особые звездчатые изодиаметрические клетки, которые не присущи другим родам дальневосточных багрянок.

В 2012 году в Британской Колумбии был описан другой вид берингии, названный *B. wynnei* Clarkston et Saunders (Clarkston, Saunders, 2012). Однако в 2017 году один из авторов описанного вновь вида Г. Сондерс (Saunders et al., 2017) при проведении филогенетического анализа семейства Kallymeniaceae, вместе с другими соавторами свели его в синонимы формы описанного еще в начале 20 в. североамериканского вида багрянки *Tripos arcuatus* f. *robustus* (Karsten) F. Gómez. Вопрос, существуют ли в природе другие виды рода *Beringia*, пока остается открытым.

Список литературы

Перестенко Л. П. 1975. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптономиевые водоросли (пор. Cryptonemiales, Rhodophyta) // Ботан. журн. Т. 60, № 12. С. 1676–1689.

Перестенко Л. П. 1994. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб: Изд-во «Ольга». 1994. 331 с.

Clarkston B. E., Saunders G. W. 2012. An examination of the red algal genus *Pugetia* (Kallymeniaceae, Gigartinales), with description of *Salishia fifma* gen. & comb. nov., *Pugetia cryptica* sp. nov. and *Beringia wynnei* sp. nov. // Phycologia. Vol. 51, N. 1. P. 33–61.

Saunders G. W., Huisman J. M., Verges A., Kraft G. T., Le Gall L. 2017. Phylogenetic analysis support recognition of ten new genera, ten new species and 16 new combinations in the family Kallymeniaceae (Gigartinales, Rhodophyta) // Cryptogamie Algologie. Vol. 38(2). P. 79–132.

***Beringia castanea* (Gigartinales, Rhodophyta) from the Russian Far-Eastern seas**

Lopatina N. A.^{1*}, Sanamyan N. P.¹, Zhigadlova G. G.¹, Panina E. G.¹

Petropavlovsk-Kamchatsky, Kamchatka Division of Pacific Geographical Institute FED RAS

*E-mail: miranda-n@yandex.ru

In these theses the history of research of *Beringia castanea* Perestenko (Gigartinales, Rhodophyta) in Russian Far-Eastern Seas is given. *B. castanea* is a rare endemic species of this area. New data on distribution of this species are received.

РЕДКИЕ ВИДЫ КОНЬЮГАТ (СНАРОФЫТА, CONJUGАТОРФУСЕАЕ) НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Лукнищкая А. Ф.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: aliyalukn@mail.ru

Флора пресноводных водорослей северо-запада России остается до настоящего времени слабо изученной. В наибольшей степени это относится к альгофлоре Новгородской области.

Флора конъюгат (*Charophyta, Conjugatophyceae*) Новгородской области изучена недостаточно. Единственными исследованиями следует считать данные Е. К. Косинской (1953) по десмидиевым водорослям окрестностей г. Валдая. Большая часть мест сбора проб находится на территории национального парка (НП) «Валдайский». Немногочисленные исследования, которые были выявлены в литературе, носят фрагментарный характер. В основном это гидробиологические работы, в которых, как правило, не сообщается видовая принадлежность водорослей.

В результате исследований Косинской (1953), относящихся к первой половине XX века, приводятся 10 редких видов десмидиевых водорослей из окрестностей г. Валдая.

Это следующие виды:

Penium margaritaceum (Ehrenberg) Brébisson - озеро Патрушиха около дер. Ватцы; *Closterium navicula* (Brébisson) Lütkeim. - озеро Среднее; *Staurastrum brachiatum* Ralfs – торфяное болото недале-

ко от дер. Ящерово; *S. brasiliense* Nordstedt – озеро Гусиное и сфагновое болото Ивановское; *S. leptacanthum* Nordstedt - торфяное болото недалеко от дер. Ящерово; *S. cristatum* (Nägeli) W. Archer - озеро Ильменок среди обрастаний в сфагновом болоте «Белый мох», торфяное озерко «Белое»; *S. quadrispinatum* W. B. Turner – сфагновое болото «Красковское»; *S. setigerum* Cleve – озеро Гусиное; *Micrasterias americana* (Ehrenberg) Ralfs, - озеро Среднее; *M. mahabuleshwarensis* Hobson – озера Ильменок, Патрушиха, Среднее.

Наши предварительные исследования были посвящены группе конъюгат (*Conjugatophyceae*) из озера Валдайское (НП «Валдайский»). Парк был создан 17 мая 1990 г. по постановлению Правительства Российской Федерации с целью сохранения природного и историко-культурного наследия центральной части Валдайской возвышенности. Позже нами в течение ряда лет (2011 – 2013 гг) изучались пресноводные водоросли из группы конъюгат (*Conjugatophyceae*) в НП «Валдайский». Был собран материал (около 200 проб) из различных водоемов этого парка: озера, болота, реки, пруды и лужи (Лукницкая, 2017).

В наших исследованиях, проведенных только в НП «Валдайский», были выявлены 161 таксон конъюгат (152 вида, 8 разновидностей и 1 форма). Среди них 5 редких для мировой флоры вида: *Actinotaenium tessellatum* (Delp.) Pal.-Mordv., *Sphaerosoma laeve* (Nordst.) Thomasson, *Micrasterias americana* (Ehrenberg) Ralfs, *Staurastrum bulbosum* (West) Coesel., *Penium margaritaceum* (Ehrenberg) Brébisson.

Важно отметить виды конъюгат, которые вошли в Красную Книгу Новгородской области.

Charophyta, Conjugatophyceae

Семейство Пениевые – Peniaceae

Penium margaritaceum (Ehr.) Bréb.

Семейство десмидиевые – Desmidiaceae

Staurastrum leptacanthum Nordstedt

Stauroidesmus grandis (Bulnh.) Teiling

Stauroidesmus tumidus (Bréb.) Teil

Micrasterias mahabuleshwarensis Hobson

Micrasterias americana (Ehrenberg) Ralfs

Penium margaritaceum - озеро Патрушиха. Вид, находящийся в критическом состоянии, на грани исчезновения.

В Новгородской области известен в Валдайском районе в озере Патрушиха около дер. Ватцы. Отмечен также в Калининградской и Владимирской областях, Татарстане. Вне России встречается в Польше, Германии, Южной Америке.

Stauroidesmus grandis - торфяное болото недалеко от дер. Ящерово. Уязвимый вид.

В Новгородской области отмечен в Валдайском районе в окрестностях г. Валдая в канаве на верховом болоте между озером Гусиным и дорогой между дер. Волчиха и Ящерово, в озерах Гусиное и Пестово. В России встречается также в Карелии, Мурманской и Ивановской областях. Вне России распространен в Северной и Центральной Европе, Латвии, Эстонии, Северной Америке.

Stauroidesmus tumidus – озеро Гусиное. Уязвимый вид.

В Новгородской области известен в Валдайском районе в сфагновом болоте «Ивановское» около озера Гусиное. В России встречается в Ленинградской, Тверской и Мурманской областях, в Карелии и на севере Курильских островов. Вне России отмечен в Латвии, Украине, Северной и Центральной Европе, Северной Америке.

Staurastrum leptacanthum - торфяное болото недалеко от дер. Ящерово и озеро Гусиное. Уязвимый вид

В Новгородской области отмечен в Валдайском районе в канаве на верховом болоте между озером Гусиным и дорогой между дер. Волчиха и Ящерово и в озере Гусиное среди обрастаний сучьев, упавших в воду. В России встречается в Тверской области (озеро Селигер), в Карелии (заповедник «Кивач»), в Якутии. Вне России распространен в Северной и Центральной Европе, Северной Америке.

Micrasterias americana - озеро Среднее. Уязвимый вид.

В Новгородской области отмечен в Валдайском районе в озере Среднее около дер. Ватцы. В России встречается в Мурманской и Ленинградской областях. Вне России встречается в Латвии, Индии, Японии, восточной и экваториальной Африке, Северной и Южной Америке.

Micrasterias mahabuleshwarensis - озера Ильменок, Патрушиха, Среднее.

Уязвимый вид.

В Новгородской области отмечен в Валдайском районе в озерах Ильменок, Патрушиха и Среднее. В России встречается в Санкт-Петербурге, Ленинградской области, Приморском крае. Вне России распространен в Латвии, Литве, ряде стран Азии (Индия, Бирма, Таиланд], в Африке, Австралии, Новой Зеландии.

При изучении десмидиевых водорослей (*Conjugatophyceae*) НП «Валдайский» нами, помимо указанных в Красной Книге Новгородской области *Micrasterias americana* (озеро Велье) и *Penium margaritaceum* (озеро Велье), было обнаружено 3 редких для мировой флоры вида - *Actinotaenium tessellatum*, *Sphaeroszma laeve* и *Staurastrum bulbosum*. *Staurastrum chaetoceros* (Schröd.) G. M. Sm. – был впервые встречен в Новгородской области в нескольких озерах парка.

Actinotaenium tessellatum (Delp.) Pal.-Mordv. (≡ *Cosmarium tessellatum* (Delp.) Nordst.)

Вид обнаружен в летний сезон 2013 г в августе-месяце в озере Гаевское (сфагновое болото по берегам) в выжимке из сфагнома.

Размеры клеток: длина 168.0-204.0 мкм, ширина 73.5-84.0 мкм, перешеек 63.0- 73.5 мкм. Сверху клетки круглые. Хлоропласты лентовидно-постенные с многочисленными пиреноидами в каждой ленте.

На территории России был обнаружен только на Дальнем Востоке в Приморском и Хабаровском краях. Вне территории России известен в Эстонии, на Украине, на территории Италии, Канады. Везде этот вид идет с пометкой, что он очень редкий. Вид обладает характерными признаками, поэтому идентификация его не затруднена.

Sphaeroszma laeve (Nordst.) Thomasson (≡ *Onychonema laeve* Nordst.)

Вид обнаружен в летний сезон 2013 г в июле-месяце в озере Пестово в планктоне у берега.

Это однорядная нитевидная водоросль. Клетки шестиугольные 16.0–20.5 мкм дл., 25.0–46.0 мкм шир., глубоко перетянутые, перешеек 4.5–6.0 мкм. Полуклетки удлинено - или округленно-эллипсоидные, со слабо выпуклой или усеченной верхушкой с длинными отростками. Оболочка гладкая.

На территории России он был обнаружен только на Дальнем Востоке в заводях нижнего течения Амура, в озере Болонь в Хабаровском крае, в Приморском крае в окрестностях Владивостока. Вне территории России он встречен в Эстонии, на Украине, в Великобритании с пометкой, что он очень редок для этой страны, а также для Европы в целом.

Staurastrum bulbosum (West) Coesel – был отмечен в нескольких озерах: Велье, Конино, Глухое.

Важно отметить, что *Staurastrum chaetoceros* приводится впервые для Новгородской области и может считаться редким для этого региона.

Учитывая редкость представленных видов, рекомендуем включить *Actinotaenium tessellatum*, *Sphaeroszma laeve*, *Staurastrum bulbosum* и *S. chaetoceros* во второе издание Красной книги Новгородской области, продолжить наблюдение за ними в указанных озерах, а также вести поиск новых местонахождений.

Список литературы

Косинская Е. К. 1953. Десмидиевые, мезотениевые и гонатозиговые водоросли окрестностей г.Валдая (материалы к флоре водорослей СССР) // Труды Бот. инст. АН СССР. Сер. II, вып. 8. С. 5-37.

Лукницкая А. Ф. 2017. Конъюгаты (*Charophyta*, *Conjugatophyceae*) национального парка «Валдайский» (Новгородская область, Россия) // Новости сист. низш. раст. Т. 51. С. 106–120.

Rare conjugates (*Charophyta*, *Conjugatophyceae*) from waterbodies of Novgorod Region, Russia

Luknitskaya A. F.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: aliyalukn@mail.ru

Rare conjugates (*Charophyta*, *Conjugatophyceae*) for Novgorod Region (Russia) (*Actinotaenium tessellatum*, *Micrasterias americana*, *M. mahabuleshwariensis*, *Penium margaritaceum*, *Sphaeroszma laeve*, *Staurastrum bulbosum*, *S. chaetoceros*, *S. leptacanthum*, *Staurodesmus grandis*, *S. tumidus*) were found in the National Park «Valdaiskiy».

ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ – CRIS И ОСНОВНЫЕ ВЕКТОРЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ

Мелехин А.В.^{1*}, Давыдов Д.А.¹, Константинова Н.А.¹, Боровичёв Е.А.^{1,2}

¹Апатиты, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН

²Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН

*E-mail: melihen@yandex.ru

Использование информационных технологий при изучении биоразнообразия – одно из наиболее актуальных и востребованных направлений современной ботаники. Корректные и внесенные в информационную систему (ИС) сведения о местонахождениях и жизненном состоянии видов являются основой мониторинга многих биологических процессов. Главным информационным ресурсом для этого являются гербарии и биологические коллекции. Уже в конце XX века появились многочисленные базы данных и ИС по разнообразию различных групп организмов. Наряду с локальными, достаточно простыми базами данных (например, таблицы в Excel, Access) используемые большей частью отдельными исследователями существуют и глобальные информационные системы типа GBIF (www.gbif.org) или EOL (<http://eol.org>), созданные для аккумуляции информации в мировом масштабе. С усовершенствованием технических возможностей разнообразие подходов и самих ИС значительно выросло.

Созданная нами 11 лет назад ИС CRIS (Cryptogamic Russian Information System) (<http://krabg.ru/cris/>) – это инструмент для внесения, хранения, организации, поиска и вывода данных по биоразнообразию криптогамных организмов и обеспечения свободного и удобного доступа к этим данным. Первоначально ИС CRIS включала только сведения о лишайниках и цианопрокариотах (Мелехин и др. 2013). Развитие ИС вылилось в проект, состоящий из пяти разделов (по группам организмов - цианопрокариоты, лишайники, грибы, мхи, печеночники) с десятками тысяч записей об образцах из разных гербариев, наблюдений, литературных данных, тысячами файлов изображений.

CRIS не является аналогом GBIF или EOL, которые направлены на хранение и вывод уже где-то сформированных массивов данных. При наличии почти всего функционала GBIF в ИС CRIS есть развитый инструментарий для первичного ввода, организации коллекционных данных и отслеживания гербарного обмена. Таких комплексных проектов в мире единицы, например, австралийская система ala.org.au – наиболее близкий по реализованному функционалу.

В ИС CRIS включены массивы данных по образцам из гербария мохообразных, лишайников и цианопрокариот КРАБГ (Апатиты), гербария грибов и мохообразных INEP (Апатиты), гербария печеночников VBG1 (Владивосток), коллекции культур цианопрокариот КРАБГ (Апатиты), коллекция культур цианопрокариот JCUCS и TAMUCS (USA) и живых культур цианопрокариот и водорослей SYKO (Сыктывкар), гербария лишайников SMR (Самара), гербария мхов KAND (Кандалакша). Так же в системе содержатся незначительные массивы данных из ряда других гербариев. CRIS используется как основной инструмент организации гербарных данных в коллекциях КРАБГ, INEP, SMR, JCUCS.

В настоящее время в CRIS содержатся данные этикеток 75265 гербарных образцов, в том числе, 62288 записей мохообразных, 11091 лишайников, 582 грибов и 1617 записей по цианопрокариотам. По большинству групп в ИС преимущественно представлены данные по Мурманской области и Шпицбергену, но также и по другим регионам России, Европы и Северной Америки. По печеночникам – это наиболее полный ресурс по современным коллекциям этой группы России и Шпицбергена.

ИС CRIS позволяет интегрировать не только материалы гербариев и коллекций, но и наблюдения, литературные данные, сведения о ДНК-последовательностях и фотографии видов, связанные с видами в образцах. Данные вносятся в ИС CRIS как различные "образцы", имеющие свои форматы.

ИС CRIS доступна через сеть Интернет. Пользователи ИС имеют разные уровни доступа. Незарегистрированному пользователю доступны большинство выборок с возможностью сортировки и фильтрации данных. Зарегистрированный пользователь помимо этого имеет доступ к служебным выборкам (например, "Печать этикеток" для образцов). Инсератор имеет возможность вносить и редактировать данные своего гербария по своей группе. Куратор раздела может редактировать данные в любых гербариях в пределах своей группы организмов. В обязанности куратора входит отслеживание и исправление ошибок в таксономии, списках различных вспомогательных таблиц. Администратор имеет доступ ко всем группам и гербариям, осуществляет контроль за функционированием ИС, занимается обеспечением безопасности ИС и данных, а также созданием новых инструментов и выборок по запросам кураторов и инсераторов.

Сегодня ИС CRIS уже достаточно функциональна для использования как межрегиональная и международная ИС, направленная в первую очередь на нужды гербарной работы и, что особо важно – это открытый и свободный ресурс. CRIS позволяет:

- осуществлять доступ с любого компьютера, который подключен к сети Интернет;
- вести контроль и учет гербарного обмена, отслеживать перемещение образцов полуавтоматически средствами ИС;
- объединять усилия не только технических специалистов в работе над одним проектом, но и исследователей, у которых появляется возможность распределить нагрузку по ведению таксономии и вводу данных;
 - импортировать локальные базы данных;
 - вводить данные любых типов: структурированного и неструктурированного текста, файлов, ссылок, литературные данные, наблюдения, этикетки гербарных образцов (в т. ч. из гербариев, БД которых не поглощены CRIS);
 - вносить и править данные об образцах в процессе их определения;
 - выводить данные в любой форме: таблиц, списков, гиперссылочных списков, этикеток, карт распространения.

Столь развитый функционал обеспечивается не только использованием подходящего свободного программного обеспечения (ПО) (ОС – Linux, СУБД – PostgreSQL, система управления контентом – Drupal), но и продуманными, и опробованными форматами данных.

Наблюдаемый в настоящий момент рост количества данных, повышение количества запросов, увеличение разнообразия типов данных, числа групп организмов, усложнение структуры образца, ставит перед нами новые стратегические задачи развития ИС CRIS. Анализ и тестирование большинства специализированных продуктов ПО, созданных для целей обеспечения коллекций и анализа биоразнообразия (Symbiota.org, Specify.org, Ala.org.au) показали, что большая часть из них направлена на ввод одновидовых образцов, а использованное в них ПО частично устарело и не поддерживается разработчиками. В качестве перспективы дальнейшего развития CRIS видится использование node.js – набора библиотек для формирования собственной CMS (Content management system). Node.js позволяет создать стройную, быструю, простую, неотягощенную ненужным функционалом ИС. В качестве сопутствующего ПО предполагается использовать Geoserver или Mapserver для географических выборок, позволяющие получить гораздо большую скорость отрисовки крупных массивов данных по сравнению с имеющимся геомодулем; PostgreSQL – как хранилищем данных.

В новой, разрабатываемой, версии CRIS отсутствует деление на группы организмов. Для удобства пользователей такое деление можно включать, но можно и отключать, если пользователь работает со многими группами в одном образце. Предполагается существенно расширить охват этих групп, включить эукариотные водоросли, сосудистые растения, простейшие, беспозвоночные, рыбы и т.п. Функционирование форм ввода данных новой версии CRIS иерархично зависит от предпочтений зарегистрированного пользователя и выбранного типа материала. Так же пользователь новой версии CRIS будет иметь следующие возможности (трудно- или неосуществимые в текущей версии CRIS):

- включать в образец любое количество своих полей, которые не будут видны другим пользователям;
- массово вносить однотипные образцы;
- импортировать массивы данных;

Кроме того, новая структура образца повысит скорость и удобство ввода данных, связанных с видами (изображения, последовательности ДНК, переопределения, комментарии), а также все образцы будут иметь историю в виде статических текстовых файлов.

Участие в наполнении перспективной, активно развивающейся ИС CRIS позволит всем работающим в системе получить полноценный доступ к инструментам гербарной работы. Интеграция данных разрозненных гербариев объединит различные массивы данных, что, несомненно, будет способствовать изучению биоразнообразия.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-29-02662).

Список литературы

Мелехин А. В., Давыдов Д. А., Шальгин С. С., Боровичев Е. А. 2013. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 118. Вып. 6. С. 51–56.

Cryptogamic Russian Information System (CRIS) and main aspects of its development

Melechkin A. V.^{1*}, Davydov D. A.¹, Konstantinova N. A.¹, Borovichev E. A.^{1,2}

¹*Apatity, Polar-Alpine Botanical Garden-Institute KSC RAS*

²*Apatity, Institute of the Industrial Ecology Problems of the North KSC RAS*

*E-mail: melihen@yandex.ru

Cryptogamic Russian Information System (CRIS) was created for accumulation of data on distribution, ecology, taxonomy of bryophytes, lichens, fungi, and cyanoprokaryota. It is based mainly on label data of specimens preserved in the herbariums of KPABG and INEP (Apatity), VBG (Vladivostok), SMR (Samara), KAND (Kandalaksha) and alive cultures of Cyanoprokaryota and algae SYKO (Syktyvkar), Cyanoprokaryotes cultures collection of the JCUC and TAMUC (USA). At present labels data of ca. 75265 specimens are incorporated in CRIS including 62288 records of bryophytes, 11091 of lichens, 582 of fungi and 1617 records of cyanoprokaryota. CRIS is focused mainly on a diversity mentioned above groups in the Murmansk Province and Svalbard but includes as well data on other regions of Russia, Europe, and North America. Apart from the label data, CRIS includes literature sources, data of DNA sequences and pictures of species that are linked to the specimen record. Advantages and prospects of development of information systems are discussed.

АНАЛИЗ ВЕБ-ОРИЕНТИРОВАННОГО ЧЕК-ЛИСТА ЛИШАЙНИКОВ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Мелехин А. В.

Апатиты, Полярно-альпийский ботанический сад-институт КНЦ РАН

E-mail: melihen@yandex.ru

Динамические чек-листы лишайников различных территорий давно уже заняли прочное место в мировой научной инфраструктуре. Это наиболее удобные инструменты получения самой актуальной информации о наличии видов, их распространении и синонимике. Обычно, такие списки формируются на основе литературных данных (например, Santesson's Checklist of Fennoscandian Lichen-forming and Lichenicolous Fungi [<http://130.238.83.220/santesson/home.php>]) или на основе гербарных образцов (например, Norwegian Lichen Database [http://nhm2.uio.no/botanisk/nxd/lav/nld_e.htm]), записи о которых взяты из всевозможных информационных систем, аккумулирующих данные о биоразнообразии (Gbif.org [<http://gbif.org>], Eol.org [<http://eol.org>] и т. п.). Отличительными чертами наиболее развитых информационных систем, позволяющих формировать видовые списки территорий (например, таких как Atlas of Living Australia [<https://www.ala.org.au>]) являются: высокая степень удобства использования; максимальная информативность и высокая степень интегрированности материалов (наличие геопривязки образцов, отсылка каждого вида ко всем содержащим его материалам, наличие медиаконтента привязанного к видам в образцах и т. п.); возможность автоматического обмена контентом с аккумулирующими системами (Gbif.org-типа); постоянное развитие технической основы, позволяющее осваивать новые формы ввода и представления материала. Используемая нами как техническая основа формирования списка информационная система CRIS [<http://krabg.ru/cris>], на данном этапе своего развития, отвечает почти всем перечисленным требованиям. Интеграция инструментария ввода и вывода CRIS ведет к высокой отзывчивости системы – текущие поступления образцов сразу же отображаются в списке видов.

В России подобных проектов немного (исходя из высоких требований к современным чек-листам, мы не будем учитывать бессмысленные списки или списки-копии бумажных публикаций): Чек-лист лишайников Алтайского края [http://old.ssbg.asu.ru/lichens/docs/?lang=0&form_list=2] (проект ведет Е. А. Давыдов), основанный на литературных данных; наш Чек-лист лишайников Мурманской области [<http://krabg.ru/l?q=mtpolygon-contains/16753>]; с большими оговорками, Лишайники Российской Арктики [https://www.binran.ru/resources/archive/ra_lich].

Целью данной работы было получение динамического, наиболее полного списка лишайников региона, в котором каждый вид имеет ссылки на все доступные материалы с геопривязкой.

Чтобы получить весь объем данных о наличии и распространении всех видов в регионе, были выполнены следующие задачи:

1. В CRIS внесены образцы из всех местонахождений – 2274 уникальных точки (образцы тривиальных видов внесены выборочно) – из гербариев КРАBG, INEP, LE, H, ALTB.
2. По отсутствующим в доступных образцах видам внесены все известные литературные данные.
3. Для всех образцов (внесенных самостоятельно или другими пользователями системы) найдены координаты.
4. Для части «литературных» видов найдены новые или подтверждающие исторические местонахождения.
5. Проведены сборы в предположительных местах нахождения «литературных видов».
6. Проведены сборы в малоизученных районах, где были выявлены как новые для региона России, так и «литературные» виды.

При планировании полевых работ мы ориентировались не только на данные об исторических местах находок видов, но и на особенности природных условий Мурманской области: повышение мягкости и влажности климата к западу и в горных районах; редкость выходов пород с доступным кальцием. Так как целью работ было не выявление флоры каких-то участков, а доизучение лишенобиоты региона – т. е. нахождение редких, исторических и новых видов, то экспедиции проводились в сжатые сроки с большой длиной маршрута (проходимого пешком или по воде), без базовых лагерей, со сбором малого количества материала (по принципу «только редкие и новые»), определяемого за один год. За все годы работы в регионе исполнителем собрано 3951 образцов (из 872 уникальных точек) по 797 видам (3125 образцов и 768 видов – определено). За 2014–2017 годы автором собрано 1380 образцов (содержащих 550 видов) из 392 уникальных точек. Всего в формировании списка задействовано 12742 гербарных образца из различных гербариев (по материалам 95 сборщиков и 69 детерминаторов), литературных материалов – из 51 литературного источника. На странице проекта [<http://krabg.ru/l/?q=mtpolygon-contains/16753>] приводятся все литературные источники и все исследователи, образцы которых были использованы.

На сегодня (08.11.2017) чек-лист лишайников Мурманской области насчитывает 1162 вида лишайников.

Каждый вид списка – это гиперссылка на карту его распространения в регионе, где каждая точка – ссылка на образец. Таким образом, наличие каждого вида списка и распространение его в регионе подтверждено фактическим материалом, доступном для просмотра сразу (перейдя по ссылке). Можно просмотреть список (и скачать его в виде файла *.csv, содержащего виды с координатами); просмотреть распространение вида внутри региона, кликнув на вид; кликнув на точку, просмотреть образец, на который эта точка ссылается.

Помимо внесения литературных и гербарных данных, поиска координат, проверки данных внесенных другими пользователями, проводились и собственно лишенологические исследования. За время выполнения темы исполнителем выявлено 24 новых для области видов, из них 4 – новые для России, подтверждено наличие 22 видов известных ранее только по литературным данным.

География лишенологических исследований в Мурманской области больше богата белыми пятнами, чем изученными районами. Однако, в первую очередь, мы уделили большое внимание обследованию уже изученных районов, что связано с большим количеством исторических находок, известных нам лишь по литературным данным (т. е. основанных на образцах, непроверенных нами или другими современными исследователями). Эти виды были одним из важных объектов поиска при проведении полевых работ.

В этой работе мы не учитывали грибы, которые традиционно учитываются в лишенологических списках, чтобы не усугублять путаницу, вызванную такими упоминаниями. К тому же, ведущий специалист России по паразитным (лихенофильным) грибам М. Журбенко, неоднократно высказывался в пользу этого решения, ввиду большого количества ошибок в определениях организмов из данной группы. Вследствие такого отказа, сравнения с подобными списками из других регионов или предыдущими списками Мурманской области будут не совсем корректны, если авторы не указывают число лишайников отдельно от других грибов. И все же, даже без учета лихенофильных и других грибов, лишенобиота Мурманской области сейчас одна из самых богатых среди других опубликованных региональных лишенобиот России: для Карелии в последнем списке приводится 1097 видов, без учета близких грибов, для Финляндии – 1730 (с учетом близких грибов) на 2016 год, для Норвегии (материковой) – около 1966 (с учетом близких грибов). Вероятно, что лишенобиота области, как по потенциальному количеству видов, так и по составу, будет близка к странам соседней Скандинавии, нежели каким-либо регионам России.

На основе данных чек-листа о распределении видов, уже можно делать некоторые выводы о флоре региона. Среди флор области, наиболее богатыми являются горные и западные части региона. Флоры с количеством видов до 100 являются явно неизученными. Однако, равнинные (долинные) флоры, перевалившие за 150 видов, уже вполне могут считаться достаточно изученными – они, как показывает опыт изучения рек Варзуга (178 видов) и Умба (156 видов), бедные и однообразные. Наличие больших скальных массивов и/или крупные выходы пород с доступным кальцием, определяет большой отрыв других равнинных флор (для реки Пурнач – 239 видов, устье р. Поной – 304 вида). Так же (относительно внутренних) обогащены видами приморские территории.

Территории, которые нельзя явно отнести к горным или равнинным – довольно низкогорный район к югу от Печенгских тундр (528 видов) и район заказника Кутса (471 вид), по-видимому, очень богаты, вследствие наличия больших выходов пород с доступным кальцием и мягкости климата.

Среди достаточно изученных (для сравнения) гор региона, заметно выделяются массивы Хибин (522 вида) и Печенгских тундр (419 видов), хребты Чуна-, Монче- и Волчьи-тундры, объединенные в один массив, вследствие значительной близости и неразделенности. Такое богатство этих гор мы связываем как с хорошей изученностью, так и с высоким разнообразием условий этих массивов. Явно малоизученными, на фоне предыдущих массивов, выглядят Ловозерские горы (очень близкие по условиям к Хибинам), Сальные тундры и массив Чильтальд. При этом массив Кандалакшских-Йолги тундр (397 видов), вероятно, несмотря на небольшое количество видов, близок к своей полной изученности. Лихенобиота этих гор хорошо изучена, но бедна и однообразна вследствие слишком ровного рельефа и отсутствия значительных выходов основных пород.

Трудно с уверенностью сказать, сколько лишайников было в регионе к началу работ (2014 год), для выяснения этого вопроса и были начаты осуществление данного проекта, но по ряду флор были сделаны существенные дополнения. Для Ловозерских гор список увеличился на 200 видов, для Печенгского района – примерно на 30 видов, для массива Йолги-тундры – на 80 видов, для Хибин – на 15 видов; впервые получены данные по лишайникам долин рек Варзуга (178 видов) и Умба (156), где сборов лишайников почти не было.

Среди так и не посещенных мест, наиболее перспективными (в плане находок редких и новых видов) нам видятся горные массивы запада области и низкогорья к востоку от Ловозерских тундр.

Полнота данных, содержащихся в нашем списке, позволяет использовать его в различных целях, быстро получая необходимую информацию. Данные списка уже неоднократно были использованы в проектах по мониторингу редких видов, по организации или реорганизации ООПТ, при написании различных (флористических, экологических) публикаций, в процессе ведения Красной Книги Мурманской области.

Помимо того, что список и в дальнейшем может быть использован по всем вышеперечисленным направлениям, важнейшей перспективой его применения является превращение в полноценную лишайнофлору региона. Для этого есть все предпосылки и большой задел: готовая техническая основа, высокая степень интегрированности практически всех данных об экологии и распространении всех видов, большой процент иллюстрированности материала.

По своей природе «Веб-ориентированный динамический чек-лист лишайников Мурманской области» всегда изменяется и развивается, однако, в целом, проект является завершенным:

1. Цель проекта достигнута – получен наиболее полный, динамический чек-лист лишайников, используемый как инструмент удобного доступа к информации о лишайнобиоте региона.
2. В ходе выполнения проекта (2014–2017 гг.) список региона пополнился 24 новыми видами (из них 4 – новые для России), значительно выросла изученность региона.
3. Список, насчитывающий сегодня (08.11.2017) 1162 вида лишайника без учета лишайнофильных и других близких грибов, показывает, что лишайнобиота Мурманской области является одной из самых богатых региональных лишайнобиот России.

4. В списке учтены все опубликованные данные по региону и все географически и таксономически значимые гербарные образцы, при этом все эти материалы доступны для просмотра по ссылке от каждого вида. Так же, чек-лист отображает известное распространение каждого вида на карте.

5. Материалы чек-листа использованы при мониторинге редких видов, написании статей. Список может стать основой для флоры лишайников Мурманской области; может быть использован как источник для работ по изучению лишайнофлоры России.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 15-29-02662.

Analysis of a web-based lichen checklist of the Murmansk region

Melekhin A. V.

Apatity, PABGI KSC RAS

E-mail: melihen@yandex.ru

The most complete Web-based dynamic lichen check-list of the Murmansk region has been created. During the implementation of the project (2014–2017) the list of the region was supplemented with 24 new species (4 of which are new for Russia), and the region's knowledge has significantly increased. Today (08.11.2017) the list consists of 1162 species of lichen without lichenicolous and other closely related fungi. This shows that the lichen biota of the Murmansk region is one of the richest regional lichen biotes in Russia. The list includes all published data for the region and all geographically and taxonomically significant herbarium specimens. All materials are available for viewing by reference from each species. Also, the checklist shows the known distribution of each species on the map. The materials of the check-list were used for monitoring rare species, writing articles.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЭПИФИТНОГО МОХОВОГО ПОКРОВА ОСИНЫ (*POPULUS TREMULA* L.) В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ

Обабко Р. П., Тарасова В. Н.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: romaparrot@mail.ru

Мхи и печеночники, наряду с лишайниками и водорослями, образуют эпифитный покров на стволах деревьев. Эти организмы достаточно чувствительны к различным типам антропогенного воздействия, а некоторые из них являются индикаторами малонарушенных лесных сообществ.

Цель исследования – изучение и особенностей формирования эпифитного мохового покрова стволов осины (*Populus tremula* L.) в зависимости от характеристик местообитания: общих параметров сообществ (давность нарушения, доля участия ели в древостое), характеристик деревьев (возраст, высота, диаметр ствола, параметры кроны) и микроусловий (высота, экспозиция, угол наклона поверхности ствола, сквозистость древостоя).

Исследования выполнены на четырех особо охраняемых природных территориях (заповедник «Кивач», Национальный парк «Водлозерский», заказники «Кижский» и «Заозерский») и в Петрозаводском городском округе в осиновых и еловых лесах. Все изученные фитоценозы принадлежат к единому эколого-динамическому ряду, представляющему восстановительную динамику ельника черничного зеленомошного через стадию осинового леса, и имеют давность нарушения от 80 до 450 лет. Сбор данных осуществляли на 24 постоянных пробных площадях размером 1 га (100 × 100 м), на которых выполняли полные описания сообществ, с учётом требований, принятых в геоботанике. Описания эпифитного покрова на стволах деревьев осины выполнены у основания ствола и на высоте 1,3 м от поверхности почвы с четырех сторон света (север, юг, запад, восток) при помощи рамки 25 × 25 см. В работе анализируются данные на основе изучения >1000 образцов мохообразных и 1654 описаний, выполненных на 192 деревьях.

В работе изучено влияние параметров местообитания на 12 характеристик эпифитного покрова у основания дерева и 9 – на высоте 1,3 м. В качестве характеристик эпифитного мохового покрова используются: общее проективное покрытие эпифитов (мохообразных, лишайников и близких к ним грибов), покрытие мохообразных, лишайников, средние значения общего числа видов, числа видов мохообразных и лишайников (у основания ствола и на высоте 1,3 м) (Табл. 1, 2).

Таблица 1. Значения основных характеристик эпифитного покрова стволов осины

Характеристика	Среднее значение		Доля участия в общем покрытии, %	
	0–25 см	130–155 см	0–25 см	130–155 см
Общее покрытие, %	70,4	34,3	100	100
Общее покрытие мохообразных, %	59,8	16,3	82,7	39,1
Общее покрытие лишайников, %	17,3	22,6	17,3	60,9
Общее среднее число видов в описании, ед.	4,0	4,4	–	–
Среднее число видов мохообразных в описании, ед.	2,1	1,2	–	–
Среднее число видов лишайников в описании, ед.	1,9	3,2	–	–

Было установлено, что в формировании эпифитного покрова стволов осины принимают участие 44 вида мохообразных – 32 вида мхов и 12 видов печёночников. Подавляющее число видов мохообразных, выявленных на осине, представлены широко распространенными видами. При этом 3 вида – *Plagiomnium drummondii* (Bruch & Schimp.) T. J. Kop., *Neckera pennata* Hedw. и *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb. занесены в Красную книгу Карелии; 8 видов (*Eurhynchiastrum pulchellum* (Hedw.) Ignatov & Huttunen, *Homalia trichomanoides* (Hedw.) Brid., *Mnium stellare* Hedw., *Neckera pennata*, *Orthotrichum obtusifolium* Brid., *Lejeunea cavifolia* (Ehrh.) Lindb, *Liochlaena lanceolata* Nees, *Neoorthocaulis attenuatus* (Schrad.) Dumort.) являются индикаторами малонарушенных лесов. Основными участниками эпифитного покрова стволов осины являются: мхи – *Brachythecium salebrosum* (Hoffm. ex F. Weber et D. Mohr) Schimp, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch. et al., *Mnium stellare*, *Orthotrichum speciosum* Nees, *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T. J. Kop., *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. и *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, печеночники – *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain. и *Radula complanata* (Табл. 2).

Таблица 2. Значения основных характеристик доминантных видов мохообразных, участвующих в сложении эпифитного покрова на стволах осины

Таксоны:	Среднее проективное покрытие, %		Доля участия в общем покрытии, %		Встречаемость, %	
	Высота над землей, см					
	0–25	130–155	0–25	130–155	0–25	130–155
<i>Brachythecium salebrosum</i> (+ <i>Sanionia uncinata</i> , <i>Pylaisia polyantha</i>)	18,1	6,6	25,7	19,1	58,1	49,7
<i>Plagiomnium cuspidatum</i>	2,6	0	3,6	0	10,7	0,3
<i>Hylocomium splendens</i>	6,3	0,1	8,9	0	26,5	1,4
<i>Mnium stellare</i>	3,9	0,1	5,6	0	18,8	0,7
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	9,1	0,1	13,3	0	27,4	1,7
<i>Radula complanata</i>	2,3	3,1	3,3	8,9	32,1	33,7
<i>Orthotrichum speciosum</i>	0,4	0,4	0,5	1,2	0,5	12,6
<i>Ptilidium pulcherrimum</i>	0,5	0,2	0,7	0,6	30,7	15,4

С увеличением давности нарушения в древесном ярусе растет доля участия ели, и, как следствие, изменяются условия освещенности и увлажнения под пологом леса. Основное заселение стволов осины мохообразными и стабилизация покрытия мхов и печеночников происходит в сообществах с давностью нарушения <80 лет; у основания ствола среднее число видов мохообразных стабилизируется в 150 лет. При увеличении давности нарушения у основания ствола осины происходит замещение эвритопных (*B. salebrosum*, *B. velutinum*, *S. uncinata*), эпифитных мхов (*P. polyantha*) крупными и напочвенными мхами (*R. triquetrus*, *H. splendens*) в силу более высокой конкурентной способности последних. На стволах на высоте 1,3 м с давностью нарушения возрастает покрытие *R. complanata* и уменьшается покрытие *O. speciosum*. Полученные данные характеризуют последний вид как светолюбивый, который в условиях уменьшения инсоляции в нижних ярусах леса произрастает только в верхней части ствола и в кроне.

Среди характеристик дерева наибольшее влияние на развитие мохового покрова оказывает возраст, высота дерева и радиус кроны (Табл. 3). Возраст дерева определяет время для заселения видов и физико-химические свойства субстрата (корки ствола). У основания ствола осины с увеличением возраста дерева от 40 до 200 лет, при высоком (70–55%) покрытии мохообразных и незначительном (10–15%) покрытии лишайников, формируются олигодоминантные сообщества с участием 1–5 видов, в которых происходит постепенное увеличение доли участия *R. triquetrus* и снижение доли *B. salebrosum*. Вид *R. triquetrus* приспособлен к произрастанию у основания ствола осины в качестве факультативного эпифита, и по изменению покрытия, как с возрастом дерева, так и с давностью нарушения, может быть отнесен к поздне-сукцессионным (климаксовым) видам эпифитного покрова. На высоте 1,3 м максимальные значения покрытия вида *O. speciosum* отмечаются на деревьях возрастом 40 лет; после указанного возраста его покрытие снижается, и он почти полностью отсутствует в ЭП на деревьях возрастом >150 лет. На деревьях возрастом 150–200 лет на стволах осины на высоте 1,3 м ЭП стабилизируется; его отличительным признаком является высокое покрытие *R. complanata* (в среднем, до 9%).

При увеличении радиуса кроны уменьшается число видов лишайников и увеличивается покрытие видов мохообразных: *S. uncinata* (+*B. salebrosum*, *P. polyantha*), *M. stellare* и *R. complanata*. Это объясняется тем, что осина имеет собирающую крону, и радиус кроны напрямую влияет на увлажнение ствола дерева, что положительно сказывается на моховом компоненте эпифитного покрова.

Среди характеристик микроусловий наибольшее количество взаимосвязей обнаружено с высотой расположения участка над поверхностью почвы и углом наклона поверхности ствола (Табл. 3). Исследование показало, что основание ствола и высота 1,3 м являются принципиально различными местообитаниями для мохообразных, произрастающих на стволах осины. Лишь немногие виды из эпифитного покрова (*R. complanata*) имеют покрытие, не различающее у основания ствола и на 1,3 м. При этом большинство видов мохообразных имеют максимум покрытия у основания ствола, а лишайников – на высоте 1,3. Только для одного мха (*O. spesiosum*) выявлена обратная зависимость.

С увеличением угла наклона поверхности ствола возрастает количество поступающих во время дождя осадков, что положительно сказывается на основных параметрах эпифитного покрова, так как увеличивается время пребывания мохообразных в метаболически активном влажном состоянии. С изменением угла наклона с -20° до $+40^\circ$ у основания ствола в 2 раза увеличивается общее покрытие мохообразных (с 40 до 80%), и в 2 раза снижается общее покрытие (с 20 до 10%) и среднее число видов (с 2 до 1) лишайников. На высоте 1,3 м увеличивается общее покрытие мохообразных – в 12 раз (с 3 до 35%), общее покрытие лишайников – в 1,7 раза (с 18 до 32%), среднее число видов мохообразных – в 5 раз (с 0,5 до 2,8).

Небольшое число зависимостей характеристик эпифитного покрова с экспозицией ствола (табл. 3) объясняется более выравненными значениями относительной влажности воздуха в сомкнутых среднетаежных еловых лесах. На высоте 1,3 м от поверхности почвы, где колебания освещенности и увлажнения более выражены на разных экспозициях ствола, значимо большие значения общего покрытия, числа видов мохообразных и общего покрытия лишайников регистрируются на северной стороне деревьев, в то время как меньшие значения – на южной.

В целом, эпифитный покров на высоте 130-155 см от земли оказался более зависимым от изменений характеристик среды, чем у основания ствола (Табл. 3). Это связано с тем, что у основания ствола главный лимитирующий фактор для формирования эпифитных сообществ – продолжительность времени, в течение которого мохообразные находятся в метаболически активном влажном состоянии, варьирует в гораздо меньших диапазонах. В припочвенном слое выше влажность воздуха, меньше инсоляция и скорость ветра (Спурр, Барнес, 1984), в то время как на стволе дерева на высоте 1,3 м растения подвержены большим колебаниям характеристик местообитания.

Таблица 3. Число выявленных взаимосвязей характеристик эпифитного покрова от характеристик местообитания

Характеристики местообитания		Высота по стволу, см	
		0–25	130–155
Максимально возможное число взаимосвязей (общее число изученных характеристик эпифитного покрова)		12	9
Характеристики сообществ	Давность нарушения	7	2
	Доля участия ели в древостое	7	2
Характеристики дерева	Возраст дерева	8	1
	Высота дерева	6	3
	Высота нижней границы кроны	4	2
	Диаметр ствола	3	3
	Радиус кроны	1	5
Характеристики микроусловий	Высота над поверхностью почвы	11	
	Экспозиция ствола	1	4
	Угол наклона поверхности ствола	6	6
	Сквозистость древесного яруса	1	4
Всего (процент от максимально возможного)		55(41%)	43 (44%)

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Список литературы

Спурр С. Г., Барнес Б. В. 1984. Лесная экология // М. 163 с.

Influence of habitat conditions on organization of epiphytic moss cover of aspen (*Populus tremula* L.) in the middle boreal forests of the Republic of Karelia

Obabko R. P., Tarasova V. N.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: romaparrot@mail.ru

The diversity and distribution of epiphytic bryophyte cover of aspen in the middle boreal forests was studied in southern Karelia (Russia). These forests are intact from 80 to 450 years. Forty four species of bryophytes, including 32 mosses and 12 liverworts, were recorded on 192 aspen trees in 24 forest plots (1 ha each) situated in the Karelian part of the Vodlozero National Park, Kivach Strict Nature Reserve, Kizhsky Sanctuary and Petrozavodsk City. Relations between characteristics of epiphytic bryophyte cover and the environmental parameters were evaluated.

РАЗНООБРАЗИЕ И РОЛЬ ЦИАНОПРОКАРИОТ В ГОРНО-ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ УРАЛА

*Патова Е. Н., Сивков М. Д.

г. Сыктывкар, Институт биологии КНЦ УО РАН

*E-mail: patova@ib.komisc.ru

Суанопрокариота/Суанобактерия занимают особое место в структурно-функциональной организации горно-тундровых экосистем северных регионов Урала благодаря уникальной способности фиксировать из атмосферы не только углерод, но и молекулярный азот. Это определяет важную роль данной группы прокариотных организмов в создании органического вещества в почвах горных районов. Распространены цианопрокариоты в самых разных вариантах горно-тундровых наземных фитоценозов, в значительной части из них они входят в доминирующие комплексы почвенных биологических корок. Основными местообитаниями цианопрокариот в наземных условиях горных сообществ являются поверхности оголенных грунтов, криогенные пятна, увлажненные скалы и моховая дернина (Davydov, Patova, 2017).

Целью настоящей работы было обобщение результатов изучения разнообразия цианопрокариот, их распространения в горно-тундровых сообществах и их вклада в накопление азота на примере Северных регионов Урала.

Исследования разнообразия проведены с 2013 по 2016 гг. на Полярном, Приполярном и Северном Урале. Изучено видовое разнообразие цианопрокариот, проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности биологических корок с доминированием цианопрокариот. Изучена зависимость процесса азотфиксации от температуры и на ее основе рассчитаны показатели азотфиксирующей активности за вегетационный период. Измерения суточной динамики нитрогеназной активности выполнены методом ацетиленовой редукции (Stewart, 1967). Активность азотфиксации рассчитана как продукция этилена в мг C_2H_4 м⁻²ч⁻¹.

Для Северных регионов Урала к настоящему моменту выявлено 80 видов цианопрокариот, из 31 рода 15 семейств (Patova et al., 2018). Для района исследований ведущими по видовому разнообразию являются семейства *Chroococcaceae*, *Oscillatoriaceae*, *Nostocaceae*. К числу ведущих по числу видов относятся роды *Phormidium*, *Leptolyngbya*, *Nostoc* и *Stigonema*. Для других горных регионов среди наиболее многочисленных по данному показателю отмечают роды *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Phormidium*, *Gloeocapsa*, *Microcoleus*. Основу альгоценозов в наземных экосистемах северных регионов Урала формируют: *Stigonema minutum*, *S. ocellatum*, *Nostoc commune*, *Gloeocapsopsis magma*, *Gloeocapsa alpine*, *Tolypothrix tenuis*, *Calothrix parietina*, *Symplocastrum friesii*, *Phormidium molle*.

Основной вклад в накопление азота в примитивных горных почвах вносят виды азотфиксаторы, имеющие специализированные клетки – гетероциты, функцией которых является фиксация молекулярного азота. Наиболее разнообразными по составу азотфиксаторов являются группировки водно-наземных (обитают на поверхности постоянно увлажненных почв) и наземных водорослей (разрастающихся на поверхности почвы в условиях атмосферного увлажнения). В число доминантов из азотфиксаторов этих группировок входят: *Nostoc commune* f. *comunne*, *N. commune* f. *ulvaceum*, *N. punctiforme*, *N. linckia*, *Stigonema ocellatum*, *S. minutum*, *Anabaena oscillarioides*, *Trichormus variabilis*, *Tolypothrix tenuis*, *T. distorta*, *Hapalosiphon pumilus*, *Scytonema ocellatum*, *Petalonema alatum*, *P. crusta-*

seum. Для цианопрокариот наибольшие показатели (численность - 4.9 млн. кл/г почвы, биомасса - до 4 г) зарегистрированы в пятнистых горных тундрах. Обитающие в толще почв почвенные водоросли по составу не многочисленны, к часто встречаемым с относительно высоким обилием видам относят *Nostoc punctiforme*, *N. linckia*, *N. microscopium*, *Anabaena cylindrica* и *A. oscillarioides*. Аэрофильные цианопрокариоты в основном эпифитирующие на мхах формируют группировки из *Hapalosiphon pumilus*, *Nostoc commune* f. *ulvaceum*, *Fischerella muscicola*.

К наиболее распространенным местообитаниям цианопрокариот в горно-тундровых регионах относят пятна-медальоны образующиеся вследствие криогенных процессов. Доминантами таких местообитаний из азотфиксаторов и в горных тундрах и на европейском северо-востоке в целом, чаще всего являются виды родов *Nostoc*, *Stigonema* и *Scytonema*, они формируют разрастания виде корочек на поверхности таких пятен. Для таких местообитаний отмечены максимальные скорости азотфиксации. Суточные значения нитрогеназной активности корочек с доминированием *Stigonema* в среднем достигали 12.3 ± 2.8 (n=3) мг C_2H_4 м⁻²сут⁻¹, с доминированием *Scytonema* и *Nostoc* 32.7 ± 6.2 (n=4) мг C_2H_4 м⁻²сут⁻¹ (Patova et al., 2016). Сезонные измерения азотфиксирующей активности биологических корок затруднены вследствие труднодоступности регионов исследований для проведения стационарных сезонных наблюдений. Для расчетов вклада цианопрокариот в накопление азота за период вегетации были использованы линейные модели взаимосвязи азотфиксации с температурой (Patova et al., 2016), а также сезонная динамика температуры верхнего слоя почвы (0-1 см) на экспериментальных участках. На основе сезонной динамики температуры корочек, измеренной с помощью автономных температурных логгеров, для корочек получены сезонные значения азотфиксации 1.10 г C_2H_4 м⁻² с доминированием видов рода *Stigonema*, и 4.10 г C_2H_4 м⁻² с доминированием родов *Scytonema*, *Nostoc* за 120 дней (за вегетационный сезон). С учетом конверсионного коэффициента 3:1 в пересчете на азот азотфиксирующая активность корочек находится в диапазоне $0.3-1.3$ г N м⁻² за 120 дней. Учитывая, что площади участков, занимаемых корочками в пятнистых вариантах горных тундр составляют от 5 до 50% от общей площади растительного сообщества, вклад цианопрокариотных корок в азотный баланс равнинных и горных тундр может быть довольно существенным. Измеренные нами величины азотфиксирующей активности биологических корочек сопоставимы с данными полученными для других арктических регионов (Stewart et al., 2011).

Наши результаты могут служить основой для выполнения расчетов сезонной активности цианопрокариотных корочек равнинных и горных тундр востока европейской России и закрыть пробел в исследованиях по азотному обмену для этой местности.

Исследования выполнены в рамках бюджетной темы № АААА-А16-16021010241-9, а также при финансовой поддержке проекта УрО РАН № 18-4-4-14.

Список литературы

Davydov, D., Patova E. 2017. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic. *Hydrobiologia*. 2017. doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3.

Patova E.N., Novakovskaya I.V., Deneva S.V. 2018. The Influence of Edaphic and Orographic Factors on Algal Diversity in Biological Soil Crusts on Bare Spots in the Polar and Subpolar Ural // *Eurasian Soil Science*. Vol. 51, No. 3. P. 304–315.

Patova E., Sivkov M., Patova A. 2016. Nitrogen fixation activity in biological soil crusts dominated by cyanobacteria in the Subpolar Urals (European North-East Russia). *FEMS Microbiology Ecology*. Vol.92, No 9. doi: 10.1093/femsec/fiw131

Stewart K.J., Coxson D., Grogan P. 2011. Nitrogen inputs by associative cyanobacteria across a low Arctic tundra landscape // *Arct. Ant. Alp. Res.* 43(2). P. 267–278.

Stewart W.D. 1967. In situ studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique/ W.D. Stewart, Fitgeral, R.H. Burriss. *Proceed. N. Acad Sci USA*. V. 58. P. 2071–2078.

Diversity and the role of Cyanoprocariotes in the mountain tundra communities of the Northern regions of Urals

*Patova E. N., Sivkov M. D.

Syktvykar, Institute of Biology KSC UB RAS

*E-mail: patova@ib.komisc.ru

The article covers results of a research on a diversity and nitrogenase activity of Cyanoprokaryota in mountain tundra ecosystems of the North Ural. For the Northern regions of the Urals, up to now, 80 species of cyanoprokaryotes have been identified, of the 31 genera of 15 families. The field measurements nitrogen fixing activity was conducted in soil crusts with different dominant species from Cyanoprokaryota.

БРИОФЛОРА ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ДОСТОПРИМЕЧАТЕЛЬНОСТЕЙ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ

Попова Н. Н.

Воронеж, Воронежский государственный институт физической культуры

*E-mail: leskea@vmail.ru

Актуальность инвентаризации всех компонентов биоты охраняемых территорий в центре европейской России не вызывает сомнения. Моховидные, а также лишайники, имеют определенные эколого-биологические и ботанико-географические особенности и часто связаны в своем распространении с обособленными природными объектами, отличающимися спецификой текстуры, химизма, происхождения. Это в полной мере относится к геологическим памятникам природы (далее ГП), которые несут зачастую богатый и своеобразный набор мхов, даже, несмотря на малые размеры объекта и существенную антропогенную нагрузку. К настоящему времени нами проведена инвентаризация бриофлоры сорока ГП; учитывались виды, произрастающие не только на самом объекте охраны, но и на всей территории ГП. Данная статья посвящена анализу и обобщению полученных материалов.

Все разнообразие ГП подразделено на ряд групп. В каждой группе рассмотрены наиболее интересные ГП, для них приведены данные по видовому разнообразию (далее ВР) моховидных, перечислены охраняемые (в скобках указана категория статуса, посечены*) и интересные виды. Номенклатура таксонов приводится по современным сводкам: Ignatov, Afonina, Ignatova et al, 2006; Konstantinova, Bakalin et al, 2009, в связи с этим авторы таксонов не упоминаются. Ссылки на региональные Красные книги как официальные издания не приводятся.

УНИКАЛЬНЫЕ ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ. К таким объектам на территории средней полосы России можно отнести выходы кристаллических пород на дневную поверхность, отложения с вулканическим пеплом и меловые останцы эрозионного происхождения («дивы»). В Воронежской области (далее обл.) известно 4 места с выходами гранитов – у сел Басовка, Украинская и Русская Буйловка, (Павловский район) и пос. Тихий Дон (Богучарский район). В первых трех пунктах граниты в виде отдельных глыб лежат по урезу р. Дон, регулярно затопляются и с каждым годом «заплывают» наносным грунтом. Мхов на них не выявлено. В начале XX века граниты выходили на донском правобережье в виде стенок до 15 м высотой. В Богучарском районе 40 лет назад группа гранитных глыб на небольшом холме в полукилометре от берега Дона документирована старыми фотографиями. В настоящее время граниты изъятые, а само месторождение разрабатывается; глыбы гранитов, недавно поднятых из глубинных слоев, мхами пока не заселены, на рухляке обычны рудеральные космополитные мхи. Большой интерес как перспективный ГП представляет Павловский гранитный карьер (его отработанные, заброшенные участки). ВР – 15 видов (*Syntricha caninervis*, *Schistidium crassipilum*, *S. apocarpum*, *Ortotrichum anomalum*). Вулканический пепел у с. Горелка (Борисоглебский район Воронежской обл.) был принесен из Карпатской области активного вулканизма в неогене. Мощные слои пепла до 2.5 м обнажаются в оврагах, где характерны оползни, выклинивание грунтовых вод, галофильные степные сообщества. ВР – 18 видов (*Cephaloziella rubella*, *Pterygoneurum ovatum*). На меловых останцах – «дивах» характерно произрастание кальцефильного петрофита **Seligeria calcarea* (во всех областях средней полосы, где он выявлен, внесен в Красные книги с категорией 3).

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ, ПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ МИНЕРАЛОГИЧЕСКУЮ ЦЕННОСТЬ. К таким ГП можно отнести выходы фосфоритных плит, целестиносодержащих известняков и др. Фосфориты известны в Воронежской и Курской обл., тонким слоем они выходят на дневную поверхность в оврагах; специфичных видов нет, в прилегающих байрачных дубравах характерна типичная лесная бриофлора. Доломитовые породы с целестиновой минерализацией являются объектом охраны в Кимовском районе Тульской обл. (с. Себино). На территории ГП выявлено 23 вида, в числе которых ряд степных кальцефитов *Brachythecium glareosum*, *Tortula modica*, *Weissia longifolia*; необычным является нахождение в выемке известняка *Dicranum tauricum*, более характерного для гниющей древесины.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ, ОТРАЖАЮЩИЕ ХАРАКТЕРНУЮ ОБСТАНОВКУ БЫЛЫХ ЭПОХ. Эта группа объектов включает стратотипы тех или иных геологических эпох (пески плиоцена, миоцена и др.). Широкую международную известность имеет стратотип кривоборского комплекса плиоцена с богатыми остатками ископаемой флоры у с. Кривоборье Рамонского района Воронежской обл. Обнажения представляют собой обрыв до 60 м высотой; ботанический интерес имеют также песчаные крутосклоны, глубокие балки и прилегающая дубрава. ВР 40 видов, интерес представляют *Bryum elegans*, *Pohlia cruda* (эти два вида проявляют себя в районе исследований как псаммофиты), *Mnium stel-*

lare, *Chiloscyphus polyanthos*, *Encalypta vulgaris* (более характерна для меловых обнажений). Примерно такой же уровень ВР и общие редкие виды выявлены для стратотипов миоцена, охраняемых в Сосновском и Тамбовском районах Тамбовской обл.: стратотип дегтянских слоев горелкинской свиты позднего миоцена у с. Дегтянка (*Hygroamblystegium varium*, *Pellia epiphylla*, **Plagiothecium latebricola* (2), *P. nemorale*); стратотип каменнобродских слоев среднего миоцена у сел Каменный брод (**Atrichum flavisetum* (3), *Pellia endiviifolia*, **Rhytidiadelphus triquetrus* (3) и Лысые горы (*Physcomitrium pyriforme*, **Rhytidiadelphus triquetrus*); общие редкие виды – *Bryum elegans*, *Mnium stellare*, *Pohlia cruda*. В таких ГП как стратотипы песков неогена у с. Даньшино Задонского района Липецкой обл. и Сосновские бугры в Сосновском районе Тамбовской обл. выявлено по 15 видов; редких нет. Своеобразный объект представляют собой Араповские пещеры в Кимовском районе Тульской обл., где имеются спрессованные надугольные пески тульской толщи, на склоне со скалистыми выходами и висячими болотами. ВР 32 вида (*Bryum pallens*, *Didymodon rigidulus* var. *validus*, *Drepanocladus polygamus*, *Hygroamblystegium tenax*, *Pohlia cruda*).

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ, ПРЕДСТАВЛЯЮЩИЕ ВЫХОДЫ НА ДНЕВНУЮ ПОВЕРХНОСТЬ ПЕСЧАНИКОВ, ИЗВЕСТНЯКОВ, МЕЛА (зачастую содержащие большое количество отпечатков ископаемой флоры и фауны). Нижнемеловые аптские песчаники с ископаемой флорой представлены в основном в сети ООПТ Липецкой и Тульской обл., причем некоторые ГП имеют относительно большие площади (до 40 га). ВР в целом – около 70 видов, численность в отдельных ГП варьирует от 30 до 60 видов. Характерны оксифильные петрофильные мхи *Grimmia laevigata*, **G. ovalis* (3), *G. muehlenbeckii*, **Hedwigia ciliata* (3), *Schistidium boreale*, *Taxiphyllum wisgrillii*, а также эпифиты, поселяющиеся на крупных глыбах **Paraleucobryum longifolius* (3) *Sciuro-hypnum populeum*, **Leucodon sciuroides* (3), **Homalia trichomanoides* (3), *Anomodon attenuatus*, *A. longifolius*, *A. viticulosus*). Наибольший бриологический интерес представляют ГП Тербунские песчаники, Апухтинские песчаники, Песчаники долины р. Олымчик (Тербунский район Липецкой обл.), Красная гора и Конь-камень (Ефремовский район Тульской обл.), Чернышова гора (Семилукский район Воронежской обл.), урочище Зеркалы (Милославский район Рязанской обл.). Высокой концентрацией редких видов (*Cephaloziella rubella*, *Grimmia muehlenbeckii*, **G. plagiopodia*, **Homalothecium sericeum*, **Isothecium alopecuroides*, *Schistidium crassipilum*, *Sciuro-hypnum populeum*, *Syntrichia montana*, у всех категория 3) отличается ГП Верхний Карачан (Грибановский район Воронежской области), геологическая ценность которого определяется обилием ископаемых нижнемеловых остатков; ВР – более 50. Надо заметить, что этот тип ГП, несмотря на огромную палеоботаническую, бриологическую, геологическую, ландшафтную значимость, испытывает резкое негативное антропогенное воздействие и в ряде случаев полностью уничтожается – или выкорчевывается с полей, или изымается для целей ландшафтного дизайна, или разрабатывается на бутовый камень (Лебедянский район Липецкой обл., Краснозороенский район Орловской обл., Семилукский район Воронежской обл. и др.). ГП в г. Тим (Тимский район Курской обл.), имеющий международную известность как один из самых богатых палеоботанических ГП мио- и олигоцена, полностью засыпан после разработки карьера; единичные камни остались в подобном ГП у с. Молотычи (Фатежский район той же обл.). ГП с выходами флороносных палеогеновых песчаников имеются в Воронежской обл. (с. Пасеково в Россошанском, с. Никольское в Воробьевском, в пгт Кантемировка Кантемировском районах и др.), их бриофлора небогата (10–25 видов), из интересных – **Aloina rigida* (3), *Pterygoneurum ovatum*, *P. subsessile*. Обильные выходы палеогеновых песчаников отмечены нами в ботаническом ООПТ (урочище Орешное Верхнемамонского района Воронежской обл.), ВР – более 50 видов (*Grimmia muehlenbeckii*, *G. laevigata*, *Sciuro-hypnum populeum*, **Homalothecium sericeum*, **Taxiphyllum wisgrillii*, **Hedwigia ciliata*, всюду категория 3).

Наиболее представительна в сети региональных ООПТ группа ГП, характеризующих разные по возрасту слои известняков. И если в Тульской, Липецкой, Орловской обл. – это относительно частое явление, то в Тамбовской обл. выходы девонских известняков чрезвычайно редки и имеют богатую и специфичную бриофлору. Так, в урочище Верхние Мельницы на р. Иловой (Мичуринский район) в местах выходов слоистых известняков и в прилегающей дубраве ВР составляет более 50 видов (**Anomodon attenuatus* (2), **A. longifolius* (3), *Bryum elegans*, **Conocephalum salebrosum* (3), *Dicranum flagellare*, *Herzogiella seligeri*, **Leucodon sciuroides* (2), *Mnium stellare*, *Plagiomnium rostratum*, **Plagiothecium latebricola* (2), *Pohlia cruda*, **Rhytidiadelphus triquetrus* (3)). В числе наиболее интересных с бриологической точки зрения ГП данной группы можно отметить также урочище Донские бе-

седы в Задонском районе Липецкой обл. ВР – 50 видов (*Anomodon attenuatus*, *A. viticulosus*, **Eurhynchium angustirete* (3), *Hydroamblystegium tenax*, *H. varium*, **Leucodon sciuroides* (3), *Mnium marginatum*, *Orthotrichum anomalum*, **Rhynchostegium arcticum* (2), *Sciuro-hypnum populeum*, *Syntrichia montana*, *Taxiphyllum wisgrillii*); утес Галочник, Ишутинскую гору и Каменную дорогу в Ефремовском районе Тульской обл. ВР – по 25-35 видов (**Aloina rigida*, **Seligeria calcarea*, *Encalypta rhaptocarpa*, **Gyroweisia tenuis*, категория 3); девонские известняки у с. Елагино в Новодеревеньковском районе Орловской обл. ВР около 30 видов (*Conocephalum salebrosum*). В целом ВР это группы ГП составляет около 100 видов и характеризуется высокой концентрацией редких кальцефильных мхов.

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ ГОРНОПРОМЫШЛЕННОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ. После отработки месторождений целесообразно сохранение естественно залегающих полезных ископаемых, которые имеют высокую научную и познавательную ценность. В числе действующих ГП таких объектов немного. Обнажения верхнего мела расположены в частично рекультивированном и превращенном в свалку карьере у с. Подгорное (Россошанский район Воронежской обл.); ВР всего 5 видов (*Tortula protobryoides*). Выходы девонских известняков известны в заброшенном 50 лет назад карьере (Иловай-Воронежский сосновый массив в Мичуринском районе Тамбовской обл.), где произрастает 23 вида моховидных, среди которых ряд редкие для лесной части области – *Barbula convoluta*, *Campylidium calcareum*, *Didymodon fallax*, *Schistidium apocarpum*. Сеть подземных ходов, залов, озер; скальные выходы известняков в местах старых каменоломен у с. Бяково (гурьевские каменоломни) в Веневском районе Тульской обл. – представляет собой объект, входящий в перечень геологических достопримечательностей Центральной России. Выявлено около 30 видов мхов (**Aloina rigida* (3), *Didymodon ferrugineus*, *Hydroamblystegium varia*). Скальные обнажения нижнекарбонных известняков в долине р. Осетр у с. Венев-Монастырь (Веневский район, Тульской обл.) являются классическим примером данного типа объектов. Это заброшенный карьер (не менее 80 лет) заросший березой и кустарниками. Видовое и экологическое разнообразие моховидных высокое – около 50 видов (**Gyroweisia tenuis*, **Leiocolea badensis*, **Sciuro-hypnum populeum*, **Seligeria calcarea*, **S. pusilla* (у всех 3), в мониторинговый список внесены *Brachythecium glareosum*, *Fissidens gracilifolius*, *Orthotrichum anomalum*, *Seligeria campylopora*, *Syntrichia montana*. На основе материалов, полученных при обследовании карьерно-отвалных ландшафтов средней полосы России, нами констатированы высокий уровень ВР ряда объектов, концентрация редких петрофитов и их значительное обилие, несвойственное естественным ландшафтам с выходами соответствующих пород; составлен список таких перспективных ГП.

Таким образом, на основе проведенных исследований можно прийти к следующим заключениям: ряд ГП средней полосы России представляет большой бриологический интерес; наибольшее ВР и количество редких видов выявлено в объектах с выходами песчаников и известняков; степень репрезентативности ГП в региональной сети ООПТ большинства областей невысока. Для оптимизации охраны ценных природных объектов целесообразно: расширение площадей ГП, всестороннее изучение компонентов ГП, активное использование природоохранного потенциала объектов горнодобывающей промышленности, изменение профиля ряда ГП на комплексный ландшафтно-биологический, безотлагательное выявление наиболее ценных ГП и организация в них охранного режима.

Список литературы

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 16. P. 1–130.

Konstantinova N. A., Bakalin V. A. et al. 2009. Check-list of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa*. Vol. 18. P. 1–64.

Bryoflora of geological sights of the Middle European Russia

Popova N. N.

Voronezh, Voronezh State Institute of Physical Culture

*E-mail: leskea@vmail.ru

Results of inventory of geological sights of the Middle European Russia are discussed. Most interesting geological sights are described with indication of bryophyte species diversity and rare species. Recommendations for optimization of the regional network of protected areas are provided.

МАКРОСЪЕМКА МОХООБРАЗНЫХ В ПОЛЕВЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ – КЛЮЧ К РАЗВИТИЮ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ БРИОЛОГИИ. ОПЫТ С USB МИКРОСКОПОМ SKYWATCHER И ФОТОКАМЕРОЙ OLYMPUS STYLUS TOUGH TG-3

Потемкин А. Д.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: Potemkin_alexey@binran.ru

Макросъемка мохообразных в полевых и лабораторных условиях – ключ к развитию бриологии, привлечению любителей и популяризации бриологических знаний. Появившиеся в настоящее время возможности для макросъемки позволяют выполнять качественную фотографию мхов и печеночников в полевых условиях, использовать фотоаппарат как стереомикроскоп, а результаты публиковать и использовать для привлечения в бриологию новых исследователей и коллекторов. В настоящее время фотографии мхов размещены на сайте бриологического журнала *Arctoa*, фотографии печеночников и антоцеротовых, по имеющимся сведениям, остаются достоянием авторов. На сайте *Plantarium* (Определитель..., 2018) расположены немногочисленные фотографии мхов и некоторых определенных только до рода печеночников. Примерами зарубежных работ, направленных на популяризацию бриологических знаний являются монографии «*Mosses and Liverworts of Japan*» (Iwatsuki et al., 2001) и «*Mosses and Liverworts of Britain and Ireland a field guide*» (2010).

Качественная макросъемка мохообразных, как правило, требует тяжеловесной и крупногабаритной дорогостоящей фототехники, непригодной для использования в экспедиционных условиях. Кроме того существует ряд проблем при макросъемке мохообразных в природе: недостаток освещения, увеличения и глубины резкости, трудность фокусировки из-за отражения света влажными растениями, невозможность фокусироваться с нулевого расстояния, необходимость аккуратного обращения с камерой при неблагоприятных погодных условиях.

Удовлетворительные результаты при макросъемке в полевых условиях были получены при использовании USB-микроскопа *Skywatcher* с увеличением до $\times 200$ и портативной фотокамеры *Olympus Stylus Tough TG-3*, предназначенной, прежде всего для подводной макросъемки.

Использование USB-микроскопа позволяет получать наиболее высокое разрешение, но требует брать с собой в поле нетбук с ёмкой аккумуляторной батареей. Вместе с тем, при использовании USB-микроскопа много времени уходит на каждый кадр, требующий включения компьютера. В использованном мною USB-микроскопе разрешение камеры небольшое, 2 мп, но достаточное для электронного представления фотографий, а освещение диодное, холодным светом, вносящее искажение в цветопередачу.

Удачная альтернатива USB-микроскопу – компактный фотоаппарат *Olympus Stylus Tough TG-3* и последующие модели этой серии, использующиеся для макросъемки мохообразных с рассеивателем *Olympus LG-1*. Камера имеет несколько опций макросъемки, позволяющих рассматривать детали микроскопического строения мохообразных и включающихся при установке режима «микроскоп» поворотом диска в правом верхнем углу камеры. Опции макросъемки обозначены в выпадающем на экране меню разными символами: «божья коровка» – послойная съемка с автоматическим склеиванием кадров (*stacking mode*) и максимальным увеличением до $\times 4$ (8 МП); «микроскоп» – съемка с близкого расстояния с максимальным увеличением до $\times 8$ (до 16 МП); «микроскоп с лупой» – съемка с максимально близкого расстояния с максимальным увеличением до $\times 11,1$, $\times 22,2$ и $\times 44,4$ (до 16 МП), при этом увеличение до $\times 22,2$ и $\times 44,4$ происходит при нажатии правой части круговой клавиши (символ «молния») с кнопкой ОК в центре и не указано в руководстве к камере. Увеличение до $\times 4$ в режиме «божья коровка» в большинстве случаев достаточно для качественной макросъемки мохообразных. Кроме того, в режиме макросъемки есть опция «ВКТ» – съемка серии кадров с разным фокусом с максимальным увеличением до $\times 4$ (до 16 МП). Этот режим позволяет снимать движущиеся объекты и выбирать самые удачные кадры. Рассеиватель *Olympus LG-1* обеспечивает мягкое равномерное освещение и используется при съемке вплотную к объекту. Для его включения в выпадающем в правой части экрана меню необходимо выбрать настройки вспышки и установить символ «фонарик». Рассеиватель *Olympus LG-1* может быть приобретен на сайте *Olympus* отдельно или в комплекте с камерой.

Камера удобна также для макросъемки через микроскоп. Для этого могут использоваться разные режимы. Преимуществом перед многими специальными цифровыми камерами для микроскопов является мягкая, наиболее близкая к естественной цветопередача.

Следует отметить, что файлы фотографий при съемке *Olympus TG-3* достаточно небольшие, при съемке в режиме «божья коровка» обычно 1,6 МБ при установке на 8 МП. Лишь файлы некоторых кадров достигают 3,9 МБ.

Важным преимуществом является небольшой вес камеры (247 г. с аккумулятором), компактность, ударопрочность и водонепроницаемость (до 15 м).

Аккумулятор съемный, рассчитан на 330 кадров, но при макросъемке садится быстрее. Его обычно хватает на несколько дней при частом фотографировании. Длительность зарядки около 5 часов.

Камеры Olympus Stylus Tough TG-4 и, по-видимому, Olympus Stylus Tough TG-5 (с ним фотографировать не удавалось), имеют сходные характеристики и расширенные возможности, могут снимать в формате RAW, в отличие от Olympus Stylus Tough TG-3, снимающем только в формате JPG.

Список литературы

Определитель растений on-line. Открытый атлас растений и лишайников России и сопредельных стран <http://www.plantarium.ru/> (Дата обращения: 6 III 2018).

Mosses and liverworts of Britain and Ireland a field guide. 2010. British Bryological Society: 848 p.

Iwatsuki, Z., H. Deguchi and T. Furuki (2001). Mosses and Liverworts of Japan. Tokyo. 1-355 p. + color plates 1-192. (In Japanese).

Macro photography of bryophytes in field and laboratory conditions is the key to the development of domestic bryology. Experience with a USB microscope Skywatcher and Olympus Stylus Tough TG-3 camera

Potemkin A. D.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: Potemkin_alexey@binran.ru

Macro photography of bryophytes in field and laboratory conditions is the key to developing bryology, attracting amateur bryologists and popularizing bryology. Using a USB microscope allows to get the higher resolution (up to $\times 200$), but requires netbook with a capacious battery in the field. A successful alternative to USB-microscope is a compact water- and shockproof camera Olympus Stylus Tough TG-3 and its subsequent models, used for macro shooting bryophytes with a light diffuser Olympus LG-1. The camera has several options for macro photography, with a high magnification (up to $\times 44,4$) and automatic stalking mode, allowing to observe details of the microscopic structure of the bryophytes and make photographs of rather high quality with high resolution.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ И ЭКОЛОГИИ ЗИГНЕМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (ZYGNEMATALES) ТЮМЕНСКОЙ, КУРГАНСКОЙ, ОМСКОЙ И НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

*Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Мурашко Ю. А., Ефремов А. Н., Токарь О. Е.

Сургут, Сургутский государственный университет

*E-mail: bosviri@mail.ru

В 2016–2017 гг. получены новые материалы по распространению и экологии 21 вида из порядка Zygnematales на Западно-Сибирской равнине, дополняющие ранее опубликованную информацию (Свириденко и др., 2015, 2016 а, б). Определение видов выполнено по руководствам (Kadlubowska, 1984; Рундина, 1998) с применением микроскопа Альтами Био-1 и цифрового видеоокуляра UCMOS 5100 КРА. Цветность воды в экотопах определяли фотометрическим методом в градусах цветности относительно хром-кобальтовой шкалы (ХКШ), водородный показатель рН измеряли на анализаторе «Анион 7000», ионный состав растворенных солей исследовали на хроматографе «Стайер».

1. *Zygonium ericetorum* Kütz. Тюменская обл., Ханты-Мансийский автономный округ (ХМАО), Белоярский р-н, 63°31' с. ш., 70°36' в. д., озеро без названия на коренном берегу правобережья р. Казым, 22.07.2016; там же, 63°29' с. ш., 70°41' в. д., озеро без названия на коренном берегу левобережья р. Казым, 25.07.2016; там же, 63°39' с. ш., 71°02' в. д., внутриболотное озеро, 10.07.2017.

2. *Mougeotia genuflexa* (Dillw.) Ag. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°30' с. ш., 70°35' в. д., озеро без названия в долине р. Казым, 18.07.2016; там же, 63°29' с. ш., 70°44' в. д., залив р. Казым, 21.07.2016; Омская обл., Черлакский р-н, 54°52' с. ш., 74°43' в. д., озеро без названия, 08.07.2016; там же, Одесский р-н, окрестности д. Песчанка, 54°21' с. ш., 73°08' в. д., оз. Песчаное, 27.07.2017; там же, г. Омск, 54°56' с. ш., 73°27' в. д., озеро без названия, 22.07.2017.

3. *Mougeotia nummuloides* (Hass.) De Toni. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°39' с. ш., 71°01' в. д., внутриболотное озеро, 09.07.2017.

4. *Mougeotia quadrangulata* Hass. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°39' с. ш., 71°01' в. д., внутриболотное озеро, 09.07.2017; там же, 63°39' с. ш., 71°02' в. д., речка без названия, 10.07.2017.

5. *Spirogyra bellis* (Hass.) Cleve. Омская обл., Любинский р-н, 55°24' с.ш., 72°01' в.д., временный водоем по окраине займища, 10.07.2016; Новосибирская обл., Татарский р-н, 55°03' с. ш., 75°59' в. д., временный водоем в канаве, 21.08.2016; там же, Усть-Таркский р-н, 55°30' с. ш., 75°49' в. д., озеро без названия (старица), 06.07.2016.

6. *Spirogyra crassa* Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; Омская обл., Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08. 2017.

7. *Spirogyra decimina* (Müll.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°31' с. ш., 70°36' в. д., 63°30' с. ш., 70°40' в. д., 63°30' с. ш., 70°41' в. д., группа озер без названия в долине р. Казым, 17–20.07.2016; там же, 63°39' с. ш., 71°01' в. д., внутриболотное озеро, 09.07.2017; там же, 63°39' с. ш., 71°02' в. д., речка без названия, 10.07.2017; там же, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; там же, 61°07' с. ш., 72°32' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; там же, 61°04' с. ш., 73°01' в. д., озеро без названия в долине р. Юганская Обь, 16.09.2016; Омская обл., Черлакский р-н, 54°14' с. ш., 75°25' в. д., озеро без названия, 10.08.2016; там же, 54°07' с. ш., 74°54' в. д., озеро без названия, 10.08.2016; там же, Калачинский р-н, 54°35' с. ш., 74°53' в. д., оз. Стеклянное, 15.08.2016; там же, Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08.2017; там же, г. Омск, Омский нефтеперерабатывающий завод, 55°06' с. ш., 73°10' в. д., пруд, 02.07.2017; там же, г. Омск, 54°56' с. ш., 73°27' в. д., озеро без названия, 22.07.2017; Курганская обл., Варгашинский р-н, 55°30' с. ш., 65°59' в. д., оз. Лихачевское, 28.07.2017.

8. *Spirogyra fluviatilis* Hilse. Тюменская обл., ХМАО, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016.

9. *Spirogyra gracilis* (Hass.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°30' с. ш., 70°34' в. д., озеро без названия в долине р. Казым, 23.07.2016.

10. *Spirogyra hassallii* (Jenner) Petit. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°30' с. ш., 70°35' в. д., 63°29' с. ш., 70°44' в. д., 63°30' с. ш., 70°34' в. д., группа озер без названия в долине р. Казым, 18–23.07.2016; Омская обл., Называевский р-н, 55°30' с. ш., 71°34' в. д., канава по краю тростникового займища, 01.09.2016.

11. *Spirogyra hungarica* Langer. Омская обл., Любинский р-н, 55°24' с. ш., 72°01' в. д., временный водоем по окраине займища, 10.07.2016.

12. *Spirogyra inflata* (Vauch.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°30' с. ш., 70°35' в. д., 63°30' с. ш., 70°40' в. д., группа озер без названия в долине р. Казым, 18–20.07.2016.

13. *Spirogyra majuscula* Kütz. Омская обл., Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08. 2017.

14. *Spirogyra maxima* (Hass.) Wittr. Тюменская обл., ХМАО, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; там же, 61°04' с. ш., 73°01' в. д., озеро без названия в долине р. Юганская Обь, 16.09.2016; там же, Ишимский р-н, 56°04' с. ш., 69°29' в. д., временный водоем в канаве вдоль грунтовой дороги, 07.08.2016; Новосибирская обл., Усть-Таркский р-н, 55°30' с. ш., 75°49' в. д., озеро без названия (старица), 06.07.2016; Омская обл., Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08.2017; Курганская обл., Шадринский р-н, долина р. Исеть, 56°08' с. ш., 63°25' в. д., ручей без названия, 19.07.2017; там же, Пригобольный р-н, окрестности д. Камышное, 55°05' с. ш., 65°07' в. д., протока р. Тобол, 05.08.2017.

15. *Spirogyra neglecta* (Hass.) Kütz. Омская обл., Любинский р-н, 55°12' с. ш., 72°31' в. д., временный водоем в канаве, 04.08.2016; там же, Черлакский р-н, 54°52' с. ш., 74°43' в. д., озеро без названия, 08.07.2016; там же, Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08.2017; там же, г. Омск, Омский нефтеперерабатывающий завод, 55°06' с. ш., 73°10' в. д., пруд, 02.07.2017; Курганская обл., Частоозерский р-н, 55°40' с. ш., 68°08' в. д., оз. Песьяное, 26.07.2017.

16. *Spirogyra quadrata* (Hass.) Petit. Омская обл., Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08.2017.

17. *Spirogyra setiformis* (Roth) Kütz. Омская обл., Марьяновский р-н, 54°59' с. ш., 72°39' в. д., временный водоем в котловане, 06.08.2016; там же, Азовский р-н, окрестности д. Александровка, 54°33' с. ш., 72°42' в. д., оз. Кошколь, 27.07.2017; там же, Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08. 2017; там же, г. Омск, Омский нефтеперерабатывающий завод, 55°06' с. ш., 73°10' в. д., пруд, 02.07.2017; Новосибирская обл., Усть-Таркский р-н, 55°30' с. ш., 75°49' в. д., озеро без названия (старица), 06.07.2016; Курганская обл., Шадринский р-н, долина р. Исеть, 56°08' с. ш.,

63°25' в. д., ручей без названия, 19.07.2017; там же, Притобольный р-н, окрестности д. Камышное, 55°05' с. ш., 65°07' в. д., протока р. Тобол, 05.08.2017.

18. *Spirogyra tenuissima* (Hass.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°28' с. ш., 70°50' в. д., 63°30' с. ш., 70°34' в. д., группа озер без названия в долине р. Казым, 21–23.07.2016; Омская обл., Кормиловский р-н, 55°01' с. ш., 74°09' в. д., озеро без названия, 05.07.2016.

19. *Spirogyra varians* (Hass.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Белоярский р-н, 63°30' с. ш., 70°35' в. д., 63°30' с. ш., 70°42' в. д., 63°29' с. ш., 70°44' в. д., группа озер без названия в долине р. Казым, 18–21.07.2016; там же, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; там же, 61°02' с. ш., 72°37' в. д., временный водоем в канаве, 24.08.2016; Омская обл., Саргатский р-н, 55°43' с. ш., 74°04' в. д., протока в пойме р. Иртыш, 19.08.2017; Курганская обл., Шадринский р-н, долина р. Исеть, 56°08' с. ш., 63°25' в. д., ручей без названия, 19.07.2017.

20. *Spirogyra weberi* Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016; там же, 61°04' с. ш., 73°01' в. д., озеро без названия в долине р. Юганская Обь, 16.09.2016; Омская обл., Кормиловский р-н, 55°10' с. ш., 74°10' в. д., р. Тарбуга, 07.07.2016; там же, Любинский р-н, 55°20' с. ш., 72°07' в. д., временный водоем по окраине займища, 10.07.2016; там же, Черлакский р-н, 54°07' с. ш., 74°54' в. д., озеро без названия, 10.08.2016.

21. *Sirogonium sticticum* (Engl. Bot.) Kütz. Тюменская обл., ХМАО, Нефтеюганский р-н, 61°05' с. ш., 72°40' в. д., 61°07' с. ш., 72°32' в. д., оз. Голубое, 23.08.2016.

Данные по гидрохимическим условиям в изученных водных экотопах видов приведены в таблице.

Таблица. Активная реакция (рН), цветность, общая минерализация и общая жесткость воды в изученных экотопах видов зигнемовых водорослей

Виды	рН	Цветность, градусы по ХКШ	Минерализация, г/дм ³	Общая жесткость, мг-экв/дм ³
<i>Zygonium ericetorum</i>	4,8–6,2	13–218	0,01	0,04–0,17
<i>Mougeotia genuflexa</i>	6,6–8,1	17–144	0,02–2,37	0,17–17,52
<i>Mougeotia nummuloides</i>	5,6	74	0,01	0,11–0,13
<i>Mougeotia quadrangulata</i>	5,6–6,2	74–98	0,01	0,13
<i>Spirogyra bellis</i>	7,0–8,1	37–1400	0,16–0,84	1,15–9,27
<i>Spirogyra crassa</i>	6,6–7,6	40–63	0,13–0,31	1,46–3,17
<i>Spirogyra decimina</i>	5,6–9,2	18–491	0,01–22,52	0,13–107,07
<i>Spirogyra fluviatilis</i>	7,6–7,9	62–63	0,13–0,64	1,46–5,28
<i>Spirogyra gracilis</i>	6,6–7,6	69	0,02–0,30	0,17–2,70
<i>Spirogyra hassallii</i>	6,7–7,5	69–491	0,01–1,69	0,09–10,62
<i>Spirogyra hungarica</i>	7,9	161	0,49	4,55
<i>Spirogyra inflata</i>	7,2–8,4	59–69	0,02–3,20	0,19–24,40
<i>Spirogyra majuscula</i>	7,2–7,6	40–62	0,31–0,64	3,17–5,28
<i>Spirogyra maxima</i>	7,0–8,2	27–400	0,13–1,32	1,46–10,33
<i>Spirogyra neglecta</i>	7,5–8,7	14–304	0,12–2,37	1,82–17,52
<i>Spirogyra quadrata</i>	7,2–7,5	40–473	0,31–1,35	3,17–9,77
<i>Spirogyra setiformis</i>	7,4–8,2	39–131	0,12–1,69	2,39–10,62
<i>Spirogyra tenuissima</i>	7,2–8,6	64–69	0,01–3,20	0,12–24,40
<i>Spirogyra varians</i>	6,7–8,5	40–226	0,02–0,80	0,21–7,98
<i>Spirogyra weberi</i>	6,6–8,5	27–309	0,13–0,93	1,46–8,15
<i>Sirogonium sticticum</i>	6,6–7,6	63–162	0,13–0,30	1,46–2,70

Всего в 2008–2017 гг. на территории исследований получена информация о распространении и экологии 36 видов, в том числе о *Zygnema stellinum* (Vauch.) Ag., *Mougeotia laetevirens* (A. Br.) Wittr., *M. scalaris* Hass., *Spirogyra calospora* Cleve, *S. daedalea* Lagerh., *S. dictyospora* Jao, *S. nitida* (Dillw.) Link, *S. rugulosa* Iwanoff, *S. mirabilis* (Hass.) Kütz., *S. reticulata* Nordst., *S. irregularis* Näg., *S. pellucida* (Hass.) G. S. West., *S. insignis* (Hass.) Kütz., *S. porticalis* (Müll.) Cleve, *S. subcolligata* Bi.

Список литературы

Рундина Л. А. 1998. Зигнемовые водоросли России (Chlorophyta: Zygnematoephyceae, Zygnematales). Санкт-Петербург. Наука. 351 с.

Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Ефремов А. Н., Самойленко З. А., Гулакова Н. М., Моисеева Е. А. 2015. Новые местонахождения зигнемовых водорослей (*Zygnematales*, *Chlorophyta*) на Западно-Сибирской равнине. Современные проблемы ботаники, микробиологии и природопользования в Западной Сибири и на сопредельных территориях. Сургут: Издательский центр СурГУ. С. 84–89.

Свириденко Т. В., Свириденко Б. Ф., Ефремов А. Н., Мурашко Ю. А. 2016 а. Первые находки *Spirogyra daedalea*, *S. dictyospora*, *S. rugulosa* (*Zygnematales*) на Западно-Сибирской равнине // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. Вып. 2. С. 100–106.

Свириденко Б. Ф., Мурашко Ю. А., Свириденко Т. В., Ефремов А. Н. 2016 б. Толерантность гидромакрофитов к активной реакции, минерализации и жесткости воды в природных и техногенных водных объектах Западно-Сибирской равнины // Вестник Нижневартовского государственного университета. № 2. С. 8–17.

Kadlubowska J.Z. 1984. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Chlorophyta, VIII. Conjugatophyceae, I. Zygnematales. Stuttgart; New York: Gustav Fischer Verlag. Bd. 16. 532p.

New data on the locations and ecology of Zygnematales in Tumen, Kurgan, Omsk and Novosibirsk Regions

*Sviridenko B. F., Sviridenko T. V., Murashko Y. A., Efremov A. N., Tokar O. E.

Surgut, Surgut State University

*E-mail: bosviri@mail.ru

For 21 species of the Zygnematales, new locations in the West Siberian Plain are discussed; pH, color (in degrees of the chromium-cobalt scale), total hardness and total salt content in the studied ecotopes of the species are given. In 2008–2017, a total of 36 species of the Zygnematales have been found on the studied territory.

РОД *STICHOSIPHON* (STICHOSIPHONACEAE, CYANOPROKARYOTA) В МИРОВОЙ ФЛОРЕ

Смирнова С. В.*, Белякова Р. Н.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: Smirnova@binran.ru

Род *Stichosiphon* Geitler был описан на основе пресноводного вида *S. regularis* L. Geitler в 1932 г. и изначально был помещён в сем. Dermocarpaceae Geitler (Geitler, 1932), позже входил в состав сем. Chamaesiphonaceae Borzi (Komárek, Anagnostidis, 1986), в настоящее время выделен в сем. Stichosiphonaceae L. Hoffmann et al. (Komárek et al, 2014). Род был найден на территории России впервые в 2016 г.

Представители рода ведут прикрепленный образ жизни (обычно крепятся при помощи слизистой подошвы). Базальная клетка делится в поперечной плоскости, образовавшиеся экзоциты остаются в слизистом чехле материнской клетки, формируя псевдонить. Экзоциты внутри чехла делятся в поперечной, а у некоторых видов – и в продольной плоскости, в результате чего псевдонити становятся дву- или многорядными. Чехлы обычно бесцветные, иногда слегка коричневые у основания, у некоторых видов слоистые; сначала закрыты, впоследствии вскрываются растворением на конце для высвобождения экзоцитов. Из-за особенностей развития виды рода на ранних стадиях могут быть ошибочно приняты за род *Chamaesiphon* A. Braun, на более поздних стадиях – за *Heteroleibleinia* (L. Geitler) L. Hoffmann и только псевдонити, достигшие стадии высвобождения экзоцитов можно с уверенностью отнести к роду *Stichosiphon* и идентифицировать до вида.

Материалом для работы послужили пробы, собранные авторами на Белом море (1992 г.), в Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. (2007–2015 гг.), в Новгородской обл. (2012–2017 гг.). Были также обобщены все литературные данные.

До недавнего времени род включал 11 видов. Новые для науки виды, обнаруженные на территории России (Смирнова, Белякова, 2016; Белякова, Смирнова, 2018) увеличили объём рода до 14 видов, аннотированный список которых приведён ниже.

Stichosiphon exiguus Montejano et al., 1997, Arch. Protistenkd. 148(1/2): 11. – Мексика.

S. filamentosus (S. L. Ghose) Geitler, 1932, Rabenhorst's Kryptogamenfl. Deutschl., ed. 2, 14: 411. – Индия, Китай, Мексика.

S. gardneri Komárek, 1989. Folia Geobot. 24: 204. – Куба.

S. hansgirgii Geitler, 1932. Rabenhorst's Kryptogamenfl. Deutschl., ed. 2, 14: 414. – Чехия, Германия, Румыния.

S. himalayensis C. C. Jao et H. Z. Zhu, 1974, Reports on the Sci. Results of the Exp. of Qomolangma Feng (Mt. Jolmo Lungma) Region 1966–1978. Biology and Alpine Physiology: 122. – Китай (Тибет).

S. longus S. V. Smirnova et Beljakova, 2016, Бот. журн. 101(12): 1470. – Россия (Новгородская обл.).

S. mangle Branco *et al.*, 1995, Taxon 44(3): 393. – Мозамбик, Бразилия.

S. pseudopolymorphus (F. E. Fritsch) Komárek, 1989, Folia Geobot. 24: 204. – Великобритания, Чехия, Австрия, Болгария, Греция.

S. regularis Geitler, 1932, Rabenhorst's Kryptogamenfl. Deutschl., ed. 2, 14: 412. – Ирак, Индонезия, США (Арканзас), Мексика, Европа (тропические аквариумы).

S. sansibaricus (Hieronymus) F. E. Drouet et W. A. Daily, 1956 Butler University Bot. Stud. 12: 44. – Пантропический.

S. sansibaricus var. *marinus* L. Hoffmann, 1992, Belg. J. Bot. 125(1): 30. – Папуа Новая Гвинея (Тихий океан).

S. skujae Montejano *et al.*, 1997, Arch. Protistenkd. 148(1/2): 13. – Индия, Бирма.

S. subarcticum S. V. Smirnova et Beljakova, 2018, Нов. сист. низш. раст. 52(2) (в печати). – Россия (Белое море).

S. tenerum S. V. Smirnova et Beljakova, 2016, Бот. журн. 101(12): 1467. – Россия (Новгородская обл.).

S. willei (N. L. Gardner) Komárek et Anagnostidis, 1995, Preslia, Praha 67: 22. – Индия, США (Флорида), Куба, Пуэрто-Рико, Европа (тропические аквариумы).

12 видов являются пресноводными, два представителя – *S. mangle* и *S. sansibaricus* var. *marinus* зарегистрированы в морских водах, галобная характеристика *S. subarcticum* неясна.

Большинство известных видов рода ведут эпифитный образ жизни (на нитчатых водорослях или отмерших частях высших водных растений, один вид – *S. pseudopolymorphus* обитает на камнях, дважды представители рода были встречены на панцирях водных членистоногих).

Виды, описанные из России, примечательны очень узкими базальными клетками, псевдонитями и экзоцитами в основании (максимальная ширина базальных клеток не превышает 2.5 мкм). Подобная закономерность отмечена также для других европейских видов и высокогорного *S. himalayensis*, исключение составляет только *S. pseudopolymorphus* (6–8 мкм в основании). Виды рода, распространённые в пресноводных тропических водоёмах, имеют ширину базальных клеток от 3 до 9 мкм. Можно сделать вывод, что для пресноводных видов рода *Stichosiphon* наблюдается тенденция к уменьшению ширины базальных клеток и основания псевдонитей по мере продвижения на север или увеличения высоты над уровнем моря (то есть снижения средних температур).

Ранее *Stichosiphon* считался преимущественно тропическим родом (Komárek, Nauer, 2004–2014), так как только три из 11 известных на тот момент видов были распространены в более холодных климатических условиях (Центральная Европа и высокогорья Тибета). Благодаря описанным из России видам и ещё одному новому виду рода *Stichosiphon*, обнаруженному в водоёмах Санкт-Петербурга и Ленинградской обл., статья по которому сейчас готовится к печати, можно сделать вывод, что почти половина известных видов находится за пределами тропической зоны.

Стоит также принять во внимание, что виды этого рода обитают в бентосе (в то время как большая часть флористических исследований посвящена планктонным водорослям как более удобным индикаторам экологического состояния водоёмов), не образуют заметных невооружённому взгляду массовых скоплений и на ранних стадиях развития сложны для определения. По этим причинам разнообразие и распространение рода *Stichosiphon*, особенно в умеренных и субарктических регионах, может быть недооценено.

Работа выполнена в рамках плановой темы «Региональные таксономические и флористические исследования водорослей морских и континентальных водоёмов». (№ 0120125605).

Литература

Белякова Р. Н., Смирнова С. В. 2018. *Stichosiphon subarcticum* sp. nov. (Cyanoprokaryota, Chroococcales) из Белого моря // Нов. сист. низш. раст. Т. 52, №2. (в печати).

Смирнова С. В. Белякова Р. Н. 2016. Новые виды рода *Stichosiphon* (Cyanoprokaryota) из водоёмов национального парка «Валдайский» (Новгородская область) // Бот. журн. Т. 101, № 12. С. 1466–1481.

Geitler L. 1932. Cyanophyceae. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 2nd ed. Vol. 14. Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft. 672 p.

Komárek J., Anagnostidis K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes, 2 – Chroococcales // Algol. Stud. Arch. Hydrobiol. Vol. 43. P. 157–226.

Komárek J., Hauer T. 2004–2014 Cyanodb A database of cyanobacterial genera. <http://www.cyanodb.cz> (Accessed 09.02.2018).

Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Joha sen J. R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach // Preslia. Vol. 86. P. 295–335.

Genus *Stichosiphon* (Stichosiphonaceae, Cyanoprokaryota) in the world flora

Smirnova S. V.*; Beljakova R. N.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: SSmirnova@binran.ru

Genus *Stichosiphon* comprises of 14 species, three of which were described from Russia. It was the first time representatives of this genus were found in our country. Previously *Stichosiphon* was regarded as genus that have mainly tropical distribution, only two species were known from Europe and one – from highlands of Tibet. Considering three Russian species (which is the northernmost findings) and one new species from springs and streams of St.-Petersburg and Leningrad region one may conclude, that nearly half of species is distributed outside tropical zone.

ПЕРИФИТОН ГУМИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕР КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

Станиславская Е. В.

Санкт-Петербург, Институт озероведения РАН

E-mail: stanlen@mail.ru

В летние месяцы 2009-2016 гг. в рамках комплексных работ по изучению современного состояния экосистем разнотипных озер Карельского перешейка проводились исследования водорослей перифитона. На территории перешейка находится около 700 озер, расположенных в различных геоморфологических районах, имеющих различные морфометрические, гидрофизические, гидрохимические и гидробиологические характеристики.

Таблица 1. Некоторые лимнологические характеристики исследованных озер.

Цветность (Pt-Co шкала)	Активная реакция воды (рН)	Трофность	Исследованные озера
Мезополигуменные озера 100°-250°	Ацидные 4,1-6,0	дистрофные мезотрофные	М. Лозовое Медведевское
	Олигоацидные 6,1-7,0	дистрофные мезотрофные	Шукинское Гавриловское Лопата Ройка Волочаевское
	Нейтральные 7,1-7,5	эвтрофные	Горское Зайцево Паскоярви Сиркоярви
Полигуменные озера более 250°	Ацидные 4,1-6,0	мезотрофные	М. Луговое Медное
	Олигоацидные 6,1-7,0	мезотрофные	М. Кирилловское Б. Луговое

Среди них довольно значительная часть приходится на гумифицированные озера, т.е. водоемы, имеющие повышенную цветность воды. Большинство этих озер расположено в заболоченных ландшафтах различных районов Карельского перешейка. В данной работе приводятся результаты изучения перифитона 15 гумифицированных озер, которые различались как по цветности, так и по трофическому уровню и активной реакции среды (табл.1). Существует несколько классификаций озер, которые объединяют цветность, кислотность и трофическое состояние водоемов. Для типизации исследованных озер были использованы классификации, предложенные В.Т. Комовым (1994) и С.П. Китаевым (2007).

Целью данной работы было выявление особенностей видового состава и доминирующих видов в перифитоне гумифицированных озер Карельского перешейка.

Водоросли перифитона собирали с воздушно-водной, с плавающими листьями и погруженной растительности, характерной для каждого озера, но, в основном, это были тростники, хвощи, рдесты, водные мхи. При сборе и обработке материала использовали методики, применяемые на протяжении длительного ряда лет (Станиславская, Трифонова, 1984).

Всего в составе перифитона исследованных озер было выявлено 140 таксонов водорослей, принадлежащих к 7 отделам: Bacillariophyta - 60 таксонов, Chlorophyta - 54, Cyanoprokaryota (Cyanophyta) - 10, Xanthophyta - 2, Euglenophyta - 10, Chrysophyta - 3, Rhodophyta - 1.

В мезополигумозном, кислотном дистрофном оз. М. Лозовом в составе перифитона преобладали зеленые и диатомовые водоросли. Среди зеленых водорослей наиболее часто встречались *Klebsormidium* sp, а также десмидиевые *Netrium digitus* (Ehrenberg) Itzigsohn et Rothe, *Micrasterias truncata* (Corda) Brébisson, *Bambusina brebissonii* Kützing и виды родов *Closterium*, *Actinotaenium* и *Pleurotaenium*. В состав доминирующего комплекса из диатомовых входили *Frustulia crassinervia* (Brébisson) Lange-Bertalot, *F. saxonica* Rabenhorst De Toni. В кислотном мезотрофном озере Медведевском преобладали диатомовые, но также отмечались и зеленые водоросли. Доминирующий комплекс был представлен *Eunotia serra* Ehrenberg, а также *Stigeoclonium aestivale* (Hazen) Collins и *Klebsormidium* sp. Кроме того, заметным было развитие десмидиевых *Euastrum dubium* Nägeli и *Micrasterias truncata*. В олигокислотном дистрофном оз. Щукинском в составе перифитона были отмечены диатомовые, зеленые, цианопрокариоты и красные водоросли. Среди них доминировали диатомеи – *Frustulia saxonica*, *Encyonema neogracile* Krammer, зеленые - *Oedogonium punctatostratum* De Bary ex Hirn, виды родов *Closterium* и *Euastrum*. В числе доминантов были отмечены также цианопрокариоты *Tolypothrix tenuis* Kützing, *Stigonema mammosum* (Lyngbye) C. Agardh ex Bornet et Flahault. В этом озере был также обнаружен редкий вид десмидиевых водорослей - *Tripoceras gracile* Baley, который в других озерах Карельского перешейка не встречался. Кроме того, здесь была встречена *Sirodotia suetica* Kylin, относительно редкий вид красных водорослей, который, как правило, встречается в светловодных олигокислотных водоемах. В олигокислотных мезотрофных озерах Гавриловском, Ройка и Лопата в составе перифитона отмечались диатомовые и зеленые водоросли, а также цианопрокариоты. Состав доминирующих комплексов в озерах Гавриловском и Ройка был сходным. Среди диатомовых доминировали *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing, *T. fenestrata* (Lyngbye) Kützing, *Eunotia monodon* Ehrenberg, *E. mucophila* (Lange-Bertalot, Nöprel-Schempp & Alles) Lange-Bertalot 2007. Доминирующими зелеными были *Microspora floccosa* (Vaucher) Thuret, *Oedogonium* spp. В оз. Лопата отличался состав доминирующих зеленых водорослей, здесь преобладали *Stigeoclonium tenue* (Agardh) Kützing и *Spirogyra* sp. В олигокислотном эвтрофном оз. Волочаевском были отмечены диатомовые, зеленые, эвгленовые водоросли и цианопрокариоты. Среди диатомовых преобладали *Eunotia monodon*, *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen, *Tabellaria fenestrata*, среди зеленых - *Stigeoclonium tenue*, *Oedogonium* spp., среди цианопрокариот - *Geitlerinema splendidum* (Greville) Anagnostidis, *Leptolyngbya notata* (Schmidle) Anagnostidis et Komárek. Эвгленовые водоросли были представлены видами родов *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus*. В мезополигумозных нейтральных эвтрофных озерах Горском, Зайцево, Сиркюярви и Паскюярви развивались в основном зеленые и диатомовые водоросли. Несмотря на то, что озера Горское и Зайцево расположены в сельговом геоморфологическом районе, а Сиркюярви и Паскюярви на Центральном плато и значительно удалены друг от друга, доминирующие виды перифитона в них были схожими. Доминировали такие диатомовые как *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Cymbella lanceolata* (Ehrenberg) Kirchner, *Eunotia monodon*, *Melosira varians* Agardh. Преобладающими зелеными водорослями были *Stigeoclonium tenue*, *Oedogonium* spp.

В полигулезном кислом мезотрофном оз. М. Луговом, где цветность превышала 450°, в составе перифитона были выявлены зеленые и диатомовые водоросли. Среди зеленых доминировали *Stigeoclonium aestivale*, *Closterium aciculare* T. West, *Microspora floccosa*, среди диатомовых - *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*. В полигулезном кислом мезотрофном оз. Медном цветность составляла более 300°. В этом озере в составе перифитона также развивались диатомовые и зеленые водоросли. Доминирующими видами были *Eunotia serra*, *E. monodon* из диатомовых, и *Klebsormidium rivulare* (Kützing) M. O. Morison & Sheath и *Mougeotia* spp. из зеленых водорослей. В олигокислых мезотрофных озерах Б. Луговом и М. Кирилловском, цветность не превышала 300°. В составе перифитона этих озер отмечены зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли. В оз. М. Кирилловском доминирующем комплексе развивались *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Eunotia incisa*, *Stigeoclonium aestivale*, *Closterium aciculare*, *Trachelomonas volvocina* Ehrenberg, *Euglena oxyris* Schmarida. В оз. Б. Луговом также доминировали *Tabellaria flocculosa*, *T. fenestrata*, *Stigeoclonium aestivale*, кроме того, среди зеленых выделялись *Gonatozygon brebissonii* De-Bary, *Microspora floccosa*.

В целом, таксономическое разнообразие перифитона в исследованных озерах было невелико и изменялось от 19 до 47 таксонов (табл.2). Наименьшее количество таксонов было отмечено в полигулезных кислых озерах М. Кирилловском, М. Луговом и Б. Луговом. Это подтверждает вывод о том, что при увеличении цветности и низких pH воды происходит резкое снижение количества видов и изменение других структурных показателей автотрофных сообществ (Корнева, 1994). Исключение составляет оз. Медное, где, несмотря на высокую цветность воды, наблюдалось относительно высокое таксономическое разнообразие водорослей перифитона. Наибольшее количество таксонов прикрепленных водорослей было отмечено в мезополугулезном, олигокислом, эвтрофном оз. Волочаевском. В нейтральных эвтрофных озерах Горское, Зайцево, Сиркярви и Паскярви разнообразие тоже было относительно высоким.

Таблица 2 Таксономическое разнообразие водорослей перифитона исследованных озер

Озера	1	2	3	4	5	6	7	Всего
М. Лозовое	10	14 (8)	2	2	–	–	1	29
Медведевское	13	7 (2)	–	2	1	–	–	23
Щукинское	13	8 (7)	2	–	1	–	1	25
Гавриловское	10	10 (4)	1	2	–	–	–	23
Лопата	12	8 (3)	3	2	1	–	–	26
Ройка	22	8 (2)	–	1	–	–	–	31
Волочаевское	20	15(3)	5	5	2	–	–	47
Горское	18	10 (1)	2	3	–	1	–	34
Зайцево	17	9 (2)	2	3	–	2	–	33
Паскярви	17	7 (1)	3	2	–	–	–	29
Сиркярви	16	8 (2)	2	4	–	–	–	30
М.Луговое	9	6 (1)	–	3	2	1	–	21
Медное	20	17 (7)	–	3	1	–	–	41
М.Кирилловское	8	5 (2)	–	3	2	1	–	19
Б. Луговое	10	7 (2)	–	3	–	–	–	20

Обозначения: 1 - Bacillariophyta, 2 - Chlorophyta (в скобках Coniugatophyceae), 3- Cyanoprokaryota, 4 - Euglenophyta, 5 – Xanthophyta, 6 – Chrysophyta, 7 - Rhodophyta

Таким образом, состав и доминирующие виды перифитона в озерах разной степени гумификации, различающиеся также по кислотности и уровню трофии, имеют как сходства, так и различия. Так в кислых дистрофных озерах преобладают виды родов *Frustulia*, *Encyonema neogracile* и разнообразные десмидиевые водоросли. В кислых мезотрофных водоемах распространены виды *Eunotia serra*, *E. mucophila* из диатомовых, *Stigeoclonium aestivale*, *Closterium aciculare* и виды рода *Klebsormidium* из зеленых водорослей. В олигокислых мезотрофных озерах преобладают *Eunotia monodon*, *Microspora floccosa*, *Oedogonium* spp. Для эвтрофных озер характерны *Melosira varians*, *Eunotia monodon* и *Stigeoclonium tenue*. Практически во всех озерах встречались *Tabellaria flocculosa* и *T. fenestrata*, в кислых водоемах эти виды встречались в незначительных количествах, тогда как в олигокислых мезотрофных и нейтральных эвтрофных озерах доминировали. Отличительной особенностью

перифитона исследованных озер было слабое развитие в его составе цианопрокариот, исключение составляли озера Щукинское и Волочаевское, где эти водоросли входили в доминирующий комплекс. Следует отметить, что в полигуменных озерах цианопрокариоты отмечены не были. В целом перифитон исследованных озер достаточно специфичен по сравнению с другими озерами Карельского перешейка.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 4 – № 0154-2018-0004, № гос. регистрации: 01201363380

Список литературы

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. КарНЦ РАН. 395 с.

Комов В.Т., Лазарева В.И. 1994 Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника. Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб. Наука. С. 3-30.

Корнева Л.Г. 1994. Фитопланктон как показатель кислых условий в небольших лесных озерах. Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб. Наука. С. 65-98.

Станиславская Е.В., Трифонова И.С. 1984. Продукционная характеристика растительного перифитона. Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л. Наука. С. 192-206.

Periphyton humic lakes of the Karelian Isthmus

Stanislavskaya E. V.

Saint-Petersburg, Institute of Limnology RAS

E-mail: stanlen@mail.ru

In the summer months of 2009-2016 was studied species composition and dominant species of periphyton of 15 humic lakes of the Karelian Isthmus. The species diversity of periphyton was low. Dominant species differed according to color, acidity and trophic status.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ В РЕКАХ ЗАПАДНОГО СКЛОНА СЕВЕРНОГО УРАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, РОССИЯ)

Стенина А.С.

Сыктывкар, Институт биологии Коми научного центра УрО РАН

E-mail: stenina@ib.komisc.ru

Северный Урал – часть Уральских гор от горного массива Тельпосиз до Косьюинского камня на юге. В этой части горной страны берут начало многочисленные реки, в том числе самая крупная река Европейского Севера – Печора, пересекающая почти всю Республику Коми и часть территории Ненецкого автономного округа. Река Печора имеет многочисленные притоки в разных участках русла. Слабая изученность альгофлоры большинства из них связана с труднодоступностью района. На Северном Урале самый водоносный приток Печоры – река Щугор, условная граница между Северным и Приполярным Уралом. Большая часть притоков р. Печора в этом регионе не затронуты хозяйственной деятельностью и могут служить эталонными водотоками для мониторинга состояния водных экосистем такого типа. Однако в предгорном районе на территории Вуктыльского газоконденсатного месторождения наблюдается влияние производственных территорий - буровых площадок и отстойников. В связи с этим исследование такой индикаторной группы водорослей как диатомовые в горных и предгорных районах Северного Урала актуально. В альгологическом отношении водотоки Северного Урала изучены еще очень слабо, списки диатомовых водорослей имеются лишь для реки Щугор по определениям С. П. Бариновой и М. В. Гецен (Шубина, 2006), а также по данным автора (Стенина, Стерлягова, 2017).

Цель настоящей работы – представить данные о разнообразии диатомовых водорослей 12 водотоков Северного Урала за пределами хозяйственного освоения. В их числе река Печора в верхнем течении и притоки разного порядка: реки Маньская Волосница, Большая Порожня, Малая Порожня, Челпаньель, Унья, Кедровка, Большая Ляга (сборы Ю.В. Лешко), Щугор, Хальмерья (сбор И.Н. Стерляговой), Илыч и Подчерем (сборы Е.Н. Патовой, Ю. Рябова). Материалом послужили пробы обростаний каменистого грунта и мхов – наиболее обычных субстратов в горных и предгорных райо-

нах, собранные в разные годы. Диатомовые водоросли определены автором в постоянных препаратах. При идентификации использованы основные современные определители.

В результате в реках западных склонов Северного Урала выявлено 273 вида диатомовых водорослей с учетом разновидностей и форм, относящихся к 64 родам, 28 семействам и 13 порядкам. Богатство диатомовых колеблется от 28 (Маньская Волосница) до 195 (Щугор), что может отражать как частоту сборов, так и гидрологические особенности малых рек. Почти половина порядков, содержащих 10 и более таксонов рангом ниже рода, составляет 90% диатомового комплекса этих рек. Это Naviculales (80), Cymbellales (49), Fragilariales (38), Achnanthales (34), Bacillariales (23), Eunotiales (21). Среди семейств выделяются *Fragilariaceae* (38 таксонов) и *Cymbellaceae* (19 таксонов). Остальные представлены довольно равномерно: *Gomphonemataceae* (29), *Achnanthidiaceae*, *Naviculaceae* (по 27), *Pinnulariaceae* (24), *Bacillariaceae* (23), *Eunotiaceae* (21).

Около половины (41%) диатомовых водорослей принадлежит шести родам. Их последовательность по разнообразию – *Gomphonema* (23 таксона), *Eunotia* (21), *Nitzschia* (20), *Pinnularia* (18), *Navicula* (17), *Fragilaria* (12) – отражают специфику субстратов и формирующихся на них экологических группировок: эпифитона и эпилитона.

100%-ая встречаемость по рекам отмечена для одного вида – *Encyonema minutum* (Hilse) Mann. Почти во всех реках (92%) найдены *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki var. *minutissimum*, *Cocconeis placentula* Ehrenberg var. *placentula* и *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot var. *lanceolatum*.

Часто встречаются (83% рек) *Achnanthidium kryophila* (J. B. Petersen) Bukhtiyurova, *Diatoma mesodon* (Ehrenberg) Kützing, *Eunotia minor* (Kützing) Grunow, *Gomphonema clavatum* Ehrenberg, *G. ventricosum* Gregory, *Hannaea arcus* (Ehrenberg) Patrick var. *arcus*, *Meridion circulare* (Gréville) C. Agardh, *Navicula cryptocephala* Kützing, *Staurosirella pinnata* (Ehrenberg) Williams et Round var. *pinnata*.

В меньшей степени, но также нередки (75% рек) *Fragilaria tenera* (W. Smith) Lange-Bertalot, *Gomphonema truncatum* Ehrenberg, *Nitzschia fonticola* (Grunow) Grunow, *Tabellaria flocculosa* (Roth) Kützing.

Более чем половину рек (66%) заселяют *Cymbella cistula* (Ehrenberg) Kirchner, *Epithemia adnata* (Kützing) Brébisson var. *adnata*, *Fragilaria vaucheriae* (Kützing) Petersen, *Navicula radiosa* Kützing, *Nitzschia dissipata* (Kützing) Rabenhorst var. *dissipata*, *N. palea* (Kützing) W. Smith var. *palea*, *Reimeria sinuata* (Gregory) Kociolek et Stoermer, *Rossethidium linearis* (W. Smith) Round et Bukhtiyarova, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère var. *ulna*.

Биогеографический анализ показал преобладание по разнообразию арктоальпийской группы (59 видов с внутривидовыми таксонами) над бореальной (47 таксонов) при преимуществе космополитных диатомовых, которые не имеют индикаторного значения.

Найдены очень редкие виды: *Gomphosphenia tackei* (Hustedt) Lange-Bertalot, *Karayevia carissima* (Lange-Bertalot) Bukhtiyarova, *Placoneis abiskoensis* (Hustedt) Lange-Bertalot et Metzeltin, *Sellaphora pseudopupula* (Krasske) Lange-Bertalot. Ряд видов найдены дополнительно для европейского Северо-Востока со времени обобщения ископаемых и современных диатомовых этого региона (Кадастр ..., 2004). Это *Adlafia suchlandtii* (Hustedt) Lange-Bertalot, *Chamaepinnularia parsura* (Hustedt) Wetzel et Ector, *Eucocconeis quadratarea* (Østrup) Lange-Bertalot, *Eunotia rhomboidea* Hustedt, *Gomphonema montanum* (Schumann) Grunow, *G. pumilum* (Grunow) Reichardt et Lange-Bertalot, *Navicula mediocostata* Reichardt, *Nitzschia dissipata* var. *media* (Hantzsch) Grunow, *N. draveillensis* Coste et Ricard, *N. flexa* Schumann, *N. graciliformis* Lange-Bertalot et Simonsen, *N. modesta* Hustedt, *Pinnularia sinistra* Krammer, *Psammothidium helveticum* (Hustedt) Bukhtiyarova et Round, *P. cf. microscopicum* (Cholnoky) Blanco, *Sellaphora subbacillum* (Hust.) Falasco et Ector.

Работа выполнена при реализации бюджетной темы «Структурно-функциональная организация растительных сообществ, разнообразие флоры, лишено-и микобиоты южной части национального парка «Югыд ва», регистрационный № АААА-А16-116021010241-9.

Список литературы

Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей европейского Северо-Востока. 2004 Под ред. Г. К. Хурсевич. Э. И. Лосевой, А.С. Стениной, Т.И. Марченко-Вагаповой. Сыктывкар: Геопринт. 160 с.

Стенина А.С. Стерлягова И. Н. 2017. Bacillariophyta в эпилитоне реки Щугор (Урал, Республика Коми) // Ботанический журн. Т. 102, № 8. С. 1107–1122.

Шубина В.Н. 2006. Бенгос лососевых рек Урала и Тимана. Санкт-Петербург. Наука. 401 с.)

Bacillariophyta in Rivers of western slope of the Northern Urals (Komi Republic, Russia)

Stenina A. S.

Syktvykar, Institute of Biology KSC UB RAS

E-mail: stenina@ib.komisc.ru

The purpose of the work is to study diatoms in 12 rivers of Northern Urals. Epilithon and mossy overgrows were studied as a typical substrates. Total, 273 species with varieties and forms from 64 genera and 28 families, 13 orders are identified. Species richness of diatoms in rivers changes up 28 to 195 taxa. Almost half of orders with 10 and more species with varieties and forms compose 90% of diatom complex. There are Naviculales (80 taxa), Cymbellales (49), Fragilariales (38), Achnanthales (34), Bacillariales (23), Eunotiales (21). The most diverse families are *Fragilariaceae* (38 taxa), *Cymbellaceae* (19), *Gomphonemataceae* (29), *Achnanthidiaceae*, *Naviculaceae* (27), *Pinnulariaceae* (24), *Bacillariaceae* (23), *Eunotiaceae* (21), and among genera – *Gomphonema* (23 таксона), *Eunotia* (21), *Nitzschia* (20), *Pinnularia* (18), *Navicula* (17), *Fragilaria* (12). Among identified diatoms arctoalpine group is higher in diversity (59 taxa) than the boreal one (47 taxa).

**ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСЛЕПОЖАРНОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ
ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА В СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЛЕСАХ
ДРЕНИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ**

Тарасова В. Н.*¹, Горшков В. В.², Калачёва Л. А.¹, Швецова В. О.¹, Жулай И. А.¹¹*Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет*²*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН*

*E-mail: tarasova1873@gmail.com

В настоящее время лесные пожары являются одним из самых распространенных типов нарушений растительных сообществ таежной зоны. Современная периодичность возникновения пожаров на Северо-западе России в сообществах дренированных местообитаний составляет, в среднем, 40–100 лет. Предполагается, что в результате глобального изменения климата в области произрастания бореальных лесов на протяжении XXI века будет наблюдаться самое большое увеличение температуры среди всех лесных биомов, в результате чего частота, площадь и интенсивность пожаров значительно возрастут (Gauthier et al., 2015). Поэтому изучение потенциала лесных экосистем и их отдельных компонентов к восстановлению является важнейшей задачей современной экологии.

Эпифитные лишайники являются неотъемлемым компонентом бореальных лесных сообществ, чутко реагируют на изменение условий среды и могут быть индикаторами определенных стадий восстановительной сукцессии. Изучению послепожарной динамики сосновых сообществ и их отдельных компонентов посвящено большое число работ, однако восстановление эпифитного лишайникового покрова (ЭЛП) в сосновых лесах после пожара остается всё ещё слабо изученным.

Цель исследования – изучить закономерности восстановительной динамики эпифитного покрова после пожаров в среднетаежных сосновых лесах Северо-запада европейской части России.

Объекты и методы. Исследование выполнено в течение 17 лет на 31 постоянной пробной площади (ПП) размером 25×25 м в зеленомошных сосновых лесах, произрастающих на маломощных подзолистых почвах на флювиогляциальных отложениях (песках), в Национальном парке «Водлозерский» (6 ПП) и заповеднике «Кивач» (25 ПП). В работе использовались два метода: 1) построение пространственно-временного ряда сообществ, произрастающих в сходных лесорастительных условиях и имеющих разную давность последнего пожара и 2) прямые наблюдения на стационарных пробных площадях через определенные промежутки времени. На большей части ПП (26) описания выполнены дважды: в 1996–1998 и 2014–2015 гг., а на одной ПП за это же время – 4 раза. В пределах каждой ПП сделаны полные геоботанические описания; дана характеристика параметров лесных сообществ в целом (давность нарушения, относительная сумма площадей сечений стволов древостоя, сомкнутость крон, доля участия различных пород в древостое, общие характеристики живого напочвенного покрова) и отдельных деревьев (возраст, высота, диаметр ствола, параметры кроны). Датировку пожаров выполняли на основе анализа кернов и спилов, взятых с поврежденных пожаром живых деревьев сосны (*Pinus sylvestris* L.) в радиусе 50–100 м от территории ПП. Давность пожара определяли как разность между текущим возрастом дерева и его возрастом в момент повреждения камбия (Методы изучения..., 2002). Давность пожара считали установленной, если она совпадала на

5–6 деревьях. Дополнительно оценивали состояние и возраст послепожарного поколения сосны и (или) ели. Давность последнего пожара в изученных сообществах составляет от 4 до 206 лет; возраст деревьев – 5–350 лет. Анализ данных выполнен на основе 8334 описаний ЭПП, выполненных в разное время, на 525 деревьях сосны при помощи рамки 10×20 см у основания ствола и на высоте 1.3 м от поверхности почвы с четырех сторон света (север, юг, запад, восток). В описаниях регистрировали видовое разнообразие, общее проективное покрытие и покрытия отдельных видов лишайников. На молодых деревьях сосны возрастом <30 лет, размеры стволов которых меньше размеров стандартной рамки, подсчитывали встречаемость на основе обследования 50 деревьев одного возраста. На деревьях возрастом 30–50 лет применяли рамку размером 5×20 см только с северной и южной сторон дерева.

Результаты. В формировании эпифитного покрова сосны в среднетаежных сосновых лесах Республики Карелия принимают участие 110 видов лишайников и близких к ним грибов. Из них к собственно лишайникам относятся 106 видов и по 2 вида к нелихенизированным (*Arthothelium scandinavicum*, *Mycoglaena acuminans*) и лихенофильным грибам (*Chaenothecopsis epithallina*, *Tremella lichenicola*). Шесть видов включены в Красную книгу Республики Карелия (2007) (*Bryoria fremontii*, *B. nadvornikiana*, *Evernia divaricata*, *Usnea barbata*, *Tuckneraria laureri*, *Chaenotheca stemonea*), 2 вида – в Красную Книгу Российской Федерации (2008) (*Bryoria fremontii*, *Tuckneraria laureri*). Выявленные виды распределены по 42 родам, относящимся к 15 порядкам и 25 семействам. Наиболее обильными являются семейства *Parmeliaceae* (30 видов, 27%), *Cladoniaceae* (26 видов, 24%), *Lecanoraceae*, *Coniocybaceae*, *Lecideaceae* и *Pilocarpaceae* (по 5–6 видов).

Формирование ЭП на стволах сосны в зеленомошных лесах в ходе послепожарной сукцессии определяется: степенью повреждения древесного яруса в результате последнего пожара, соотношением в древостое деревьев до- и послепожарного поколений, средним возрастом древостоя, высотой расположения анализируемого участка над землей.

Общее число видов лишайников на деревьях сосны в пределах отдельных пробных площадей изменяется от 3 до 50. Таким образом, в отдельных сообществах реализуется от 3% до 45% общего разнообразия лишайников, обнаруженных для зеленомошных сосновых лесов в условиях среднетаежной подзоны республики.

На деревьях допожарного поколения на обугленных стволах общее число видов восстанавливается всего за 20 лет и составляет, в среднем, 32 вида. В период от 20 до 120 лет после пожара значения этого показателя в отдельных сообществах значительно варьируют: от 18 до 50. Спустя 150–200 лет после пожара общее число видов снижается до 18. Это обусловлено особенностями динамики эпифитного покрова с возрастом дерева: у старых деревьев возрастом >150 лет возрастает скорость и площадь облетания пластин корки, в результате чего уменьшается глубина трещин, снижается число ниш обитания и увеличивается скорость обновления субстрата. По этой причине лишайники на корке старых деревьев сосны произрастают, в основном, в трещинах между пластинами, что приводит к снижению разнообразия лишайников. На деревьях послепожарного поколения, общее число видов стабилизируется на уровне 30 в 75 лет. Таким образом, величина запаздывания в стабилизации данной характеристики на деревьях до- и послепожарного поколений составляет, в среднем, 55 лет.

На скорость увеличения разнообразия лишайников на деревьях, возобновляющихся после пожара, влияет степень повреждения древесного яруса последним пожаром. Так, при незначительном (до 20%) повреждении древостоя, общее число видов лишайников на деревьях послепожарного поколения при одной и той же давности последнего пожара в 2–3 раза ниже, чем в сообществах с существенной (80–100%) гибелью древесного яруса. Это объясняется замедленным ростом молодых, угнетенных деревьев в условиях перехвата ресурсов среды более крупными деревьями допожарного поколения.

Эпифитный покров на стволах сосны в зеленомошных сосновых лесах отличается быстрым восстановлением после пожара: основное заселение лишайниками происходит в первые 15–35 лет после пожара; стабилизация среднего числа видов происходит на 15–20 лет раньше, чем общего покрытия; у основания ствола скорость заселения выше и время стабилизации характеристик ЭП настывает раньше, чем на высоте 1.3 м, в виду более благоприятных условий увлажнения и стабилизации параметров субстрата; относительная стабилизация ЭП отмечается в 80–100 лет; полной стабилизации видовой структуры за 200 лет не наблюдается, что вызвано отсутствием полного восстановления характеристик древесного яруса в результате пожара.

Формирование ЭП на стволах деревьев до- и послепожарного поколений существенно различается, что обусловлено разной скоростью образования стабильного субстрата. Послепожарная динамика числа видов и общего покрытия лишайников на стволах *допожарного* поколения имеет разнонаправленный характер с максимальными значениями в интервале от 40 до 100 лет после пожара. Стабилизации большинства характеристик ЭП на деревьях допожарного поколения не наблюдается: через 50–150 лет после пожара происходит уменьшение среднего числа видов и покрытия большинства видов лишайников, что объясняется снижением числа ниш, пригодных для обитания, в результате ухудшения условий увлажнения (с увеличением перехвата атмосферных осадков крупными кронами старых деревьев), усилением конкурентных отношений с видами рода *Cladonia* (у основания ствола), увеличением скорости облетания субстрата (корки) с возрастом дерева (на высоте 1,3 м).

На стволах *послепожарного* поколения среднее число видов и покрытие лишайников последовательно возрастает до 150–200 лет после пожара. Наличие стабилизации основных характеристик ЭП (числа видов, общего покрытия) и покрытий отдельных видов лишайников на деревьях послепожарного поколения объясняется стабилизацией характеристик местообитания, связанной с выходом деревьев сосны на малоизменяющуюся стадию жизненного цикла – средневозрастное генеративное состояние. Наличие стабилизации в объединенной выборке без деления на допожарный и послепожарный компонент вызвано различной динамикой ЭП на деревьях до- и послепожарного поколений в ходе сукцессии: снижение значений большинства характеристик ЭП на допожарном компоненте уравнивается повышением значений на послепожарном.

Видами-индикаторами ранних стадий послепожарного восстановления на стволах сосны являются *Cladonia botrytes*, *Hypogymnia physodes*, *Placynthiella icmalea*, *Trapeliopsis flexuosa*, *Vulpicida pinastri*, а также *Parmeliopsis ambigua* и *Hypogymnia physodes* (у основания ствола); промежуточных – *Hypocenomyce scalaris* и *Imshaugia aleurites*; позднесукцессионных – *Bryoria* spp., *Lepraria* spp., *Loxospora elatina*, *Micarea melaena*, *Ochrolechia* spp., *Parmeliopsis hyperopta*, *Platismatia glauca*, *Usnea* spp. Покрытие некоторых видов лишайников на деревьях до- и послепожарного компонентов существенно отличается, вплоть до полного отсутствия на одном из них: на допожарном компоненте произрастает *Hypocenomyce scalaris* (с максимумом покрытия в 40–120 лет после пожара) и *Micarea melaena* (в сообществах с давностью пожара >130 лет), на послепожарном компоненте покрытие *Platismatia glauca* в 3 раза, а *Parmeliopsis hyperopta* – в 7 раз больше, чем на допожарном.

Спустя 17 лет (с 1997–98 по 2014–15 гг.) в среднетаежных зеленомошных сосновых лесах дренированных местообитаний с давностью пожара 35–206 лет на территории южной Карелии произошло значимое снижение среднего числа видов (на 20%) у основания ствола и на высоте 1.3 м; уменьшение среднего покрытия *Imshaugia aleurites* (на 60%), видов рода *Bryoria* (на 35%) и увеличение покрытия *Parmeliopsis ambigua* (на 55%) (на высоте 1.3 м). Мы предполагаем, что это изменение является реакцией лишайникового покрова на ухудшение условий увлажнения, обусловленное увеличением средней температуры воздуха в вегетационный период на 2°С при сохранении общего количества осадков на территории южной Карелии за последние 20 лет наблюдений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Список литературы:

- Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. 364 с.)
 Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 885 с.)
 Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.)
 Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A. Z., Schepaschenko D. G. 2015. Boreal forest health and global change // Science. Vol. 349. P. 819–821.

The main patterns of post-fire recovering of epiphytic lichen cover in the middle-boreal pine forests in North-west of Russia

Tarasova V. N.*¹, Gorshkov V. V.², Kalacheva L. A.¹, Shvetzova V. O.¹, Zhulai I. A.¹

¹Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

²Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: tarasova1873@gmail.com

The study was performed for 17 years at 31 sample plots (25×25 m) in green moss pine forests by two methods: by constructing a spatiotemporal series of forest communities with the last fire from 4 to 206 years,

and by direct observation. The work is based on the 8334 descriptions epiphytic lichen cover, made at different times by 525 pine trees with the help of frame 10×20 cm. The form and rate of post-fire recovery of epiphytic cover depend on the age of the tree. Stationary state occurring at a certain time after the fire is observed only at the community level, and is supported by the presence of different-quality substrate within the community.

ЛИХЕНОФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КСЕРОФИТНЫХ СУБСРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ ФОРМАЦИЙ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

Урбанавичене И. Н.*¹, Урбанавичюс Г. П.²

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

*E-mail: urbanavichene@gmail.com

Положение северо-западной оконечности Кавказа в пределах климатического влияния бассейна Средиземного моря способствовало формированию здесь растительных сообществ ксерофитного, субсредиземноморского типа и флоры со значительным участием средиземноморских и средиземноморско-атлантических видов, поэтому территорию в районе п-ова Абрау и южнее него, относят к Крымско-Новороссийской провинции Средиземноморской флористической области (Тахтаджян, 1978).

Заповедник «Утриш» расположен в центральной части п-ова Абрау и имеет площадь около 90 кв. км. На его территории и в окрестностях произрастают ок. тысячи видов сосудистых растений, среди которых большую долю составляют древнесредиземноморские, средиземноморские и средиземноморско-европейские виды, что говорит о репрезентативности его флоры для данной провинции (Seregin, Suslova, 2007). В пределах заповедника на крутых склонах южных экспозиций формируются фисташково-можжевельниковые, можжевельниковые леса и редколесья, ксерофитные древесно-кустарниковые сообщества с участием фисташки туполистной *Pistacia mutica* и можжевельников *Juniperus excelsa*, *J. foetidissima*, *J. oxycedrus*, занимающие в заповеднике площадь примерно 700 га (Чернодубов, Руденок, 2015).

Изучение лишайников ксерофитных субсредиземноморских формаций Северо-Западного Кавказа проводилось нами в ходе полевых исследований 2014–2017 гг. в причерноморской полосе на территории заповедника «Утриш» в 17 кварталах 4 обходов Анапского и Абраусского участковых лесничеств. Многие из выявленных здесь представителей субсредиземноморского элемента лишайнофлоры не известны в России за пределами этой узкой причерноморской полосы, либо частично представлены в аналогичных формациях восточной части южного побережья Крыма (Урбанавичюс, Урбанавичене, 2015; Urbanavichus, Urbanavichene, 2017).

В формировании лишайнофлористического комплекса изученных нами ксерофитных субсредиземноморских формаций в пределах заповедника принимают участие 277 видов лишайников и лишайнофильных грибов (почти 60% от общего выявленного видового состава лишайнофлоры заповедника) из 108 родов и 50 семейств. Ведущие позиции в составе этого комплекса занимают представители семейств *Teloschistaceae* с 34 видами лишайников из 12 родов, *Parmeliaceae* (32 вида, 15 родов), *Lecanoraceae* (24 вида, 6 родов), *Physciaceae* (24 вида, 7 родов), *Collemataceae* (18 видов, 4 рода) и *Ramalinaceae* (18 видов, 5 родов). Если максимальное разнообразие и богатство семейства *Teloschistaceae* в ксерофитных сообществах вполне очевидно, то необычно видеть высокое положение семейства *Collemataceae*, как правило, характерного для более мезофильных растительных сообществ. В данном случае, столь весомое положение семейства обеспечивается за счет 10 представителей рода *Scytinium* (занимающего 3 место в родовом спектре), среди которых имеются три средиземноморских вида – *S. aragonii*, *S. leptogioides* и *S. subaridum*, обнаруженных здесь впервые в России (Urbanavichus, Urbanavichene, 2017). Больше видов среди ведущих родов включают только *Caloplaca* (14 видов) и *Lecanora* (12 видов). По 8 видов отмечено в родах *Pertusaria* и *Physcia*.

Несмотря на ксерофитный характер исследуемых сообществ в целом, в изученном комплексе значительный состав представлен эпифитными видами лишайников. Немногим более 200 видов отмечены на стволах и ветвях деревьев, из которых около 150 видов – облигатные эпифиты. На каменистом субстрате в данных формациях выявлено около 115 видов (главным образом на разной степени кальцинированных песчаниках), на почве – всего 21 вид (половина из которых отмечены также на стволах деревьев или камнях). Таким образом, основное разнообразие лишайнофлористического ком-

плекса ксерофитных субсредиземноморских формаций составлено видами, обитающими на стволах и ветвях деревьев, что и представляет главное его своеобразие.

Больше всего видов в пределах данной формации собрано на стволах и ветвях дубов – примерно 130; на можжевельниках – примерно 110 видов, на фисташке – примерно 100, на грабиннике – 75 видов. Среди эпифитов имеются типичные средиземноморские и средиземноморско-атлантические виды, такие как *Abrothallus acetabuli*, *Anaptychia setifera*, *Arthonia diploiciae*, *Caloplaca aegatica*, *Candelariella viae-lacteae*, *Diploicia canescens*, *Pertusaria australis*, *P. ilicicola*, *Physconia grisea* ssp. *algeriensis*, *Ramalina canariensis*, *Roccella phycopsis* (изредка обитает также на камнях), *Strigula ziziphi*, *Teloschistes chrysophthalmus*, *Thelopsis isiaca*, *Tornabea scutellifera* и *Waynea stoechadiana*, которые встречаются практически только в ксерофильных можжевельново-грабинниковых, можжевельново-фисташковых и дубово-можжевельновых лесах заповедника в пределах высот, чаще всего, до 200 м над ур. м и редко выше.

На песчаниках разной степени кальцинированности и известняках (в заповеднике относительно слабо распространенных) в меньшей степени представлены средиземноморские и средиземноморско-атлантические таксоны; здесь отмечены характерные для ксерофитных субсредиземноморских формаций такие виды, как *Calopaca neotaurica*, *Diploicia canescens*, *Dirina fallax*, *Flavoplaca navasiana*, *Roccella phycopsis*, *Scytinium leptogioides*, *Scytinium subaridum*, *Solenopsora candicans*.

В ксерофильных можжевельново-грабинниковых, можжевельново-фисташковых и дубово-можжевельновых лесах и редколесьях обитает много видов сосудистых растений, включенных в Красные книги России и Краснодарского края. Из редких и охраняемых видов лишайников здесь представлены *Ramalina canariensis* Steiner, *Roccella phycopsis* Ach., *Teloschistes chrysophthalmus* (L.) Th. Fr., *Tornabea scutellifera* (With.) J. R. Laundon,

По результатам изучения лишайнофлоры заповедника «Утриш», учитывая недостаточную сохранность мест обитания популяций редких и находящихся в угрожаемом состоянии лишайников, для включения в новое издание Красной книги России нами были предложены виды: *Roccella phycopsis* Ach. и *Teloschistes chrysophthalmus* (L.) Th. Fr. Российская популяция приморско-субтропического вида *Roccella phycopsis* имеет реликтовый характер, находясь на п-ове Абрау и в Крыму в значительном отрыве от основного ареала. Произрастает *Roccella phycopsis* преимущественно на стволах можжевельников в можжевельново-фисташковых редколесьях и редко на скалах приморских склонов. Численность популяции имеет тенденции к сокращению из-за значительной антропогенной нагрузки именно на причерноморские участки. *Teloschistes chrysophthalmus* – один из двух представителей тропического рода *Teloschistes* в России, произрастает в качестве эпифита на веточках *Carpinus orientalis*, *Pistacia mutica* и *Paliurus spina-christi* и встречается на очень ограниченной территории на п-ове Абрау – единственном месте обитания в России. На территории заповедника нами обнаружены немногочисленные популяции, насчитывающие в общей сложности менее 100 экземпляров. Кавказская популяция *T. chrysophthalmus* имеет реликтовый характер и находится на крайнем северо-востоке средиземноморской части ареала вида.

Следует отметить, что ситуация с сохранностью можжевельновых лесов даже на территории заповедника (режим заповедывания установлен лишь с 2011 года), всё ещё остается сложной. Основной проблемой является значительная антропогенная нагрузка в виде различных рекреационных воздействий (вырубка и повреждение стволов можжевельников и фисташки), а также периодически возникающие лесные пожары.

Искренне благодарим О. Н. Быхалову за оказание всемерной поддержки в организации и проведении наших полевых исследований на территории заповедника, начиная с 2014 года. Исследования в 2015–2017 гг. выполнены в рамках работы по гранту РФФИ (№ 15-29-02396).

Список литературы

- Тахтаджян А. Л. 1978. Флористические области Земли. Л. 248 с.
- Урбанавичюс Г. П., Урбанавичене И. Н. 2015. Материалы к лишайнофлоре заповедника «Утриш». *Turczaninowia*. Т. 18, № 2. С. 86–95.
- Чернодубов А. И., Руденок Я. Г. 2015. Биоразнообразие фитоценозов заповедника «Утриш». *Лесотехнический журнал*. Т. 5, № 1. С. 120–127.
- Seregin A. P., Suslova E. G. 2007. Contribution to the vascular plant flora of the Utrish area, a relic sub-Mediterranean ecosystem of the Russian Black Sea Coast. *Willdenowia*. Vol. 37. P. 451–463.
- Urbanavichus G., Urbanavichene I. 2017. New and noteworthy records of lichen-forming and lichenicolous fungi from Abru Peninsula (NW Caucasus, Russia). *Fl. Medit.* Vol. 27. P. 175–184.

The lichenflora complex of xerothermic sub-Mediterranean forests of the Northern Caucasus

Urbanavichene I. N.*¹, Urbanavichus G. P.²

¹St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

²Apatity, Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS

*E-mail: urbanavichene@gmail.com

The climatic influence of the Mediterranean basin in the West Caucasus was promoted by the formation of community and flora of sub-Mediterranean type. Our lichen study of sub-Mediterranean formations on the territory «Utrish» Reserve began in 2014. The lichenflora complex of xerothermic sub-Mediterranean forests of the Reserve includes 277 species of lichens and lichenicolous fungi from 108 genera and 50 families (almost 60% of the total species list of the lichen flora of «Utrish» Reserve). Epiphytic lichens are a most species-rich group in xerothermic sub-Mediterranean forests and are an important part of the lichen flora diversity of the Reserve. Based on our data, *Roccella phycopsis* and *Teloschistes chrysophthalmus* are suggested for protection, as to including these species into new edition of the Red Data Book of Russia.

КАВКАЗ – ВАЖНЕЙШИЙ ЦЕНТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ

Урбанавичюс Г. П.

Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

E-mail: g.urban@mail.ru

Отсутствие полноценной инвентаризации лишенофлоры является одной из проблем при общей оценке биоразнообразия биоты России и, как следствие, организации полновесной системы мониторинга и действенной охраны. Проведенный предварительный биогеографический и таксономический анализ особенностей пространственного распределения разнообразия лишайников России не только выявил определенные закономерности, но также показал существенное различие по полноте изученности таксономического разнообразия лишайников в регионах России (Урбанавичюс, 2011). Наиболее богатыми и изученными долгое время оставались лишенофлоры Севера Европейской России, Южной Сибири и Российской Арктики. Такие же потенциально богатые регионы, как Северный Кавказ (СК) и юг Дальнего Востока, отличались как слабой изученностью, так и невысоким известным разнообразием лишенофлор (включавших порядка 1100–1200 видов).

Как известно, Кавказ является одним из важнейших мировых центров высокого разнообразия флоры и фауны с высоким уровнем эндемизма и значительным количеством редких и уникальных видов. Но, как ранее отмечалось, в лишенофлористическом отношении Кавказ не был выражен даже в качестве регионального центра высокого разнообразия (Урбанавичюс, 2013). Начиная с 2000-х годов нами проводились периодические, но разрозненные исследования на Северо-Западном Кавказе; более интенсивные и целенаправленные – осуществляются с 2009–2010 гг. на Западном и Восточном Кавказе, а с 2015 г., когда исследования приобрели характер углубленных и постоянных при финансовой поддержке РФФИ – во всех регионах СК. В последние годы более или менее интенсифицировались исследования лишайников и в республиках Закавказья (Harutyunyan et al., 2011; Новрузов, Алвердиева, 2014; Gasparyan et al., 2015). В итоге, выявленный видовой состав лишенофлоры Кавказа увеличился в 2 раза по сравнению с известным в 1983 г. (Бархалов, 1983) и включает в настоящее время более 2240 видов лишайников и систематически близких нелихенизированных грибов. Это составляет уже почти 2/3 потенциально ожидаемого разнообразия лишенофлоры Кавказа, оцениваемого нами в 3500 видов (Урбанавичюс, 2013) и почти 10% от известного числа видов в мировой лишенофлоре. На Земле известно не так много горных регионов (с сопоставимой по площади территорией) со столь высоким уровнем разнообразия. Около 3000 видов известно для Альп, порядка 2300 видов – для Скандинавских гор. Для значительно большего по размеру Индийского субконтинента, отличающегося наивысшим разнообразием различных групп биоты, известно немногим более 2500 видов.

По нашим подсчетам, в настоящее время во флоре России насчитывается около 4040 видов лишайников (включая традиционно систематизируемые вместе с ними лишенофильные грибы – около 590 видов), из них для лишенофлоры СК установлено 2010 видов (в том числе –290 лишенофильных). Таким образом, за 35 лет, прошедших со времени публикации первой сводки по лишенофлоре Кавказа (Бархалов, 1983), выявленный состав флоры лишайников СК увеличился почти в 3

раза (с примерно 700 видов) и сейчас включает почти 50% известного разнообразия лишенофлоры России. Тогда как всего семь лет назад вклад лишенофлоры СК составлял лишь 35% от известных для всей России 3435 видов (Урбанавичюс, 2011). Столь кардинальный прирост известного количества видов лишайников (более чем на 750 видов или почти на 65%) за этот период был получен только для лишенофлоры СК. Прирост известных данных по составу лишенофлоры других регионов значительно меньше. Небольшой максимум наблюдается лишь в центральной части Европейской России, где он достиг 26%; на уровне 20–22% прирост составил в южной части Европейской России, на юге Дальнего Востока и в Восточной Сибири; на уровне 9–12% – на Урале, севере Дальнего Востока, а также в Южной Сибири и на севере Европейской России. В целом, за последние семь лет число известных для лишенофлоры России видов возросло примерно на 18%.

В пределах России лишь три региона выходят на уровень, близкий к 50% охвата всего разнообразия лишенофлоры страны: СК – 49.8%, Южная Сибирь – 48.3%, Север ЕР – 47%. Но СК по площади территории почти в 4 раза меньше, чем Север ЕР и почти в 10 раз меньше, чем Южная Сибирь. Из примерно 1450 видов, имеющих ограниченное распространение в России (специфичных для одного из 14 регионов), на долю СК приходится почти 27% (388 видов), в то время как во всех остальных регионах – менее 20%: юг Дальнего Востока – около 19%, Российская Арктика – около 16%, Север ЕР – 15%, Южная Сибирь – 12.5%, а в прочих – менее 2%. Эти показатели являются свидетельством наиболее значимого вклада лишенофлоры СК в общее разнообразие лишенофлоры России.

Из 600 родов, известных в лишенофлоре России, на СК встречаются 450 родов или 75%, на Севере ЕР – 72% и в Южной Сибири – 71%. Только на СК встречаются 33 рода, неизвестные в других регионах России; много меньше таких родов в двух других (отличающихся высоким разнообразием лишенофлоры) регионах – 12 родов на Севере ЕР и всего 8 – в Южной Сибири. Почти все крупнейшие роды лишенофлоры России в полной мере представлены в спектре ведущих родов лишенофлоры СК. Из 20 ведущих родов лишенофлоры СК, 17 присутствуют в спектре 20 крупнейших родов лишенофлоры России, из них 8 родов – *Arthonia*, *Bacidia*, *Caloplaca*, *Cladonia*, *Micarea*, *Rinodina*, *Umbilicaria*, *Usnea* включают свыше 50% известного состава этих родов в лишенофлоре России, а род *Rinodina* – выше 70%. Из средней части спектра 25 родов охватывают свыше 70% известного видового состава этих родов лишенофлоры России, из них 11 родов включают более 80% видов.

В головной части родового спектра можно выделить характерные роды, представленные наибольшим числом видов и определяющие специфику лишенофлоры региона. В лишенофлоре трех богатейших регионов – СК, Севере ЕР и Южной Сибири – два первых места в родовом спектре занимают *Lecanora* и *Cladonia* (в Южной Сибири они меняются местами). На уровне третьей позиции в родовом спектре имеются отличия, характеризующие эти региональные лишенофлоры: род *Rinodina* – для СК (здесь известно 52 вида из 87 встречающихся в России), *Lecidea* – для Севера ЕР (61 вид из 99 известных в России) и *Acarospora* – для Южной Сибири (52 вида из 60 известных в России). Во второй тройке ведущих родов этих трех регионов только для СК выделяется своей спецификой род *Caloplaca* (около 50 видов из почти 100 известных в России). В третьей тройке ведущих родов своеобразие этих региональных лишенофлор проявляется за счет родов: *Bacidia* – для СК, *Micarea* – для Севера ЕР и *Umbilicaria* – для Южной Сибири.

В 13 (из 20 ведущих) семействах лишенофлоры СК сосредоточено более половины видового состава этих семейств в лишенофлоре России, из которых *Arthoniaceae*, *Ramalinaceae* и *Teloschistaceae* включают более 60%. Эти три семейства лишенофлоры СК являются наиболее богатыми среди всех остальных регионов России. Находящиеся в средней части спектра лишенофлоры СК семейства *Coniocybaeae*, *Gyalectaceae* и *Porinaceae*, включают более 70% видового состава семейств, а семейство *Strigulaceae* содержит все виды семейства лишенофлоры России.

Самый значительный прирост данных по известному видовому разнообразию лишенофлоры Северного Кавказа за последние годы, наибольший вклад её в разнообразие лишенофлоры России, максимальная доля специфичных видов и родов среди всех регионов России – всё это свидетельствует о наиболее значимой позиции лишенофлоры СК в общем разнообразии лишенофлоры России, что позволяет признать СК центром высокого биоразнообразия лишенофлоры в пределах России.

Работа выполнена в рамках проекта, поддержанного грантом РФФИ (№ 15-29-02396).

Список литературы

Бархалов Ш. О. 1983. Флора лишайников Кавказа. Баку. 338 с.

- Новрузов В. С., Алвердиева С. М. 2014. Конспект лишайников Азербайджана. Баку. 237 с.
- Урбанавичюс Г. П. 2011. Особенности разнообразия лишайнофлоры России // Изв. РАН. Сер. Геогр. № 1. С. 66–78.
- Урбанавичюс Г. П. 2013. Перспективы Кавказа как центра высокого лишайнофлористического разнообразия // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: Труды XIII съезда РБО и конфер. Т. 1. Тольятти. С. 218–219.
- Gasparyan A., Aptroot A., Burgaz A. R., Otte V., Zakeri Z., Rico V. J., Araujo E., Crespo A., Divakar P. K., Lumbsch H. T. 2015. First inventory of lichens and lichenicolous fungi in the Khosrov Forest State Reserve, Armenia // Fl. Medit. Vol. 25. P. 105–114.
- Harutyunyan S., Wiesmair B., Mayrhofer H. 2011. Catalogue of the lichenized fungi in Armenia // Herzogia. Bd. 24. S. 265–296.

The Caucasus is an important center of biodiversity of lichen flora

Urbanavichus G. P.

Apatity, Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS

E-mail: g.urban@mail.ru

The Caucasus has been assessed for its lichen diversity, based on the own collections, identifications, field observations, mainly from the Northern Caucasus, and published literature. At present, the level of the diversity of Caucasian lichen flora achieves about 2240 species from 460 genera. The Northern Caucasus, a part of the Caucasian biodiversity hotspot region, is characterized by the richest lichen flora. Out of ca 4040 species so far, known from Russia, Northern Caucasian 2010 species from 450 genera constitute c. 49.8% of the total lichen diversity of the country. This region is represented by 388 specific species that are not found in other Russian regions. A comparative statistics of species diversity under leading families and genera at the Northern Caucasus and other Russian regions level is given.

РАЗНООБРАЗИЕ ЛИХЕНОФЛОРЫ ОРОБИОМОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Урбанавичюс Г. П.

Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

E-mail: g.urban@mail.ru

Карта «Биомы России» (М. 1: 7 500 000), разработанная биогеографами МГУ с участием автора в лишайнологической части (Карта..., 2015), представляет собой первый опыт отображения пространственного изменения биологического разнообразия биомов на региональном уровне (Огуреева, 2016). Основная биогеографическая единица в понимании авторов – региональный биом, представляет собой «интегральное единство биоты (флоры и фауны), сохраняющей единый характер взаимосвязей биотического и абиотического компонентов экосистем» (Огуреева, Бочарников, 2017). На карте отображено 66 региональных биомов – 35 равнинных и 31 горный. На Северном Кавказе (оробиом II порядка), который относится к неморальному классу типов поясности (оробиом I порядка), представлено 5 региональных оробиемов (номера и названия как на «Карте биомов» (Карта..., 2015)): 57 – Северо-Западнокавказский [нивально-альпийско-субальпийско-лесо(темнохвойные)-лесостепной], 58 – Эльбрусский [нивально-альпийско-субальпийско-лесо(сосново-березовые)-лесостепной], 59 – Дагестанский [альпийско-субальпийско-лесо(широколиственные)-аридноредколесно-степной], 60 – Крымско-Новороссийский [60.3 Утришско-Туапсинский географический вариант (горнолесной)], 61 – Сочинский (субтропический). Характеристика оробиемов включает климатические показатели (среднегодовые температуры воздуха, суммы активных температур воздуха, среднегодовое количество осадков) и количественную оценку биологического разнообразия основных групп наземных организмов (для сосудистых растений – число видов на 100 кв. км и общее число видов для биома; количество видов мохообразных; количество видов лишайников с учетом систематически близких нелихенизированных грибов; количество видов млекопитающих, количество видов птиц; количество видов пресмыкающихся; количество видов земноводных).

На территории Северного Кавказа (СК) среднегодовые температуры воздуха положительные и самые высокие в пределах России – достигают +10–12°C на нижних высотных уровнях. Среднегодовое количество осадков в среднегорьях и высокогорьях составляет порядка 1500–2500 мм (в некоторые годы достигая 3000 мм) в западных оробиемах (57 и 61), снижаясь до 300–800 мм в Дагестан-

ском оробиоме, что является одним из основополагающих факторов, обуславливающим как характер мезофильности лишенофлоры, так и общее богатство и разнообразие. Растительность СК характеризуется участием горных широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в высотном спектре со значительной спецификой вышележащих поясов.

В структуре растительного покрова российской части Кавказа выделяются пять типов поясов, которые относятся к пяти указанным оробиомам. Тип растительности, свойственный каждому из оробиомов, также является определяющим фактором при формировании лишенофлоры. Для Утришско-Туапсинского варианта Крымско-Новороссийского оробиома характерны уникальные ксеро-мезофильные можжевельно-фисташково-пушистодубовые редколесные сообщества субсредиземноморского типа. Для Сочинского оробиома характерны субтропические сообщества колхидского типа с вечнозелеными деревьями и кустарниками. Только в пределах Северо-Западнокавказского оробиома развиты темнохвойно-широколиственные леса (часто в пределах ООПТ представленные коренными девственными древостоями), которые полностью выпадают в Эльбрусском и Дагестанском оробиомах. Для Дагестанского оробиома в высотном поясе характерно развитие нагорно-ксерофитных сообществ.

Разнообразие лишенофлоры оробиомов СК представлено на «Карте биомов» (Карта..., 2015) по результатам наших многолетних исследований (включая обобщение всех доступных литературных и гербарных данных) и отражает уровень знаний на тот момент. Для Утришско-Туапсинского варианта Крымско-Новороссийского оробиома отдельно не было показано количество известных видов (т. к. лишенофлора его была ещё слабо изучена), а дана общая оценка разнообразия всего Крымско-Новороссийского оробиома – 1100 видов. Для Сочинского оробиома показано 500 видов (с теоретической оценкой потенциального разнообразия в 1200 видов). Для Северо-Западнокавказского оробиома было известно около 1200 видов (с потенциально ожидаемыми 2000 видами). Для Эльбрусского оробиома было показано всего 500 видов (с ожидаемыми 1800 видами). Для Дагестанского оробиома было известно 600 видов (с ожидаемыми 1500 видами). Но, прошедшие со времени подачи данных по лишайникам три года интенсивных исследований во многих регионах СК (кроме Сочинского оробиома), довольно существенно изменили картину разнообразия лишенофлоры оробиомов. Поэтому, представляем здесь обновленные, уточненные и более расширенные показатели разнообразия оробиомов, отражающие все последние достижения в исследовании лишенофлоры СК.

Наибольшим видовым богатством и таксономическим разнообразием выделяется лишенофлора Северо-Западнокавказского оробиома, в котором известно около 1500 видов из 390 родов и 118 семейств. Значительное разнообразие лишенофлоры этого оробиома (по сравнению с другими) обуславливает и высокую её специфичность. Здесь отмечено около 600 видов, пока неизвестных в других оробиомах СК. Около 100 родов и 25 семейств лишайников и близких нелихенизированных грибов, известные в этом оробиоме, не отмечены пока в других оробиомах. Следующий по богатству и разнообразию Эльбрусский оробиом насчитывает около 900 видов из 270 родов и 80 семейств. Около 160 видов, 15 родов и всего 3 семейства являются специфичными для этого оробиома. В Дагестанском оробиоме отмечено около 800 видов из 256 родов и 83 семейств, из которых около 100 видов, 6 родов и 4 семейства являются специфичными. Всего около 500 видов зафиксировано для Утришско-Туапсинского варианта Крымско-Новороссийского оробиома, представленные 186 родами и 68 семействами, из которых около 100 видов, 14 родов и 3 семейства – специфичные для оробиома. Слабо изученной является лишенофлора Сочинского (субтропического) оробиома, для которого осталось неизменным с 2015 года количество известных видов лишайников – около 500, в числе которых около 50 специфичных видов. Потенциально, в каждом из оробиомов можно ожидать находение: более 2000 видов – в 57 оробиоме, до 1800 – в 58 оробиоме, до 1500 видов – в 59 оробиоме, порядка 800–1000 видов – в 60 оробиоме и до 1500 – в 61 оробиоме.

В ряду наиболее богатых и изученных лишенофлор оробиомов – 57, 58 и 59, хорошо выражена тенденция сокращения разнообразия от 1500 (потенциально свыше 2000) видов до 900 (потенциально 1800) и 800 (потенциально 1500) видов. Причины такой закономерности мы видим, главным образом, в общеклиматическом тренде доступной (и необходимой для лишайников) влаги (количества осадков и влажности воздуха), которая существенно выше в западной части СК (благодаря чему и развиты здесь уникальные темнохвойно-широколиственные леса), а также в значительно лучшей степени сохранности первобытных лесных сообществ в 57 оробиоме (в котором на значительной площади организованы ООПТ). При этом, что среди сосудистых растений наблюдается прямо противоположная тенденция – видовое разнообразие увеличивается с запада на восток – от 1900 видов в 57 оробиоме до 2300 и 2800 видов в 58 и 59 оробиомах, соответственно (Карта..., 2015).

Специфика лишайнофлоры каждого из оробиомов СК также хорошо согласуется с их природно-климатическими условиями. В наименее изученном Сочинском оробиоме основная специфика лишайников связана с местообитаниями во влажных, субтропических (часто с вечнозеленым подлеском) лесах, в которых встречаются более 20 видов эпифилльных лишайников, а также многие из океанических, субтропических и типичных средиземноморских видов, находящихся в этом районе на восточном пределе распространения, нередко после значительных дизъюнкций. Также средиземноморские виды и даже целые роды (например – *Diploicia* A. Massal., *Koerberia* A. Massal., *Roccella* DC., *Solenopsora* A. Massal., *Teloschistes* Norman, *Tylophoron* Nyl. ex Stizenb., *Waynea* Moberg) представляют собой ядро специфичных представителей в лишайнофлоре Утришко-Туапсинского варианта Крымско-Новороссийского оробиома. В самом богатом Северо-Западнокавказском оробиоме наиболее многочисленны специфичные рода, представляющие горные, либо лесные мезофильные и часто обладающие океаническим характером распространения виды – *Cheiromycina* B. Sattou, *Fuscidea* V. Wirth & Vězda, *Halecania* M. Mayrhofer, *Hymenelia* Kremp., *Megalaria* Hafellner, *Myelochroa* (Asahina) Elix & Hale, *Pyrgidium* Nyl., *Pyxine* Fr., *Topelia* P. M. Jørg. & Vězda, *Usnocetraria* M. J. Lai & J. C. Wei, *Vahlia* P. M. Jørg., *Wadeana* Coppins & P. James и др. В лишайнофлоре этого оробиома много видов с широким распространением, но специализирующихся на местообитаниях, связанных с малонарушенными и первобытными широколиственными и темнохвойными лесами. Особенно много таких видов в родах *Arthonia* Ach., *Bacidia* De Not., *Biatora* Ach., *Calicium* Pers., *Chaenotheca* Th. Fr., *Chaenothecopsis* Vain., *Gyalecta* Ach., *Micarea* Fr., *Porina* Ach., *Ramonia* Stizenb., *Sclerophora* Chevall., большая часть – от 50 до 80% видов которых не отмечена пока в других оробиомах СК. В Эльбрусском и Дагестанском оробиомах существенно меньше специфичных родов лишайнофлоры. В первом из них специфичные рода (например, *Dactylina* Nyl., *Phylliscum* Nyl., *Sphaerophorus* Pers.) и виды (например, из родов *Lasallia* Mérat, *Stereocaulon* Hoffm., *Umbilicaria* Hoffm.) представлены, главным образом, высокогорными таксонами, во втором – высокогорными (например, *Sagiolechia* A. Massal.), горными (*Porpidinia* Timdal) или горноаридными (*Pyrenodesmia* A. Massal., *Seiophora* Poelt, *Toninia* A. Massal.).

Еще один показатель, который используется при характеристике биоты оробиомов – количество видов, внесенных в Красную книгу Российской Федерации (2008). В общей сложности на СК отмечено 13 видов лишайников из Красной книги РФ, которые распределены между оробиомами в следующих количествах: больше всего – 12 видов, зафиксировано в Северо-Западнокавказском оробиоме; в Эльбрусском оробиоме – 8 видов, по 6 видов в Сочинском и Дагестанском оробиомах и всего 3 вида в Утришко-Туапсинском варианте Крымско-Новороссийского оробиома. Два вида – *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. и *Ricasolia amplissima* (Scop.) De Not. [= *Lobaria amplissima* (Scop.) Forssell], встречаются во всех оробиомах СК.

Работа выполнена в рамках проекта, поддержанного грантом РФФИ (№ 15-29-02396).

Список литературы

- Карта «Биомы России» (М. 1: 7 500 000). 2015. / Ред. Г. Н. Огуреева. М. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.
 Огуреева Г. Н. 2016. Биоразнообразие оробиомов Северного Кавказа на карте «Биомы России» // Юг России: экология, развитие. Т. 11, № 1. С. 21–36.
 Огуреева Г. Н., Бочарников М. В. 2017. Оробиомы как базовые единицы региональной оценки биоразнообразия горных территорий // Экосистемы: экология и динамика. Т. 1, № 2. С. 52–81.

Biodiversity of the lichen flora of orobiomes of the North Caucasus

Urbanavichus G. P.

Apatity, Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS

E-mail: g.urban@mail.ru

The biogeographical map «Biomes of Russia» (Scale 1: 7 500 000) was prepared for the first time at M. V. Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, in 2015. Map gives an overview of the whole territory of Russia, which allows on the basis of a comparative analysis of 35 lowland biomes and 31 orobiomes (in the mountains) to trace the geography of the biodiversity of the country. In our article, a characteristic of the lichen flora diversity in six orobiomes of the North Caucasus is presented. The species diversity of the North-West Caucasus orobiome is the highest compared to all the others – about 1500 species from 390 genera and 118 families vs. 900 species from 270 genera and 80 families in Elbrus orobiome, 800 species from 256 genera and 83 families in Dagestan orobiome, 500 species from 186 genera and 68 families in Utrish-Tuapse geographical variant of the Crimea-Novorossiysk orobiome and about 500 species in Sochi (subtropical) orobiome.

ИТОГИ РЕВИЗИИ СЕМЕЙСТВА ORTHOTRICHACEAE ДЛЯ «ФЛОРЫ МХОВ РОССИИ»

Федосов В. Э.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

*E-mail: fedosov_v@mail.ru

В «Списке мхов Восточной Европы и Северной Азии» (Ignatov et al., 2006) для России приводилось 43 вида семейства Orthotrichaceae, представляющие 4 рода - *Macromitrium*, *Zygodon*, *Ulota* и *Orthotrichum*, большинство из них было сосредоточено в последнем роде. По итогам дальнейших бриофлористических исследований в разных регионах России, ревизии гербарных фондов и подготовки таксономической обработки семейства для четвертого тома Флоры мхов России эти числа заметно поменялись. Благодаря широкому распространению молекулярно-филогенетических методов показана парафилия ряда родов Orthotrichaceae, рассматриваемых ранее в соответствии с концепцией Goffinet et Vitt (1998). Последовавшие за этими открытиями изменения в родовой системе семейства привели к увеличению числа родов семейства в Российской флоре до 9 – *Macromitrium*, *Macrocota*, *Zygodon*, *Plenogemma*, *Pulvigrera*, *Nyholmella*, *Ulota*, *Lewinskya* и *Orthotrichum*. Недавние бриофлористические исследования в слабо изученных регионах страны позволили выявить несколько новых для российской флоры видов, а также новый для науки *O. dagestanicum*. Но наибольшее число новинок выявлено при ревизии гербарных материалов, проведенной автором в ходе подготовки монографической обработки для 4 тома Флоры мхов России, а также при сопутствующих молекулярно-филогенетических исследованиях; другие виды исключены из Российской флоры или сведены в синонимы.

В чек-листе (Ignatov et al., 2006) для России приводится 3 вида рода *Zygodon*. При ревизии гербарных коллекций выявлен новый для России вид *Z. dentatus*, а *Z. viridissimus* исключен из флоры России (Fedosov et al., 2017a). Из десяти видов рода *Ulota*, приводившихся для России ранее (Ignatov et al., 2006), *U. phyllantha* исключена из рода, а для *Ulota crispa* s.l. показана применимость более узкой концепции видов. В результате дальнейшей ревизии гербарных коллекций с Российского Дальнего Востока описаны 2 новых для науки вида, *U. orientalis* и *U. pacifica* (Fedosov & Ignatova, 2018). Недавно описанная из Грузии *Lewinskya transcaucasica* выявлен в Дагестане на Алтае, Анабарском плато, в Бурятии, Забайкальском крае, Амурской области и Хабаровском крае (Fedosov et al., 2017a). Еще одна пара видов, которые до последнего времени в России не отличались – *L. speciosa* и *L. elegans*. Различия между этими видами, принимавшиеся в 19-м веке (например, Линдбергом и Арнеллем), были вполне убедительно продемонстрированы на примере североамериканского материала Виттом и Дариго, но не были восприняты европейскими бриологами, судя по всему, из-за того, что *L. elegans* в Европе не встречается. Результаты наших молекулярно-филогенетических исследований однозначно указывают, что *L. elegans* отличается от *L. speciosa*. Молекулярно-филогенетические исследования подтвердили видовую самостоятельность *Orthotrichum sibiricum* (Fedosov et al., 2017a), *O. holmenii*, судя по всему, является его поздним синонимом. На основании молекулярно-филогенетических данных из сибирской Гипоарктики описан еще один вид рода, *O. hyperboreum* (Fedosov et al., 2017a). Также впервые в России выявлены *O. crenulatum*, *O. tenellum*, а *O. vittii* исключается из ее флоры. К настоящему времени в России известно 55 описанных видов Orthotrichaceae и ряд еще не описанных. Вообще, несмотря на то, что в каждом из 5 крупных родов на настоящий момент принимается от 60 до 300 (в родах, не подвергавшихся обстоятельной ревизии) видов, доля скрытого разнообразия в них остается очень высокой, из-за того, что многие «виды» на самом деле представляют собой видовые комплексы.

Богатая и хорошо исследованная Европейская флора Ортотриховых в европейской России сильно обеднена; многие европейские субокеанические виды сконцентрированы на западном Кавказе. Континентальная азиатская флора Ортотриховых по-прежнему остается слабо исследованной, а еще несколько лет назад мы не знали правильного названия для половины, если не большинства широко распространенных в Сибири видов. В большинстве случаев сибирские образцы относились к европейским видам ошибочно. Это указывает на более резкую флористическую разграниченность Европы и Азии, чем было принято считать ранее. Еще одна явно отграниченная и, наверное, наименее изученная флора Ортотриховых характерна для океанического севернотихоокеанского региона; она выделяется разнообразием р. *Ulota* и некоторых групп р. *Lewinskya*. Описанное разграничение европейской, континентальной азиатской и тихоокеанской флор важно учитывать при выборе образцов для таксономических и молекулярно-филогенетических исследований, отдельных видовых комплексов, поскольку в этих центрах разнообразия очень вероятно существование эндемичных криптических или семикриптических видов.

Список литературы

- Fedosov V. E., Ignatova E. A. 2018. On the genus *Ulota* (Orthotrichaceae, Bryophyta) in Russia // *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* Vol. 52(1). С. 141–171.
- Fedosov V. E., Doroshina G. Ya., Tubanova D. Ya., Afonina O. M., Ignatova E. A. 2017a. On four Orthotrichaceae species new for Russia // *Arctoa*. Vol. 26(2). P. 154–165. doi 10.15298/arctoa.26.15
- Fedosov V. E., Fedorova A. V., Ignatova E. A. 2017b. On the two poorly known Orthotrichum species from north Asia // *Arctoa*. Vol. 26(2). P. 144–153. doi 10.15298/arctoa.26.14
- Goffinet B., Vitt D. H. 1998. Revised generic classification of the Orthotrichaceae based on a molecular phylogeny and comparative morphology / Bates J. W., Ashton N. W., Duckett J. G., (eds.) *Bryology for the twenty-first century*. London. P. 143–159.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., et al. 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. Vol. 15. P. 1–130. doi 10.15298/arctoa.15.01

The family Orthotrichaceae (Bryophyta) in Russia: results of revision, prospects for the future studies and biogeographical review

Fedosov V. E.

Moscow, Lomonosov Moscow State University

*E-mail: fedosov_v@mail.ru

Brief overview of the recent authors studies of Orthotrichoid mosses in Russia is provided. Recently presented novelties, contribute to the certain biogeographic pattern, indicating rather sharp to spatial differentiation of Orthotrichoid floras along both, longitudinal and latitudinal gradients.

О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ЭКОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *POHLIA* (MELICHOFERIACEAE, MUSCI) В РОССИИ

Чернядьева И. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: irinamosses@yandex.ru

Виды рода *Pohlia* распространены по всему миру от Арктики до Антарктики, в тропиках произрастают преимущественно в горах. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается в умеренных и холодных широтах. В последней мировой сводке указывается 127 видов рода, при этом 68 видов отмечены как сомнительные (Crosby et al., 1999). В Европе известно 28 видов (Hill et al., 2006), в Китае – 25 видов (Zhan et al., 2007), в Японии – 23 вида (Iwatsuki, 2004), в Северной Америке – 32 вида (Shaw, 2014).

В данной работе обобщены результаты обработки рода *Pohlia* на основе ревизии образцов из гербариев LE, MHA, MW, SYKO, VLA, UUH, KRAVG. В России на настоящий момент известно 28 видов рода *Pohlia*. Целью настоящего сообщения является представить распространение видов на исследованной территории и дать их краткую экологическую характеристику.

Шесть видов широко распространены в России и встречаются более чем в половине административных районов. Почти повсеместно в лесах, на лугах, на кочках болот, в тундрах и на нарушенных местообитаниях произрастает *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. Также широко распространена *Pohlia cruda* (Hedw.) Lindb., предпочитающая задернованные скалы, каменистые россыпи, нарушенные местообитания, а также растущая на гнилой древесине в различных растительных сообществах, реже на почвах в тундрах. Во влажных и переувлажненных местообитаниях, по берегам рек, ручьев, на мокрых склах, у тающих снежников и в тундрах на большей части территории за исключением юга степной зоны обычна *Pohlia wahlenbergii* (F. Weber et D. Mohr) A. L. Andrews. Несколько реже, преимущественно на обнаженной почве и на нарушенных местообитаниях встречаются *Pohlia bulbifera* (Warnst.) Warnst., *Pohlia prolifera* (Kindb.) Lindb. ex Broth., *Pohlia filum* (Schimp.) Mårt., при этом последний вид предпочитает хорошо увлажненные места по берегам рек, ручьев, в пойменных сообществах, во влажных тундрах.

Спорадически распространены на территории России 7 видов рода. Сравнительно нередкой в центральных регионах Европейской части является *Pohlia annotina* (Hedw.) Lindb., отмеченная также на Урале, в Западной и Южной Сибири, в Якутии, Хабаровском крае, Магаданской обл. и на Камчатке. Преимущественно в таежной зоне, реже в лесостепи Европейской части произрастает *Pohlia andalusica* (Hoehnel) Broth., известны отдельные находки этого вида на Кавказе, на Западно-Сибирской

равнине и на севере Дальнего Востока, упоминается для о-ва Сахалин. В арктических и субарктических регионах с отдельными сборами на равнинах Европейской части и Западной Сибири, в горах Якутии и Бурятии распространена *Pohlia lescuriana* (Sull.) Grout. Значительно реже встречается *Pohlia atropurpurea* (Wahlenb.) H. Lindb., отмеченная на севере Европейской части (Карелия, Ленинградская и Архангельская области, Республика Коми); есть отдельные находки в Западной Сибири и на севере Красноярского края (Таймыр и плато Путорана). Обычны в горах Сибири, Урала и Кавказа с редкими находками на равнинных территориях Республики Коми и Западной Сибири *Pohlia elongata* Hedw. и *Pohlia longicollis* (Hedw.) Lindb; последняя отмечена также в Мурманской обл. Большинство упомянутых видов произрастают в основном на обнаженной почве и на нарушенных местообитаниях. Однако *Pohlia longicollis* растет как на нарушенных местообитаниях и в расщелинах среди скал, так и на почве, при основании стволов деревьев и на гнилых стволах в горных лесах, ерниках, кедровых стланиках. Особое положение занимает *Pohlia sphagnicola* (Bruch et Schimp.) Broth., вид неясного систематического положения, который многими авторами рассматривается как синоним *Pohlia nutans*, и требует специальных исследований с привлечением молекулярно-генетических методов. В отечественной литературе приводится для ряда районов европейского севера, Урала и Сибири, где встречается только среди сфагновой дернины в болотных сообществах.

Семь видов имеют аркто-альпийский ареал, среди них наиболее редка в России *Pohlia ludwigii* (Spreng. ex Schwägr.) Broth., ограниченная только европейским севером (Мурманская область, Республика Коми, Пермская и Вологодская области, есть указание на сборы на Новой Земле); растет на влажной почве в тундрах, часто близ снежников и по берегам ручьев. Также к числу редких в России относится *Pohlia tundrae* A. J. Shaw. Вид был описан с территории Соединенных Штатов и долгое время считался эндемиком Северной Америки (Shaw, 1982). Позднее были собраны единичные образцы в азиатской России: на п-ове Ямал, в горах Камчатки, Забайкальского края, Приморья, на Командорских и Курильских о-вах. Несколько шире ареал *Pohlia obtusifolia* (Vill. ex Brid.) L. F. Koch, которая в России встречается на архипелаге Земля Франца-Иосифа, Новой Земле, в Мурманской области, известны находки на о. Колгуев, Полярном Урале, Яблоновом хребте (Якутия) и Чукотке. Растет на влажной почве по берегам ручьев и рек, на мелкоземле среди камней каменистых россыпей, в тундровых сообществах. Преимущественно в азиатской Арктике встречается *Pohlia beringiensis* A. J. Shaw, южнее этот вид известен из единичных находок в горах юга Сибири (Алтай, Забайкальский край), а также в Ненецком автономном округе – Большеземельская тундра, о-в Вайгач. Относительно широко в арктических, субарктических районах и в горах Сибири, Дальнего Востока, Урала и Кавказа распространены *Pohlia andrewsii* A. J. Shaw и *Pohlia drummondii* (Müll. Hal.) Andrews. Они произрастают на почвенных обнажениях, реже среди моховой дернины в тундрах. В арктических, субарктических и горных районах азиатской части России и на Урале обычна *Pohlia crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth., в европейской части она известна из Мурманской обл., есть указания для Земли Франца Иосифа и Новой Земли.

Два вида распространены преимущественно в центральных областях Европейской России. При этом *Pohlia melanodon* (Brid.) A. J. Shaw указывается также для севера европейской части, Урала, а в Сибири достоверно известна из Томской и Тюменской областей. Другой вид, *Pohlia camptotrachela* (Ren. et Card.) Broth., встречается значительно реже, помимо центральных областей, приводятся единичные находки для Мурманской области и Карелии, достоверно указание для Ленинградской области. Оба вида растут на сырой илистой или глинистой почве, по краям дорог и канав, по берегам ручьев, на сбитых местах на пастбищах.

Остальные шесть видов являются очень редкими на территории России. Вид *Pohlia vexans* (Limpr.) H. Lindb. достоверно известен из Архангельской области (район Пинеги), Алтая и Чукотки, где растет на сырой обнаженной почве по берегам рек. Долгое время рассматривалась как эндемик Европы *Pohlia lutescens* (Limpr.) H. Lindb., где была известна от Италии до Скандинавии (Smith, 2004). Недавно этот вид выявлен в России в Пермской и Амурской областях и в Хабаровском крае (Bezgodov, Ignatova, 2013). Растет на обнаженной почве среди корней в основании стволов и в расщелинах в хвойных лесах и на остепненных склонах по берегам рек. На Камчатке была собрана *Pohlia cardotii* (Renauld) Broth., рассматривавшаяся как эндем запада Северной Америки (Shaw, 1982). До настоящего времени в Евразии этот вид известен только с территории Камчатки, где растет на обнаженной почве нарушенных местообитаний, на камнях со слоем почвы на каменистых выходах и по берегам ручьев. При ревизии рода *Pohlia* в России был выявлен редкий центрально-азиатский вид *Pohlia saprophila* (Müll. Hal.) Broth., встречающийся в Средней Азии (Казахстан, Киргизия) и Монго-

лии. В России он был найден на Алтае, в Забайкальском крае, Бурятии и на Камчатке. Этот вид имеет очень узкую экологическую амплитуду, произрастая только на гнилой древесине в горных лесах – ельниках, лиственничниках и березняках. Очень редкий вид *Pohlia alba* Lindb. et Arnell. описан с р. Енисей (Lindberg, Arnell, 1890) и достоверно известен еще только из единичного местонахождения на Алтае. Другой вид, *Pohlia brevinervis* Lindb. et Arnell описан с низовьев р. Енисей (Lindberg, Arnell, 1890). До сих пор это единственное указание для России, кроме которого вид приводится еще из нескольких местонахождений на северо-западе Северной Америки (Shaw, 2014).

Видовое богатство рода *Pohlia* отдельных регионов России колеблется от 12 до 21 вида. Наибольшее число видов достоверно отмечено в Южной Сибири – 21, на севере Европейской части (Ленинградская и Вологодская обл., Карелия, Республика Коми, юг Архангельской обл.) и на Урале – по 20. Немножко меньше в Арктической Сибири и на севере Дальнего Востока (Камчатский край, Магаданская обл.) – по 19 видов; в европейской Арктике (включая Мурманскую обл.) и на юге Дальнего Востока – по 18 видов. По 17 видов известно из Восточной Сибири и Арктики Дальнего Востока. Наименее богаты равнинные территории: центр Европейской части – 12 видов и Западная Сибирь – 14 видов. Особого внимания заслуживает низкое видовое разнообразие Кавказа, где выявлено только 15 видов, хотя в целом это наиболее богатый в бриологическом отношении регион России.

Работа выполнена в рамках плановой темы БИН РАН «Мхи и печеночники России: таксономическое разнообразие, систематика и география» и поддержана Российский Фондом Фундаментальный Исследований, грант № 16-04-01156.

Список литературы

- Bezgodov A. G., Ignatova E. A. 2013. *Pohlia lutescens* (Mielichhoferiaceae, Bryophyta) in Russia // *Arctoa*. Vol. 22. P. 107–110.
- Crosby M. R., Magill R. E., Allen B., He S. 1999. A checklist of the Mosses. St. Louis. 309 p.
- Hill M. O., Bell N., Bruggeman-Nannenga M. A., Bruges M., Cano M. J., Enroth J., Flatberg K. I., Frahm J.-P., Gallego M. T., Garilleti R., Guerra J., Hedenäs L., Holyoak D. T., Hyvönen J., Ignatov M. S., Lara F., Mazimpaka V., Muñoz J., Söderström L. 2006. An annotated checklist of the mosses of Europe and Macaronesia // *Journal of Bryology*. Vol. 28. P. 198–267.
- Iwatsuki Z. 2004. New catalog of the mosses of Japan // *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. N 96. P. 1–182.
- Lindberg S. O., Arnell H. W. 1890. Musci Asiae Borealis // *Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* Vol. 23, N 10. P. 1–163.
- Shaw A. J. 1982. *Pohlia* Hedw. (Musci) in North and Central America and the West Indies // *Contr. Univ. Michigan Herb.* Vol. 15. P. 219–296.
- Shaw A. J. 2014. Mielichhoferiaceae. / *Flora of North America North of Mexico*. Vol. 28. P. 190–214.
- Smith A. J. E. 2004. The moss flora of Britain and Ireland. 2 ed. Cambridge. 1012 p.
- Zhang D., Li X., He S. 2007. Bryaceae / Moss Flora of China. English Version. Vol. 4. Beijing, New York and St.-Louis. P. 3–92.

About distribution and ecology of *Pohlia* (Mielichhoferiaceae, Musci) in Russia

Czernyadjeva I. V.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: irinamosses@yandex.ru

In Russia it is known 28 species of the genus *Pohlia*. Their distribution in the territory is considered and the brief ecological characteristic is given.

ОХРАНЯЕМЫЕ ЛИШАЙНИКИ УЛЬЯНОВСКОЙ И САМАРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ

Шустов М. В.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

E-mail: mishashustov@yandex.ru

Территория современных Ульяновской и Самарской областей расположена в Среднем Поволжье, в лесостепной и степной природных зонах. Лишайники региона представляют значительный научный интерес в связи с проблемами флорогенеза. Следует отметить, что среди лишайников дан-

ной территории, наряду с широко распространенными видами, встречаются виды уникальные, произрастание которых заслуживает серьезного изучения, а сами лишайники – государственных мер охраны (Shustov, 2017b).

При подготовке материалов для Красных книг региона учитывалось, что наиболее эффективной охрана лишайников будет при включении в Красные книги, в первую очередь, известных местообитаний видов на ранее узаконенных особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Ульяновской и Самарской областей. К сожалению, в последние десятилетия соблюдению охранного режима на большинстве ООПТ данных регионов внимания уделялось недостаточно. Участились случаи «хозяйственного освоения» данных территорий – вырубки леса, разработки карьерами полезных ископаемых, негативное влияние на состояние многих ООПТ оказали засуха и вызванные ею лесные пожары 2010 года.

Первые издания региональных Красных книг осуществлялись в сжатые сроки. В связи с чем, при подготовке видовых очерков лишайников пришлось отказаться от подробных описаний, ограничившись лишь указанием жизненной формы, эколого-субстратной группы, географического элемента и типа ареала (Шустов, 2015). Ко времени опубликования вторых изданий Красных книг Ульяновской и Самарской областей были подготовлены полные видовые очерки лишайников, занесенных и рекомендованных к занесению в Красные книги региона (Шустов, 2016а, б; 2017а).

В Красную книгу Ульяновской области занесены 32 вида лишайников, среди которых редкие и нуждающиеся в охране лишайники, в том числе находящиеся на границах ареалов, а так же климатические реликты флор различных периодов.

Ряд лишайников на территории Ульяновской области имеют изолированные участки своих ареалов на южных границах таковых на равнине. К ним относятся арктовысокогорный вид *Phaeophyscia constipata* (Norrl. & Nyl.) Moberg (государственный ландшафтный заказник «Шилловская лесостепь»), гипоарктомонтанные виды *Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl. (памятник природы «Истоки реки Барыш»), *C. decorticata* (Pers.) Florke (памятники природы «Истоки реки Барыш», «Озеро Светлое»), *Lecanora cenisia* Ach. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *Montanelia panniformis* (Nyl.) Divakar, A. Crespo, Wedin & Essl. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *M. sorediata* (Ach.) Divakar, A. Crespo, Wedin & Essl. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *Immersaria cupreolata* (Nyl.) Calat & Rambold (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg. (памятники природы «Скрипинские Кучуры», «Змеиная горка»), бореальные виды *Cladonia caespiticia* (Pers.) Florke (памятник природы «Кувайский лес»), *C. turgida* Hoffm. (памятники природы «Скрипинские Кучуры», «Юловский»), *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. (памятник природы «Юловский»), *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw. (памятник природы «Юловский»), *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. (памятник природы «Юловский»), *Hypogymnia tubulosa* (Schaer.) Nav. (памятники природы «Озеро Пичерское», «Юловский», «Озеро Светлое»), *Platismatia glauca* (L.) W.L. Culb. et C.F. Culb. (памятник природы «Кувайский лес»).

В тоже время ряд аридных лишайников на территории Ульяновской области находятся на северных границах своих ареалов.

К таковым относятся *Cladonia subrangiformis* Sandst. (памятник природы «Шихан»), *Lecanora bolcana* (Pollin.) Poelt (останец «Синий камень» в 5 км к юго-западу от села Ясашная Ташла Тереньгульского района), *Xanthoparmelia ryssolea* (Ach.) O. Blanco et al. (заказник «Золотая гора»), *X. camischadalis* (Ach.) Hale (памятник природы «Шихан», государственный ландшафтный заказник «Шилловская лесостепь»), *Rinodina terrestris* Tomin, *Ramalina capitata* (Ach.) Nyl. in Cromb., *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin (памятник природы «Суруловская лесостепь»).

Значительный научный интерес представляют лишайники, находящиеся на территории Ульяновской области на западных границах своих ареалов. Данные виды широко распространены в Азии, некоторые и в Северной Америке, в то время как в Европе они встречаются лишь на Приволжской возвышенности, а некоторые, из нижеперечисленных, известны только из Ульяновской области. К таковым относятся аридный вид *Aspicilia transbaicalica* Oxner (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), монтанный вид *Lecanora crustacea* (Savicz) Zahlbr. (памятники природы «Скрипинские Кучуры», «Змеиная горка»), гипоарктомонтанный вид *Umbilicaria pensylvanica* Hoffm. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»).

Ряд лишайников, характеризующихся широкими рассеянными ареалами, имеют единичные местообитания на территории Ульяновской области. К таковым относятся неморальный вид *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale (памятник природы «Озеро Пичерское»), субокеанические виды

Cladonia portentosa (Dufour) Coem. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *Bryoria subcana* (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw. (памятник природы «Юловский»), *Ramalina polymorpha* (Lilj.) Ach., монганные виды *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman (памятник природы «Скрипинские Кучуры»), *Rinodina milvina* (Wahlenb.) Th. Fr. (останец «Синий камень» в 5 км к юго-западу от села Ясашная Ташла Тереньгульского района), *Umbilicaria rossica* (Dombr.) N. S. Golubk. (памятник природы «Скрипинские Кучуры»).

Все вышеперечисленные лишайники на территории Ульяновской области (а также в границах Приволжской возвышенности) в настоящее время являются редкими, нуждающимися в охране. Особое значение сохранению указанных видов придает то, что многие из них являются климатическими реликтами флор различных периодов на данной территории. Так реликтом флоры раннего–среднего миоцена является *Flavopunctelia soledica*, реликтом флоры позднего миоцена – *Lecanora bolcana*, реликтами флоры раннего–среднего плиоцена – *Umbilicaria pennsylvanica*, *Lecanora crustacea*, *Immersaria cupreoatra*, *Montanelia panniformis*, *M. soledata*, *Umbilicaria rossica*, *U. deusta*, реликтами флоры позднего плиоцена – *Cladonia turgida*, *Hypogymnia tubulosa*, реликтами флоры эоплейстоцена – *Xanthoparmelia ryssolea*, *Rinodina terrestris*, реликтом флоры раннего–среднего плейстоцена – *Cladonia caespiticia*, реликтом флоры позднего плейстоцена – *Aspicilia transbaicalica*.

В настоящее время в Красную книгу Самарской области занесены 14, и рекомендованы к занесению 17 видов лишайников, среди которых исчезающие, редкие и нуждающиеся в охране лишайники, в том числе находящиеся на границах ареалов, подавляющее большинство которых являются климатическими реликтами флор различных периодов. Большинство лишайников произрастают на территории Жигулевского государственного природного биосферного заповедника им. И. И. Спрыгина, а вид *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg. – на территории памятники природы «Рачейский Бор».

Ряд омнибореальных лишайников на территории Самарской области имеют изолированные участки своих ареалов на южных границах таковых на равнине. К ним относятся *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. и *C. rangiferina* (L.) Weber ex F. H. Wigg.

В тоже время омниаридный мультирегиональный лишайник *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm. на территории Самарской области в Жигулях находится на северной границе своего ареала.

Омнимультizonальный мультирегиональный лишайник *Rusavskia elegans* (Link) S. Kondr. & Kärnefelt и мультizonальные голарктические виды *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann и *Lathargium cristatum* (L.) Otálora, P. M. Jørg. & Wedin имеют единичные в Поволжье местообитания на территории Самарской области.

Все вышеперечисленные лишайники на территории Самарской области в настоящее время являются редкими, нуждающимися в охране. Особое значение сохранению указанных видов придает то, что некоторые из них являются климатическими реликтами флор различных периодов на данной территории. Так реликтами флоры позднего миоцена являются *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*.

Арктовысокогорный лишайник *Phaeophyscia constipata* (Norrl. & Nyl.) Moberg на территории Самарской области имеет изолированный участок ареала на южных границах распространения на равнине.

В последние десятилетия лишайники Самарской области целенаправленно и планомерно изучает Е. С. Корчиков (Шустов, 2015), в результате многолетних разносторонних исследований которого в Красную книгу региона были занесены лишайники *Circinaria hispida* (Mereschk.) A. Nordin, Savić & Tibell, *Diploschistes diacapsis* (Ach.) Lumbsch, *Flavopunctelia soledica* (Nyl.) Hale, *Peltigera lepidophora* (Nyl. ex. Vain.) Bitter, *Staurothele levinae* Oxner, *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *X. ryssolea* (Ach.) O. Blanco et al.

Следует отметить, что 17 видов лишайников, в настоящее время, рекомендованы к занесению в Красную книгу Самарской области. Основная часть из них на территории Самарской области имеют изолированные участки своих ареалов на южных границах распространения на равнине. К ним относятся омниарктовысокогорный вид *Rinodina turfacea* (Wahlenb.) Körb., гипоарктомонганный *Scytinium tenuissimum* (Dickson) Otálora, P. M. Jørg. & Wedin, омнигипоарктомонганный вид *Physconia muscigena* (Ach.) Poelt, монганные лишайники *Rinodina oxydata* (A. Massal.) A. Massal. и *Romjularia lurida* (Ach.) Timdal.

Аридные голарктические лишайники *Glypholecia scabra* (Pers.) Müll. Arg., *Rinodina lecanorina* (A. Massal.) A. Massal. и *Rinodina terrestris* Tomlin на территории Самарской области в Жигулях находятся на северных границах своих ареалов.

Мультизональные голарктические виды *Diplotomma venustum* K rb., *Phaeophyscia sciastra* (Ach.) Moberg имеют единичные в Поволжье местообитания в Жигулях, на территории Самарской области.

Необходимо отметить, что *Glypholecia scabra* является климатическим реликтом позднего миоцена, *Phaeophyscia constipata*, *Physconia muscigena*, *Rinodina turfacea*, *Romjularia lurida* – климатическими реликтами раннего–среднего миоцена.

Е. С. Корчиков рекомендовал к занесению в Красную книгу Самарской области 8 видов лишайников: *Chaenothecopsis rubescens* Vain., *Chaenotheca trichialis* (Ach.) Th. Fr., *Calicium viride* Pers., *Cladonia squamosa* Hoffm., *Aspicilia desertorum* (Kremp.) Mereschk., *Aspicilia fruticulosa* (Eversm.) Flagey., *Lobothallia praeradiosa* (Nyl.) Hafellner, *Ochrolechia pallescens* (L.) A. Massal.

Таким образом, в Красные книги Ульяновской и Самарской областей были занесены 46 и рекомендованы к занесению 17 видов лишайников, ареалы которых представляют значительный научный интерес, сохранение которых является важнейшей общественной и государственной задачей.

Список литературы

Шустов М. В. 2015. Лишайники в Красных книгах Ульяновской и Самарской областей // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 17, № 6. С. 322–325.

Шустов М. В. 2016а. Очерки лишайников, занесенных в Красную книгу Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18, № 2 (1). С. 247–250.

Шустов М. В. 2016б. Очерки лишайников, рекомендованных к занесению в Красную книгу Самарской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18, № 2 (2). С. 576–582.

Шустов М. В. 2017а. Очерки лишайников, занесенных в Красную книгу Ульяновской области // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 19, № 2 (2). С. 374–392.

Shustov M. 2017b. The Lichens in Red Books of the Ulyanovsk and Samara regions of Russia // The XIX International Botanical Congress. Shenzhen, China. July 23–29, 2017. Abstract Book II. Posters and Abstracts. P. 512–513.

The protected lichens of the Ulyanovsk and Samara oblasts

Shustov M. V.

Moscow, Tsitsin Main Botanical Garden RAS

E-mail: mishashustov@yandex.ru

Lichens of the region are of great scientific interest because of the problems florogenesis. It should be noted that among the lichens of the area, along with a widespread species, there are unique species, vegetation which deserves serious study, and lichens themselves - public protection measures. Currently, the Red Books of Samara and Ulyanovsk regions recorded 46 lichens, and more 17 species of lichens are recommended to be added, including endangered, rare and in need of protection lichens, including those located on the borders of areas, as well as the climatic relics of the floras of different periods.

Микология



ВИНОГРАДНОЕ РАСТЕНИЕ КАК МЕСТООБИТАНИЕ ДРОЖЖЕВЫХ ГРИБОВ

Абдуллабекова Д. А. *, Магомедова Е. С., Магомедов Г. Г., Гасанов Р. З., Аливердиева Д. А.

Махачкала, Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

*E-mail: dina2407@mail.ru

Дрожжевые грибы, участвуя в природной трансформации веществ, составляют обязательную часть нормально функционирующей экосистемы и выступают важным компонентом биологического разнообразия микробного сообщества (Чернов, 2013).

Важную роль в пополнении знаний о биоразнообразии, метаболических и функциональных возможностях дрожжей играет выделение их из естественных источников, главным образом, растительных субстратов и почв. Большое внимание в этом аспекте уделяется исследованию виноградного растения (род *Vitis*), которое служит не только ценной технической культурой, но и отличается разнообразным таксономическим составом дрожжевого населения, включающего ресурсные виды.

В настоящее время по площади виноградных насаждений республика Дагестан занимает одно из первых мест в России. Многовековая история культуры виноградарства в Дагестане, разнообразные природные условия равнинных и предгорных виноградников, наличие в посадках аборигенных и интродуцированных сортов вызывает интерес к проведению здесь эколого-таксономического изучения дрожжей, ассоциированных с виноградом.

Нами были исследованы численность и таксономический состав дрожжевых грибов, выделенных с винограда двух сортов: белого (Ркацители) и красного (Молдова), произрастающих на одном винограднике в северной зоне Дагестана. Отбор проб проводили в период зрелости виноградных ягод в течение двух лет.

При проведении работ использовали вертикально-ярусный подход, предусматривающий одновременный отбор проб ягод, листьев и поверхностного слоя почвы (0–5 см). Для изоляции дрожжей применяли метод накопительных культур и прямого выделения с предварительной десорбцией клеток. Посевы проводили на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду (GY agar) в чашках Петри, которые инкубировали при комнатной температуре. Учет колоний проводили на 5–6-е сутки, выделяя по 2–3 колонии каждого типа в чистую культуру. При определении численности принимали во внимание вид *Aureobasidium pullulans*, относящийся к группе дрожжеподобных грибов, в связи с чем он редко учитывается при подсчете. Подробное описание методик приведено в ряде наших работ (Abdullabekova, 2014, 2017, Kachalkin, 2015).

Видовую идентификацию дрожжевых грибов проводили на основе анализа нуклеотидных последовательностей области ITS1–5.8S–ITS2 и D1/D2 доменов области 26S рДНК (LSU). Для амплификации использовали праймеры ITS1f (5'-CTTGGTCATTTAGAGGAAGTA) и NL4 (5'-GGTCCGTGTTCAAGACGG). Секвенирование амплифицированного фрагмента производили в Научно-производственной компании «Синтол» (Москва). Видовая идентификация осуществлялась путем сравнения полученных нуклеотидных последовательностей с данными, размещенными в Генбанке NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и базе данных CBS (<http://www.cbs.knaw.nl>). Проведенный филогенетический анализ был выполнен с помощью программ MAFFT6 и MEGA4.

Результаты по количественному учету дрожжевых грибов показали, что в целом численность дрожжей на виноградном растении (ягоды, листья) выше, чем в почве, что закономерно, поскольку почва для этих видов является менее благоприятной средой обитания. Варьирование числа дрожжей на одноименных субстратах по годам в период исследования было незначительным (табл. 1). Отмечено, что основной вклад в значение численности дрожжей ягод, листьев и почвы вносят дрожжеподобные грибы *A. pullulans*.

Таблица 1. Изменение численности дрожжевых грибов различных типов субстрата исследованных виноградников

Сорт	Численность дрожжевых грибов, lg (КОЕ/г)					
	ягоды		листья		почва	
	годы исследования					
	1-й	2-й	1-й	2-й	1-й	2-й
Молдова	3.4	3.6	4.2	3.4	2.0	3.5
Ркацители	3.1	3.1	4.1	3.6	3.4	3.3

Генетическая идентификация культур с винограда обоих сортов, выделенных традиционно применяемым в экологических исследованиях прямым методом, выявила 15 видов, принадлежащих 9 родам, 4 из которых – *Hanseniaspora*, *Metschnikowia*, *Candida* и *Pichia* – представлены 2–3 видами. Общими для сортов Ркацители и Молдова являются 7 видов – *Hanseniaspora uvarum*, *Metschnikowia chrysoperlae*, *M. viticola*, *M. pulcherrima*, *Lachancea thermotolerans*, *Rhodotorula mucilaginosa*, *Aureobasidium pullulans* (табл. 2), которые также характерны для виноградников Европы, Азии, Африки, Америки и Австралии (Kachalkin, 2015).

Таблица 2. Видовое разнообразие дрожжей, изолированных с различных сортов винограда

Вид дрожжей	Сорт винограда	
	Молдова	Ркацители
<i>Aureobasidium pullulans</i>	+	+
<i>Candida zemplinina</i>	+	–
<i>C. glabrata</i>	–	+
<i>C. orthopsilosis</i>	+	–
<i>Hanseniaspora uvarum</i>	+	+
<i>H. opuntiae</i>	+	–
<i>Lachancea thermotolerans</i>	+	+
<i>Metschnikowia chrysoperlae</i>	+	+
<i>M. pulcherrima</i>	+	+
<i>Meyerozyma guilliermondii</i>	–	+
<i>Pichia kudriavzevii</i>	–	+
<i>P. terricola</i>	–	+
<i>Rhodotorula mucilaginosa</i>	+	+
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	–	+

Анализ данных по видовому разнообразию дрожжей показал, что отличия в составе дрожжевых грибов в исследуемых сортах обеспечивают виды, считающиеся для виноградного растения минорными. При переходе от живого растения к почве происходит не только уменьшение численности, но и снижение видового разнообразия дрожжевых сообществ, что вписывается в общий тренд, характерный для жизненной стратегии сахаролитических дрожжей.

Представленные в табл. 2 виды относятся к «диким» дрожжам виноградников, часть которых, наряду с культурными сахаромецетами, способна принимать участие в спонтанном брожении суслу. *Saccharomyces cerevisiae*, представляющий известный ресурсный вид, крайне редко обнаруживаемый на свежих ягодах винограда (в среднем на одной из тысячи ягод – Mortimer, 1999), был выделены через накопительную культуру только с ягод сорта Ркацители. Помимо сахаромецетов, через накопительную культуру были изолированы штаммы видов *Hanseniaspora opuntiae*, *Candida zemplinina*, *Pichia manshurica*, *P. occidentalis*, дополнившие видовой спектр дрожжевых грибов исследуемого винограда.

Среди ассоциированных с виноградом дрожжей интерес представляет ряд технологически значимых ресурсных видов – *Aureobasidium pullulans* (синтез полисахаридов и меланина), *Rhodotorula mucilaginosa* (синтез ауксина), *Meyerozyma guilliermondii* (продуцент рибофлавина и ксилита).

Данные о численности и видовом разнообразии дрожжевых грибов виноградников представляют научный и практический интерес. Они расширяют сведения об организации микобиоты, биологическом разнообразии, способствуют решению актуальных проблем сохранения и рационального использования генетических ресурсов.

Список литературы

Абдуллабекова Д. А., Магомедова Е. С., Качалкин А. В., Магомедов Г. Г., Чернов И. Ю. 2014. Структура сообществ дрожжевых грибов винограда в Дагестане // Микология и фитопатология. Т. 48, вып. 2. С. 78–83.

Чернов И. Ю. 2013. Дрожжи в природе. М. 336 с.

Abdullabekova D. A., Magomedova E. S., Magomedov G. G., Aliverdieva D. A., Kachalkin A. V. 2017. Yeast communities of chestnut soils under vineyards in Dagestan // *Eurasian Soil Science*. Vol.50, N 12. P. 1463–1467.

Kachalkin A. V., Abdullabekova D. A., Magomedova E. S., Magomedov G. G., Chernov I. Yu. 2015. Yeasts of the vineyards in Dagestan and other regions // *Microbiology*. Vol. 84, N 3. P. 425–432.

Mortimer R., Polsinelli M. 1999. On the origins of wine yeast // *Res. Microbiol.* Vol. 150. P. 199–204.

Grape plant as a habitat of yeast fungi

Abdullabekova D. A.*, Magomedova E. S., Magomedov G. G., Gasanov R. Z., Aliverdieva D. A.

Makhachkala, Precaspian Institute of Biological Resources DSC RAS

*E-mail: dina2407@mail.ru

The number and taxonomic composition of the yeast fungi of the vineyard in Dagestan have been studied. A sampling of the analyzed substrates was carried out simultaneously in the period of maturity of the grapes for two years. Two methods of yeast isolation – direct and method of accumulation cultures – were used in the work. Species identification was carried out using molecular markers. The prevalent amount of yeast on the grape plant was shown in comparison with the soil. It was revealed that the difference in the taxonomic composition of the yeast of the studied varieties was due to minor species. An increase in the species diversity of yeasts, including the resource species *Saccharomyces cerevisiae*, was noted with the combined use of both methods of isolation.

БОЛЕЗНИ РОЗ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И МЕРЫ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РОЗ

Варфоломеева Е. А.*, Капелян А. И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: varfolomeeva.elizaveta@list.ru

Коллекция роз Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН размещена в парковой части сада на специально отведенном участке – розарии и экспозиционных рабатках. В коллекции представлены дикорастущие виды роз и их современные гибриды (Park), старинные (OGR) и современные садовые розы. Количество выращиваемых роз включает 194 таксона. Современные садовые розы включают все группы роз, которые могут выращиваться в климатических условиях Санкт-Петербурга: чайно-гибридные (HT), флорибунда (F), полиантовые (Pol), миниатюрные (Min), грандифлора (Gr), полуплетистые (S), настоящие плетистые (R), плетистые крупноцветковые (LCI), плетистые Кордеса (K). (табл. 1)

Таблица 1. Состав коллекции роз Ботанического сада Петра Великого

Группа роз	Park	OGR	HT	F	Pol	Min	Gr	S	R	LCI	K
Количество таксонов	37	27	27	23	8	4	4	28	9	20	7

Из таблицы видно, что наибольшее количество выращиваемых роз входят в группу: старинные, чайно-гибридные, современные гибриды, полуплетистые и флорибунда.

Одним из лимитирующих факторов интродукции роз в условиях Ленинградской области являются болезни различной этиологии, приводящие к снижению декоративности роз, угнетению их роста и развития.

Мониторинг в течение последних 5 лет (2013–2017 гг.) показал, что наиболее вредоносными являются следующие заболевания: мучнистая роса, черная пятнистость и ржавчина.

Мучнистая роса. Возбудителем заболевания является гриб *Podosphaera pannosa* (Wallr.) de Bary (Erysiphales, Ascomycota). Первые симптомы заболевания проявляются с середины июня на молодых листьях роз в виде белых пятен паутинистого налета, состоящих из мицелия гриба. Гриб может поражать все наземные органы растения, особенно молодые ткани. Пятна постепенно сереют, распространяются по всей листовой пластинке, паутинистый налет превращается в порошачий вследствие формирования конидиального спороношения. На начальной фазе заболевания листья и

бутоны могут приобретать красноватую окраску. По мере развития болезни пораженные листья сморщиваются, осыпаются, побеги искривляются, бутоны не раскрываются и в итоге приостанавливаются рост и развитие растений (Misko, 1986).

Наиболее устойчивые сорта групп: полианговые, миниатюрные, грандифлора. Малоустойчивые сорта чаще всего встречаются у групп: ремонтантные и чайно-гибридные. Мучнистой росой сильно поражаются следующие сорта роз (cv): His Majesty (HT), Félicité Parmentier (OGR), The Fairy (S), Charmaine (Pol).

Черная пятнистость. Возбудителем этого заболевания является грибок *Diplocarpon rosae* F. A. Wolf (Helotiales, Ascomycota). Первые симптомы заболевания появляются в конце июля–начале августа на стареющих листьях. На верхней стороне листьев появляются округлые или слегка звездчатые черные пятна, густо рассеянные по верхней листовой пластинке. Форма пятен, их размер и расположение зависят от особенностей группы роз. На черных пятнах развивается конидиальное спороношение гриба в виде заметных вздутых округлой или овальной формы. Пораженные листья быстро желтеют и опадают, кусты оголяются, и растения теряют способность к нормальному развитию.

Наиболее восприимчивые чайно-гибридные розы и флорибунда. Черной пятнистостью сильно поражаются такие сорта как Charles Aznavour (F), Rumba (F), Grand Siècle (HT), Geshwinds Orden (R), Persian Yellow (OGR).

Ржавчина. Возбудителем заболевания является грибок *Phragmidium tuberculatum* Jul. Müll. (Pucciniales, Basidiomycota). Симптомы поражения на листьях варьируют в зависимости от стадий развития гриба. Первые признаки заболевания появляются в начале лета (июнь) на верхней стороне листовой пластинки в виде отдельных желто-оранжевых бугорков – спермогониев, а на нижней – жестких эцидиопустул. Эцидиопустулы образуются на черешках, жилках и на зеленых молодых побегах. В результате развития эцидиев листья желтеют и опадают. Инфекция сохраняется на опавших листьях и в пораженных побегах. Благоприятным условием для развития болезни является высокая (до 90%) влажность воздуха в период обильных рос или дождей.

Устойчивые сорта относятся к группе миниатюрных роз, грандифлора, плетистых роз Кордеса. Ржавчиной сильно поражаются такие сорта как Charles Aznavour (F), Grand Siècle (HT), Sympathie (LCI).

Применение в борьбе с болезнями роз фунгицидов вызывает загрязнение окружающей среды и появление резистентных популяций патогенов. В настоящее время возрастает роль микробиологического метода, снижающего токсическую нагрузку и оказывающего наименьшее селективное воздействие на состояние агроценозов (Pavlyushin, 2017).

Цель нашей работы – применение биологических препаратов, многоцелевых регуляторов роста растений, комплексных удобрений, повышающих устойчивость растений, создание комплекса мероприятий, направленных на предотвращение или сдерживание возникновения стрессовых ситуаций в агроэкосистемах.

Степень поражения растений заболеваниями определялась по 5-балльной шкале: 0 – признаков поражения нет, 1 – поражено 10% поверхности листа, 2 – поражено до 25% поверхности листа, 3 – поражено до 50% всей поверхности листа, 4 – поражено до 100% поверхности листа (табл. 2).

Таблица 2. Степень поражения различных сортов роз Ботанического сада Петра Великого грибными заболеваниями

Заболевание роз	Группы роз по международной классификации														
	Чайно-гибридные (HT)			Флорибунда (F)			Плетистые (R)			Полианговые (Pol)			Полуплетистые (S)		
Годы наблюдений в XXI в.	15	16	17	15	16	17	15	16	17	15	16	17	15	16	17
Мучнистая роса	3	2	1	1	1	0	1	0	0	3	2	1	3	2	1
Черная пятнистость	4	3	1	3	2	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
Ржавчина	2	1	0	3	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0

Из табл. 2 видно, что степень поражения заболеваниями к 2017 г. уменьшилась.

Сочетание правильных подкормок с использованием регуляторов роста позволило предложить следующий комплекс мероприятий по контролю грибных заболеваний роз в условиях открытого грунта Ботанического сада Петра Великого.

В весенний период для хорошего развития корневой системы проводится подкормка гуматом калия (0.2%). Гуматы при неблагоприятных условиях взаимодействуют с почвой, органическими и минеральными удобрениями, улучшая проницаемость корневой системы (Trusevich, 2000). Соблюдение баланса органических и азотных удобрений снижает поражаемость мучнистой росой и черной пятнистостью. В условиях Северо-Запада России внесение органических удобрений должно быть не позднее 15 июня. Из всего разнообразия тестируемых минеральных удобрений наилучший эффект проявляют удобрения с цеолитом кремния («Бона-форте универсальное с цеолитами»). Кремниевые удобрения способствуют улучшению агрофизических свойств почвы, прежде всего ее структурированности, так как поликремниевые кислоты способны связывать почвенные частицы за счет образования между ними кремниевых мостиков. При этом повышается влагоемкость, емкость обмена и буферность почв, а также усиливается микробиологическая деятельность и улучшается питательный режим (Доманов, 2009). В фазу бутанизации необходимо проводить подкормки фосфорно-калийными удобрениями (борофоска или монофосфат калия).

Для слабых и плохо перезимовавших роз (обычно это наиболее поражаемые сорта) в середине мая необходимо вносить грибной препарат Глиокладин в количестве 30–45 г/м² (Tyuterev, 2013). В конце мая проводится обработка иммуноцитифитом 0.005% (д. в. арахидоновая кислота), через две недели эпином экстра 0.05% (д. в. эпибрассинолид). Начиная с фазы бутонизации, используется силиплант 0.5% (кремнийсодержащее минеральное удобрение), двукратно с интервалом в 2 недели (опрыскивание по листу). В начале сентября для обработки по листу используется препарат экофус – 0.3–0.5% (универсальное органоминеральное удобрение на основе водоросли фукуса пузырчатого). Данный препарат используется с повторностью через две недели, причем доза увеличивается после второй обработки. Применение экофуса способствует повышению зимостойкости роз.

Соблюдение этой системы позволяет снизить степень поражения растений заболеваниями, особенно мучнистой росой и ржавчиной (степень поражения снизилась с 4 баллов до 0). Соответственно, уменьшается и химический прессинг на растения. Так, в 2013–2014 гг. проводилось до 5 обработок в год: бордоская жидкость (1%), топаз (0.05%), квадрис (0.06%), скор (0.04%), рубиган (0.04%). В 2015–2016 гг. было проведено 3 обработки: бордоская жидкость (1%), строби (0.05%), фундазол (0.1%). В 2017 г. (наиболее благоприятный для развития мучнистой росы и черной пятнистости) провели всего две обработки: бордоская жидкость (1%) и строби (0.05%).

Таким образом, предлагаемое сочетание правильных мер агротехники с использованием данных удобрений и регуляторов роста способствует повышению устойчивости растений к заболеваниям, которое носит приобретенный характер.

Список литературы

Доманов Н. М., Анисимова Т. Ю., Ходырев В. М. 2009. Эффективность природных удобрений на основе свободного кремнезема при выращивании сахарной свеклы и картофеля // Гавриш. № 2. С. 41–42.

Миско Л. А. 1986. Розы. Болезни и защитные мероприятия. М. 248 с.

Павлюшин В. А., Вилкова Н. А., Сухорученко Г. И., Нефедова Л. И. 2017. Современные проблемы управления фитосанитарным состоянием агроэкосистем // Информационный бюллетень ВПРС МОББ. СПб. № 52. С. 221–227.

Трусевич А. В. 2000. Гумат натрия для защиты томата от болезней // Защита и карантин растений. № 4. С. 20.

Тютюрев С. Л., Новикова И. И. 2013. Комплексные препараты на основе микробов-антагонистов, хитина и хитозана в защите овощных культур от болезней и нематод. Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем. Т. 2. СПб. С. 407–412.

Diseases of roses when introduced in Peter the Great Botanical Garden of measures to increase roses resistance

Varfolomeeva E. A.*, Kapelyan A. I.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: varfolomeeva.elizaveta@list.ru

The most common roses diseases in Peter the Great Botanical garden affected by such pathogens as *Podosphaera pannosa*, *Diplocarpon rosae*, and *Phragmidium tuberculatum* are described. During the cultivation of roses in the North West of Russia, some resistant and affected varieties were identified. The effect of fertilizers and growth regulators has been shown for epine extra, immunocytophyte, siliplan, ecofус to increase the resistance of roses to diseases caused by pathogenic fungi.

РЕДКИЕ И РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ОХРАНЕ ВИДЫ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

Волобуев С. В.*, Большаков С. Ю.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

*E-mail: sergvolobuev@binran.ru

Афиллофороидные базидиомицеты – прежде всего, трутовики и кортициоидные грибы – составляют ключевую группу ксилобионтных организмов (Мухин, 2015) и распространены преимущественно в лесных экосистемах. Территория Среднерусской возвышенности, расположенной в юго-западной части Восточно-Европейской равнины, занимает около 480 000 км² и разделена в административном отношении среди семи регионов – Белгородская, Брянская, Калужская, Курская, Липецкая, Орловская и Тульская области. Лесная растительность в пределах Среднерусской возвышенности в значительной степени угнетена с одной стороны многовековой хозяйственной деятельностью человека и с другой стороны – расположением на южной границе распространения лесной зоны и границы ее со степным биоомом.

В результате обобщения и анализа всех доступных авторам литературных источников, содержащих сведения об афиллофороидных грибах, а также ревизии ранее собранных гербарных образцов, для территории Среднерусской возвышенности зарегистрировано 569 видов афиллофороидных грибов. Среди них 231 вид указан только для одного региона, 119 видов известны для двух регионов, и 61 вид приводится для трех регионов. При этом в Красные книги областей, расположенных в пределах Среднерусской возвышенности, включены суммарно 24 вида афиллофороидных грибов. Следует отметить, что региональные Красные книги, являясь официальными нормативными документами по охране редких и уязвимых видов, нередко содержат лишь субъективные и фрагментарные сведения в отношении грибов и нуждаются в регулярном дополнении и обновлении по мере увеличения степени изученности микобиоты. В этой связи авторами предпринята попытка выявить новые редкие и нуждающиеся в охране виды афиллофороидных грибов на основе имеющихся данных об их встречаемости и требований к условиям местообитаний.

Основным критерием выделения редких видов явилось число известных на территории Среднерусской возвышенности находок и/или указаний, не превышающее трех. В результате последующей экспертной оценки было предложено 46 видов афиллофороидных грибов, рекомендуемых к охране, которые можно разделить на четыре группы в соответствии с их экологическими предпочтениями. Первую группу составляют виды грибов, связанные в своем развитии с *Picea abies*, которая в пределах Среднерусской возвышенности растет на южной границе своего сплошного ареала и находится в условиях водного дефицита и отсутствия возобновления в составе лесных биогеоценозов. К числу таких видов относятся *Amylocorticiellum molle*, *Amylocorticium cebennense*, *Antrodia cretacea* и *Steccherinum collabens*. Вторая группа включает виды ксилобионтных афиллофороидных грибов, развивающих свои плодовые тела на крупномерных стволах *Quercus robur*, например, *Aurantiporus croceus*, *Buglossoporus quercinus*, *Xylobolus subpileatus*. Старовозрастные дубы на Среднерусской возвышенности сохранились преимущественно в пределах особо охраняемых природных территорий и представлены единичными экземплярами. Кроме того, возобновление дуба протекает более медленно, чем у других широколиственных деревьев, например, *Acer platanoides*, приобретающих конкурентные преимущества в качестве лесобразующих пород. Третья группа представлена напочвенными видами грибов, обитающими в широколиственных (*Craterellus melanoxeros*, *Ramaria broomei*, *R. curta*, *R. fennica*, *Ramariopsis crocea* и *R. pulchella*) и смешанных хвойно-широколиственных лесах (*Albatrellopsis confluens*, *Phellodon connatus*, *P. niger* и *Sarcodon imbricatus*). Четвертую группу составляют виды афиллофороидных грибов, известные в европейской части России по единичным находкам и приуроченные к старовозрастным неэксплуатируемым лесам (*Candelabrochaete septocystidia*, *Chaetoporellus latitans*, *Favolus pseudobetulinus*, *Gloiodon strigosus*, *Rhizochaete sulphurina*, *Terana coerulea* и др.).

Особого внимания заслуживают виды грибов, известные для России только с территории Среднерусской возвышенности – *Lindtneria panphyliensis*, *Phanerochaete aculeata* и *Subulicystidium perlongisporum* (Волобуев, 2013; Volobuev, 2016; Аржененко, Волобуев, 2017), а также *Polyporus rhizophilus*, плодоношения которого на исследуемой территории не подтверждались находками в течение последних 20 лет.

Таким образом, вышеуказанные виды афиллофороидных грибов предлагаются для рассмотрения в качестве первоочередных кандидатов для включения в новые издания региональных Красных книг.

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № АААА-А18-118031290108-6.

Список литературы

Аржененко А. С., Волобуев С. В. 2017. Новые сведения об афиллофороидных грибах природного парка «Олений» (Липецкая область) // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. № 3(11). С. 3–7.

Волобуев С. В. 2013. Афиллофоровые грибы лесных экосистем юго-востока Орловской области // Микология и фитопатология. Т. 47, вып. 4. С. 209–217.

Мухин В. А. 2015. Дереворазрушающие грибы – современная экологическая парадигма // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всероссийской конференции с международным участием. Екатеринбург. С. 170–173.

Volobuev S. 2016. *Subulicystidium perlongisporum* (Trechisporales, Basidiomycota) new to Russia, with notes on a molecular study of the species // Nova Hedwigia. Vol. 102, issue 3–4. P. 531–537.

Aphylophoroid fungi species recorded as rare or recommended for protection in the Middle Russian Upland

Volobuev S. V.*, Bolshakov S. Yu.

Saint Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: sergvolobuev@binran.ru

New data on species of aphylophoroid fungi selected basing on their occurrences and habitat requirements are presented. According to the literature and herbarium data, a total of 569 species are known for the territory of the Middle Russian Upland. Within these, 24 protected fungal species are listed in seven regional Red Data Books. At the same time, there are several rare and threatened species of aphylophoroid fungi missed for conservation purposes. Basing on species occurrences and their habitat requirements, we stressed 46 species of aphylophoroid fungi recommended for protection. A substrate and coenotic preferences of these species are briefly discussed.

МАКРОМИЦЕТЫ, РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ВКЛЮЧЕНИЮ ВО ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ КРАСНОЙ КНИГИ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Володина А. А.

Калининград, Балтийский федеральный университет им. И. Канта

E-mail: volodina.alexandra@gmail.com

Анализ распространения грибов в Калининградской обл. впервые был выполнен немецкими учеными в начале XX столетия (Gramberg, 1923). Собранный и определенный гербарий составил 600 видов, из них 255 видов агарикоидных грибов указывались как редкие для Восточной Пруссии, а трудно определяемые образцы были предложены для анализа известному микологу Г. Брезадолу. Однако Е. Грамберг подчеркивал, что работа «Seltene Pilze Ostpreussens» не является полным обзором и требует продолжения.

Наиболее подробные сведения о биоте макромицетов Восточной Пруссии содержатся в статье Нойхофа (Neuhoff, 1933) «Die Hymenomyceten Ostpreussens. Eine systematische Zusammenstellung», в которой представлен конспект грибов Восточной Пруссии с указанием районов и характерных местообитаний. Среди упомянутых в этой работе видов на территории, относящейся к современной Калининградской обл., встречалось 663 вида агарикоидных грибов из 21 семейства. Современные исследования микобиоты области были начаты в 1998 г. Учитывая исторические и современные данные в Калининградской области возможно обитание более 700 видов агарикоидных грибов, около 200 видов из группы афиллофороидных и около 80 видов макромицетов из отдела сумчатых грибов.

В 2010 г. вышло первое издание Красной книги Калининградской обл., в котором ко 2-й и 3-й категориям относятся 19 видов макромицетов (Krasnaya, 2010). Категории статуса редкости макромицетов, предлагаемые к охране в Калининградской обл., соответствуют принятым в Красной книге РФ (2008).

С 2011 г. нами проводится мониторинг состояния охраняемых видов Калининградской обл., в результате которого стало ясно, что обилие этих видов, распространение в области не изменились, а значит, не изменился и их охранный статус.

К категории редких (3) относятся следующие виды: *Bankera violascens* (Alb. et Schwein.) Pouzar, *Hydnellum caeruleum* (Hornem.) P. Karst., *Sarcodon glaucopus* Maas Geest. et Nannf., *Clavaria zollingeri* Lév., *Clavicornia taxophila* (Thom) Doty, *Clavariadelphus truncatus* (Quél.) Donk, *Psathyrella ammophila* (Dureu et Lév.) P. D. Orton, *Cortinarius violaceus* (L.) Fr., *Hebeloma dunense* Corb. et Heim., *Polyporus umbellatus* Fr., *Mutinus caninus* (Huds.) Fr., *Phallus hadriani* Vent., *Strobilomyces strobilaceus* (Fr.) Berk.

К категории уязвимые (2) относятся: *Fistulina hepatica* (Schaeff.) With., *Ramaria botrytis* (Pers.) Ricken, *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Sparassis crispa* (Wulfen) Fr., *Porphyrellus pseudoscaber* (Sacc.) Singer.

Поиски новых местообитаний велись также для других видов грибов. Был пересмотрен статус трех видов, которые предлагается отнести к 3-й категории (см. ниже).

Basidiomycota

Suillus flavidus (Fr.) C. Presl. Обнаружен на верховых болотах в Нестеровском районе, на Куршской косе, в Славском районе.

Atheniella adonis (Bull.) Redhead и *Arrhenia sphagnicola* (Berk.) Redhead изредка встречаются только на верховых болотах.

Gyrodon lividus (Bull.) Sacc. Известна одна находка этого гриба в послевоенные годы в окрестностях Калининграда.

Hericium coralloides (Scop.) Pers. В Калининградской обл. редок и распространен локально.

К категории угрожаемых (1) следует отнести повсеместно редкий и даже исчезающий в европейских хвойных лесах вид *Sarcosoma globosum* (Schmidel) Rehm.

После 1945 г. не был обнаружен ряд видов макромицетов, ранее отмечавшихся на той части Восточной Пруссии, которая теперь относится к территории Калининградской обл. Среди них есть виды, которые имеют охранный статус в сопредельных территориях (Wojewoda, Ławrynowicz, 2006; Lietuvos Raudunoji, 2007). С момента последнего обнаружения таксонов прошел значительный период времени, для многих из них может быть оправдано придание статуса угрожаемого состояния. Ниже представлен конспект этих видов с категориями охраны в соседних с областью странах: в Литве (L) и в Польше (P): 0 – Extinct (исчезнувшие), 1 – Endangered (угрожаемые), 2 – Vulnerable (уязвимые), 3 – Rare (редкие), 4 – Indeterminate (неопределенные по статусу).

Ascomycota

Disciotis venosa (Pers.) Arnould. (P 3).

Choiromyces meandriformis Vittad. (L1).

Basidiomycota

Albatrellus subrubescens (Murill.) Pouzar (P 1).

Asterophora lycoperdoides (Bull.) Ditmar. (L 2, P 3).

Boletus appendiculatus Fr. ex Schaeff. (P 2).

B. calopus Pers. (P 3).

B. lupinus Fr.

Catathelasma imperiale (Fr.) Singer (P 1).

Gliophorus laetus (Pers.) Herink (P 2).

G. psittacinus (Schaeff.) Herink (P 3).

Hygrophorus chrysodon (Batsch.) Fr. (L 1).

H. russula (Schaeff.) Kauffman (L 3, P 3).

Lactarius chrysorrheus Fr. (P 3).

L. repraesentaneus Britzelm. (L 3, P 1).

L. scrobiculatus (Scop.) Fr. (L 4).

Limacella guttata (Pers.) Konr. et Mbl. (P 2).

Leucocortinarius bulbiger (Alb. et Schwein: Fr.) Singer (L 4, P 3).

Lycoperdon caudatum J. Schröt. (P 2).

Macrolepiota gracilentata (Fr.) Singer.

Octaviania asterosperma Vittad.

Phaeolepiota aurea (Matt.) Maire ex Konrad et Maubl. (P 3)

Pseudohygocybe punicea (Fr.) Kovalenko (P 3).
Scutigera pes-caprae (Pers.) Bondartsev et Singer (P 1).
Rhodotus palmatus (Bull.) Maire (L 1, P 1).

К категории 4 (с неопределенным статусом) рекомендуется отнести 28 видов, распространение которых в области неясно, так как пока их находки единичны. Многие из них, вероятно, относятся к 3-й категории, но пока недостаточно данных для оценки их обилия и распространения в регионе.

Ascomycota

Elaphomyces muricatus Fr.
Gyromitra gigas (Krombh.) Cooke (P 2).
Helvella acetabulum (L.) Quéf.
Morchella semilibera DC (L 3).
Otidea grandis (Pers.) Rehm.
Verpa conica (O. F. Mull.) Sw. (L 3, P 3).
V. bohemica (Krombh.) J. Schröt. (L 3).

Basidiomycota

Boletus aereus Bull. (L 2, P 2).
B. satanas Lenz. (P 1).
Calvatia gigantea (Batsch) Lloyd (L 3).
Clavariadelphus pistillaris (L.) Donk (L 2, P 2).
Ganoderma lucidum (Fr.) P. Karst. (L 3, P 3).
Geastrum striatum DC. (P 1).
G. pectinatum Pers. (P 2).
G. triplex Jungh. (L 4, P 1).
Gyroporus castaneus (Bull.) Quéf. (P 3).
G. cyanescens (Bull.) Quéf. (P 3).
Hemileccinum impolitum (Fr.) Satura (= *Boletus impolitus* Fr.) (L1).
Lactarius mammosus Fr.
L. musteus Fr.
Leccinum duriusculum (Schulzer) Singer.
Macrolepiota mastoidea (Fr.) Singer.
M. puellaris (Fr.) Moser.
Рычопорус синабаринус (Jacq.) P. Karst. (L3).
Postia ptychogaster (F. Ludw.) Vesterh. (P 3).
Pterula subulata Fr. (P 2).
Thelephora caryophyllea (Schaeff.) Pers. (P 2).
Volvariella bombycina (Schaeff.) Singer (P 3).

Анализ списка видов, предлагаемых к охране в Калининградской обл., выявил три типа фитоценозов, к которым в основном приурочены редкие виды: старовозрастные еловые леса, широколиственные леса с грабом и буком и дюнные сообщества.

Проблема сохранения видового разнообразия предполагает охрану местообитаний, так как большинство видов относится к категории исчезающих или уязвимых вследствие разрушения естественных лесных биоценозов. Понимание хозяйствующими субъектами леса только как источника деловой древесины приводит к вырубке зрелых лесов и уничтожению всего комплекса живых организмов, которые характерны для этих фитоценозов. Инвентаризация биоты, оценка распространения видов и создание баз данных биоразнообразия лесных массивов, урочищ, позволит обосновывать природоохранный статус территорий и ограничивать хозяйственную деятельность на них.

Список литературы

- Красная книга Калининградской области 2010. Калининград, 334 с.
 Gramberg E. 1923. Seltene Pilze Ostpreussens // Zeitschr. Pilzkunde. Vol. 136. P. 131–136.
 Neuhoff W. 1933. Die Hymenomyceten Ostpreussens. Eine systematische Zusammenstellung // Unser Ostland. Heimatkundliche Arbeiten Herausgegeben vom Preussischen Botanischen Verein, Königsberg. Vol. 2. P. 320–397.
 Red data book of Lithuania 2007. Vilnius. 799 p.

Wojewoda W., Ławrynowicz M. 2006. Czerwona lista grzybów wielkoowocnikowych w Polsce // Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W., Szeląg Z. (eds). Czerwona lista roślin i grzybów Polski. Kraków. P. 53–70.

The list of macromycetes recommended for inclusion into Red Data Book of the Kaliningrad Region
Volodina A. A.

Kaliningrad, Immanuel Kant Baltic Federal University

E-mail: volodina.alexandra@gmail.com

The first edition of the Red Data Book of the Kaliningrad Region was published in 2010. It contains 19 species of macromycetes belonging to categories 2 and 3. In the present communication, it is recommended to add some species. *Suillus flavidus*, *Atheniella adonis*, and *Arrhenia sphagnicola* are rare (3). They are found only in bogs. It is known only one finding of the *Gyrodon lividus* (3) in the Kaliningrad vicinities. The species *Hericium coralloides* (3) occurs only in some localities. *Sarcosoma globosum* is extremely rare species in European mixed forests, must belongs to category endangered (1) in the region.

К ИССЛЕДОВАНИЯМ МАКРОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «ЭРЗИ»

Гадаборшева М. А.^{1,3*}, Крапивина Е. А.², Дакиева М. К.³, Берсанова А. Н.³

¹ Магас, Государственный природный заповедник «Эрзи»

² Нальчик, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова

³ Магас, Ингушский государственный университет

*E-mail: mariam516@mail.ru

Первые сведения об изучении микобиоты Республики Ингушетия (РИ) мы находим в монографии А. И. Галушко (1975) «Растительный покров Чечено-Ингушетии», где он приводит сведения о произрастании на территории двух республик 25 видов грибов. По РИ имеются только отдельные публикации и до сегодняшнего дня макромицеты остаются здесь недостаточно изученными. История изучения микобиоты заповедника «Эрзи» до настоящего времени небогата.

ФГБУ Государственный природный заповедник «Эрзи» был создан 20 декабря 2000 г. с целью охраны экосистем и биологического разнообразия позвоночных и беспозвоночных животных, растений и грибов РИ. К территории заповедника «Эрзи» включена Таргимская аридная котловина, бассейн р. Асса и часть Скалистого хребта, являющиеся резервуаром редких, реликтовых и эндемичных видов.

Общая площадь особо охраняемой природной территории (ООПТ) – 35 292 га. Заповедник состоит из двух кластерных участков – Джейрахского (16 090 га) и Сунженского (19 202 га).

В геоморфологическом отношении территория расположена в пределах высокогорного и среднегорного рельефа Большого Кавказа. Макроформы рельефа этой части территории в значительной степени расчленены реками, ущельями, балками и оврагами. Скалистый хребет складывается карбонатными породами, поэтому здесь широко представлен карстовый рельеф, особенно на склонах. Участки, слагаемые другим набором пород, характеризуются эрозионно-денудационным рельефом на склонах и эрозионно-аккумулятивным в долинах и днищах наиболее крупных водотоков. Вдоль южной границы к территории заповедника примыкает Боковой хребет и его отроги – Сеинты, Юкурулолдук, Ардже-Лом, Велиган, Кюрео-Лам с абсолютными отметками до 4229 м. Здесь широко распространены древнеледниковые формы: кары, цирки, висячие боковые долины. Широкое распространение имеет также денудационный рельеф. Фирновая линия в данном районе проходит на высоте более 3500 м, то есть за пределами территории заповедника. Наиболее широко на территории заповедника представлены среднегорья (1000–2000 м над ур. моря), на долю которых приходится 32 260 га или 64% территории. На долю высокогорий (2000–3000 м) приходится 17 730 га, или 35%, тогда как долю низкогорий составляет менее 1%. Среднегорья, как уже отмечалось, представлены как склонами основных хребтов, так и Таргимской аридной котловиной, днище которой лежит на высотных отметках 1200–1400 м. Значительная часть рельефа республики составляет горная, холмистая и лесная местность. Отличительной особенностью рельефа является существенная крутизна склонов (более 30°), широкое развитие скалистых участков и незначительная площадь склонов, крутизной менее 10°.

Климат территории формируется под влиянием процессов, протекающих в южной части умеренного климатического пояса. Однако наиболее существенным фактором, формирующим климат, является рельеф. Его влияние сводится к наличию на небольшой территории высотных климатических поясов, перераспределению осадков, формированию местной системы циркуляции. Кроме этого, имеются довольно существенные различия в климате склонов и днищ котловин. Климат умеренно-теплый и сухой, а выше 2000 м – холодный и избыточно увлажненный. В целом его можно охарактеризовать как умеренно-континентальный с жарким засушливым летом и относительно мягкой зимой. Большое влияние на климат оказывают воздушные массы, охлажденные ледниками гор.

Формирование почвенного покрова обусловлено расположением в пределах альпийского и субальпийского горных поясов. Почвы, сформировавшиеся в альпийском поясе, характеризуются маломощным почвенным профилем, часто заболочены. Почвы, сформировавшиеся в субальпийском поясе, характеризуются наличием торфянистого горизонта, кислой реакцией, высоким содержанием гумуса в верхнем горизонте и резким его уменьшением вниз по профилю. Всего в субальпийском поясе выделяется 6 основных видов почв: 1) горные серые лесные, маломощные, скелетированные, тяжелосуглинистые почвы – представлены относительно большим контуром в центральной части заповедника и небольшим контуром на западе; 2) горно-луговые субальпийские глинистые почвы – сформировались под субальпийским разнотравьем относительно большим контуром в центральной части заповедника имеют довольно мощный гумусовый горизонт (до 30–40 см) профиль заметно скелетирован, слабокислые; 3) горно-луговые субальпийские темноцветные глинистые и тяжелоглинистые почвы имеют довольно значительное распространение на территории заповедника, отличаются высоким естественным плодородием; 4) горные черноземы, типичные, средномощные, малогумусные среднесуглинистые почвы – имеют незначительное распространение в Таргимской котловине на террасах по обе стороны реки Асса; 5) горно-каштановые, маломощные, малогумусовые, бескарбонатные, легкосуглинистые почвы представлены небольшим контуром по склонам южной экспозиции; 6) горно-луговые, степные, субальпийские, среднесуглинистые почвы выделены в пределах аридных котловин. Встречаются на южном склоне Скалистого хребта. Почвы достаточно плодородны, но в связи с орографическими условиями используются под выпас.

Преобладающими типами растительных сообществ являются: сосновые, буковые, дубовые и березовые леса. Основными типами сосновых лесов являются скальный, злаково-разнотравный, кустарниковый, черничный, зеленомошный, антеннариево-ястребинковый. Основными типами буковых лесов являются мертвопокровный, папоротниково-подмаренниковый, страусниковый, овсяницево-азалиево-черничный, кисличный. Основными типами березовых лесов являются травяной, вейниковый, злаково-разнотравный, черничный, рододендроновый. Дубовые леса заповедника представлены различными вариантами дубняка разнотравного (Кадастровая..., 2015).

С 2016 г. авторами была начата целенаправленная работа по сбору и обработке макромицетов заповедника с целью выявления видового разнообразия и его анализа в различных аспектах. Сбор и обработка материала проводились по общепринятым методикам (Бондарцев, Зингер, 1950; Бондарцев, 1953; Шхагапсоев, Крапивина, 2004).

В результате собственных исследований и учета литературных данных был составлен предварительный список макромицетов, включающий 72 вида, относящихся к 43 родам, 31 семейству, 12 порядкам и 3 классам базидиальных и сумчатых грибов.

Таблица 1. Ведущие семейства макромицетов заповедника «Эрзи»

Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Число родов	% от общего числа родов
Russulaceae	13	18.06	2	4.65
Marasmiaceae	6	8.33	4	9.30
Agaricaceae	5	6.94	3	6.98
Polyporaceae	5	6.94	3	6.98
Strophariaceae	5	6.94	3	6.98
Pleurotaceae	3	4.16	1	2.32
Helvellaceae	3	4.16	2	4.65
Итого	40	55.53	18	41.86

Как видно из табл. 1, крупнейшие семейства насчитывают в сумме 40 видов, относящихся к 18 родам, что составляет 41.86% изученной микобиоты.

Таблица 2. Ведущие роды макромицетов заповедника «Эрзи»

Роды	Число видов	% от общего числа видов
<i>Russula</i>	8	11.11
<i>Lactarius</i>	5	6.94
<i>Agaricus</i>	3	4.17
<i>Marasmius</i>	3	4.17
<i>Pleurotus</i>	3	4.17
<i>Trametes</i>	3	4.17
Итого	25	34.73

Из табл. 2 видно, что наибольшим количеством видов (от трех и более) в микобите исследуемой территории представлены такие роды, как *Russula* (8 видов), *Lactarius* (5 видов), *Agaricus* (3 вида), *Marasmius* (3 вида), *Pleurotus* (3 вида), *Trametes* (3 вида). Шесть ведущих родов объединяют 25 видов, что составляет 34.73% от выявленного видового состава. Все крупные роды относятся к таким крупным семействам, как Russulaceae (*Russula*, *Lactarius*), Agaricaceae (*Agaricus*), Marasmiaceae (*Marasmius*), Pleurotaceae (*Pleurotus*), Polyporaceae (*Trametes*). Все остальные роды имеют в своем составе от одного до двух видов.

Изучение и сохранение биологического разнообразия является одним из приоритетных направлений общественного развития. На сегодняшний день только заповедники и заказники в состоянии обеспечить действенную охрану всего многообразия обитающих в них живых организмов и в частности грибов. В связи с этим актуальным является дальнейшее интенсивное изучение микобиоты заповедников, заказников и других охраняемых территорий, что необходимо для адекватного выявления видового разнообразия грибов охраняемых экосистем и разработки природоохранных мер с учетом этого важнейшего в экологическом отношении компонента.

Список литературы

- Бондарцев А. С., Зингер Р. 1950. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Труды Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. Вып. 6. С. 500–546.
- Бондарцев А. С. 1953. Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа. М.; Л. 1106 с.
- Галушко А. И. 1975. Растительный покров Чечено-Ингушетии. Грозный. 117 с.
- Кадастровая информация о природном заповеднике «Эрзи» (за период 2009–2012 гг.). 2015. Магас. 110 с.
- Шагапсоев С. Х., Крапивина Е. А. 2004. Макромицеты лесных экосистем Кабардино-Балкарии. Нальчик. 96 с.

On macromycetes research in Erzi Nature Reserve

Gadaborsheva M. A.^{1, 3*}, Krapivina E. A.², Dakieva M. K.³, Bersanova A. N.³

¹ Magas, Erzi State Nature reserve

² Nalchik, Berbekov Kabardino-Balkarian State University

³ Magas, Ingush State University

*E-mail: mariam516@mail.ru

The history of the study of mycobiota of the Erzi Nature Reserve has hitherto been presented. Geomorphologically, the territory is located within the high and middle mountainous terrain of the Greater Caucasus. The predominant types of plant communities are pine, beech, oak, and birch forests. Since 2016, intensive studies of macromycetes were started having the purpose of their inventory and analysis in various aspects. A preliminary list of macromycetes includes 72 species.

САНИТАРНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОСАДОК И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ *FRAXINUS* SPP. НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

Звягинцев В. Б.^{1*}, Алиев Х. У.², Серая Л. Г.³, Баранчиков Ю. Н.⁴

¹ Минск, Белорусский государственный технологический университет

² Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

³ Большие Вяземы, Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии

⁴ Красноярск, Институт леса им. В. Н. Сукачева Кр.НЦ СО РАН

*E-mail: zviagintsev@belstu.by

Древесные насаждения Северного Кавказа выполняют важнейшие средообразующие, почво-защитные, рекреационные, водоохранные и многие другие полезные функции в этом, одном из самых густонаселенных регионе России. Общая площадь ясеневых лесов Северного Кавказа не велика – около 78 тыс. га, что составляет менее 5% лесных территорий (Государственный..., 2013). Наиболее распространенным видом естественной флоры исследуемой территории из рода *Fraxinus* является *Fraxinus excelsior* L. – ясень обыкновенный, или высокий. Чистые насаждения этот вид образует крайне редко и на незначительных площадях. Обычно он входит в состав первого и второго ярусов в качестве содоминанта в дубовых, буковых и смешанных широколиственных лесов с долей участия до 20% (Соколов и др., 1986). Часто вводится *F. excelsior* и в состав смешанных лесных культур (Кулакова, Чернодубов, 2016). Еще более часто совместно с интродуцированными видами ясеней он встречается в лесомелиоративных и придорожных полосах в регионах Северного Кавказа, а также в составе зеленых насаждений урбанизированных территорий (Танюкевич, 2011).

В конце XX–начале XXI столетий ясеневые насаждения Европы охватили глобальные лесопатологические процессы, связанные с инвазией дальневосточных консументов ясеня – фитопатогенного аскомицета *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz et Hosoya (Ascomycota, Helotiales) и ясеневой изумрудной узкотелой златки *Agrilus planipennis* Fairmaire. Вредоносные организмы оккупировали некоторые регионы Северо-западного и Центрального округов Российской Федерации, нанесли существенный ущерб в ясеневых насаждениях, снижая их жизнеспособность и вызывая гибель деревьев (Musolin et al., 2017). Детальных сведений о распространенности этих повреждающих факторов в насаждениях Северного Кавказа и их влияния на состояние ясенников в литературе не встречаются. Получение и анализ таких данных стали задачей работы международного коллектива исследователей, краткие результаты которой приводятся в данной публикации.

Обследование насаждений проводилось методом учетных площадок, на которых описывались состояние насаждения, степень развития инфекционного некроза ветвей, фиксировались повреждения фитофагами и абиотическими факторами среды, отбирались образцы повреждений и экземпляры насекомых на разных стадиях развития для лабораторного анализа. Материал был собран на территории Республики Дагестан, Чеченской Республики, Кабардино-Балкарской Республики, Республики Северная Осетия–Алания, Ставропольского и Краснодарского краев в 2017 г. Учет был проведен на 23 участках, среди которых 8 представлены естественными лесными насаждениями.

Анализ собранного материала позволил выявить в регионе Северного Кавказа преобладание ясеневых насаждений с нарушенной устойчивостью – 65.2%. Насаждения, утратившие устойчивость, представленные преимущественно сухостоем и сильно ослабленными и усыхающими деревьями, составляют 8.7%. Основной признак ослабления проявляется в виде усыхания ветвей в средней и верхней частях кроны. В двух лесополосах, расположенных среди обрабатываемых полей (Армавирский р-н Краснодарского края и Сунженский р-н Чеченской Республики), отмечены массовые некротические поражения коры ветвей и стволиков всех древесных и кустарниковых растений. Равномерное поражение растений из различных таксономических групп позволило сделать вывод об абиотической этиологии повреждающего фактора. Растрескивающиеся язвочки на коре часто образуются в результате попадания гербицидов, и служат воротами проникновения фитопатогенных организмов. Однако в большинстве случаев анализ пораженных ветвей, а также побегов ствольной и пневой поросли, позволил выявить характерные некрозы, свидетельствующие о преимущественно инфекционной природе усыхания.

Инфекционное усыхание ветвей ясеня развивается неоднородно в посадках разного типа. В лесополосах и городских насаждениях среднее развитие данной патологии составило соответственно 30.0 ± 5.9 и $28.3 \pm 16.4\%$. На этом фоне лесные формации ясеня выглядят несколько более устойчивыми: развитие инфекционного усыхания ветвей в них на деревьях первого яруса составляет $17.7 \pm 7.2\%$.

Местный вид ясеня *F. excelsior* в условиях Северного Кавказа более устойчив к комплексу стресс-факторов, по сравнению с североамериканскими видами. Развитие инфекционного усыхания его ветвей составляет $18.8 \pm 5.0\%$. В то же время в насаждениях интродуцентов распространенность болезни несколько выше и составляет $28.5 \pm 6.8\%$. Возможно, это связано с большей приспособленностью ясеня обыкновенного к местным почвенно-климатическим условиям, в отличие от интродуцентов, которым приходится приспосабливаться к этим факторам среды.

Симптомы инфекционного некроза в виде некротических вдавленных пятен, сформированных за счет отмирания луба и камбия, а также красновато-бурые отмирающие побеги встречались повсеместно на усыхающих ветвях. Однако окончательный диагноз может быть поставлен только молекулярно-генетическими методами ввиду отсутствия плодоношений микромицетов на пораженных органах. Известно, что *Hymenoscyphus fraxineus* формирует аскомы преимущественно на прошлогодних рахисах, с которых, как считается, инфекция и передается в побеги еще до опадения листьев.

Среди энтомологического комплекса вредителей ясеневых насаждений доминировали большой (*Hylesinus crenatus* Fabr.) и пестрый (*H. varius* Fabr.) ясеневые лубоеды. Повреждения этими стволовыми вредителями выявлены преимущественно на усыхающих и сухостойных экземплярах ясеня. Причем вполне обычен старый сухостой и без следов заселения вредителей, что свидетельствует об их невысокой численности на обследованных участках. Только в ясеневых насаждениях реликтового Самурского леса (Магарамкентский р-н Республики Дагестан) выявлена высокая плотность популяции лубоедов. В процессе дополнительного питания жуков в лубе стволов и ветвей ясеня они способны оказывать влияние на состояние растений как самостоятельный повреждающий фактор. Следы повреждения узкотелой златкой (*Agrilus planipennis*), активно расширяющей свой инвазивный ареал на юг европейской части России, в обследованном регионе пока не обнаружены.

Таким образом, ясеневые насаждения Северного Кавказа характеризуются преимущественно ослабленным состоянием, что свидетельствует об активных патологических процессах, весьма вероятно связанных с инвазией нового для описанных регионов патогена, гриба *Hymenoscyphus fraxineus*. Снижение устойчивости насаждений готовит плацдарм для продвижения второго дальневосточного инвайдера – ясеневой изумрудной узкотелой златки. Как показывает западноевропейский и североамериканский опыт, эффективных мер ограничения вредоносности данных организмов не существует. Учитывая важность насаждений ясеневой формации и высокие фитосанитарные риски описанных организмов в регионе необходим мониторинг их распространения, профилактика повреждений насаждений пестицидами, своевременное проведение санитарно-оздоровительных мероприятий и лесоводственных уходов за насаждениями.

Работа частично поддержана РФФИ (грант № 17-04-01486) и European Cooperation in Science and Technology (COST) Action FP 1401 «Global Warning» (http://www.cost.eu/COST_Actions/fps/FP1401).

Список литературы

Кулакова Е. Н., Чернодубов А. И. 2016. Искусственные лесные насаждения восточной части Северного Кавказа // Лесотехнический журнал. № 2. С. 30–35.

Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. 1986. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Бобовые – жимолостные Т. 3. Л. С. 121–122.

Государственный лесной реестр 2013. Министерство природных ресурсов и экологии, Москва. 690 с.

Танюкевич В. В. 2011. Мелиоративная эффективность лесных полос ясеня ланцетного в условиях степных агроландшафтов // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. № 2(22). С. 1–4.

Musolin D. L., Selikhovkin A. V., Shabunin D. A., Zviagintsev V. B., Baranchikov Y. N. 2017. Between ash dieback and emerald ash borer: two Asian invaders in Russia and future of ashes in Europe // Baltic Forestry. Vol. 23, N 1. P. 316–333.

Phytopathology state of plantations and natural forests with *Fraxinus* spp. participation in the Northern Caucasus

Zviagintsev V. B.^{1*}, Aliyev Kh. U.², Seraya L. G., Baranchikov Yu. N.⁴

¹ Minsk, Belarusian State Technological University

² Makhachkala, Mountain Botanical Garden DSC RAS

³ Bolshie Vyazemy, All-Russian Research Institute of Plant Pathology

⁴ Krasnoyarsk, Sukachev Institute of Forest SB RAS

*E-mail: zviagintsev@belstu.by

Authors' field studies, carried out in 2017, demonstrated that ash stands of the North Caucasus are characterized by a predominantly weakened state. The main sign of their weakening is necrosis of branches. In forest belts, the frequency of the disease reached $30.0 \pm 5.9\%$, and in urban plantations – $28.3 \pm 16.4\%$. Natural forests are more resistant, the frequency of the disease in them is $17.7 \pm 7.2\%$. Symptoms of the revealed disease resemble an early stages of ash dieback caused by the invasive fungus *Hymenoscyphus fraxineus*.

ГРИБЫ РОДА *PANUS* (POLYPORALES) В РОССИИ

Змитрович И. В.^{1*}, Бондарцева М. А.¹, Переведенцева Л. Г.², Мясников А. Г.³, Коваленко А. Е.¹

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

² Пермь, Пермский государственный национальный исследовательский университет

³ Москва, Московский государственный строительный университет

*E-mail: izmitrovich@binran.ru

В последние годы интерес к роду *Panus* (Basidiomycota, Polyporales) неуклонно возрастает. Из ряда видов этого рода были выделены панэпоксидон и изопанэпоксидон – вещества, обладающие противовоспалительным и онкостатическим действием (Erkel et al., 1996; Shotwell et al., 2000). Изучаются окислительные ферменты представителей этого рода и возможности их использования в обесцвечивании целлюлозы (Mo et al., 2006) и очистке сточных вод (Ding, Wang, 2012).

Род *Panus* был описан Фризом в «Epicrasis Systematis Mycologici» (Fries, 1838), причем основным морфологическим отличием от ранее описанного рода *Lentinus* (Fries, 1825) были цельные края пластинок. Зингер (Singer, 1975) рассматривал в этом роде все мелкоспоровые виды рода *Lentinus* s. l. Корнер (Corner, 1981) дифференцировал роды *Lentinus* и *Panus* по морфологическим особенностям скелетных гиф, сильно разветвленных и имеющих вздутый аксиальный сегмент у представителей рода *Lentinus* и слабо ветвящихся волоковидных у представителей рода *Panus*. Однако в 1983 г. Пеглер опубликовал монографию по роду *Lentinus* (Pegler, 1983), в которой рассматривал *Panus* в качестве подрода, причем выделял этот подрод, основываясь на принципах Корнера. Современные исследования по молекулярной таксономии (Ko, Jung, 1999; Grand, 2004; Larsson, 2007; Lee, Lim, 2010; Mietinen, Larsson, 2011; Zmitrovich, Malysheva, 2013) показывают, что род *Panus* достаточно дистанцирован от рода *Lentinus* («core Polyporaceae»), но тесно связан с родами *Cymatoderma* и *Cerrena* («residual Polyporales», «large phlebioid clade»). В рамках «дробительского подхода» было даже описано монотипное семейство Panaceae (Justo et al., 2017). Мы рассматриваем этот род в составе большого семейства Meruliaceae (Zmitrovich et al., 2018). Это хорошо очерченный род, морфотип которого в основе траметоидный, но несущий поверхностные черты лентиноидных грибов. Существенными особенностями этого морфотипа являются фиброгифы, образующие «перепутанную текстуру» (textura intricata) ткани, медленное и монотонное нарастание базидиомы и настоящий пластинчатый гименофор. По-видимому, такая адаптивная структура была выработана изначально в условиях теплого засушливого климата, где сосредоточено видовое разнообразие рода [*Panus ciliatus* (Lév.) T. W. May et A. E. Wood, *P. fasciatus* (Berk.) Singer, *P. hookerianus* (Berk.) T. W. May et A. E. Wood, *P. similis* (Berk. et Broome) T. W. May et A. E. Wood, *P. strigellus* (Berk.) Chardon et Toro, *P. velutinus* (Fr.) Overh.]. Лишь 2 вида [*P. conchatus* (Bull.) Fr. и *P. lecomtei* (Fr.) Corner] позднее приспособились к обитанию в умеренных широтах, хотя ареал обоих видов заходит в центральную и Южную Америку, а также в Австралию и Океанию.

Согласно имеющимся гербарным и литературным данным, на территории России зафиксировано 2 вида рода *Panus* – *P. conchatus* и *P. lecomtei* (см. таблицу).

Для *P. conchatus* наиболее характерен латерально прикрепленный экотип с раковиннообразной шляпкой и довольно темной лилово-коричневой поверхностью. Были описаны два основных отклонения от такого модального типа: 1) хроматическое, характеризующееся светло-красными (красными или глиняно-желтыми), шляпками [*P. conchatus* var. *inconstans* (Pers.) ined.] и 2) ростовое, характеризующееся центральным (часто бульбовидно вздутой) ножкой, воронковидной шляпкой и сильно подогнутым краем [*P. conchatus* var. *torulosus* (Pers.) ined.]. Для *P. lecomtei* наиболее характерным морфотипом является латеральный, с небольшой ножкой. Встречаются экотипы со вздутой центральной [*P. lecomtei* var. *semirudis* (Singer) ined.], либо сильно удлиненной латеральной ножкой [*P. lecomtei*

var. *stipitata* (Malk.) ined.]. Для перечисленных разновидностей было предложено 4 новые комбинации (Zmitrovich et al., 2018).

Таблица. Гербарные данные по субстратной приуроченности и распространению по регионам России *Ranus conchatus* и *P. lecomtei*

Регион	Субстрат	<i>P. conchatus</i>	<i>P. lecomtei</i>
Европейская часть			
Республика Адыгея	<i>Fagus sylvatica</i>	–	LE 5815, LE 5817, LE 5827
Вологодская обл.	<i>Betula</i> sp.	LE 246368	–
Воронежская обл.	нс	–	LE 5833
Республика Карелия	<i>Betula pubescens</i>	LE 3704	–
Кировская обл.	нс	–	LE 5799
Краснодарский край	нс	–	LE 5829, LE 5837, LE 227998
Ленинградская обл.	нс	LE 3702	–
» »	<i>Betula pubescens</i>	LE 287527	LE 214737
» »	<i>Populus tremula</i>	LE 212955	–
» »	<i>Betula</i> sp.	LE 215053	–
» »	нс	LE 3716, LE 265028	–
Республика Марий Эл	<i>Betula</i> sp.	LE 3708	LE 5832
» »	<i>Populus</i> sp.	LE 3713	–
Московская обл.	<i>Betula</i> sp.	LE 3715	–
» »	нс	LE 315401	–
Орловская обл.	<i>Betula</i> sp.	LE 3718	–
Пензенская обл.	<i>Betula</i> sp.	–	LE 5841
Псковская обл.	нс	LE 217599	–
Рязанская обл.	нс	–	LE 5828
Санкт-Петербург	нс	LE 227995	–
Республика Северная Осетия – Алания	<i>Carpinus betulus</i>	–	LE 5813
Ставропольский край	нс	LE 3711	LE 5836
Тверская обл.	нс	LE 3712	–
Урал			
Пермский край	<i>Populus tremula, Betula pendula</i>	PERM 118–3	PERM 118–1–118–5
Сибирь			
Республика Алтай	<i>Betula</i> sp.	–	LE 254518, LE 254519
» »	<i>Populus</i> sp.	–	LE 5842
Иркутская обл.	<i>Populus tremula, Betula</i> sp.	LE 18116, LE 3710, LE 3714, LE 3707	LE 5804, LE 5805
Красноярский край	<i>Betula</i> sp.	LE 3705	–
Тюменская обл.	нс	–	LE 5831
Читинская обл.	нс	–	LE 5812
Республика Якутия	<i>Larix</i> sp.	–	LE 5844
Дальний Восток			
Амурская обл.	<i>Quercus</i> sp.	–	LE 5791
» »	нс	–	LE 3663
Приморский край	<i>Betula dahurica</i>	–	LE 5797
» »	<i>Quercus</i> sp.	–	LE 5808
» »	нс	–	LE 5840
Сахалинская обл.	<i>Larix decidua</i>	–	LE 5839
» »	<i>Sorbus aucuparia</i>	–	LE 5820

Примечание: нс – неидентифицированный субстрат.

Субстратный спектр рода *Panus* определяется слабой чувствительностью его представителей к обводненности субстрата и лучшей способностью к колонизации древесины лиственных пород, поэтому наибольшее количество их находок приурочено к пням и крупным остаткам основных лесобразующих пород лесов умеренных и теплых широт. Гербарный материал с территории России собран с пней и валежной древесины из родов *Betula*, *Populus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Sorbus*. В Сибири и на Дальнем Востоке *P. lecomtei* отмечается также на древесине *Larix*. Экотипическая дифференциация рода *Panus* связана с особенностями колонизированного субстрата. Базиодиомы, появляющиеся сверху пней, характеризуются обычно крепкой центральной ножкой (*P. conchatus* var. *torulosus*, *P. lecomtei* var. *semirudis*), в то время как на боковых поверхностях валежных стволов развиваются латерально прикрепленные формы со слабо развитой ножкой. Некоторые отклонения в окраске шляпки (*P. conchatus* var. *inconstans*) связаны с режимом инсоляции микроместообитания.

Поскольку виды *P. conchatus* и *P. lecomtei* распространены в основном в Средней полосе России, на Северном Кавказе, Алтае и других районах Южной Сибири, имеет смысл организовать поиски перспективных для практики штаммов в указанных регионах.

Работа выполнена в рамках госзадания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № АААА-А18-118031290108-6.

Список литературы

- Corner E. J. H. 1981. The agaric genera *Lentinus*, *Panus*, and *Pleurotus*, with particular reference to Malaysian species // *Beih. Nova Hedwigia*. Vol. 69. P. 1–169.
- Erkel G., Anke T., Sterner O. 1996. Inhibition of NF-kappa B activation by panepoxydone // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* Vol. 226, N 1. P. 214–221.
- Fries E. 1825. *Systema orbis vegetabilis*. Pars I. *Plantae homonemae*. Lund. 374 p.
- Fries E. 1838. *Epicrisis Systematis Mycologici seu Synopsis Hymenomycetum*. Uppsala. 610 p.
- Grand E. A. 2004. Systematics and species concepts in the genera *Lentinus* Fr. and *Panus* Fr., with emphasis on the *Lentinus tigrinus*, *L. crinitus* and *Panus lecomtei* complexes. Doctoral dissertation. Tennessee. 116 p.
- Ding S., Wang J. 2012. Preparation of immobilized *Panus conchatus* bio-balls for fur dye wastewater // *Proceedings of the 2012 Second International Conference on Electric Technology and Civil Engineering*. Washington, DC, USA: IEEE Computer Society. P. 2005–2009.
- Justo A., Miettinen O., Floudas D., Ortiz-Santana B., Sjökvist E., Linder D., Nakasone K., Niemelä T., Larsson K.-H., Ryvarden L., Hibbett D. L. 2017. A revised family-level classification of the Polyporales (Basidiomycota) // *Fungal Biol.* Vol. 121, N 9. P. 798–824.
- Ko K. S., Jung H. S. 1999. Molecular phylogeny of *Trametes* and related genera // *Antonie Van Leeuwenhoek*. Vol. 75, N 3. P. 191–199.
- Larsson K.-H. 2007. Re-thinking the classification of corticioid fungi // *Mycol. Res.* Vol. 111. P. 1040–1063.
- Lee J. S., Lim Y. W. 2010. *Cerrena aurantiopora* sp. nov. (Polyporaceae) from Eastern Asia // *Mycologia*. Vol. 102. P. 211–216.
- Miettinen O., Larsson K.-H. 2011. *Sidera*, a new genus in Hymenochaetales with poroid and hydroid species // *Mycol. Progress*. Vol. 10, N 2. P. 131–141.
- Mo J. L., Fu S. Y., Zhan H. Y. 2006. Improving laccase activity of *Panus conchatus* by mutagenesis and used for biobleaching // *Transactions of China Pulp and Paper*. Vol. 21. P. 29–33.
- Pegler D. N. 1983. The genus *Lentinus*: a world monograph // *Kew Bulletin additional series* 10. P. 1–281.
- Shotwell J. B., Hu S., Medina E., Abe M., Cole R., Crews C. M., Wood J. L. 2000. Efficient stereoselective synthesis of isopanepoxydone and panepoxydone: a re-assignment of relative configuration // *Tetrahedron Lett.* Vol. 41. P. 9639–9643.
- Singer R. 1975. *The Agaricales in modern taxonomy*. 3rd ed. Vaduz. 912 p.
- Zmitrovich I. V., Malysheva V. F. 2013. Towards a phylogeny of *Trametes* alliance (Basidiomycota, Polyporales) // *Mikologiya i fitopatologiya*. Vol. 47, N 6. P. 358–380.
- Zmitrovich I. V., Bondartseva M. A., Perevedentseva L. G., Myasnikov A. G., Kovalenko A. E. 2018. The Meruliaceae of Russia. II. *Panus* // *Turczaninowia* (in press).

The genus *Panus* (Polyporales) in Russia

Zmitrovich I. V.^{1*}, Bondartseva M. A.¹, Perevedentseva L. G.², Myasnikov A. G.³, Kovalenko A. E.¹

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² Perm, Perm State University

³ Moscow, Moscow State University of Civil Engineering

*E-mail: izmitrovich@binran.ru

The genus *Panus* represents rather well-delimited genus belonging to meruloid phylogenetic radiation, whose morphotype on essential features of its organization is trametoid, but superficial habitual features make it closer to the lentinoid one. Its essential features are the abundance of fibrohyphae which form a *textura intricata*, slowly growing basidiocarps and strictly lamellate hymenophore. Apparently, such an adaptive structure was generated at arid and warm climatic zones, and only 2 species, *Panus conchatus*, and *P. lecomtei*, have been irradiated into temperate latitudes. These two species were recorded in various regions of Russia. For *P. conchatus* the lateral ecotype with conchiform pileus and rather dark wine-red to lilac-brown surface is more characteristic. Two main deviations from such a neutral type were described: 1) the chromatic one, characterized by light-colored (red or clay-yellow), usually conchiform pilei (*P. conchatus* var. *inconstans*) and 2) the growth one, characterized by a central (often bulbous) stipe, funnel-shaped cap and strongly inrolled margin (*P. conchatus* var. *torulosus*). *P. lecomtei* has small eccentric to lateral elegant stipe. However, the stipe shape and size are variable. The stipe can be either central – rather small, with a bulbous base (*P. lecomtei* var. *semirudis*), or strongly elongated (*P. lecomtei* var. *stipitata*). The substrate spectrum of these fungi is determined by their insensitivity to substrate moistening and best ability to colonize hardwood, so the greatest number of their finds can be made on stumps and large remnants of stand-formers of corresponding forest areas. In Russia, a reliable association of *Panus* species to *Betula* spp. and *Populus* spp. was revealed. An ecotypic differentiation of the genus *Panus* is related to the quality of substrate colonized. The basidiocarps, growing over top cuts of the stumps, are characterized by strong central stipe (*P. conchatus* var. *torulosus*, *P. lecomtei* var. *semirudis*), whereas basidiocarps with sublateral attachment are common on fallen logs. Certain chromatic aberrations (*P. conchatus* var. *inconstans*) are associated with an insolation regime of the habitat. During last years, the *Panus* representatives have attracted an interest in biomedical research development. Their resource potential estimation should proceed from the fact that within Russian territory, such areas as Middle Belt of European Russia, North Caucasus, Altai and other regions of Southern Siberia are promising for replenishing the strains of *P. conchatus* and *P. lecomtei*.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА *LOBARIA PULMONARIA* В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ

Игнатенко Р. В.*, Тарасова В. Н., Обабко Р. П.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: ocean-9@mail.ru

Изучению пространственной структуры ценопопуляций эпифитных лишайников уделяется мало внимания в научной литературе. Между тем, это очень важный показатель, который может объяснить закономерности произрастания и распространения особей данных организмов в лесных сообществах.

Охраняемый в Российской Федерации крупнолистоватый цианобионтный лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. (Ascomycota, Peltigerales) широко распространен в таежных экосистемах бореальной зоны Голарктики (Yoshimura, 1971). Однако в течение последних 60 лет мировая популяция *L. pulmonaria* понесла значительные потери вследствие катастрофических явлений (Scheidegger et al., 2012).

Материал и методы. Исследования проводились в лесных сообществах средней (заповедник «Кивач», Национальный парк «Водлозерский», заказник «Кижский» и Петрозаводский городской округ) и северной (заповедник «Костомукшский», Национальный парк «Паанаярви») подзон тайги на территории Республики Карелия. Сбор данных осуществлялся на постоянных пробных площадях (ПП) размером 100 × 100 м, которые были заложены с учетом требований, принятых в геоботанике. Изучение показателей талломов лишайника выполнены методом сплошного учета на всех субстратах на высоте 0–2 м от земли с регистрацией характеристик местообитания (параметров деревьев и микроусловий). Всего было выполнено описание 33 пробных площадей, расположенных в различных

типах леса, но принадлежащих к единому эколого-динамическому ряду: средневозрастные осиновые леса, смешанные елово-осиновые сообщества и малонарушенные ельники. Анализ выполнен на основе описания 3726 талломов на 678 субстратных единицах. Для каждого субстрата, на котором был обнаружен вид, были отмечены GPS-координаты. Визуализация данных осуществлена при помощи картосхем, выполненных в программе MapInfo. Математической моделью для анализа точечных процессов послужил однородный пуассоновский процесс, при котором «точки» (местоположение субстратов с талломами вида) располагаются случайным образом. В качестве статистического инструмента для оценки пространственных взаимодействий в точечных процессах была использована парная корреляционная функция $g(r)$ и функция $J(r)$. Анализ точечных процессов был проведен с помощью пакета Spatstat среды статистического программирования R.

Результаты. Исследования пространственной структуры популяций лишайника *L. pulmonaria* в лесных сообществах Карелии были проведены на 30 ПП из 33, поскольку на трех ПП данных для анализа оказалось недостаточно. В этих фитоценозах вид колонизировал всего 6–7 субстратных единиц, а число талломов варьировало от 14 до 73 шт./га. В ходе изучения остальных исследованных сообществ было установлено, что горизонтальная структура популяций *L. pulmonaria* характеризуется двумя типами размещения особей в пространстве: случайное и групповое. Для 6 ценопопуляций *L. pulmonaria* (18%) при исследовании пространственной структуры двумя различными функциями $g(r)$ и $J(r)$ были получены противоположные данные. Парная корреляционная функция g показывает агрегацию событий на больших радиусах (r), а функция J – на локальных расстояниях. Мы предполагаем, что благодаря разной чувствительности двух функций, наблюдаемые различия могут отмечаться в пограничных ситуациях, переходных от случайного к групповому типу распределения, и наоборот. На основе анализа картосхем и оценки функций, 5 ценопопуляций были отнесены к условно групповому размещению, и одна – к условно случайному. На остальных 24 ПП (72%) результаты, полученные при помощи разных функций, совпали (см. таблицу).

В результате исследования было установлено, что на 9 ПП (30%) талломы вида *L. pulmonaria* размещены случайно, а на 21 ПП (70%) – агрегированно. В средневозрастных осинниках размещение талломов лишайника носит случайный характер на 60% ПП. При групповом размещении особей в данных фитоценозах радиус агрегации не превышает 3 м.

В смешанных елово-осиновых сообществах в 73% случаев наблюдается групповое размещение субстратов, на которых произрастает вид. При этом талломы лишайника часто группируются на двух расстояниях (радиусах), величина которых составляет 2–9 м (R_1) и 10–20 м (R_2). Вероятно, это связано с тем, что вегетативные пропагулы, при помощи которых преимущественно размножается *L. pulmonaria*, могут распространяться лишь на небольшие расстояния, не превышающие 15–30 м (Jüriado et al., 2011). Поэтому вид с большей вероятностью заселяет стволы, находящиеся недалеко от центра распространения, в результате чего образуется агрегация, соответствующая радиусу первого порядка. Появившиеся в пределах этого радиуса новые особи, формируют вегетативные пропагулы, при распространении которых образуются агрегации на более крупных радиусах (второго порядка). Важно отметить, что агрегации при радиусе второго порядка формируются в смешанных елово-осиновых сообществах с давностью нарушения 150–190 лет. В данных фитоценозах произрастает большое количество крупных старых осин с трещиноватой коркой, которые являются потенциальными субстратами для вида. Таким образом, при увеличении времени, достаточного для заселения и роста талломов, и наличии подходящего субстрата, наблюдается тенденция образования агрегаций талломов *L. pulmonaria* как на малых, так и на больших радиусах в горизонтальном пространстве сообщества.

В малонарушенных сообществах групповое распространение особей наблюдается в 80% случаев. Так, в фитоценозах с давностью нарушения 410–450 лет агрегация субстратов, которые колонизирует *L. pulmonaria*, происходит на расстоянии от 1 до 15 м. Наличие агрегаций на радиусах первого порядка связано с тем, что в данных сообществах лишайник активно заселяет ветви молодых елей и стволы других видов деревьев, которые растут рядом со старыми осинами. В свою очередь, низкая доля участия осины в древостое (основного субстрата для вида) приводит к отсутствию агрегаций на больших радиусах.

Анализ пространственной структуры *L. pulmonaria* в лесных сообществах средней и северной подзон тайги показал, что в еловых фитоценозах на юге республики 83% ценопопуляций лишайника формируют групповое распространение, тогда как в северотаежной подзоне на данный тип размещения особей приходится всего 57%. При этом на севере Карелии в смешанных елово-березовых сообществах *L. pulmonaria* образует агрегации только на одном расстоянии, соответствующем радиусу

первого порядка. Вероятно, это объясняется тем, что в фитоценозах северной тайги осина встречается гораздо реже, чем в средней и южной тайге. Это приводит к тому, что расстояние от центра распространения вегетативных пропагул до потенциального субстрата здесь значительно больше, чем на юге республики. В связи с этим вероятность образования особей на новых субстратах снижается. Стоит отметить, что в северотаежной подзоне вид *L. pulmonaria* колонизирует меньшее число типов субстратов, по сравнению со среднетаежной подзоной.

Таблица. Типы горизонтальной структуры ценопопуляций лишайника *Lobaria pulmonaria* в изученных лесных сообществах Карелии

Тип леса	Давность нарушения (число лет)	Радиус, соответствующий агрегациям, согласно функциям:				Тип распределения
		$g(r)$		$J(r)$		
		R_1	R_2	R_1	R_2	
Подзона средней тайги						
Осинник чернично-разнотравный	80	–	–	–	–	случайное
	80	1–3	–	1–2	2.5–6	групповое
	85	–	–	–	–	случайное
	100	–	–	–	–	случайное
	100	1.5–3	–	0–1.5	3	групповое
Смешанный елово-осиновый лес разнотравно-черничный	150	3–4	9.5–11	2.5	9–10	групповое
	160	–	–	–	–	случайное
	160	–	–	–	–	случайное
	160	–	9–15	0–3.5	–	групповое
	160	1.5–9	12	2.5	3.5–9.5	групповое
	170	1.5–6	19–21	3	–	условно групповое
	170	1–13.5	–	1.5–8.5	–	групповое
	170	2.5–8	16–21	5	–	условно групповое
	180	3–4.5	13	4.5–7	–	групповое
	190	1.5–6.5	–	4–6.5	9–10.5	групповое
Ельник черничный зеленомошный	210	1.5–15	–	3–5	–	групповое
	240	–	–	4–7	–	условно групповое
	240	1–3.5	15	1–4.5	5–10	групповое
	250	1	–	1.5–2	6–7.5	групповое
	260	–	–	–	–	случайное
	260	–	–	0–3	–	условно групповое
	410	1–13	–	0–8.5	–	групповое
	450	1–15	–	0–5.5	–	групповое
Подзона северной тайги						
Смешанный елово-березовый лес разнотравно-черничный	180	–	12	–	–	условно случайное
	190	–	–	–	–	случайное
	200	–	–	5–7	–	условно групповое
	200	1–11.5	–	7	–	групповое
	200	4.5–14.5	–	5.5–6.5	–	групповое
Ельник черничный зеленомошный	210	2–4.5	–	4.5–5	–	групповое
	270	–	–	–	–	случайное

Примечание: R_1 – радиус первого порядка, R_2 – радиус второго порядка.

В результате исследования горизонтальной структуры популяций *L. pulmonaria* в таежных сообществах Карелии стало очевидным, что данный вид лишайника в силу особенностей размножения и невысокой дальности переноса вегетативных диаспор имеет тенденцию к образованию агрегаций (скопления талломов, произрастающих на нескольких рядом находящихся субстратах). Групповое размещение особей *L. pulmonaria* в горизонтальном пространстве фитоценоза повышается с увеличением времени, достаточного для заселения, роста и вегетативного размножения, а значит – в процессе сукцессионной динамики сообщества.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Список литературы

Jüriado I., Liira J., Csencsics D., Widmer I., Adolf C., Kohv K., Scheidegger C. 2011. Dispersal ecology of the endangered woodland lichen *Lobaria pulmonaria* in managed hemiboreal forest landscape // Biodiv. Conserv. Vol. 20. P. 1803–1819.

Scheidegger C., Bilovitz P. O., Werth S., Widmer I., Mayrhofer H. 2012. Hitchhiking with forests: population genetics of the epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* in primeval and managed forests in south-eastern Europe // Ecol. Evol. Vol. 2, N 9. P. 2223–2240.

Yoshimura I. 1971. The genus *Lobaria* of Eastern Asia // J. Hattori Bot. Lab. Vol. 34. P. 231–346.

On spatial structure of the *Lobaria pulmonaria* populations in forest communities of Karelia

Ignatenko R. V.*, Tarasova V. N., Obabko R. P.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: ocean-9@mail.ru

The spatial structure of the *Lobaria pulmonaria* populations in boreal communities of Karelia was studied. Due to vegetative diaspores of the *L. pulmonaria* spread on the short distance the lichen forms thalli clusters, which grow on the neighboring trees. The group distribution of this species in the forest rises with time-since-disturbance increasing.

МИКОБИОТА ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

Крапивина Е. А.*, Шхагапсоев С. Х.

Нальчик, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х. М. Бербекова

*E-mail: e.a.krapivina@mail.ru

Формационная структура микобиоты реально существует и представляет собой обобщенное отражение трофической структуры, биотопической приуроченности и генезиса региональной микобиоты. Анализ формационных микобиот для ксилотрофных грибов был впервые применен В. А. Мухиным (1993) при изучении ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Данный анализ позволяет проследить связи развития микобиоты с развитием определенного типа растительности, которые определяются совокупностью условий среды, а также выявить своеобразные пути развития растительного покрова изучаемой территории. Приуроченность макромицетов к основным типам растительности изучена целым рядом исследователей (Иванов, 1992; Сафонов, 1996; Ставищенко, 2000, и др.).

По многим параметрам различия между формационными микобиотами весьма существенны, что и определило необходимость изучения микобиоты основных лесных формаций, в частности, пойменных лесов западной части Центрального Кавказа. Эти насаждения развиваются на горнолесных почвах, оподзоленных и перегнойно-карбонатных.

Осиновые леса менее разнообразны в видовом отношении, чем другие формации. В первом ярусе этих лесов чаще всего преобладает *Populus alba* L., *P. tremula* L., *P. nigra* L., которые занимают поймы речных долин. Они образуют как чистые, так и смешанные насаждения с единичной примесью дуба и бука на высоте от 600 до 1600 м над ур. моря, в среднегорной части встречаются среди смешанных дубово-грабовых лесов, чаще всего на склонах южной экспозиции. Осина относится к породам-пионерам, легко заселяет гари, вырубki, заброшенные пашни и другие не занятые лесом пространства. В осинниках произрастает 121 вид сосудистых растений, относящийся к 80 родам и 42 семействам (Шхагапсоев, 2015).

Микобиота этих лесов представлена 175 видами, относящимися к 85 родам и 35 семействам. Преобладают виды семейства Tricholomataceae (52 вида), Russulaceae (17), Polyporaceae (10), Cortinariaceae (8), Agaricaceae (5). По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы, которые составляют 42.14%, микоризообразователи (21.48%), сапротрофы на опаде и подстилке (30.4%), гумусовые сапротрофы (6.5%).

На древесине *P. tremula*, *P. nigra*, *P. alba* произрастает 79 видов из семейств Polyporaceae (13%), Coprinaceae и Marasmiaceae (по 12%), Strophariaceae (9%), Мусенасеae и Fomitaceae (по 6%), Agaricaceae (6%); остальные семейства составляют 35%. Из них ресурсное значение в качестве съедобных имеют 106 видов, ядовитыми являются 19 видов. Из редких видов в этих сообществах встре-

чаются *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar, *Cortinarius anomalus* (Fr.) Fr., *C. cereifolius* (M. M. Moser) M. M. Moser, *C. guttatus* Rob. Henry, *C. semisanguineus* (Fr.) Gillet, *C. varius* (Schaeff.) Fr., *Daedaleopsis tricolor* (Bull.) Bondartsev et Singer, *Entoloma abortiva* (Berk. et M. A. Curtis) Donk, *Gymnopus fusipes* (Bull.) Gray, *Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray, *L. vietus* (Fr.) Fr., *Porphyrellus porphyrosporus* (Fr. et Hök) E.-J. Gilbert, *Strobilomyces strobilaceus* (Scop.) Berk.

Своеобразные фитоценозы из *Alnus incana* (L.) Moench и *A. glutinosa* (L.) Gaertn. встречаются небольшими участками в теснинах горных рек, на галечниках в средней и верхней части лесного пояса. Имеется примесь бука, ильма, клена полевого. Ольшаники занимают пойменные части рек, где преобладают ольха серая (*A. incana*) и ольха клейкая (*A. glutinosa*), изредка ольха бородавчатая (*A. barbata* С. А. Меу.). В густом подлеске обычны *Euonymus europaea* L., *Hedera helix* L., *Sambucus nigra* L. и др. Травянистый покров из *Carex pendula* Huds., *Dipsacus pilosus* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Scopolia carniolica* (L.) Scop. и др. Видовой состав ольшаников включает 363 вида сосудистых растений из 223 родов и 70 семейств (Шагапсоев, 2015).

Микобиота ольшаников представлена 173 видами из 79 родов и 36 семейств, преобладают виды следующих семейств: Tricholomataceae (47 видов), Russulaceae (17), Polyporaceae (8). По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы (58.3%).

На древесине *A. barbata* произрастает 75 видов из семейств Polyporaceae (11%), Marasmiaceae, Мусенасеае, Coprinaceae (по 10%), Strophariaceae (8%), Agaricaceae (6%), Physalacriaceae и Fomitaceae (по 6%); на долю остальных семейств приходится 35%. Из них ресурсное значение в качестве съедобных имеют 17 видов: *Agaricus augustus* Fr., *A. sylvaticus* Schaeff., *Armillaria borealis* Marxm. et Korhonen, *A. mellea* (Vahl) P. Kumm., *Cerionporus squamosus* (Huds.) Quél., *Desarmillaria tabescens* (Scop.) R. A. Koch et Aime, *Hypholoma capnoides* (Fr.) P. Kumm., *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer et A. H. Sm., *K. vernalis* (Sacc.) Singer et A. H. Sm., *Leccinum griseum* (Quél.) Singer, *Lactarius controversus* Pers., *L. flexuosus* (Pers.) Gray, *L. helvus* (Fr.) Fr., *L. necator* (Bull.) Pers., *L. pallidus* Pers., *L. piperatus* (L.) Pers., *Pluteus cervinus* (Schaeff.) P. Kumm. Из ядовитых грибов отмечены *Inocybe erubescens* A. Blytt. и *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. В ольшаниках в статусе «редкий» нами обнаружен вид *Strobilomyces strobilaceus*.

Из видов, встречающихся в обеих формациях, отметим *Cellulariella wamieri* (Durieu et Mont.) Zmitr. et Malysheva, *Crepidotus appianatus* (Fr.) P. Kumm., *C. mollis* (Schaeff.) Stauder, *Lentinus brumalis* (Pers.) Zmitr., *Lycoperdon exipuliforme* (Scop.) Pers., *L. perlatum* Pers., *L. pyriforme* Schaeff., *Mycena crocata* (Schrad.) P. Kumm., *M. rosella* (Fr.) P. Kumm., *Oxyporus phellodendri* Bondartsev et Lj. N. Vassiljeva, *Picipes melanopus* (Pers.) Zmitr. et Kovalenko, *Pleurotus comucopiae* (Paulet) Rolland, *Scleroderma aurantium* (L.) Pers., *Tremellea mesemterica* Retz.

Выявленная структура микобиоты пойменных лесов западной части Центрального Кавказа дает представление о ходе сукцессионных процессов в изученных сообществах, а также позволяет использовать полученные данные в экологическом мониторинге экосистем пойменных лесов.

Список литературы

- Иванов А. И. 1992. Биота макромизетов лесостепи правобережного Поволжья. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Москва. 34 с.
- Мухин В. А. 1993. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург. 231 с.
- Сафонов М. А. 1996. Биота ксилотрофных грибов хвойных формаций Оренбургской области // Научные труды молодых ученых Оренбургского государственного педагогического университета. Оренбург. С. 41–48.
- Ставищенко И. В. 2000. Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург. С. 16–30.
- Шагапсоев С. Х. 2015. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик. 352 с.

Mycobiota of floodplain forests of the western part of the Central Caucasus

Krapivina E. A.*, Shkhagapsoev S. Kh.

Nalchik, Berbekov Kabardino-Balkarian State University

*E-mail: e.a.krapivina@mail.ru

We have revealed a structure of the mycobiota of the floodplain forests of the western part of the Central Caucasus. Forests dominated by *Populus alba*, *P. tremula*, and *P. nigra* occupy floodplains of river valleys. Mycobiota revealed is presented by 175 species belonging to 85 genera and 35 families. In total, 79 species of macromycetes are associated to *P. tremula*, *P. nigra*, and *P. alba* forests. Stands composed by *Alnus incana* and *A. glutinosa* are found in small areas in the gorges of mountain rivers, on pebbles in the mid-

dle and upper parts of the forest belt. Their mycobiota is presented by 173 species belonging to 79 genera and 36 families. A total of 75 species of macromycetes were found in *A. barbata* forest. The species groups of mycobiota revealed are discussed.

РЕДКИЕ ВИДЫ МАКРОМИЦЕТОВ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)

Краснопевцева А. С.*, Краснопевцева В. М.

Танхой, Байкальский государственный природный биосферный заповедник

*E-mail: krasaleksa@gmail.com

Байкальский заповедник расположен в центральной части хребта Хамар-Дабан (Южное Прибайкалье). Склоны Хамар-Дабана различаются своими климатическими условиями, что способствует, наряду с особенностями орографии, формированию на них своеобразного растительного покрова. Флора заповедника характерна для гор Южной Сибири. Преобладающее большинство видов относится к бореальной эколого-географической группе, но наряду с ними в значительном количестве встречаются представители и других групп – монганной, или горной, лесостепной, альпийской и других.

Основная часть грибов произрастает в лесном поясе, занимающем большую часть территории заповедника и его охранной зоны. На северном макросклоне хребта, в нижней части распространены преимущественно папоротниково-разнотравные пихтовые и пихтово-кедровые леса, иногда со значительным участием березы, с хорошо развитым подлеском из крупноствольных рябины, черемухи, ивы, ольховника, с подростом из лесообразующих пород. По поймам рек встречаются тополевые леса с преобладанием тополя душистого, содержащие в травянистом ярусе реликтовые виды. На южном макросклоне Хамар-Дабана, в нижней его части преобладают сосново-лиственничные с участием кедра и березы леса мохово-лишайникового и рододендронового типов.

Ниже приведены данные о редких видах макромицетов, произрастающих на территории Байкальского заповедника и его охранной зоны.

Arrhenia discorosea (Pilát) Zvyagina, Alexandrova et Bulyonkova – аррения розоводисковая (Basidiomycota, Agaricales). Шляпка 1.5–4 см в диам., с ямочкой, воронковидная, гигрофанная, у края просвечивающая, полосатая, розоватая, буро-серая. Пластинки низбегающие, с анастомозами, узкие, довольно частые, чередующиеся с пластиночками, розовые, грязно-розовые, одноцветные со шляпкой или ярче. Ножка 1.2–2 × 0.3–0.5 см, центральная или эксцентрическая, трубчатая, розовато-ореховая, розовато-буря, буро-серая, одноцветная со шляпкой. Основание ножки одето ярко-розовым мицелием. При высыхании плодовое тело темнеет до почти черной окраски. – Предгорья Хамар-Дабана. Предпочитает влажные экотопы. Пойменные пихтово-еловые леса, обычно на древесине березы или тополя душистого. Редкий вид с дизъюнктивным ареалом. Реликт неморальной флоры (Красная книга..., 2013).

Cerioporus choseniae (Vassilkov) Zmitr. et Kovalenko [= *Polyporus choseniae* (Vassilkov) Parmasto] – трутовик чозениевый (Basidiomycota, Polyporales). Плодовые тела однолетние, черепитчатые или одиночные, мясистые. Шляпка боковая, 6–10 × 5–8 × 1–4 см, с острым, обычно подвернутым краем, темно-желтая, в основании коричневая, с мелкими бархатистыми коричневыми студенистыми чешуями, размыто радиально-исчерченная. Поры 1–3 на 1 мм, округлые, ячеистые, желтоватые с белым неровным краем, на изгибах шляпки низбегающие. Ножка зачаточная, боковая, в виде бугорка, до самого основания покрыта гименофором, переходящим в сетчатый рисунок. Ткань упругая, кремовая, в сухом состоянии становится достаточно твердой, вязкой. – Предгорья Хамар-Дабана. Живые деревья, сухостой и валежник тополя душистого, ивы и чозении в поймах и по берегам горных рек и озер, чаще на вынесенных рекой стволах крупных деревьев. Редкий вид (Красная книга..., 2002, 2013).

Clavariadelphus pistillaris (L.) Donk – клавариадельфус пестиковый (Basidiomycota, Gomphales). Плодовые тела булабовидные, до 17 см выс. и 1–5 см диам., продольно-морщинистые, желтые, рыжеватые или красновато-бурые, у основания беловойлочные. Ткань вначале плотная, затем губчатая, белая или розовая, на срезе красновато-буря. – Предгорья Хамар-Дабана. Развивается в хвойных и смешанных лесах как сапротроф на почве. Плодовые тела образуются один раз в несколько лет. Редкий вид (Красная книга..., 1984, 1988).

Cordyceps militaris (L.) Link – кордицепс военный (Ascomycota, Hypocreales). Стромы ярко-оранжевые, одиночные, булавовидные, прямые или изогнутые, 2–4 × 0.3–0.8 см. Плодущая часть стромы сначала гладкая, затем шероховатая, мелкобороздчатая, ножка цилиндрическая, к основанию почти белая, опушенная, образуется из крупного склероция, который занимает весь объем пораженной куколки насекомого. Сумки удлинённо-цилиндрические, 8-споровые. Паразит на личинках и куколках различных чешуекрылых, реже на имаго двукрылых. – Северный макросклон Хамар-Дабана. Встречается в различных типах леса, но всегда во влажных местообитаниях. Приурочен к пойменным лесам с участием тополя душистого, реже в прируловых зарослях душекии кустарниковой. Редкий вид с дизъюнктивным ареалом (Красная книга..., 2002, 2013).

Favolus pseudobetulinus (Murashk. ex Pilát) Sotome et T. Hatt. – трутовик ложноберезовый (Basidiomycota, Polyporales). Плодовое тело однолетнее, одиночное, почковидное, 10–14 × 20–26 × 6–8 см, без явной ножки, упругое, сочное, в подсушенном состоянии пробковидное. Шляпка кремовая, с коричневой, разрывающейся на зоны и чешуи тонкой пленкой, шелковистая, с острым, слегка волнистым краем. Поры крупные (0.5–3 на 1 мм), угловатые, беловатые или соломенно-желтые. Поровая поверхность неравномерная, имеются более крупные поры, расположенные редко в небольших вдавленных углублениях по всей поверхности. – Растет на валеже березы и осины в пойменных темнохвойных лесах, производных светлохвойных сообществах на предгорных равнинах и на шлейфах хребтов. Редкий вид (Красная книга..., 2002, 2013).

Ganoderma lucidum (Curtis) P. Karst. – трутовик лакированный (Basidiomycota, Polyporales). Плодовые тела округлые, веерообразные или почковидные, 3–10 см диам. и до 2–3 см толщ., с боковой или вертикальной ножкой 2–3 × 8–15 см. Поверхность шляпки покрыта рыжевато-пурпурной, кроваво-красной или каштаново-бурой, блестящей, как бы лакированной коркой. Такой же коркой покрыта и ножка. Ткань пробковатая, затем твердеющая до деревянистой, цвета древесины или светло-рыжеватая. Трубочки удлинённые, обычно одного цвета с тканью, поры округлые, мелкие, 3–6 на 1 мм. – Предгорья Хамар-Дабана. Растет у основания стволов и на корнях ослабленных деревьев, реже как сапротроф на сухостое и пнях. Вызывает белую гниль. Редкий вид. Реликт неморальной флоры (Красная книга..., 1988, 2008, 2013).

Hericium coralloides (Scop.) Pers. – гериций кораллоподобный (Basidiomycota, Russulales). Плодовое тело до 20–40 см в диам., кораллоподобно разветвленное от самого основания. Основание иногда желвакообразное, мясистое, позднее твердеющее. Ветви почти целиком покрыты шипами (чаще с нижней стороны), обычно направленными вниз – длинными (1–2 см), тонкими, довольно ломкими. Мякоть белая, волокнистая упругая, с возрастом становится жесткомясистой, слегка горьковатая, без выраженного запаха. – Предгорья Хамар-Дабана. Растет на валежной древесине лиственных пород, преимущественно березы и осины, в дуплах живых лиственных деревьев. Уязвимый вид с сокращающейся численностью (Красная книга..., 1984, 1988).

Leccinum versipelle (Fr. et Hök) Snell [= *L. percandidum* (Vassilkov) Watling; = *L. testaceoscabrum* Secr. ex Singer] – осиновик белый (Basidiomycota, Boletales). Шляпка полушаровидная, впоследствии распростертая, 6–20 см в диам., сухая, белая с розоватым, коричневатым или даже сине-зеленоватым оттенком. Трубочки белые, позднее кремово-серые, 1–3 см дл., с мелкими округлыми порами. Ножка 4–17 × 2–6 см, белая, с чешуйками, в зрелом состоянии темнеющими, особенно в нижней части, крепкая, утолщена к основанию. Мякоть белая, сочная, мясистая, в основании ножки желтоватая или зеленоватая, на срезе быстро окрашивается в синеvато-серый цвет в шляпке и лилово-красноватый в ножке, позже темнеет до фиолетово-коричневой и черноватой. – Северный макросклон Хамар-Дабана. Микоризный симбиот березы и осины, реже пихты, ели, сосны, кедра. Приурочен к сырым зеленомошным хвойным лесам. Редкий вид (Красная книга..., 2002, 2013).

Mutinus caninus (Huds.) Fr. – мутинус собачий (Basidiomycota, Phallales). Молодое плодовое тело овальное или яйцевидное, 2–3 см в диам., белое. Оболочка (перидий) при созревании разрывается на вершине на 2–3 лопасти и сохраняется у основания зрелой базидиомы. Рецептакул цилиндрический, полый, губчатый, оранжево-желтоватый, 5–12 × 0.4–1 см, заостренный на вершине. Вершина красная, без шляпки, покрыта оливково-зеленой слизистой глебой с резким неприятным запахом. – Северный макросклон Хамар-Дабана. Пойменные кустарниковые заросли на почве богатой гумусом и органическими остатками, иногда на сильно разрушенной древесине лиственных пород. Редкий вид (Красная книга..., 2002, 2008, 2013).

Phallus impudicus L. – веселка обыкновенная (Basidiomycota, Phallales). Гастероидный гриб в зрелом состоянии выс. 10–30 см. Развивается в несколько этапов. Первый этап – «стадия яйца» (за-

мкнутое плодовое тело) – длится в течение 3–4 недель. Накопив пластические ресурсы, перидий замкнутого плодового тела разрывается и гриб начинает расти, прибавляя по 0.5 см в мин (рекордсмен по скорости роста плодовых тел среди макромицетов). Плодовое тело в «стадии яйца» полуподземное, овально-шаровидной или яйцевидной формы грязно-белой или желтоватой окраски, достигающее в размере 4–9 см. Снизу яйца тянутся остатки мицелия, напоминающие корешки. Под толстой и плотной кожицей расположена желеобразная желтоватая масса, после которой идет темный пористо-плотный зачаток будущей шляпки, а в центральной части – светлый зачаток будущей ножки. Перидий разрывается на 2–3 лопасти (сохраняющиеся у основания ножки) и начинается быстрое вытягивание рецептакула. Головка рецептакула 1.5–3.5 см диам., колокольчатой формы и ячеистой структуры, легко отделяется от ножки. Цвет вначале темно-зеленый, затем темно-оливковый; поверхность быстро ослизняется. От слизистой шляпки исходит крайне неприятный запах падали, привлекающей множество насекомых. Ножка цилиндрической формы, 1.5–3 см диам. и 8–25 см дл., полая, с тонкими стенками и заостренным верхом. Вольва свободная, лепестковидная, слабоприкрепленная. – Предгорья Хамар-Дабана. Произрастает в лиственных, смешанных лесах. Растет группами, предпочитая прятаться в кустарнике и траве. Может быть сапротрофом или образует микоризу с некоторыми деревьями и кустарниками. Редкий вид (Красная книга..., 2008).

Skeletocutis lilacina A. David et Jean Keller – скелетокутис лиловый (Basidiomycota, Polyporales). Однолетний, распростертый, тонкий, небольшой гриб до 6 см в диам., обычно округлой формы, иногда состоит из нескольких сливающихся плодовых тел. В свежем состоянии губчатый, эластичный, в сухом твердеет. Шляпка еле заметная, 5–10 мм шириной, напоминает отогнутый край, беловатая, слегка опушенная. Поровая поверхность ярко-лиловая, поры небольшие, 5–6 на 1 мм, округлые, с возрастом выцветают до ржаво-коричневых. Подстилка рыжеватая, у старых – просвечивает сквозь поры. Ткань тонкая, двойная, с войлочным и хрящевидным слоем. – На валеже лиственных и отмерших ветвях кедрового стланика в субальпийско-подгольцовых кустарниковых сообществах (кедрово-стланиковых зарослях). Редкий вид (Красная книга..., 2002, 2013).

Список литературы

Красная книга СССР. 1984. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Т. 2. М. 480 с.

Красная книга РСФСР (растения). 1988. М. 599 с.

Красная книга Республики Бурятия. Растения. Грибы. 2002. Новосибирск. 340 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). 2008. М. 855 с.

Красная книга Республики Бурятия: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов. Изд. 3-е, перераб. и доп. 2013. Улан-Удэ. 688 с.

Rare macromycetes species of the Baikal Nature Reserve (Southern Baikal Region)

Krasnopevtseva A. S.*, Krasnopevtseva V. M.

Tankhoi, Baikal State Nature Biosphere Reserve

*E-mail: krasaleksa@gmail.com

The Baikal Nature Reserve is situated on a Central part of the Khamar-Daban. The article provides an information on rare species of macromycetes growing in the reserve and its buffer zone which are included in the Red data book both of the Buryatia Republic and the Russian Federation.

ОБОСНОВАНИЕ ВЫБОРА ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО ДАТИРОВАНИЯ ВОЗРАСТА КАМЕННЫХ СООРУЖЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ

Курбатов А. А.*, Сони́на А. В.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: arkadiy1416@gmail.com

Метод лихенометрического датирования используется при определении возраста палеогеографических и археологических объектов и представляет альтернативу другим методам датирования, обладая технической простотой и низкой стоимостью. Но существуют и методические проблемы, связанные с точностью и воспроизводимостью датировок, а также с подбором лишайников-индикаторов, так как видовой состав лишайников на объектах датирования часто сильно различается, и невозможно ограничиться только одним видом, например, широко признанным *Rhizocarpon geo-*

graficum (L.) DC. Для видов лишайников, пригодных для лихенометрии должны соблюдаться определенные требования, одним из которых является большая продолжительность жизни, связанная в свою очередь с особенностью роста. Цель настоящего исследования – изучение особенностей роста двух видов эпилитных лишайников, широко распространенных на территории Карелии, для обоснования возможности использования их в лихенометрии.

Исследование проводилось на трех мониторинговых пробных площадках радиусом до 1.5 м, заложенных на прибрежных выходах диабазов р. Суны на территории Государственного природного заповедника «Кивач» (Кондопожский р-н, Республика Карелия) в условиях среднетаежной подзоны. В настоящей работе анализировался прирост талломов двух видов – *Lecanora muralis* (Schreb.) Rabenh. (леканора настенная) и *Lecidea lapicida* (Ach.) Ach. (лецидея каменистая) за период 2007–2008 гг. Рост выбранных на скальном участке талломов изучен посредством сравнения закартированных контуров маркированных талломов в разные годы наблюдения (2007, 2008, 2011 и 2017).

Выбранные виды лишайников являются облигатными эпилитами, характеризуются плагиотропным типом роста, имеют радиальные талломы, которые относятся к накипному классу. Лецидея имеет ареолированный, а леканора настенная – диморфный таллом: центральная часть представлена чешуйчатым морфотипом, а краевая часть – лопастным (Голубкова, Бязров, 1989). На площадках было закартировано 65 талломов данных видов: *Lecanora muralis* – 18 талломов размером от 1.3 см² до 18 см², *Lecidea lapicida* – 47 талломов размером от 0.3 до 21 см². Талломы леканоры были встречены на одной учетной площадке, талломы лецидеи – на двух. Оба вида обитали в условиях супралиторали, не подвергались прямому воздействию со стороны реки. Возрастной ряд лецидеи более длинный, чем у леканоры, однако крупных талломов с площадью более 10 см² обнаружено всего три.

Для выявления особенностей роста данных эпилитных лишайников был использован регрессионный анализ (Ивантер, Коросов, 2010). В результате анализа данных, полученных для двух видов лишайников, развивающихся в условиях побережья, выявлены общие закономерности роста. Анализ зависимостей приростов от размеров талломов позволил выявить три фазы роста: долинейная фаза, которая лучше всего описывается степенной функцией, линейная фаза – линейной функцией, постлинейная фаза – логарифмической функцией. В фазе долинейного роста идет постепенное увеличение годовых приростов, в линейной фазе приросты достигают максимальных значений и несколько стабилизируются, в постлинейной фазе происходит снижение годовых приростов до полной остановки роста. Среднее значение годовых приростов для *Lecanora muralis* представлены в таблице.

Таблица. Средние годовые приросты талломов лишайников *Lecanora muralis* и *Lecidea lapicida*

Вид	Долинейная фаза роста, значения приростов (см ²) M ± σ	Линейная фаза роста, значения приростов (см ²) M ± σ	Постлинейная фаза роста, значения приростов (см ²) M ± σ
<i>Lecanora muralis</i>	0.19 ± 0.05	0.41 ± 0.11	0.30 ± 0.09
<i>Lecidea lapicida</i>	0.2 ± 0.11	0.40 ± 0.34	–

Примечание: M – среднее значение прироста (для *Lecanora muralis* n = 18, для *Lecidea lapicida* n = 47), σ – стандартное отклонение.

Условный переход между долинейной и линейной фазами у *Lecanora muralis* начинается между размерами талломов 3 см², переход между линейной и постлинейной фазами – с 6 см². Максимальный размер талломов достигает 18 см².

Выявленные функций роста позволяют рассчитать теоретические значения приростов при заданных размерах талломов, следовательно, и возраст особи в конкретных условиях среды. Долинейная фаза этого вида в данных условиях описывается уравнением $y = 0.17x^{0.75}$, линейная фаза – $y = 0.0271x + 0.3386$, постлинейная – $y = -0.089\ln(x) + 0.6426$.

Вид *L. muralis* размножается половым путем, который представляет собой длительный процесс формирования таллома из аскоспор микобионта, включающий стадию лихенизации. Очевидно, что развитие таллома лишайника начинается с микроскопического размера не визуализируемого глазом, поэтому начальный теоретический размер задан как таллом площадью 0.01 см². В возрасте 10 лет размер таллома составляет 0.18 см², а в 15 лет – 0.50 см², то есть становится визуально заметным на поверхности скального субстрата, эти значения соответствуют сроку появления лишайников на поверхности субстрата, который в среднем составляет 10–15 лет (Галанин, Глушкова,

2003). Построенная математическая модель позволяет высчитать теоретический возраст талломов, так, максимальный размер талломов в выборке составляет 18 см², теоретический возраст равен 64 года.

Для вида *Lecidea lapicida* выявлены сходные закономерности, однако в силу малой выборки не удалось описать математически фазу постлинейного роста. Условный переход между долинейной и линейной фазами роста начинается с площади таллома 3 см², а между линейной и постлинейной – с 8 см². Долинейная фаза роста этого вида описывается уравнением $y = 0.0927x^{0.941}$, линейная фаза – $y = 0.0271x + 0.3386$. Максимальный размер таллома в линейной фазе роста составляет 8 см², что соответствует теоретическому возрасту таллома 70 лет для этого вида в данных условиях среды. Постлинейный рост, характеризующийся незначительными приростами таллома, может обеспечить ему существование в течение такого же времени, как и длительность предыдущих фаз. Однако, данное утверждение требует проверки в условиях натуральных наблюдений.

Проведенное исследование показало, что у лишайников *Lecanora muralis* и *Lecidea lapicida* выявлены три фазы роста. На основании построенных математических моделей рассчитаны теоретические приросты и возраст талломов, обитающих в конкретных условиях среды. Установлено, что вид *L. lapicida* характеризуется более продолжительным ростом в отличие от вида *Lecanora muralis*, но тем не менее общая продолжительность жизни отдельной особи леканоры не превышает 200 лет, что ограничивает возможность широкого использования вида для датирования возраста археологических объектов, обычно более древних. Данный вид может быть рекомендован как объект-индикатор в лихенометрии для ограниченного временного периода с учетом определенных условий среды.

Список литературы

- Галанин А. А., Глушкова О. Ю. 2003. Лихенометрия // Вестник РФФИ. № 3. С. 3–8.
 Голубкова Н. С., Бязров Л. Г. 1989. Жизненные формы лишайников и лихеносинузии // Ботанический журнал. Т. 74, № 6. С. 749–805.
 Ивангер Э. В., Коросов А. В. 2010. Элементарная биометрия: учебное пособие. Петрозаводск. 104 с.

The rationale for the selection of lichen species for a lichenometric dating of stone constructions on the territory of the Republic of Karelia

Kurbatov A. A.*, Sonina A. V.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: arkadiy1416@gmail.com

The study found that *Lecanora muralis* и *Lecidea lapicida* have three phases of growth. Theoretical radial growth rate and age of thalli calculated were based on the regressive dependence of radial growth rates from sizes of thalli. It is established that *Lecidea lapicida* has a greater life expectancy than *Lecanora muralis*. The life expectancy of *Lecidea lapicida* is not more than 200 years, therefore, use for dating more ancient archaeological sites is impossible. This study can serve as a basis for the implementation of the lichenometric dating of stone construction in terms of coasts on the territory of the Republic of Karelia.

ФИТОТРОФНАЯ ПАРАЗИТИЧЕСКАЯ МИКОБИОТА СИРИНГАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н. В. БАГРОВА ТАВРИЧЕСКОЙ АКАДЕМИИ КРЫМСКОГО ФЕДЕРАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. В. И. ВЕРНАДСКОГО

Просьянникова И. Б.

Симферополь, Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского

E-mail: aphanisomenon@mail.ru

Инвентаризация биоты была и остается первоосновой всех без исключения направлений исследований в классической ботанике. Полные списки биоты, включая микобиоту, являются научным фундаментом, на котором строятся дальнейшие исследования в сфере выявления и сохранения биологического разнообразия регионов. Фитотрофные паразитические микромицеты являются неотъемлемой составляющей природных экосистем и агрофитоценозов Крыма. В результате выращивания монокультур, особенно интродуцированных видов и сортов, некоторые заболевания растений могут принимать форму эпифитотий.

Площадь Ботанического сада имени Н. В. Багрова Таврической академии ФГАОУ ВО «Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского» (БС КФУ) составляет 32.5 га. Сирингарий, как одна из экспозиций БС КФУ, занимает площадь около 1.5 га и располагается в его верхней части на удалении от исторических зданий и парадных партеров – розария и Большой цветочной поляны.

Сирингарий представляет собой экспозицию декоративных кустарников, центральное место среди которых занимает сирень. Центральной систематической группой коллекции является род *Syringa* L., представленный 7 видами, 4 подвидами, 1 формой, 1 разновидностью и 56 сортами. Виды и подвиды относятся к настоящим сиреням секций обыкновенные (*Syringa vulgaris* L., *S. pubescens* Turcz., *S. pubescens* subsp. *microphylla* (Diels) M. C. Chang et X. L. Chen) и волосистые сирени (*S. villosa* Vahl, *S. villosa* subsp. *wolfii* (C. K. Schneid.) Jin Y. Chen et D. Y. Hong, *S. komarowii* C. K. Schneid., *S. josikaea* J. Jacq. ex Rchb. f.) и лигустринам (*S. reticulata* subsp. *amurensis* (Rupr.) P. S. Green et M. C. Chang, *S. reticulata* subsp. *pekinensis* (Rupr.) P. S. Green et M. C. Chang). Имеются сорта селекции Лемуанов, Л. А. Колесникова, И. Престон, а также других селекционеров России, Украины, Белоруссии, Голландии, Германии, Франции, Бельгии и США. Помимо сирени, в состав экспозиции включены более 150 видов, форм и сортов других кустарников. Наиболее крупные роды – *Berberis* L., *Deutzia* Thunb. и *Philadelphus* L. (Аннотированный., 2014). Поэтому для поддержания декоративных свойств коллекции сирингария требуется обобщение сведений о структуре паразитической микобиоты, трофически связанной с цветочно-декоративными растениями данной экспозиции Ботанического сада. Целью наших исследований явилось изучение видового состава фитотрофных микромицетов, консортивно связанных с растениями сирингария БС КФУ и оценка их вредоносности.

Сбор гербарных образцов паразитических грибов растений производился в течение вегетационных сезонов 2016–2017 гг. детально-маршрутным методом на территории сирингария БС КФУ. Микологическое обследование территории с отбором образцов зараженных видов растений коллекции, а также сопутствующей сорной растительности осуществлялось регулярно, один раз в месяц на протяжении вегетационных сезонов всего периода исследований. Собранный гербарий обрабатывался по общепринятой методике (Основные., 1974). Идентификацию образцов грибов на питающих растениях проводили стандартным методом с помощью общепринятых определителей. Названия микромицетов и сокращения авторов приведены в соответствии с номенклатурной базой данных Index Fungorum (2017). Названия питающих растений представлены в соответствии с сайтом The Plant List (2017).

Таблица 1. Количественное распределение фитотрофных микромицетов, обнаруженных на территории сирингария Ботанического сада Таврической академии

Таксон	Количество родов	Количество видов
Oomycota	2	2
Ascomycota	12	24
Basidiomycota	3	7
Всего	17	33

В результате проведенных исследований нами обнаружено 33 вида из 17 родов паразитических грибов, принадлежащих трем отделам грибов и грибоподобных организмов (ГРПО) (табл. 1). Доминирующими по количеству родов являются представители отдела Ascomycota – 12 родов (что составляет 70.6% от общего количества видов) и 24 вида (72.7%), меньшее количество составляют представители отдела Basidiomycota – 3 рода и 7 видов (17.7 и 21.2% соответственно). Отдел Oomycota (ГРПО) представлен двумя родами (11.8%) и двумя видами (6.1%).

Видовой состав фитотрофных микромицетов, зафиксированных нами на территории сирингария Ботанического сада ТНУ в 2016–2017 гг., приводится далее.

Chromista

Oomycota

Peronosporomycetes

Albuginales

Albuginaceae

Wilsoniana portulacae (DC.) Thines – на *Portulaca oleracea* L. 26.08.2016; 19.07.2017.

Peronosporales

Peronosporaceae

Peronospora alsinearum Casp. – на *Stellaria media* (L.) Vill. 20.04.2016; 03.05.2017.

Fungi

Ascomycota

Leotiomycetes

Erysiphales

Erysiphaceae

Erysiphe berberidis DC. – на *Berberis vulgaris* L. 16.06.2016; 19.07.2017.

E. elevata (Burrill) U. Braun et S. Takam. – на *Catalpa bignonioides* Walter 26.08.2016; 28.08.2017.

E. convolvuli DC. – на *Convolvulus arvensis* L. 26.08.2016; 13.09.2017.

E. howeana U. Braun. – на *Oenothera biennis* L. L. 26.08.2016; 28.08.2017.

E. pisi DC. – на *Medicago falcata* L. 01.10.2017.

E. syringae Schwein. – на *Syringa vulgaris* L. 10.09.2016; 26.08.2017.

Golovinomyces cichoracearum (DC.) V. P. Heluta – на *Solidago virgaurea* L. 15.09.2016; 17.08.2017; на *Symphyotrichum novi-belgii* (L.) G. L. Nesom 17.09.2016; 13.09.2017.

G. chrysanthemi (Rabenh.) M. Bradshaw, U. Braun, Meeboon et S. Takam. – на *Chrysanthemum indicum* L. 08.10.16; 26.08.2017.

G. cynoglossi (Wallr.) V. P. Heluta – на *Echium* sp. 1.10.2016; 26.08.2017.

Podosphaera aphanis (Wallr.) U. Braun et S. Takam – на *Agrimonia eupatoria* L. 22.08.2016; 10.09.2017.

P. euphorbiae (Castagne) U. Braun et S. Takam. – на *Euphorbia marginata* Pursch. 17.09.2016; 26.08.2017.

P. fusca (Fr.) U. Braun et Shishkoff – на *Dahlia* × *cultourum* Thores. et Reis. 10.09.2016; 13.09.2017; на *Calendula officinalis* L. 12.08.2016; 19.07.2017.

Dothideomycetes

Botryosphaeriales

Phyllostictaceae

Phyllosticta tussilaginis Woron. – на *Tussilago farfara* L. 10.09.2016; 26.08.2017.

Ph. petuniae Speg. – на *Paeonia lactiflora* Pall. 26.08.2016; 19.07.2017.

Capnodiales

Cladosporiaceae

Cladosporium herbarum (Pers.) Link. – на *Festuca glauca* Vill. 13.05.2016; 26.08.2017.

C. iridis (Fautrey et Roum.) G. A. de Vries – на *Iris* × *hybrida* Retz. 8.08.2016; 16.06.2017.

C. syringae (Oudem.) Montem. на *Syringa vulgaris* L. 08.10.2016; 26.08.2017.

Pleosporales

Pleosporaceae

Alternaria solani Sorauer – на *Datura innoxia* Mill. 8.08.2016; 13.09.2017.

Mycosphaerellales

Mycosphaerellaceae

Ramularia grevilleana (Tul. et C. Tul. ex Oudem.) – на *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke 26.08.2016; 19.07.2017.

Septoria chrysanthemella Sacc. – на *Chrysanthemum indicum* L. 10.09.2016; 26.08.2017.

Stigmina carpophila (Lév.) M. B. Ellis – на *Padus racemosa* (Lam.) Gilib. 26.08.2016; 19.07.2017.

Leotiomycetes

Helotiales

Dermateaceae

Diplocarpon earlianum (Ellis et Everh.) F. A. Wolf – на *Duchesnea indica* (Jacks.) Focke 16.08.2016; 25.07.2017.

Sordariomycetes

Hypocreales

Nectriaceae

Nectria cinnabarina (Tode) Fr. – на *Chrysanthemum indicum* L. 05.11.2017.

Fusarium oxysporum E. F. Sm. et Swingle – на *Chrysanthemum indicum* L. 10.09.2016; 06.08.2017; на *Dahlia* × *cultourum* Thores. et Reis. 10.09.2016.

Basidiomycota
Pucciniomycetes
Pucciniales
Cronartiaceae

Cronartium pini (Willd.) Jørst. – на *Paeonia lactiflora* Pall., 04.09.2016, 19.07.2017.

Coleosporiaceae

Coleosporium tussilaginis (Pers.) Lév. – на *Tussilago farfara* L. 06.08.2016.

Pucciniaceae

Puccinia antirrhini Dietel et Holw. – на *Antirrhinum majus* L. 10.09.2016.

P. coronata Corda – на *Arrhenatherum elatius* (L.) P. Beauv. ex J. Presl et C. Presl. 05.11.2016, 16.06.2017.

P. cynodontis Lacroix ex Desm. – на *Cynodon dactylon* (L.) Pers. 10.09.2016; 26.08.2017.

P. malvacearum Bertero ex Mont. – на *Althaea rosea* (L.) Cav. 08.10.2016; 16.06.2017.

P. menthae Pers. – на *Mentha × piperita* L. 27.07.2016; 28.08.2017.

При интродукции растений на экспозиционные участки ботанического сада неизбежно происходит привнесение патогенных микромицетов. При этом болезни снижают продуктивность и декоративные качества растений, вызывая преждевременное усыхание и опадение листьев, появление на них налетов, некротических пятен, пустулы, деформацию лепестков и соцветий, а нередко и полную гибель растений. В связи с вышеуказанными симптомами нами выявлены наиболее вредоносные заболевания для цветочных культур сирингария: *Erysiphe syringae* на *Syringa vulgaris*, *Golovinomyces cichoracearum* на *Solidago virgaurea*, *Cronartium pini* на *Paeonia lactiflora*, *Puccinia antirrhini* на *Antirrhinum majus*, *Puccinia malvacearum* на *Althaea rosea* и ряд других. Паразитические грибы растений сирингария обнаружены на 27 видах высших растений из 18 семейств покрытосеменных растений, преимущественно двудольных (Magnoliopsida, 16 семейств), но также однодольных (Liliopsida, 2 семейства – Poaceae и Iridaceae). Наибольшее количество видов паразитических грибов ассоциировано с растениями из семейства Asteraceae (6 видов), что составляет 22% от общего количества видов.

Список литературы

Аннотированный каталог растений Ботанического сада Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. 2014. Симферополь. 184 с.

Основные методы фитопатологических исследований. 1974. М. 191 с.

Index Fungorum. 2017. <http://www.indexfungorum.org> (Accessed 10.01.2017).

The Plant list. 2017. <http://www.theplantlist.org> (Accessed 10.01.2017).

Phytotrophic parasitic mycobiota of syringarium of N. V. Bagrov botanical garden of the Taurida Academy of Crimean University

Prosiannikova I. B.

Simferopol, Vernadsky Crimean Federal University

E-mail: aphanisomenon@mail.ru

As a result of mycological studies for 2016–2017 field seasons, we found 33 species of parasitic fungi belonging to 17 genera of three divisions of fungi and fungi-like organisms. Their harmfulness was revealed and estimated. Dominating representatives of phytotrophic mycobiota belong to Ascomycota (24 species from 12 genera). Representatives of Basidiomycota are presented more modestly (7 species from 3 genera). It is noted that phytotrophic fungi parasitize on representatives of 18 families of angiosperms, with the greatest species number of fungi (22%) associated with Asteraceae family.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ В ПУСТЫННЫХ НИЗКОГОРЬЯХ ЮГО-ВОСТОКА КАЗАХСТАНА

Рахимова Е. В.*, Ермакова Б. Д., Кызметова Л. А.

Алматы, Институт ботаники и фитоинтродукции

*E-mail: evrakhim@mail.ru

На территории юго-востока Казахстана расположены пустынные низкогорья различных горных систем: Чу-Илийские горы (западная оконечность Заилийского Алатау), горы Сюгаты, Богуты, Турайгыр (восточная оконечность Заилийского Алатау), Чулак и Малайсары (западные отроги Джун-

гарского Алатау). Пустынные низкогорья отличаются пестрым и разнообразным растительным покровом и значительной представленностью редких растений, занесенных в Красную книгу Казахстана (Иващенко, 2008).

Материал для предлагаемой статьи получен в результате определения собственных сборов авторов, а также при анализе литературных данных (Бызова, 1965) и ревизии гербарного фонда Института ботаники и фитоинтродукции.

В пустынных низкогорьях юго-востока Казахстана обнаружено 122 вида ржавчинных грибов (Basidiomycota, Uredinales) из 9 родов (табл. 1).

Таблица 1. Таксономическая структура биоты ржавчинных грибов пустынных низкогорий юго-востока Казахстана

Класс	Порядок	Семейство	Род (число видов)
Urediniomycetes	Uredinales	Melampsoraceae	<i>Melampsora</i> (5)
		Phragmidiaceae	<i>Phragmidium</i> (10)
		Pucciniaceae	<i>Gymnosporangium</i> (1)
			<i>Miyagia</i> (1)
			<i>Nielsenia</i> (1)
			<i>Puccinia</i> (69)
		<i>Uromyces</i> (27)	
Uropyxidaceae	<i>Tranzschelia</i> (2)		
Insertae sedis			<i>Aecidium</i> (6)
Итого		4	9 (122)

На территории Чу-Илийских гор обнаружено 104 вида ржавчинных грибов, в Сюгатах – 34 вида, в Богутах – 6, в Турайгыре – 14, на территории хребта Малайсары – 39 видов, в Чулаке – 6 (табл. 2).

Таблица 2. Характеристика биоты ржавчинных грибов пустынных низкогорий юго-востока Казахстана

Параметр	Пустынные низкогорья					
	Чу-Илийские горы	Сюгаты	Богуты	Турайгыр	Малайсары	Чулак
Число видов	104	34	6	14	39	6
Число родов	8	5	3	4	6	1
Соотношение видов и родов	13	6.8	2	3.5	6.5	6

Общих видов грибов, отмеченных для всех выше перечисленных территориальных единиц, не обнаружено. Для 5 территориальных единиц характерны два вида грибов, что составляет всего 1.6% от общего числа видов, выявленных в исследуемом регионе, для 4 территориальных единиц – 6 видов грибов (4.9% от общего числа видов), для 3 территориальных единиц – 17 видов грибов (13.9% от общего числа видов). Необходимо отметить виды грибов, встречающихся на редких растениях: в Чу-Илийских горах – *Puccinia tulipae* J. Schröt. на *Tulipa alberti* Regel, *T. behmiana* Regel и *Uromyces behenis* (DC.) Unger на *Silene muslimii* Pavl., в горах Малайсары – *Melampsora pruinosa* Tranzschel на *Populus pruinosa* Schrenk.

Семейство Melampsoraceae представлено 5 видами, из которых наиболее широко распространен вид *Melampsora euphorbiae* (Ficinus et C. Schub.) Castagne, обнаруженный в Чу-Илийских горах, Сюгатах и Богутах на *Euphorbia jaxartica* Prokh., *E. rapulum* Kar. et Kir., *E. soongarica* Boiss., *E. lamprocarpa* Prokh., *Euphorbia* sp. Вид *Melampsora pruinosa* Tranzschel найден на *Populus pruinosa* Schrenk в западной оконечности хребта Малайсары, примыкающей к пойме р. Или. *Melampsora salicina* Desm. и *M. laricis-epitea* Kleb. отмечены в Чу-Илийских горах на *Salix alba* L. *Melampsora apocyni* Tranzschel. встречается на *Trachomitum lancifolium* (Russanov) Pobed. по восточной границе (пойма реки Чарын) хребта Турайгыр.

Семейство Phragmidiaceae в пустынных низкогорьях юго-востока Казахстана представлено 10 видами. Наиболее распространены три вида: *Phragmidium devastatrix* Sorokin, *Ph. kamtschatkae* (H. W. Anderson) Arthur et Cummins и *Ph. potentillae* (Pers.) P. Karst. *Ph. devastatrix* и *Ph. kamtschatkae* отмечены на *Rosa platyacantha* Schrenk и *Rosa* sp. в Чу-Илийских горах, Сюгатах, Турайгыре, *Phragmidium potentillae* – на *Potentilla argentea* L., *P. asiatica* (Th. Wolf) Juz., *P. pedata* Willd. ex Hornem., *P. supina* L., *P. virgata* Lehm., *Potentilla* sp. в Чу-Илийских горах, Сюгатах, Малайсары. *Phragmidium circumvallatum* Magnus обнаружен в Чу-Илийских горах и Сюгатах на *Geum urbanum* L. и *G. aleppicum* Jacq. Остальные 6 видов встречаются локально: для Чу-Илийских гор характерны *Phragmidium fusiforme* J. Schröt. и *Ph. tuberculatum* Jul. Müll. на *Hulthemia persica* (Michx. ex C. Juss.) Bornm.; *Phragmidium rubi-idaei* (DC.) P. Karst. на *Rubus idaeus* L.; *Phragmidium sanguisorbae* (DC.) J. Schröt. на *Poterium polygamum* Waldst. et Kit. *Phragmidium bulbosum* (Fr.) Schldl. на *Rubus caesius* L. отмечен только в Сюгатах, *Phragmidium rosae-lacerantis* Dietel на *Rosa platyacantha* Schrenk и *Rosa* sp. – только в Малайсары.

Самое крупное в пустынных низкогорьях юго-востока Казахстана семейство Pucciniaceae представлено 99 видами из 5 родов (табл. 1). Самым богатым (69 видов) является род *Puccinia*. По всей территории исследований, кроме гор Богуты, отмечены два вида этого рода. И если *Puccinia punctata* Link встречается только на *Galium humifusum* M. Bieb. и *G. verum* L., то для *Puccinia recondita* Dietel et Holw. характерен более широкий круг растений-хозяев: *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Bromus danthoniae* Trin., *B. oxydon* Schrenk, *B. squarrosus* L., *Clematis songarica* Bunge, *Elytrigia elongata* (Host.) Nevski, *E. repens* (L.) Nevski, *E. trichophora* (Link) Nevski, *Eremopyrum bonaepartis* (Spreng.) Nevski, *E. orientale* (L.) Jaub. et Spach, *E. triticeum* (Gaertn.) Nevski, *Heterocaryum rigidum* A. DC., *Lappula microcarpa* (Ledeb.) Gurke, *Lappula* sp., *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *Lithospermum officinale* L., *Ranunculus regelianus* Ovcz., *Rindera tetraspis* Pall., *Taeniaterum crinitum* (Schreb.) Nevski, *Thalictrum simplex* L. Шесть видов обнаружено в четырех местообитаниях из шести. *Puccinia hieracii* (Röhl.) H. Mart на *Centaurea cyanus* L., *C. pulchella* Ledeb., *C. squarrosa* Willd., *Taraxacum officinale* F. H. Wigg., *Taraxacum* sp. встречается в Чу-Илийских горах, Турайгыре, Малайсары и Чулаке. В этих же местообитаниях зарегистрирована *Puccinia sogdiana* Kom. на *Ferula* sp. (Второй вид *Puccinia ferulae-songoricae* Tranzschel et Erem., поражающий ферулу, встречается гораздо реже). *Puccinia phlomidis* Thüm. отмечается на *Eremostachys affinis* Schrenk, *E. molucelloides* Bunge, *Eremostachys* sp., *Leonurus turkestanicus* V. I. Krecz. et Kuprian., *Leonurus* sp., *Phlomooides fetisowii* (Regel) Adylov, Kamelin et Makhm., *Ph. iliensis* (Regel) Adylov, Kamelin et Makhm., *Ph. oreophila* (Kar. et Kir.) Adylov, Kamelin et Makhm., *Ph. pratensis* (Kar. et Kir.) Adylov, Kamelin et Makhm., *Ph. speciosa* (Rupr.) Adylov, Kamelin et Makhm. в Чу-Илийских горах, Сюгаты, Турайгыре и Малайсары. В Чу-Илийских горах, Сюгаты, Малайсары и Чулаке встречаются *Puccinia scorzonerae* (Schumach.) Jacky на *Scorzonera* sp. и *Puccinia ziziphorae* P. Syd. et Syd. на *Ziziphora clinopodioides* Lam. и *Z. tenuior* L. *Puccinia wolgensis* Navashin обнаружена на *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb., *G. pusilla* (F. W. Schmidt) Schult. et Schult., *G. setifolia* Baker, *Stipa capillata* L., *S. sareptana* A. K. Becker и *Stipa* sp. на территории Чу-Илийских гор, Сюгаты, Богуты и Малайсары. 10 видов рода *Puccinia* встречаются в четырех местообитаниях из шести, остальные (51 вид) характерны для 1–2 местообитаний. Необходимо отметить вид рода *Puccinia*, встречающийся на редких растениях: *Puccinia tulipae* на *Tulipa alberti* и *T. behmiana*.

Второй крупный род *Uromyces* семейства Pucciniaceae насчитывает 27 представителей. Наиболее широко распространены: *Uromyces eurtiae* Tranzschel на *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *K. ewersmanniana* (Stschegl. ex Losinsk.) Grubov (Чу-Илийские горы, Турайгыр, Малайсары); *Uromyces polygoni-avicularis* (Pers.) G. H. Oth на *Polygonum aviculare* L., *P. patulum* M. Bieb. (Чу-Илийские горы, Сюгаты, Малайсары); *Uromyces scutellatus* (Schrank) Lév. на *Euphorbia jaxartica* Prokh., *Euphorbia* sp. (Чу-Илийские горы, Сюгаты, Турайгыр). Еще 24 представителя этого рода характерны для 1–2 местообитаний.

Три рода описываемого семейства встречаются редко и содержат по одному представителю. *Gymnosporangium fusisporum* E. Fisch. обнаружен на *Cotoneaster* sp. в горах Малайсары. В Чу-Илийских горах отмечены *Miyagia pseudosphaeria* (Mont.) Jørst на *Sonchus arvensis* L. и *Nielsenia sclerochloae* (Tranzschel) Syd. на *Sclerochloa dura* (L.) P. Beauv.

Семейство Ugoruxidaceae в пустынных низкогорьях юго-востока Казахстана представлено всего двумя видами, обнаруженными в Чу-Илийских горах: *Tranzschelia anemones* (Pers.) Nannf. на *Thalictrum simplex* L. и *Tranzschelia pruni-spinosae* (Pers.) Dietel на *Cerasus tianschanica* Pojark.

В пустынных низкогорьях юго-востока Казахстана отмечено 6 видов неясного систематического положения, большая часть из которых (5 видов) обнаружена в Чу-Илийских горах:

Aecidium euphorbiae Gmel. на *Euphorbia* sp.; *Aecidium dodartiae* Transchel на *Dodartia orientalis* L.; *Aecidium ixiolirionis* Kom. на *Ixiolirion tataricum* (Pall.) Roem., Schult. et Schult.; *Aecidium lithospermi* Thüm. на *Lithospermum* sp. и *Aecidium pediculari* Katajev на *Pedicularis macrochila* Vved. Вид *Aecidium ixiolirionis* найден также на территории гор Сюгаты, а *A. lithospermi* на *Lithospermum officinale* L. – в горах Малайсары. *Aecidium clematidis-songarica* Nevod. на *Clematis songarica* Bunge характерен только для Малайсары.

Список литературы

- Бызова З. М. 1965. Микофлора Чу-Илийских гор // Споровые растения Средней Азии и Казахстана. Ташкент. С. 127–133.
Иващенко А. А. 2008. Цветковые растения юго-востока Казахстана. Алматы. 184 с.

Comparative analysis of the diversity of rust fungi in the desert lower mountains of the South East of Kazakhstan

Rakhimova Y. V.*, Yermekova B. D., Kyzmetova L. A.

Almaty, Institute of Botany and Phytointroduction

E-mail: evrakhim@mail.ru

Of the 122 species of rust fungi found in the desert low mountains of the south-east of Kazakhstan, 104 species are noted on the territory of the Chu-Ili mountains, 34 species – in the Syugaty, 6 – in the Bogut, 14 – in the Turaygyr, 39 – in the Malaisary, 6 – in the Chulak. For the entire study area, except for the Bogut mountains, two species of fungi (*Puccinia punctata* and *P. recondita*) are typical, that is only 1.6% of the total number of species identified in the region under investigation. The largest family in the desert low mountains is Pucciniaceae, that is represented by 99 species from 5 genera. The genera *Puccinia* and *Uromyces* consist of the largest number of species (69 and 27, respectively). On rare plants were detected: in the Chu-Ili mountains – *Puccinia tulipae* on *Tulipa alberti*, *T. behmiana* and *Uromyces behenis* on *Silene muslimii*, in the Malaisary mountains – *Melampsora pruinosa* on *Populus pruinosa*.

ВИДЫ РОДОВ *RUBROBOLETUS* И *IMPERATOR* В ГОРНОМ КРЫМУ

Саркина И. С.

Ялта, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

E-mail: maslov_ivan@mail.ru

Род *Rubroboletus* Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 67 (2014) был обособлен в 2014 г. Типовой вид – *Rubroboletus sinicus* (W. F. Chiu) Kuan Zhao et Zhu L. Yang. В настоящее время род включает 14 видов: *R. demonensis* Vasquez, Simonini, Svetasheva, Mikšik et Vizzini in Tibpromma et al., Fungal Diversity 83: 190 (2017), *R. dupainii* (Boud.) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014), *R. eastwoodiae* (Murrill) Vasquez, Simonini, Svetasheva, Mikšik et Vizzini in Tibpromma et al., Fungal Diversity 83: 200 (2017), *R. haematinus* (Halling) D. Arora et J. L. Frank in Frank, Index Fungorum 248: 1 (2015), *R. latisporus* Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 68 (2014), *R. legaliae* (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin., Index Fungorum 246: 1 (2015), *R. lupinus* (Fr.) Costanzo, Gelardi, Simonini et Vizzini, Index Fungorum 233: 1 (2015), *R. pulcherrimus* (Thiers et Halling) D. Arora, N. Siegel et J. L. Frank 2015 in Frank, Index Fungorum 248: 1 (2015), *R. pulchrotinctus* (Alessio) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014), *R. rhodosanguineus* (Both) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014), *R. rhodoxanthus* (Krombh.) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014), *R. rubrosanguineus* (Cheype) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014), *R. satanas* (Lenz) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014) и *R. sinicus* (W. F. Chiu) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, Phytotaxa 188(2): 70 (2014). Виды рода характеризуются красной (полностью или частично) шляпкой, желтыми трубочками и оранжево-красными до кроваво-красных порами гименофора, розовым или красным сетчатым рисунком на поверхности ножки (у большинства видов) и синеющей на срезе мякотию.

Род *Imperator* Koller, Assyov, Bellanger, Bertéa, Loizides, G. Marques, P.-A. Moreau, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, Puddu et F. Rich., Index Fungorum 243: 1 (2015) был обособлен в 2015 г. Типовой вид – *Imperator torosus* (Fr.) Assyov, Bellanger, Bertéa, Courtec., Koller, Loizides, G. Marques, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, D. Puddu, F. Rich. et P.-A. Moreau. В настоящее время род включает три вида: *I. luteocupreus* (Bertéa et Estadès) Assyov, Bellanger, Bertéa, Courtec., Koller, Loizides, G. Marques, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, D. Puddu, F. Rich. et P.-A. Moreau, Index Fungorum 243: 1 (2015), *I. rhodopurpureus* (Smotl.) Assyov, Bellanger, Bertéa, Courtec., Koller, Loizides, G. Marques, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, D. Puddu, F.

Rich. et P.-A. Moreau, Index Fungorum 243: 1 (2015) и *I. torosus* (Fr.) Assyov, Bellanger, Bertéa, Courtec., Koller, Loizides, G. Marques, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, D. Puddu, F. Rich. et P.-A. Moreau, Index Fungorum 243: 1 (2015). Виды рода характеризуются оригинальным сочетанием окраски и ее высокой хроматической изменчивостью: шляпка от желтой и оранжевой до карминовой и темно-красной, ножка – от желтой до красновато-оранжевой с темно-пурпурно-красным основанием, с сетчатым рисунком, поры гименофора – от желтых до красных и пурпурных. Типичны изменение окраски поверхности шляпки и гименофора в местах надавливания до синей и черноватой и интенсивное потемнение мякоти на срезе.

Почти все виды рассматриваемых родов являются термофильными, известны из широколиственных лесов на известковых почвах и распространены преимущественно в Центральной и Южной Европе или уже – в Средиземноморье. Поэтому крымские леса благоприятны для их распространения. Горно-лесная часть занимает южную и восточную части Крымского п-ова и составляет около 40% его площади (10 020 и 26 860 км², соответственно). Леса (дубовые, буковые, сосновые) занимают 338 тыс. га Горного Крыма, общая лесистость п-ова – 12.7%. В Горный Крым входят четыре ландшафтных области: 1) Крымское лесное среднегорье (Главная Крымская гряда), 2) Крымское лесошибляковое субсредиземноморье (Южный берег Крыма, далее ЮБК), 3) Крымское лесостепное предгорье (Внутренняя и Внешняя Крымские гряды и межгрядовые понижения), 4) Керченское кустарниково-степное холмогорье. На ЮБК под защитой гребня Главной Крымской гряды формируется близкий к субтропикам субсредиземноморский климат.

В публикации приведены данные о видах родов *Rubroboletus* и *Imperator*, зарегистрированных к настоящему времени в лиственных и смешанных лесах Главной Крымской горной гряды, лесах и редколесьях межгрядовых понижений Внутренней Крымской гряды, в смешанных лесах ишибляках Крымского субсредиземноморья.

Rubroboletus legaliae (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin., Index Fungorum 246: 1 (2015). – Syn.: *Boletus legaliae* Pilát [as ‘*Le Galliae*’], Revue Mycol., Paris 33: 124 (1968); *B. legaliae* Pilát et Dermek [as ‘*le-galiae*’], Houby Československa ve svém životním prostředí (Praha): 52 (1969); *B. legaliae* f. *spinarii* (Hlaváček) Janda in Šutara, Mišík et Janda, Hřibovité Houby, Čeled’ Boletaceaea Rody Gyrodon, Gyroporus, Boletinus a Suillus (Prague): 38 (2009); *B. purpureus* var. *legaliae* Pilát et Ušák [as ‘*le-galiae*’], Naše Houby (Praha) 2: 4 (1959); *B. spinarii* Hlaváček, C. C. H. 77(2): 57 (2000); *Rubroboletus legaliae* Pilát ex Mikšík, Index Fungorum 207: 1 (2014); *R. legaliae* f. *spinarii* (Hlaváček) Mikšík, Index Fungorum 260: 1 (2015); *Suillellus legaliae* Pilát ex Blanco-Dios, Index Fungorum 211: 1 (2015); *S. legaliae* f. *spinarii* (Hlaváček) Blanco-Dios, Index Fungorum 211: 1 (2015).

Термофильный ксеромезофильный редкий вид, известный для горных лесов с преобладанием *Quercus* spp. и *Fagus sylvatica* (Galli, 2007). Общее распространение: Европа (преимущественно теплые регионы Северо-западной и Центральной Европы, страны Средиземноморья, южная часть Британских о-вов), Азия (Турция). В Крыму известен для дубово-грабовых и дубово-грабово-буковых лесов города Севастополя (Балаклавский р-н) и Бельбекской долины (Республика Крым – далее РК, Бахчисарайский р-н), дубово-грабово-буковых лесов горного массива Эчкидаг (РК, городской округ Феодосия). Встречается спорадически, одиночно или группами. Июнь–июль, сентябрь–октябрь. Численность плодовых тел варьирует от 1–10 экз. в локалитете до узко-локальных аспектов (Саркина, 2016). Внесен в Перечень объектов растительного мира (растений, водорослей и грибов), занесенных в региональную Красную книгу города Севастополя (далее ККС), как редкий (Приказ Севприроднадзора № 66 от 11.05.2016).

Rubroboletus lupinus (Fr.) Costanzo, Gelardi, Simonini et Vizzini, Index Fungorum 233: 1 (2015). – Syn.: *Boletus lupinus* Fr., Epicr. syst. mycol. (Upsaliae): 418 (1838); *Bio luridus* var. *lupinus* (Fr.) E.-J. Gilbert; *Dictyopus tuberosus* var. *lupinus* (Fr.) Quél., Enchir. fung. (Paris): 160 (1886); *Suillellus lupinus* (Fr.) Blanco-Dios, Index Fungorum 211: 1 (2015).

Термофильный умеренно ксерофильный редкий вид, предпочитает леса с преобладанием *Quercus pubescens* на известковых почвах (Galli, 2007). Общее распространение: Европа (чаще в южных, особенно средиземноморских, регионах, в северных отсутствует), Израиль. В Крыму известен для ксерофитных грабово-дубовых редколесий Байдарской долины (Севастополь, Балаклавский р-н, окр. с. Передовое), ксерофитных можжевельново-дубовых и можжевельново-сосново-дубовых редколесий ЮБК (городской округ Ялта, заповедник «Мыс Мартыан»). Встречается спорадически (в годы с наибольшим видовым разнообразием), единично или очень рассеянно, по 1–3 экз. Июнь–июль, сентябрь–октябрь; на ЮБК июнь–июль, октябрь–начало ноября (Саркина, 2014, 2016).

Rubroboletus pulchrotinctus (Alessio) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, *Phytotaxa* 188(2): 70 (2014). – Syn.: *Suillellus pulchrotinctus* (Alessio) Blanco-Dios, *Index Fungorum* 211: 1 (2015); *Boletus pulchrotinctus* Alessio, *Boletus* Dill. ex L. (Saronno): 231 (1985).

Редкий термофильный ксеромезофитный вид, ассоциированный с видами дуба, растущими на известковых почвах (Galli, 2007). Общее распространение: Европа (преимущественно Средиземноморье), Израиль. В Крыму известен для дубово-грабово-буковых лесов Севастополя (Балаклавский р-н) и шиблияков ЮБК (городской округ Ялта, заповедник «Мыс Мартьян»); в последнем локалитете приурочен к понижению рельефа с временным водотоком. Встречается дискретно, очень редко (2–3 раза в 10 лет), одиночными экземплярами или малыми группами (локально). Все базидиомы зарегистрированы в июле (Саркина, 2010, 2016). Включен в Красную книгу Республики Крым (далее КК РК) (Красная книга..., 2015) и Перечень объектов растительного мира, занесенных в ККС, как редкий.

Rubroboletus rhodoxanthus (Krombh.) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, *Phytotaxa* 188(2): 70 (2014). – Syn.: *Boletus sanguineus* var. *rhodoxanthus* Krombh., *Naturgetr. Abbild. Besch. Schwämme* (Prague) 5: tab. 37: 12–15 (1836); *B. rhodoxanthus* (Krombh.) Kallenb., *Die Röhrlinge und Blätterpilze* (Agaricales) 5(2): 27 (1925); *B. rhodopurpureus* var. *rhodoxanthus* (Krombh.) Bon, *Doc. Mycol.* 15(60): 38 (1985); *Suillellus rhodoxanthus* (Krombh.) Blanco-Dios, *Index Fungorum* 211: 2 (2015).

Термофильный ксеромезофильный вид. Общее распространение: преимущественно в Южной Европе. В Средиземноморье довольно обычен (Galli, 2007). В Крыму известен для дубово-грабовых и дубово-грабово-буковых лесов, редколесий межрядовых понижений, можжевельново-дубовых и можжевельново-сосново-дубовых сообществ ЮБК. Встречается неравномерно, но постоянно, 2–3 раза в 10 лет – с большой численностью (локально-массово), что соответствует динамике плодоношения распространенных видов грибов. Июль (август), сентябрь–октябрь (ноябрь). Как правило, не подвергается массовому изъятию из природы. Охраняется Красной книгой Российской Федерации (далее КК РФ) как редкий вид. Включен в КК РК и Перечень объектов растительного мира, занесенных в ККС (с категорией 6 – вне опасности), как вид, входящий в КК РФ.

Rubroboletus satanas (Lenz) Kuan Zhao et Zhu L. Yang, *Phytotaxa* 188(2): 70 (2014). – Syn.: *Boletus satanas* Lenz, *Schwämme Mitteldeutschl.*: 67 (1831); *B. crataegi* Smotl., *C. C. H.* 29(1–3): 32 (1952); *Suillus satanas* (Lenz) Kuntze, *Revis. gen. pl.* (Leipzig) 3(2): 536 (1898); *Tubiporus satanas* (Lenz) Maire, *Publ. Inst. Bot. Barcelona* 3(4): 45 (1937); *Suillellus satanas* (Lenz) Blanco-Dios, *Index Fungorum* 211: 2 (2015).

Термофильный умеренно ксерофильный вид, предпочитает экотопы с небольшой сомкнутостью крон и известковые почвы (Galli, 2007). Общее распространение: Европа (преимущественно в южных, особенно средиземноморских, регионах, редок в северных и отсутствуют на крайнем севере), Кавказ, Ближний Восток. В Крыму известен для ксерофитных дубовых редколесий и можжевельново-сосново-дубовых сообществ ЮБК (городские округа Ялта и Алушта), ксерофитных дубовых редколесий в предгорьях горного массива Чатырдаг и Севастополя (Балаклавский р-н, окр. с. Орлиное и Подгорное). Июнь–июль, сентябрь–октябрь. Встречается спорадически, одиночно или малыми группами. Включен в Перечень объектов растительного мира, занесенных в ККС, как редкий.

Imperator rhodopurpureus (Smotl.) Assyov, Bellanger, Bertéa, Courtec., Koller, Loizides, G. Marques, J. A. Muñoz, N. Oppicelli, D. Puddu, F. Rich. et P.-A. Moreau, *Index Fungorum* 243: 1 (2015). – Syn.: *Boletus rhodopurpureus* Smotl., *C. C. H.* 29(1–3): 31 (1952); *Boletus xanthopurpureus* (Smotl.) Hlaváček, *Mykologický Sborník* 63(5): 132 (1986); *Suillellus rhodopurpureus* (Smotl.) Blanco-Dios, *Index Fungorum* 211: 2 (2015).

Термофильный – субтермофильный ксеромезофильный редкий вид, предпочитает известковые почвы. Общее распространение: преимущественно в Южной Европе. В Крыму известен для светлых дубовых и смешанных лесов ЮБК (городской округ Ялта). Встречается очень редко, одиночно или по 2–3 экз. Июль, сентябрь–октябрь (ноябрь).

Таким образом, приведенные виды, за исключением *Rubroboletus rhodoxanthus*, в Горном Крыму являются редкими, встречаются спорадически и с небольшой численностью. Все виды термофильные, по отношению к водному режиму – ксеромезофилы или ксерофилы, по срокам образования базидиом – летне-осенние. В годы с засушливым летом сроки плодоношения сдвигаются на теплую осень (кроме *R. pulchrotinctus*, базидиомы которого зарегистрированы только летом); в отдельные годы базидиомы не образуются. В Красные книги включены *R. rhodoxanthus* (КК РФ, КК РК, ККС), *R. pulchrotinctus* (КК РК, ККС), *R. legaliae* (ККС) и *R. satanas* (ККС).

Список литературы

Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы. 2015. Симферополь. 480 с.

Саркина И. С. 2010. Конспект базидиальных и сумчатых макромицетов природного заповедника «Мыс Мартгьян»: итоги 30-летних исследований // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартгьян». Вып. 1. С. 42–70.

Саркина И. С. 2014. Новые виды микобиты заповедника «Мыс Мартгьян»: макромицеты // Труды Никит. ботан. сада. Т. 139. С. 73–78.

Саркина И. С. 2016. Состояние изученности макромицетов Севастополя: современная база данных для региональной Красной книги // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартгьян». Вып. 7. С. 108–136.

Galli R. 2007. I Boleti. Atlante pratico-monographico per la determinazione dei boleti. Ed. 3a. Milan. 300 p.

Species of *Rubroboletus* and *Imperator* genera in Mountainous Crimea

Sarkina I. S.

Yalta, Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS

E-mail: maslov_ivan@mail.ru

The data on species of genera *Rubroboletus* and *Imperator* in Mountainous Crimea are presented. By now, *Rubroboletus legaliae*, *R. lupinus*, *R. pulchrotinctus*, *R. rhodoxanthus*, *R. satanas*, and *Imperator rhodopurpureus* are known there. All of them are thermophilous and, for exception of *Rubroboletus rhodoxanthus*, rare species. One of them is included in the Red Data Book of Russian Federation, 4 – in the Crimea Regional Red Data Book.

АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА *UMBILICARIA* В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ

Сони́на А. В.*; Цунская А. А.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: angella_sonina@mail.ru

Лишайники представляют собой миниэкосистемы, функционирующие за счет потоков вещества и энергии между автотрофами (прокариотические и эукариотические водоросли), гетеротрофами (грибы) и окружающей средой (Сао et al., 2015). Целью настоящего исследования является выявление вклада симбионтов (микобионта и фотобионта) в адаптацию эпилитных лишайников рода *Umbilicaria*, произрастающих как в сходных, так и различающихся условиях среды.

Материалы и методы. В исследование были включены три вида: *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg., *U. hyperborea* (Ach.) Hoffm. и *U. torrefacta* (Lightf.) Schrad. (Ascomycota, Umbilicariales). Эти виды – облигатные эпилиты, широко распространены на территории Карелии. Для всех видов фототрофный симбионт – зеленые одноклеточные водоросли рода *Trebouxia* (Purvis et al., 1992). Все они имеют умбиликатный таллом в виде распростертой, мелкокладчатой пластины, прикрепленной в субстрату специальным органом – гомфом, образованным гифами микобионта.

Исследование проводилось в период 2013–2016 гг. на территории Республики Карелия: на побережье Белого моря (окрестности пос. Кереть, Лоухский р-н, пос. Колежма, Беломорский р-н) и в скальных местообитаниях в пределах Петрозаводского городского округа (Ботанический сад ПетрГУ и отработанный карьер малинового кварцита в пос. Кварцитный).

Все отобранные на побережье талломы произрастали в условиях супралиторали на поверхности валунов или «бараньих лбов» в условиях естественного освещения без затенения на расстоянии 12–18 м от линии уреза воды. В условиях плакорных местообитаний лишайники произрастали на открытых или слабо затененных местообитаниях. Всего был собран 21 образец (в каждом по 10–20 талломов): 4 образца в кварцитном карьере (2 – *Umbilicaria deusta*, 2 – *U. hyperborea*), 4 образца в пределах урочища Чергов Стул (3 – *U. deusta*, 1 – *U. hyperborea*), 4 образца на побережье пос. Кереть (4 – *U. torrefacta*), 9 образцов в окрестностях пос. Колежма (3 – *U. deusta*, 6 – *U. torrefacta*). Отбор талломов лишайников производился в местах с высоким обилием исследованных видов (80–100% покрытия) на учетных площадках 0.25 × 0.25 м. Талломы старались отбирать одного размера и со схожими морфологическими признаками (одного онтогенетического состояния).

Анатомические исследования включали измерение толщины слоев: верхнего и нижнего корового, альгального, сердцевинного, а также толщины среза. Для каждого образца было выбрано по 5 талломов приблизительно одинакового размера с хорошо развитыми морфологическими признаками. В общей сложности сделано более 3000 срезов и порядка 10 000 измерений. Для работы были ис-

пользованы бинокляр МСП-2 и микроскоп Axio Scope A1 (Carl Zeiss, Германия) с установленной фотокамерой при увеличении $\times 10$, $\times 40$, $\times 63$; измерение выполнено с помощью окуляр-микрометра.

Определение фотосинтетических пигментов выполнено методом спиртовой экстракции (Lichtenthaler, Wellburn, 1983) спектрофотометрически (Unico Spectrophotometer 2800). Пигменты определяли в образцах с трехкратной биологической повторностью и девятикратной химической.

Обработка данных выполнена на основе однофакторного дисперсионного анализа в среде Excel (Ивангер, Коросов, 2010).

Результаты и обсуждение. Анатомическое исследование трех видов умбиликарий, обитающих в разных экосистемах показало, что у вида *U. deusta* из разных мест исследования ширина всех анатомических слоев значительно варьирует – коэффициент вариации составляет от 25 до 82.5% (табл. 1). В образцах талломов *U. torrefacta*, обитающего на беломорском побережье более стабильными оказались размеры внутренних слоев талломов: альгального (CV = 8.1%) и сердцевинного (CV = 7.1%) в условиях пос. Колежма, однако высокое варьирование значений этих структур было отмечено в более северной точке на побережье (пос. Кереть). Слои таллома, образованные грибным бионтом и контактирующие с окружающей средой – верхний и нижний коровые слои – более изменчивы по ширине во всех точках наблюдения (CV = 43.8 и 41.0% соответственно). Для вида *U. hyperborea* значительно варьирует ширина альгального слоя, тогда как все слои, образованные микобионтом, морфометрически более стабильны, о чем свидетельствует коэффициент вариации (CV не превышает 14 %) (табл. 1).

Таблица 1. Анатомическое строение исследованных талломов лишайников (CV, %)

Вид	Место сбора	ВКС (мкм)	АС (мкм)	СС (мкм)	НКС (мкм)	ТТ (мкм)
		медиана				
<i>Umbilicaria deusta</i>	Колежма	32.9	35.5	32.8	25.0	33.2
	Кварцитный	58.2	26.9	60.6	82.5	52.2
	Ботанический сад	32.5	27.3	37.4	31.3	23.3
<i>U. torrefacta</i>	Колежма	43.8	8.1	7.1	19.5	5.6
	Кереть	37.0	38.0	31.0	41.0	28.0
<i>U. hyperborea</i>	Кварцитный	7.4	24.6	6.8	13.7	1.8

Примечание: CV – коэффициент вариации, ВКС – верхний коровый слой, АС – альгальный слой, СС – сердцевинный слой, НКС – нижний коровый слой, ТТ – ширина таллома, мкм – микрометры.

Анализ содержания фотосинтетических пигментов, рассчитанного на единицу сухого веса таллома, показал высокий уровень варьирования количества хлорофиллов и каротиноидов в образцах у вида *U. deusta*, произрастающих на морском побережье (пос. Колежма) и у вида *U. torrefacta* в условиях Керети (CV > 30%) (табл. 2).

Таблица 2. Содержание фотосинтетических пигментов в образцах талломов *Umbilicaria* (CV, %)

Вид	Место сбора	ХЛ <i>a</i>	ХЛ <i>b</i>	ХЛ <i>a + b</i>	Кар	ХЛ <i>a/b</i>	ХЛ/Кар
<i>Umbilicaria deusta</i>	Колежма	45.3	43.3	44.7	33.3	3.0	12.7
	Кварцитный	2.3	6.1	3.4	6.7	21.9	6.3
	Ботанический сад	13.6	40.0	16.8	36.7	16.1	15.9
<i>U. torrefacta</i>	Колежма	19.7	26.5	21.6	15.8	11.7	9.3
	Кереть	32.0	42.0	35.0	31.0	7.0	8.0
<i>U. hyperborea</i>	Кварцитный	33.7	6.1	19.6	10.9	43.2	29.4

Примечание: ХЛ *a* – хлорофилл *a*, ХЛ *b* – хлорофилл *b*, Кар – каротиноиды.

Обращает внимание, что для вида *U. deusta* в условиях кварцитного карьера (полностью открытое местообитание) содержание пигментов (и хлорофиллов, и каротиноидов) изменяется не значительно (CV \leq 6.7%). Для вида *U. torrefacta* на побережье в окрестностях пос. Колежма количество фотосинтетических показывает средний уровень варьирования (CV от 16 до 26%). У вида *U. hyperborea* больше всего варьирует содержание хлорофилла *a* (CV = 33.7%), а содержание хлорофилла *b* (CV = 6.1%) и каротиноидов (CV = 10.9%) изменяются, в пределах исследованных образцов, незначительно. Расчетные показатели для двух видов *U. deusta* и *U. torrefacta* изменяются в узком диапазоне значений и лишь у вида *U. hyperborea* в широком диапазоне (CV \geq 30 %) (табл. 2), что говорит

о влиянии микроклиматических условий (а для фотобионта это условия, создаваемые микобионтом в талломе лишайника) на свойства светособирающего комплекса.

Более стабильные значения количества фотосинтетических пигментов и расчетных характеристик в талломе лишайника *U. deusta* отмечены в условиях кварцитного карьера – полностью открытого местообитания, то есть в местообитаниях с высоким уровнем освещения и низкой влажностью. Именно для этого местообитания отмечены самые высокие показатели варьирования анатомических слоев, особенно микобионта (табл. 1), что свидетельствует о высокой приспособительной реакции грибного компонента для этого вида лишайника. Это предположение подтверждается и результатами дисперсионного анализа при попарном сравнении анатомических слоев у образцов данного вида из разных местообитаний (табл. 3).

Таблица 3. Результаты дисперсионного анализа различий между образцами талломов *Umbilicaria deusta* различных местообитаний

Варианты	ВКС	АС	СС	НКС	ТТ
Кварцитный/Ботанический сад	0*	0*	0.9	0*	0*
Ботанический сад/Колежма	0*	0*	0*	0.1	0*
Колежма/Кварцитный	0*	0.09	0*	0*	0.5

Примечание. Приведены значения уровня значимости P . * $P \leq 0.001$.

В результате исследований лишайников рода *Umbilicaria* из разных местообитаний установлено, что в одних случаях симбиотрофный организм лучше приспособлен к условиям произрастания за счет варьирования анатомических структур таллома – структурная адаптация за счет микобионта (изменение размеров коровых слоев и сердцевинного слоя, которые составляют в талломе лишайников до 93%), а в других случаях – за счет функции альгального компонента, т. е. варьирования показателей отношения хлорофиллов и количества хлорофиллов к каротиноидам (функциональная адаптация) (Сонина, Цунская, 2015). Для видов *U. deusta* и *U. torrefacta* при широком варьировании ширины анатомических слоев и количества фотосинтетических пигментов, слабо варьируют расчетные показатели пигментного аппарата, что указывает на его стабильность в данных условиях среды. Для вида *U. hyperborea* в настоящем исследовании выявлена морфологическая стабильность, на что указывает слабое варьирование анатомических слоев, образованных микобионтом и функциональная вариабельность за счет значительного варьирования всех показателей фотосинтетического аппарата фотобионта. Таким образом, виды *U. deusta* и *U. torrefacta* проявляют структурную адаптацию к условиям среды, а вид *U. hyperborea* – функциональную. В симбиотрофном союзе проявляется вклад каждого организма в приспособляемости к условиям местообитания, что показано в нашем исследовании. Остается не решенным вопрос о связи адаптивных стратегий лишайников с условиями среды.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Комплексная оценка восстановительного потенциала мохового и лишайникового покрова в ходе вторичных автогенных сукцессий в таежных экосистемах Северо-запада России» (Госзадание Минобрнауки 5.8740.2017/БЧ).

Список литературы

- Ивангер Э. В., Коросов А. В. 2010. Элементарная биометрия: учеб. пособие. Петрозаводск. 104 с.
- Сонина А. В., Цунская А. А. 2015. Структурно-функциональные адаптации лишайников рода *Umbilicaria* в скальных местообитаниях на территории южной Карелии // Принципы Экологии. Т. 4(16). С. 48–62.
- Cao Sh., Zhang J., Zheng H., Liu Ch., Zhou Q. 2015. Photosynthetic performance in Antarctic lichens with different growth forms reflect the diversity of lichenized algal adaptation to microhabitats // Polish Polar Research. Vol. 36, N 2. P. 175–188.
- Lichtenthaler H., Wellburn A. 1983. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents // Biochemical Society Transactions. Vol 11, N 5. P. 591–592.
- Purvis O. W., Coppins B. J., Hawksworth D. L., James P. W., Moore D. M. 1992. The Lichen flora of Great Britain and Ireland. London. 710 p.

Adaptive potential of epilithic lichens of *Umbilicaria* genus in different ecosystems on the territory of Karelia

Sonina A. V.*, Tsunskaya A. A.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: angella_sonina@mail.ru

Anatomical structure and content of photosynthetic pigments were studied in 3 species of *Umbilicaria* lichen genus. The samples were collected in rocky forest and coastal ecosystems. The current research shows two adaptational strategies within the studied species. In case of *U. deusta* and *U. torrefacta* the structural adaptation is observed (high level of variation of anatomical layers of mycobiont in thallii). *U. hyperborea* shows a functional adaptation, where the leading role belongs to photobiont.

МИКОБИОТА ГОРОДОВ КАК ПЕРСПЕКТИВНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Химич Ю. Р.

Апатиты, Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

E-mail: ukhim@inbox.ru

Мурманская обл. почти полностью располагается за Полярным кругом и здесь находятся довольно крупные для высоких широт промышленные города. Важным направлением микологических исследований последних лет в регионе является изучение микобиоты урбанизированных территорий. Такие исследования были начаты в 2010 г. с обследования насаждений интродуцентов в городе Апатиты (Химич, 2013). В результате на шести древесных породах (ива Шверина, сирень венгерская, карагана древовидная, жимолость татарская, яблоня ягодная, тополь гибридный) было обнаружено 18 видов дереворазрушающих грибов. Наибольшее число видов ксилотрофов отмечено на иве Шверина (13) и сирени венгерской (10). Находка *Peniophora limitata* (Chaillat ex Fr.) Cooke на сирени, по-видимому, является самой северной в Европе. В Мурманской обл. этот гриб не характерен для естественных лесных экосистем и является спутником посадок сирени в городах. В целом, придомовые участки зеленых насаждений характеризуются бедным видовым составом грибов, но наличие сохранившихся «фрагментов» естественных лесов существенно обогащает городскую микобиоту. Наиболее часто в Апатитах на интродуцированных кустарниках и деревьях, а также на аборигенных видах (береза, осина, рябина) встречается *Peniophora incarnata* (Pers.) P. Karst. Плодовые тела развиваются на поврежденных стволах, сломках, усохши ветвях, пнях.

За семь лет исследований в городе Апатиты и его окрестностях выявлено не менее 100 видов афиллофороидных грибов, из них 13 отмечены в регионе впервые. Семь видов [*Antrodiella leucoxantha* (Bres.) Miettinen et Niemelä, *Ceriporiopsis* cf. *gilvescens* (Bres.) Domański, *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Hericium cirrhatum* (Pers.) Nikol., *Peniophora limitata*, *Sistotrema confluens* Pers., *Xanthoporus syringae* (Parmasto) Audet] в настоящее время известны только на городских территориях. О распространении в Европе *Xanthoporus syringae* долгие годы было мало сведений. Новые его местонахождения активно регистрируются последние 15 лет и в основном в Фенноскандии. Этот вид был нами обнаружен в насаждениях с преобладанием ивы в городах Мончегорск и Апатиты (Химич и др., 2016). Он активно расселяется в городе Апатиты, ведутся наблюдения за его новыми местонахождениями. Необходимы дальнейшие исследования по встречаемости этого гриба в регионе, чтобы понять, может ли его ареал достичь широт города Мурманска.

В Мончегорске встречается сморчковая шапочка – *Verpa bohemica* (Krombh.) J. Schröt. (в Карелии – краснокнижный вид), которая впервые выявлена в 2011 г. (Берлина, Химич, 2014) и ежегодно отмечается в зеленых насаждениях.

В городах Мурманской обл. обнаружены новые местонахождения очень редких в регионе, а также охраняемых видов. В Мончегорске и Апатитах отмечены *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., внесенный в Красную книгу региона с категорией 3 – редкий вид (Красная книга., 2014), в Апатитах встречается *Clavaria rosea* Fr. (таксон, нуждающийся в особом внимании к его состоянию в природной среде). Большая часть «краснокнижных» видов грибов тяготеет к островкам естественной растительности. На окраинах и в окрестностях городов Апатиты, Кировск, Мурманск фиксируются новые находки лисички желтой – *Cantharellus cibarius* Fr. (3 – редкий вид). На заповедной территории ПАБСИ КНЦ РАН (Кировск) выявлено новое местонахождение

Clavariadelphus pistillaris (L.) Donk, ранее известного лишь из Лапландского заповедника и окрестностей города Апатиты (Красная книга..., 2014). Вблизи «тропы здоровья» в окрестностях Апатит отмечены единичные плодовые тела паутинника фиолетового – *Cortinarius violaceus* (L.) Gray (3 – редкий вид). До настоящего времени он приводился лишь для территории Лапландского и Кандалакшского заповедников. Весьма примечательна недавняя находка в окрестностях города Апатиты *Craterellus cornucopioides* (L.) Pers., который внесен в Красную книгу Республики Карелия (Красная книга..., 2007) и, вероятно, редок в Мурманской обл.

Исследования биоты грибов в городах Мурманской обл. являются весьма перспективными, позволяют пополнить информацию по микобиоте региона; регулярно наблюдать за экологией и периодичностью плодоношения отдельных видов, в том числе редких; оценить воздействие климатических изменений, антропогенных и техногенных факторов на разнообразие и структуру грибных сообществ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИППЭС КНЦ РАН и при частичной поддержке грантов РФФИ № 17-44-510841 р_а и № 18-05-00398 А.

Список литературы

Берлина Н. Г., Химич Ю. Р. 2014. Сморчковая шапочка – *Verpa bohemica* (Krombh.) Schroet. (Ascomycota) в Мурманской области // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический Т. 119, вып. 2. С. 84–85.

Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. 368 с.

Красная книга Мурманской области. 2014. Кемерово. 578 с.

Химич Ю. Р. 2013. Афиллофороидные грибы на древесных интродуцентах зеленых насаждений города Апатиты // Вестник МГТ. Т. 16, № 3. С. 526–529.

Химич Ю. Р., Котиранга Х., Боровичев Е. А. 2016. Новые находки афиллофороидных грибов в Мурманской области. 1. Урбанизированные территории // Труды КарНЦ. № 7. С. 100–105.

Urban mycobiota as a perspective direction of mycological research

Khimich Yu. R.

Apatity, Institute of Problems of Industrial Ecology North KSC RAS

E-mail: ukhim@inbox.ru

The present report provides new information on modern studies of urban mycobiota in Murmansk Region. In 2010–2017, the mycobiota of Apatity, Kirovsk and Monchegorsk cities was studied. Thirteen species of aphyllorphoroid fungi were recorded for the first time in Murmansk Region. New localities of five rare species (*Cantharellus cibarius*, *Clavaria rosea*, *Clavariadelphus pistillaris*, *Cortinarius violaceus*, *Hericium coralloides*) listed in the regional Red Data Book were found. Our results indicate the importance of urban territories for further studies of regional mycobiota.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ЕВРАЗИИ

Ширяев А. Г.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

История изучения клавариоидных грибов в зональных тундрах Северного полушария насчитывает более ста лет. Гренландия характеризуется самым продолжительным периодом исследований. Здесь еще в конце XIX в. впервые обнаружены представители исследуемой группы: на отмерших листьях карликовой березки собраны плодовые тела *Typhula setipes*. Первые целенаправленные исследования клавариоидных грибов в российских тундрах начались в 1960-х гг. Н. Т. Степановой и Л. К. Казанцевой в тундрах Полярного Урала (Казанцева, 1966).

Современные данные свидетельствуют о том, что клавариоидные грибы широко распространены в Арктике, встречаясь севернее 80° с. ш. вблизи ледяных панцирей Шпицбергена, Земли Франца Иосифа, Северной Земли. Наши исследования, проведенные во всех долготных секторах евразийских тундр, позволили выявить 46 видов клавариоидных грибов (Ширяев, 2014), что составляет порядка 6.5% видового состава этой группы, выявленного в мире (см. таблицу). Тундровая микобиота существенно беднее лесотундровой: в ней выявлено 76 видов (в среднетаежной – 178, в подтаежной – 269 (Shiryayev, 2017).

Таблица. Число видов и родов в региональных (зонально-секторальных) комплексах клавариоидных грибов евразийской Арктики

Подзона	Сектор Арктики									Всего
	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ	
А	5/2	*	4/2	–	3/2	–	–	–	–	6/2
В	9/3	–	8/3	5/2	5/2	–	5/2	–	–	9/3
С	22/8	–	17/6	13/5	13/5	–	12/5	*	–	22/8
Д	–	21/7	22/7	18/6	18/6	18/6	18/6	20/6	24/7	26/8
Е	37/11	31/10	32/10	25/8	26/8	26/8	27/8	29/8	37/10	46/13

Примечание. Долготные сектора: ФС – Фенноскандийский, КП – Канино-Печорский, УР – Полярно-уральский, ЯГ – Ямало-Гыданский, ТМ – Таймырский, АО – Анабаро-Оленекский, ЯК – Яно-Колымский, ЗЧ – Западно-Чукотский, ВЧ – Восточно-Чукотский. Подзоны (по: Walker et al., 2005): А – арктические пустыни, В – северные арктические тундры, С – южные арктические тундры, Д – северные гипоарктические тундры, Е – южные гипоарктические тундры. В числителе – число видов, в знаменателе – число родов. Прочерк – комплекс отсутствует, звездочка – недостаточно данных.

Специфичных видов клавариоидных грибов для тундрового биома не существует. Все виды, собранные в тундрах, нередко встречаются и в лесной зоне. Лишь у небольшого числа видов экологический оптимум соответствует высоким широтам, а также альпийскому поясу гор – эти виды относим к арктоальпийской группе (*Clavulinopsis luteoochracea*, *Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chamaemori*). К этой группе можно отнести и *Clavaria sphagnicola* – широко распространенный в тундровых и альпийских сообществах, а также глубоко проникающий в лесную зону, как облигатный компонент сфагновых болот.

Однако несмотря на то, что видовое богатство тундрового микокомплекса представляет обедненный вариант таежного, в долготном градиенте его нельзя назвать однообразным или монотонным. Сибирские сектора беднее приокеанических (Фенноскандийского и Восточно-Чукотского): разница между самыми богатыми (Фенноскандийским и Восточно-Чукотским, в каждом по 37 видов) и бедным (Ямало-Гыданский, 25 видов) сектором составляет 33% (разница в 1.3 раза). Бедные внутриконтинентальные сибирские сектора включают 25–27 видов, тогда как богатые приокеанические существенно богаче: 31–37 видов ($p < 0.0001$). Кроме неожиданно высокой разницы между самыми богатыми и бедными секторами, стоит отметить, что лишь 27 видов являются общими для приокеанических секторов, и таким образом, сходство между ними составляет 0.61 (коэффициент Жаккара).

Одиннадцать видов (24%) встречены исключительно в двух приокеанических секторах: в Фенноскандийском (*Clavulina rugosa*, *Clavulinopsis corniculata*, *Ramaria abietina*, *Typhula muelleri*) и Чукотском (*Macrotyphula fistulosa*, *Mucronella calva*, *Pistillaria petasitis*, *Typhula curvispora*, *T. spaeroidea*, *T. umbrina*). Только в европейских секторах (ФЕ–УР) собран *Clavicornia taxophila*, а в чукотских (ЗЧ–ВЧ) – *Typhula erumpens*, и сюда же можно отнести *T. perteni* – выявленный в Чукотских секторах и доходящий на запад до низовий Колымы. *Macrotyphula juncea*, *Typhula incarnata*, *Typhula ishikariensis*, *T. todei* собраны в европейских и чукотских секторах, но отсутствуют в сибирских. Таким образом, 18 видов (41%) собраны исключительно в секторах находящихся в зоне смягчающего воздействия океанов. Виды, характерные исключительно сибирским континентальным секторам, не выявлены. Многие из характерных для Фенноскандии видов также собраны в тундровых районах Гренландии. К сожалению, для Чукотских секторов невозможно сделать подобное сравнение с североамериканскими арктическими аналогами, ввиду отсутствия информации по последним. Таким образом, по видовому составу приокеанические сектора значительно отличаются друг от друга ($p < 0.05$) и от сибирских ($p < 0.05$). Подобный результат наводит на мысль о существовании в евразийской Арктике трех крупных «микорайонов»: европейского, сибирского и чукотского.

Во всех долготных секторах евразийской Арктики (или, отсутствуя в одном), встречаются 26 видов клавариоидных грибов, что составляет всего 59% от общего числа видов, выявленных в исследуемом регионе. Возможно, благодаря последующим исследованиям доля таких видов возрастет, но предположительно, не составит более двух третей от общего видового богатства. Такое низкое число видов распространенных во всех секторах очередной раз демонстрирует сомнительность тезиса об однообразности и простоте устройства арктического микокомплекса (Lange, 1957).

В сборах из различных долготных секторов обильными является 21 вид. Почти четверть подобных видов характерны для всех секторов (*Multiclavula corynoides*, *Typhula caricina*, *T. crassipes*, *T.*

culmigena, *T. hyalina*). 38% доминирующих видов специфичны для европейских секторов (ФС–УР): *Clavaria falcata*, *C. sphagnicola*, *Clavulinopsis luteoochracea*, *Macrotyphula juncea*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chamaemori*, *T. graminum*, *T. incarnata*. Для сибирских континентальных, такие виды составляют 9% (*Typhula micans* и *T. uncialis*), при этом специфичные доминирующие виды для чукотских секторов (ЗЧ–ВЧ) не выявлены. *Clavaria argillacea* доминирует в обоих приокеанических секторах (европейском и чукотском) и к этому виду можно прибавить *Typhula erythropus*, *T. lutescens*, *T. setipes* – также доминирующие и в горных районах Таймыра (ТА), характеризующегося повышенной влажностью в сравнение с окружающими тундровыми равнинами Ямало-Гыдана и Якутии. В целом, более половины доминирующих видов (57%) специфичны для гумидных секторов, тогда как для континентальных секторов – лишь каждый десятый.

На родовом уровне различия между внутриконтинентальными сибирскими и приокеаническими (чукотским и европейским) секторами также очевидны (см. таблицу). Из 13 родов выявленных в тундрах 8 (57%) характерны для всех долготных секторов, но 5 родов (треть от общего числа) отмечены исключительно в приокеанических секторах. В целом, если для всех сибирских секторальных микокомплексов характерны по 8 родов, то для приокеанических 10–11. Только в Восточной Чукотке отмечены виды родов *Mucronella* и *Pistilaria*, а в Фенноскандии (и соседних европейских) – *Dentipratulum*, *Clavicornia* и *Ramaria*. Причем, если три первые из этих родов заходят лишь в самую южную подзону тундры (подзона Е), то *Clavicornia* и *Ramaria* доходит до южных арктических тундр Шпицбергена (подзона С). Таким образом, на родовом уровне, как и на видовом, возможно установить три секторальных микорегиона.

Род *Typhula* – крупнейший в тундровой микобиоте (24 вида/57% от общего числа видов). В разных долготных секторах доля этого рода в структуре биоты клавариоидных грибов различна. В Фенноскандии доля тифуловых составляет 51.4%, возрастая до 57.7% на Таймыре, и достигает максимума в Восточной Чукотке (62.3%).

Различия существуют не только между долготными секторами, но и широтными подзонами. Лишь 14% видов клавариоидных грибов существуют во всем возможном широтном градиенте Арктики (*Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*, *T. variabilis*) от арктических пустынь до южных гипоарктических тундр. Как показали наши исследования, наиболее северные микокомплексы (арктических пустынь и северных арктических тундр) существенно отличаются от микокомплексов южных районов (южных арктических тундр, северных и южных гипоарктических тундр) ($p = 0.001$). Видовое богатство «северных» зонально-секторальных микокомплексов варьирует в пределах 3–9 видов, тогда как в «южных» эти показатели существенно выше – от 12 до 37 видов. В целом, в «северных» микокомплексах отмечено всего 9 видов, а в «южных» – 46. Сходство между этими двумя зональными микокомплексами низкое – 0.31. Существенная разница имеется и на родовом уровне: в «северных» микокомплексах насчитывается всего три рода грибов (варьирование по зонально-секторальным микокомплексам 2–3 рода), а в «южных» – 12 (варьирование – 5–10) (см. таблицу). Высокоарктический микокомплекс, несмотря на свою существенную обедненность, характеризуется специфическим набором и пропорциями на родовом уровне. Так, здесь представлены лишь два рода: *Typhula*, включающий 77% видов комплекса, и *Multiclavula* (23%). Подобный набор видов и родов, а также их соотношения, не встречаются нигде более в Арктике, равно как и в других районах мира. Подобную психрофильную группу, вероятно, можно рассматривать в качестве соответствующего микogeографического эталона.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398).

Список литературы

- Казанцева Л. К. 1966. К микофлоре восточного склона Полярного Урала // Зап. Свердл. отд. ВБО. Вып. 4. С. 162–166.
- Ширяев А. Г. 2014. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект. Дис. ... докт. биол. наук. М. 304 с.
- Lange M. 1957. Den Botaniske Ekspedition til Vestgrønland 1946, Macromycetes. Part III // Meddelelser om Grønland. Vol. 138, N 2. P. 1–125.
- Shiryayev A. G. 2017. Longitudinal changes of clavarioid funga (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia // Mycology. Vol. 8, N 3. P. 135–146.
- Walker D. A., Raynolds M. K., Daniels F. J. A. et al. 2005. The Circumpolar Arctic vegetation map // J. Veg. Sci. Vol. 16. P. 267–282.

Taxonomic diversity of clavarioid fungi in the tundra zone of Eurasia

Shiryaev A. G.

Ekaterinburg, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS

E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

To date, 46 species of clavarioid fungi are found in the tundra zone of Eurasia, which is almost 6 times less than in the hemiboreal forests, the richest zone in Northern Eurasia. Oceanic sectors (Fennoscandia and Chukotka) include 37 species each, which is a third richer than intracontinental sectors. Eleven species (24%) were encountered exclusively in these two oceanic sectors, and eight species were found in only one of them. Slightly more than half of all species are found in all the Arctic longitudinal sectors. Of the 13 genera identified in the tundra, only 8 (57%) are characteristic of all longitude sectors, but 5 genera (one-third of the total) are noted exclusively in the oceanic sectors. Species of genera *Mucronella* and *Pistillaria* found only in Chukotka, and in Fennoscandia (and neighboring European sectors) – *Dentipratulum*, *Clavicornia*, and *Ramaria*. The genus *Typhula* is the largest in the tundra (24 species/57%). Its share grows in an eastern direction: from 51.4% in Fennoscandia to 62.3% in Chukotka. In spite of the fact that the studied mycobiota represents a depleted variant of the taiga, but it cannot be called monotonous in the longitude gradient.

РАЗНООБРАЗИЕ БАЗИДИАЛЬНЫХ МАКРОМИЦЕТОВ СТЕПЕЙ РОССИИ

Ширяев А. Г.^{1*}, Арефьев С. П.², Иванов А. И.³, Большаков С. Ю.⁴, Волобуев С. В.⁴, Горбунова И. А.⁵, Ребриев Ю. А.⁶, Сазанова Н. А.⁷, Саркина И. С.⁸, Светашева Т. Ю.^{9,4}

¹ Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

² Тюмень, Институт проблем освоения севера СО РАН

³ Пенза, Пензенский государственный аграрный университет

⁴ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

⁵ Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

⁶ Ростов-на-Дону, Южный научный центр РАН

⁷ Магадан, Институт биологических проблем севера ДВО РАН

⁸ Ялта, Никитский ботанический сад ННЦ РАН

⁹ Тула, Тульский государственный педагогический университет им. Л. Н. Толстого

*E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

В пределах России степная зона протянулась от черноморского побережья до Забайкалья, при этом степные биотопы широко распространены в глубине лесной зоны, достигая субарктических районов Якутии и Колымы. В данном сообщении обсуждаются предварительные результаты исследования разнообразия агарикоидных, афиллофороидных и гастероидных базидиомицетов степной и лесостепной зон России (далее С и ЛС соответственно) и высотных поясов, а также степных биотопов, встречающихся за пределами этих зон и поясов.

В целом, разнообразие макромицетов С и ЛС изучено в меньшей степени по сравнению с лесной зоной. Интенсивные исследования проводятся только последние 20 лет, хотя первые упоминания о базидиальных макромицетах с этой территории датируются XVIII в. (труды Вейнмана, Гмелина и Палласа). Для европейской части страны накоплен довольно большой объем материала (Иванов, Сашенкова, 1998; Десятова, 2008; Ребриев и др., 2012; Волобуев, Большаков, 2016), тогда как данные о Сибири фрагментарны, многолетние исследования здесь проводятся лишь в Новосибирской обл. и Алтайском крае (Перова, Горбунова, 2001). В последнее десятилетие получены данные о разнообразии макромицетов Курганской обл., Республики Алтай, Забайкалья, Тувы, Хакасии, Якутии, Чукотки и Магаданской обл. (Ширяев, 2014; Kotiranta et al., 2016).

На сегодняшний день трудно оценить общее число видов базидиальных макромицетов в С и ЛС, не известно, как изменяется видовое богатство и экологическая структура микобиоты в различных пространственных градиентах. Пока можно привести лишь единичные примеры. Так, на примере «лесной» группы –клавариоидных грибов – было показано, что в причерноморском регионе произрастает 79 видов, тогда как в Забайкалье – 18 (в 4.5 раза меньше). При этом в европейской части преобладают неморальные и средиземноморские виды, что сближает выявленный видовой состав с таковым широколиственно-лесостепной микобиоты, тогда как в Сибири доминируют убиквисты, а структура видовой состава сравнима с таковым пустынной микобиоты (Shiryaev, 2014). С другой стороны, для группы гастеромицетов, имеющей экологический оптимум в степных биотопах, долготные раз-

личия в видовом богатстве не выявлены: для европейской части страны известно 110 видов, а в Сибири – 95.

Представители двух крупнейших групп макромицетов – агарикоидные и афиллофороидные базидиомицеты – богаче представлены в азональных лесных сообществах. Например, в пределах аридных территорий юго-запада России обнаружено более 700 видов агарикоидных и болетоидных грибов, из которых в зональных местообитаниях (степях разного типа) – порядка 200 видов, а остальные виды найдены в азональных сообществах. При этом не более 50 видов агарикоидных грибов были отмечены исключительно в степях (четверть от общего числа видов, отмеченных на степных ландшафтах). Таким образом, для грибов этих групп очаги азональной растительности можно рассматривать как своеобразные оазисы, где разнообразие видов может повышаться в несколько раз (в границах ландшафтов) по сравнению с сообществами степей. Кроме того, в лесных сообществах формируется микобиота, существенно отличная от типично степной – здесь высока роль микоризообразователей и ксилотрофов.

Анализ данных о разнообразии «лесных» групп макромицетов позволяет сделать предположение, что от причерноморских степей в направлении центра Евразии с ростом континентальности вслед за изменением состава лесной растительности меняется таксономическая и экологическая структуры микобиоты. Для этих групп макромицетов одними из основных факторов, определяющих их разнообразие, являются структура лесной растительности и состав лесообразующих пород, что и определяет долготные различия микобиот. Так, в европейской лесостепи преобладают виды грибов, ассоциированные с широколиственными древесными породами, тогда как в Сибири, где встречаются лишь широко распространенные древесные породы (сосна, береза, осина) в структуре микобиоты высока доля мультizonальных и бореонеморальных видов. При этом неморальных видов немного в Сибири и все они являются редкими. Однако существуют и общие черты: в европейской и сибирской степи наиболее богаты гумусовые сапротрофы и копротрофы из семейств Agaricaceae, Bolbitiaceae, Psathyrellaceae, а также герботрофы и прочие обитатели травяной ветоши из семейств Marasmiaceae, Mucenaceae и Tubariaceae.

Изучение степной микобиоты в России сопровождается открытием новых для науки видов. Например, из степей Юго-Восточного Алтая описаны гастероидные базидиомицеты: *Bovista disciseda* Rebriev et Gorbunova и *B. subcatastoma* Rebriev et Gorbunova, из Республики Тува – *Bovista altaica* Rebriev et Gorbunova. Кроме того, здесь отмечен целый ряд редчайших видов, в том числе зарегистрированных на территории России впервые. Например, в Крыму, в приморской целинной степи отмечен *Pleurotus nebrodensis*, включенный в Красный список МСОП и рекомендованный в новое издание Красной книги России. Азональные сообщества служат форпостами лесной микобиоты. В пойменных дубравах Волго-Ахтубинской поймы впервые для России зарегистрированы южноевропейские виды *Aureoboletus gentilis*, *Rubinoboletus rubinus*, *Boletus legalia*, *Hebeloma quercetorum*, *Leucoagaricus croceovelutinus*, *L. purpureoilacinus*, *Leucocoprinus ianthinus*, *Typhula viticola*, а также виды преимущественно средиземноморского распространения *Leucoagaricus menieri* и *L. subvolvatus*.

Интересные данные получены о микобиоте степных сообществ, находящихся за пределами степной и лесостепной зон, в частности, реликтовых степей криоаридных районов. В тундростепях Магаданской обл., в верхнем течении р. Колымы обнаружены ксеротермофильные степные виды: *Calvatia lilacina* s. l., *Lycoperdon dermoxanthum*, *L. decipiens*, *Geastrum minimum*, *Chlorophyllum agaricoides*, которые соседствуют с арктоальпийскими видами *Arrhenia peltigerina*, *Typhula chamaemori*, *Multiclavula vernalis*. При этом основной фон создают виды с широкими ареалами и широкой экологической валентностью. Эти особенности характерны и для высокогорных криофитных степей Алтая. Здесь встречаются *Disciseda* cf. *cervina*, *D. ochrochalcea*, *Geastrum pouzarii*, *Abstoma* sp., *Bovista tomentosa*, *Galeropsis desertorum*, *Battarrea phalloides*, *Calvatia candida*, *Chlorophyllum agaricoides*.

Полученные данные позволяют рекомендовать ряд «степных» видов к включению в готовящееся новое издание федеральной Красной книги. Так, вид-кандидат *Gastrosporium simplex*, редкий по всему ареалу, встречается в степных местообитаниях от черноморского побережья до Якутии. *Geastrum hungaricum* – редкий вид, выявленный пока только в европейской части страны, от черноморского побережья до Оренбуржья, преимущественно в пределах ООПТ. *Phellorinia herculeana* – широко распространенный в сухостепных ландшафтах европейской части страны и Сибири, но довольно редкий, встречающийся преимущественно лишь в границах ООПТ. Некоторые из этих таксонов в настоящее время не включены в российские региональные охранные списки, но являются редкими по всему ареалу, либо в пределах России. Большинство предлагаемых видов приурочено к ценным охраняемым растительным сообществам.

Среди степных ООПТ страны лидерами по уровню изученности микобиоты являются заповедники Ростовский, Богдино-Баскунчакский, Жигулевский, Оренбургский, Аркаим – степной кластер Ильменского заповедника, Убсунурская котловина, Даурский (включая заказник Цасучейский бор). Крупные списки видов грибов известны для заповедников и национальных парков Белогорье, Центрально-Черноземный, Шайтан-Тау, Хакасский, Бузулукский бор, Волго-Ахтубинская пойма. Для некоторых видов грибов территории степных ООПТ это единственные известные местообитания в России.

Накопление перечисленных данных актуализировало вопрос обоснования методологии охраны степной микобиоты. Трудность такого рода обоснования состоит в первую очередь в том, что при создании абсолютно заповедного режима, существенно меняется таксономическая и трофическая структура биоты. Многие виды грибов с крупными плодовыми телами, растущими на гумусе и навозе, исчезают, в то время как виды с мелкими плодовыми телами осваивают другие субстраты – травяную ветошь и основания стеблей растений. Подобные выводы согласуются с результатами, полученными различными исследователями грасландов, которые для решения кризиса современного устойчивого степного землепользования и управления агроландшафтами постулируют поддержание и сохранение «нейтральной деградации земель», включая умеренный выпас домашних животных, сенокосение, реакклиматизацию крупных травоядных животных и т. п.

Список литературы

- Волобуев С. В., Большаков С. Ю. 2016. Афиллофороидные грибы Среднерусской возвышенности. 1. История изучения и некоторые новые данные // Микология и фитопатология. Т. 50, вып. 6. С. 335–346.
- Десятова О. А. 2008. Агарикоидные базидиомицеты Оренбургской области. Дис. ... канд. биол. наук. М. 287 с.
- Иванов А. И., Сашенкова С. А. 1998. Гастеромицеты лесостепи правобережья Поволжья (видовой состав и экология) // Микология и фитопатология. Т. 32, вып. 1. С. 7–13.
- Перова Н. В., Горбунова И. А. 2001. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск. 158 с.
- Ребриев Ю. А., Русанов В. А., Булгаков Т. С., Светашева Т. Ю., Змигрович И. В., Попов Е. С. 2012. Микобиота аридных территорий юго-запада России. Ростов-на-Дону. 88 с.
- Ширяев А. Г. 2014. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект. Дис. ... докт. биол. наук. М. 304 с.
- Kotiranta A. G., Shiryayev A. G., Spirin V. A. 2016. Aphylophoroid fungi (Basidiomycota) of Tuva Republic, Southern Siberia, Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. Issue 53. P. 51–64.

On diversity of basidiomycetous macromycetes in the steppes of Russia

Shiryayev A. G.^{1*}, Arefyev S. P.², Ivanov A. I.³, Bolshakov S. Yu.⁴, Volobuev S. V.⁴, Gorbunova I. A.⁵, Rebriev Yu. A.⁶, Sazanova N. A.⁷, Sarkina I. S.⁸, Svetasheva T. Yu.^{9,4}

¹ Ekaterinburg, Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS

² Tyumen, Institute of Problems of Development of the North SB RAS

³ Penza, Penza State Agricultural University

⁴ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

⁵ Novosibirsk, Central Siberian Botanical Garden SB RAS

⁶ Rostov-on-Don, Institute of Arid zones SSCentre RAS

⁷ Magadan, Institute of Biological Problems of the North RAS

⁸ Yalta, Nikita Botanical Garden RAS

⁹ Tula, L. N. Tolstoy Tula State Pedagogical University

*E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

Mycobiota of the steppe of Russia has been studied worse than in the forest. To date, the diversity of macromycetes in the European part of the country has been studied better than in Siberia. Nevertheless, for some «forest» groups of fungi (agaricoid, aphylophoroid), the change in species richness and ecological structure is shown with increasing continentality of the climate, whereas for the «steppe» groups of fungi (gasteroid) such differences are not revealed. A surge of interest to the steppe mycobiota during the last decade has made it possible to identify a number of new species for Russia, and also to describe several new species for science.

Структурная ботаника



ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА *PRUNUS ARMENIACA* В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА

Анатов Д. М.*, Османов Р. М., Асадулаев З. М.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

*E-mail: djalal@list.ru

В настоящее время крупные массивы дикорастущих популяций абрикоса сохранились в Средней Азии, Северо-Восточном Китае и Горном Дагестане (Жуковский, 1964; Вехов и др., 1978). Природные популяции абрикоса в Дагестане распространены во внутрегорной части по долинам рек Аварское Койсу, Андийское Койсу, Казикумухское Койсу и Кара-Койсу, кроме высокогорных районов до 1500 м н.у.м., иногда по южным склонам – до 1900 м (Asadulaev et al., 2014; Анатов и др., 2015).

Однако работы посвященные изучению структуры изменчивости признаков и полиморфизма дикорастущих популяций абрикоса и их связи с культурой абрикоса в литературе не приводятся. Впервые попытку изучения природных популяций дикорастущих плодовых культур на границах их соприкосновения с культурными посадками предпринял М. М. Магомедмирзаев (Магомедмирзаев, Магомедова, 1985) при изучении природных популяций алычи в Дагестане. Магомедмирзаев обратил внимание, что многие дикие сородичи плодовых культур имеют высокую степень одичания в местах соприкосновения с культурными посадками. Такие группировки одичавших растений имеют высокую гетерогенность признаков, в отличие от природных популяций с проявлением фенотипической однородности при длительном существовании. Одной из видимых причин такой гетерогенности является нестабильность популяций, обязанная систематическому включению новых молодых форм на границе контакта с культурными посадками. Исследования, направленные на изучение этих довольно редких природных ситуаций, когда высокая степень генетической нестабильности четко проявляются в популяционных фенотипах, заслуживают особого внимания. Это, в конечном итоге, позволит прогнозировать возможные эволюционно-морфологические преобразования в процессе одичания и селекционные успехи при окультуривании.

Цель работы – анализ фенотипической изменчивости природных популяций *Prunus armeniaca* L. по количественным признакам листа в Горном Дагестане.

Для этой цели были выбраны четыре модельные ценопопуляции (ЦП) Внутрегорного Дагестана (Гергебильский район с. Курми 700–900м; Гунибский район с. Салта (900–1050 м над ур. моря, с. Нижний Кегер 1050–1150м; Левашинский район с. Буртани 1000–1100 м). Оценка и анализ фенотипической изменчивости природных популяций проводилась на 30 деревьях из каждой ЦП по 11 структурным и 3 индексным признакам листа. Применялись методы описательной статистики, дисперсионного анализа.

Сравнительный анализ ЦП абрикоса по признакам листа показал, что по средним значениям они мало различаются (таблица 1). Наибольшие средние значения имеют листья курминской и салтинской ЦП, а наименьшие буртанинской. В целом природные популяции абрикоса характеризуются мелкими размерами листа, масса которых составляет в среднем 214 мг, варьируя в пределах 61–566 мг.

Анализ изменчивости количественных признаков внутри и между ЦП проведенный по коэффициенту вариации (CV, %) показал, что низким и средним уровнем варьирования характеризуются линейные признаки листа, число главных жилок, индексы, углы оснований и верхушки листа; высокой и очень высокой: масса листа, пораженность клястероспориозом и число железок. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (h^2 , %) показали значительные различия между деревьями как внутри ЦП, так и для всех ЦП. Доказанные фенотипические различия между деревьями и одновременно низкое внутрикронное варьирование признаков листа подтверждают генетическую неоднородность природных популяций абрикоса в местах их соприкосновения с культурными садами.

По признакам «длина черешка», «число железок», «пораженность клястероспориозом» и «индекс формы листа» различия между ЦП не обнаружены и существенны по числу главных жилок (46.7%), длине верхней части (39.9%) и длине широкой части (25.8%) и в целом ниже по сравнению с различием внутри ЦП.

Таблица 1. Сравнительная характеристика природных популяций *Prunus armeniaca* по количественным признакам листа

Признаки		Курми (800 м)	Салта (1020 м)	Бургани (1050 м)	Н.Кегер (1075 м)	Σ
Длина пластинки, см	X±Sx	6.1±0.04	6.1±0.04	5.6±0.04	5.8±0.04	5.9±0.02
	lim	4.0–9.0	4.3–8.5	3.7–7.8	4.2–7.8	3.7–9.0
Длина черешка, см	X±Sx	2.7±0.03	2.7±0.02	2.8±0.03	2.7±0.03	2.7±0.01
	lim	1.4–4.1	1.8–3.9	1.6–4.4	1.2–4.5	1.2–4.5
Общая длина листа, см	X±Sx	8.8±0.06	8.8±0.05	8.4±0.07	8.4±0.06	8.6±0.03
	lim	5.9–11.8	6.2–12.0	5.5–11.8	5.9–11.4	5.5–12.0
Ширина листа, см	X±Sx	5.3±0.04	5.2±0.04	4.7±0.04	5.0±0.04	5.0±0.02
	lim	3.6–8.0	4–7.2	3.3–6.6	3.2–7.7	3.2–8.0
Длина до широкой части, см	X±Sx	3.7±0.04	3.4±0.03	3.7±0.03	3.0±0.03	3.4±0.02
	lim	1.8–6.0	2.0–5.0	2.5–5.5	2.0–4.5	1.8–6.0
Длина верхней части, см	X±Sx	2.4±0.03	2.7±0.03	1.9±0.02	2.8±0.03	2.4±0.02
	lim	1.0–4.0	1.3–4.3	0.4–3.0	1.6–4.2	0.4–4.3
Число главных жилок	X±Sx	4.7±0.05	5.7±0.04	5.5±0.04	6.6±0.06	5.6±0.03
	lim	3–7	4–7	4–7	4–10	3–10
Число желёзок	X±Sx	0.9±0.05	1.1±0.05	0.9±0.05	1.1±0.05	1.0±0.02
	lim	0–4	0–4	0–3	0–4	0–4
Масса листа, мг	X±Sx	214±4.7	239±3.7	197±3.3	205±4.0	214±2.0
	lim	80–566	112–451	73–354	61–475	61–566
Расширенность основания, град.	X±Sx	152±0.7	158±0.7	150±0.7	162±0.7	156±0.4
	lim	124–178	134.0–188	127–178	123–185	123–188
Заостренность верхушки, град.	X±Sx	36±0.4	41±0.4	41±0.4	41±0.5	40±0.2
	lim	20–66	23–64	25–58	20–92	20–92
Клястероспориоз, балл	X±Sx	1.6±0.06	1.9±0.08	1.6±0.07	1.5±0.06	1.6±0.03
	lim	0–5	0–5	0–5	0–5	0–5
Индекс формы листа, %	X±Sx	86.3±0.47	84.9±0.47	84.4±0.48	87.7±0.46	85.8±0.24
	lim	63.8–100	61.4–100	61.8–100	67.2–103.7	61.4–103.7
Индекс длины листа	X±Sx	2.3±0.02	2.3±0.02	2.0±0.02	2.2±0.02	2.2±0.01
	lim	1.7–3.5	1.6–3.6	1.4–3.2	1.0–4.2	1.0–4.2
Индекс угла	X±Sx	4.4±0.05	4.0±0.04	3.7±0.03	4.2±0.05	4.0±0.02
	lim	2.2–7.5	2.4–7.7	2.4–5.8	2.0–7.7	2.0–7.7

В местах соприкосновения с культурными посадками увеличивается разброс показателей и по мере удаления от садов снижается, что может быть объяснено, соответственно, улучшением или ухудшением условий произрастания. При этом внутрисезонная амплитуда изменчивости включает межсезонные различия. Так, амплитуда изменчивости длины листовой пластинки внутри курминской ЦП находилась в пределах 4,0–9,0 см, а для всей совокупности – 3,7–9 см. Т.е., анализируя фенотипическую изменчивость одной ценопопуляции с достаточной выборкой, можно с высокой вероятностью предвидеть размах варьирования всех ЦП.

Список литературы

Анатов Д. М., Османов Р. М., Асадулаев З. М., Газиев М. А. 2015. Экологические и исторические аспекты разнообразия форм абрикоса в Горном Дагестане // Вестник ДГУ. Т. 30. Вып. 1. С. 73–81.

Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л. 1964. 791 с.

Вехов В. Н., Губанов И. А., Лебедева Г. Ф. Культурные растения СССР. М. 1978. 336 с.

Магомедмирзаев М. М., Магомедова Н. Г. О явлении сверхвысокой генотипической изменчивости нестабильных природных популяций растений // Доклады АН СССР. 1985. Т. 284, № 5. С. 1252–1255.

Asadulaev Z. M., Anatov D. M., Gaziev M. A. 2014. Genetic resources of *Prunus armeniaca* L. natural populations in Mountainous Dagestan // Acta Hort. (ISHS) Vol. 1032. P. 183–190.

Variability of the morphological features of the leaf *Prunus armeniaca* in natural populations of Mountainous Dagestan

Anatov D. M.*, Osmanov R. M., Asadulaev Z. M.
Makhachkala, Mountain Botanical Garden RAS

*E-mail: djalal@list.ru

A comparative analysis of apricot cenopopulations on the quantitative features of the leaf revealed an increase in the spread of indicators at the points of contact with cultural plantings and a decrease with distance from the gardens, which can be explained, respectively, by an improvement or deterioration in the conditions of growth. At the same time, the intravariation amplitude of variability includes inter-cenotic differences. That is, by analyzing the phenotypic variability of one cenopopulation with a sufficient sample, a high probability to foresee the range of variation of all cenopopulations. In the context of individual features, the influence of intercenotic differences is significant in the "number of main veins" (46.7%), "the length of the upper part of the leaf" (39.9%) and "the length to the wide part of the leaf" (25.8%).

ОСОБЕННОСТИ ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕВИЩ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ *PRIMULA SIBTHORPII*

Арнаутова Г. И.

Махачкала, Дагестанский государственный аграрный университет им. М. М. Джамбулатова

E-mail: arnautova.47@mail.ru

Дагестан является не только богатейшим источником природных растительных ресурсов, но и естественным историческим памятником, где вследствие изолированности некоторых экосистем встречаются реликтовые и эндемичные представители. Дагестан является одной из территорий, где сложились уникальные природные условия.

Primula sibthorpii – это многолетнее травянистое, поликарпическое, короткорневищное растение с розеточными дициклическими побегами с ранним сроком цветения из семейства первоцветных. Подземные побеги представлены эпигеогенными корневищами. Корневище косо вверх направленные, ветвящиеся, с рубцами от прикрепления старых листьев. Закладывание корневища определяется образованием новых розеток в пазухах листьев и пробивания корней через основания черешков краевых листьев розетки. Эти корни втягивают корневище в почву и не дают ему подниматься выше над поверхностью земли. Корневище ломкое, придаточные корни шнуровидные. Надземные вегетативные побеги розеточные. Листья обратно-яйцевидные, с клиновидным основанием, низбегающие в крылатый черешок, по краю едва выемчато-зубчатые, на нижней стороне в различной степени опушенные.

Цветки одиночные, актиноморфные, пятичленные до 4 см в диаметре, на цветоножках, 5-6 (до 14) см высотой. Цветоножки выходят из пазух листьев. Чашечка трубчатая, по жилкам угловато-гранитая. Венчик имеет довольно короткую трубку, обычно равную по длине чашечке.

В цикле развития выделяются два периода: ранне-весенний – до распускания листьев на деревьях, когда происходит развитие переходных и ассимилирующих весенних листьев розетки, бутонизация и цветение, и летний период – после полного распускания листьев на деревьях, характеризуется вызреванием плодов и семян, наличием розетки крупных летних листьев. *P. sibthorpii* цветет ранней весной, являясь обычным компонентом весенней флоры. Раннее цветение происходит потому, что в их почках возобновления уже с осени закладываются зачаточные побеги с соцветиями. Рост и развитие соцветий происходит у них в зимние и весенние месяцы под снегом. Сразу же после таяния снега полностью сформированные побеги начинают быстро расти и растение вскоре зацветает. Этот вид примулы характеризуется также наличием полиморфизма по окраске цветка. Как указывала Г. И. Арнаутова (1982) окраска цветка у *P. sibthorpii* варьирует от белой (неокрашенные цветки) до фиолетовой. При этом четко выделяются четыре дискретные класса окраски: растений с белыми, светло-сиреневыми, сиреневыми и фиолетовыми цветками. В пределах особи окраска разных цветков одинакова и сохраняется по нашим наблюдениям у растений от года к году, что представляет особую декоративную ценность.

Согласно Л. Мартиросян (2009) вегетативное размножение первоцветов основано на явлении партикуляции корневища. При таком способе вегетативного размножения численность самостоятельных особей увеличивается за счет отделения от материнского растения дочерних побегов вместе

с частью корневища. Преимущество этого способа размножения заключается в том, что дочерние растения полностью сохраняют свойства материнских, что не всегда происходит при семенном размножении гибридных и садовых форм растений.

P. sibthorpii широко распространена в лесах предгорий Дагестана и в прилегающих к нему с севера районах Чечни, Ингушетии и Кабардино-Балкарии, а с юга – Азербайджана, в Крыму, в Северном Иране и в Северной Турции на высоте 500 – 900 м н.у.м., выше замещается желтоцветковой *P. macrocalyx*, имеющей цветонос и отличающейся более поздним временем цветения.

P. sibthorpii растет в светлых, смешанных лесах по опушкам и полянам, кустарниковым зарослям и травянистым склонам на довольно богатых, свежих, достаточно увлажненных, но с поверхности немного подсушенных почвах.

Ветвление корневищ у *P. sibthorpii* в значительной мере определяется условиями местообитания. Для ветвления необходимы хорошая затененность, достаточно увлажненная и рыхлая, глубокая почва.

Частота растений с ветвящимися корневищами была оценена в четырех выборках (рядом расположенные участки) в популяции Кусары (северный Азербайджан). Изреженный грабово-буковый лес на склоне южной экспозиции, высота 500 м н.у.м., в разнотравно-вейниковой ассоциации, серые лесные почвы, эпизодический выпас скота. Даже рядом расположенные участки характеризуются разными частотами от 0.67% до 7.3%. Более того, в выборках, где частота растений с ветвящимися корневищами низка, все растения с ветвящимися корневищами имели только по две розетки. В выборке, где частота ветвящихся корневищ составляет 7.3%, 15 растений имели также по две розетки, 2 – по три розетки и 2 – по четыре. Причем на одном корневище были обнаружены цветущие и не цветущие побеги.

Из мест природного произрастания интерес представляет популяция из водоохраной зоны в предгорьях южного Дагестана, ниже селения Маджалис (пос. Родниковый, Кайтагский район), высота 600 м н.у.м., местность выравненная, изрезанная ручьями. Густой буково-грабовый лес с лианами (*Smylax excelsa* и другие), практически отсутствует выпас скота и посещение людей. Здесь наблюдаются огромные скопления примулы, растения с крупными листьями и большим количеством цветков. Частота особей с ветвящимися корневищами очень велика, кроме того, велико и число розеток на одном ветвящемся корневище. Большинство генеративных растений имели розетку и корневище из 4–5 члеников, дистальные членики постепенно разрушаются, а под розеткой происходит нарастание нового участка корневища (членика). Размер членика 1.5x0.8 см. Кроме того, нами были найдены растения с разветвленными корневищами, имеющие 2–3 листовые розетки. В Маджалисе в условиях хорошего увлажнения отмечены крупные корневища с чрезвычайно медленным отмиранием дистального конца корневища. Отдельные особи насчитывают до 20 розеток, соединенных единым корневищем. Площадь, занимаемая одной такой особью, составляла четверть квадратного метра и имела возраст более 15 лет, если считать каждый членик отдельным годом. Были найдены экземпляры, у которых отдельные розетки удалены друг от друга на расстояние до 12 см., при этом особь имела линейно вытянутое корневище. Неограниченная способность давать новые точки возобновления в данных физико-географических и экологических условиях, как указывала А. Лозина-Лозинская (1952), говорит о том, что это свойство явилось приспособлением к условиям обитания при переходе из горных условий на равнины. Корневища ювенильных особей состоят из 2–3 члеников, длина которых варьирует от 3 мм до 1 см, а ширина около 2 мм. Поскольку отдельные участки корневища часто отмирают, то установить принадлежность розеток к одному растению невозможно. Для того, чтобы оценить, насколько часто группы тесно расположенных розеток (максимальное расстояние не более 10 см) принадлежит одной особи, был использован феномен гетеростилии. Длинно и короткостолбчатость обусловлены моногенно, и на очень большом материале для разных видов примулы известно, что соотношение Д и К – форм стабильно выдерживается 1:1. Поэтому, если розетки принадлежат разным растениям, в тесно расположенных группах розеток следует ожидать наличие Д и К – форм примерно с равной частотой. Если же имеет место клональность, то в таких группах будет преобладать какая-то одна из форм. Из 113 групп в 110 встречается только одна из форм (Д или К) и только в трех группах (2,7%) обнаружены розетки и Д, и К – форм. Если рассмотреть группу, состоящую всего из двух розеток, то вероятность получить соотношение 31:1:18 для 2Д; 1Д, 1К и 2К много меньше 0,001. Таким образом, в подавляющем большинстве случаев группы тесно расположенных розеток принадлежат одному растению.

Список литературы

Арнаутова Г. И. 1982. Связь генетического полиморфизма с количественными признаками в природных популяциях примулы: Автореф. дис. канд. биол. наук. М. 20 с.

Лозина-Лозинская А. С. 1952. Вып. 2. Сер. VI. Первоцветы в декоративном садоводстве // Интродукция растений и зеленое строительство. М. С. 168–229.

Мартиросян Л. Ю. 2009. Особенности вегетативного размножения видов *Primula L.*, интродуцированных в Ереванском ботаническом саду // Биологические и гуманитарные ресурсы развития горных регионов: Материалы международной научной конф. Махачкала. С. 181–182.

Features of formation of root in populations of *Primula sibthorpii*

Arnautova G. I.

Makhachkala, Dzhambulatov Dagestan State Agrarian University

E-mail: arnautova.47@mail.ru

Primula sibthorpii is a perennial herbaceous, polycarpic, short-fruited plant with rosette dicyclic shoots with an early flowering period from the family of primrose flowers. Underground shoots are represented by epigeogenic rhizomes. *P. sibthorpii* blooms in early spring, being an ordinary component of the spring flora.

Vegetative reproduction of primroses is based on the phenomenon of the rhizome participation. With this method of vegetative reproduction, the number of independent individuals increases due to the separation of the daughter shoots from the mother plant along with part of the rhizome. The advantage of this method of reproduction is that the daughter plants completely retain the properties of the parent plants, which does not always occur with the seed multiplication of hybrid and garden forms of plants.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА *RHODODENDRON LEDEBOURII* И *MAHONIA AQUIFOLIUM*

Булышева М. М.*, Котеева Н. К., Миргородская О. Е.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: massha_b@mail.ru

Одна из наиболее важных особенностей условий жизни растений умеренного климата заключается в том, что в течение длительного времени они подвергаются воздействию низких температур. При подготовке к зимнему периоду у таких растений происходят адаптивные изменения на структурном, физиологическом и биохимическом уровнях. Для вечнозеленых растений особенно важны адаптации листьев.

В летний период в клетках мезофилла вечнозеленых растений основной объём клетки занимает центральная вакуоль, хлоропласты имеют хорошо развитую систему гран и распределены вдоль клеточной стенки. Для многих видов хвойных ранее было показано наличие структурных изменений в клетках мезофилла при переходе к зимнему периоду: уменьшение объёма вакуоли, изменение топологии органелл, уменьшение тилакоидов в гранах хлоропластов. Среди покрытосеменных, которые сохраняют листья в зимнее время, были исследованы зимнезелёные травянистые растения, и для них таких изменений выявлено не было. В настоящей работе исследованы структурно-функциональные изменения в клетках мезофилла двух видов древесных покрытосеменных: *Rhododendron ledebourii* Rojark. и *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.

В летний период структура клеток мезофилла этих двух видов схожа с таковой у других вечнозелёных растений: в клетке находится крупная центральная вакуоль, хлоропласты распределены вдоль клеточной стенки. Хлоропласты имеют хорошо развитую систему гран, крупные крахмальные зёрна. Такая структура клеток и хлоропластов является оптимальной для фотосинтетической функции.

Осенью в клетках мезофилла *R. ledebourii* происходит перестройка ультраструктуры и к зиме устанавливается новый тип структуры клетки: хлоропласты перемещаются и скапливаются в проксимальной части клетки, что сходно с изменениями в клетках хвойных. Также уменьшается число гран и тилакоидов в гранах. Индекс гранальности, под которым понимается отношение протяженности сопряженных мембран хлоропластов к протяженности несопряженных, у рододендрона статистически достоверно снижается в зимние месяцы. Разборка гран в зимний и весенний периоды связана с

защитой фотосинтетического аппарата, благодаря этому процессу снижается количество центров второй фотосистемы (ФСII), что препятствует образованию активных форм кислорода вследствие возбуждения хлорофилла *a* в ФСII в то время, когда остальные процессы фотосинтеза заторможены или остановлены.

В клетках мезофилла *M. aquifolium* значительного изменения расположения хлоропластов не происходит так же, как в клетках зимнезеленых травянистых покрытосеменных, а тилакоидная система остаётся хорошо развитой. Отсутствие разборки свидетельствует о наличии других защитных процессов, например, накопления защитных пигментов.

Также при подготовке к зимнему периоду происходят и общие для обоих видов изменения. В осенне-зимний период статистически достоверно уменьшается парциальный объём центральной вакуоли. Это объясняется тем, что снижение объёма вакуоли способствует уменьшению вероятности образования кристаллов льда в клетке. Крахмальные зёрна в хлоропластах почти отсутствуют, они гидролизованы в сахара, выполняющие осмопротекторную функцию. Также для обоих видов были характерны сезонные изменения числа митохондрий в клетке: в зимний период оно увеличивается, что может быть связано с проведением энергозатратных процессов развития морозоустойчивости.

Измерение параметров газообмена при низких положительных температурах у растений с установившейся зимней структурой показало, что интенсивность фотосинтеза и транспирация намного выше у *M. aquifolium*. Для этого же вида было характерно значительное повышение интенсивности фотосинтеза при повышении интенсивности освещения. При этом у *R. ledebourii* практически нет реакции на повышение интенсивности света, и фотосинтез полностью отсутствует при температуре ниже 6°C.

Таким образом, для двух видов древесных покрытосеменных показаны две стратегии структурных адаптаций фотосинтетического аппарата к неблагоприятному зимнему периоду и две разные стратегии функциональной активности с подавлением фотосинтеза у *R. ledebourii* и сохранением у *M. aquifolium*. Изменения в клетках *R. ledebourii* сходны с таковыми у хвойных растений, для *M. aquifolium* характерно состояние пластидомиа, описанное для травянистых зимнезелёных покрытосеменных. Подавление фотосинтеза у *R. ledebourii* сопровождается перемещением хлоропластов и перестройкой тилакоидной системы, отсутствие структурных изменений у *M. aquifolium* соответствует сохранению фотосинтеза при низких положительных температурах.

Seasonal changes in the photosynthetic apparatus of *Rhododendron ledebourii* and *Mahonia aquifolium*

Bulysheva M.*, Koteeva N., Mirgorodskaya O.

*E-mail: massha_b@mail.ru

Sankt-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

Photosynthetic apparatus seasonal changes of two wintergreen angiosperms, *Rhododendron ledebourii* Pojark. и *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt., have been studied. To determine the functionality of structural rearrangements seasonal some physiological and biochemical leaf parameters dynamics of these species have also been studied. Two photosynthetic apparatus structure of wintergreen angiosperms adaptation strategies to unfavorable winter conditions have been revealed. Universal features of structural and functional mesophyll cells adaptations have been revealed. It has been shown that seasonal structural changes of the photosynthetic apparatus of *R. ledebourii* and *M. aquifolium* correspond its functional strategies in winter.

МЕХАНИЗМЫ ИЗОЛЯЦИИ ИЗБЫТКА СОЛИ В ТКАНЯХ ЛИСТА ГАЛОФИТОВ

Вознесенская Е. В.^{*1}, Котева Н. К.¹, Иванова А. Н.¹, Эдвардс Дж.²

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

² Пульман, Вашингтонский государственный университет

*E-mail: voznesenskaya@binran.ru

Высокая солеустойчивость галофитов связана с рядом защитно-приспособительных физиологических особенностей клеток (высокая обводненность цитоплазмы, способность связывать токсичные соли органическими веществами клетки и т. д.).

Все галофиты можно разделить на три группы.

1. Настоящие галофиты (эвгалофиты) – наиболее солеустойчивые растения, накапливающие в вакуолях значительные концентрации солей.

2. Солевывделяющие галофиты (криногалофиты) – эти растения не накапливают соли внутри тканей, а выводят их из клеток с помощью секреторных железок, расположенных на листьях.

3. Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты). Для этих растений накопление солей в клетках также опасно, как и для гликофитов, растений пресных незасоленных местообитаний. Высокое осмотическое давление в клетках корней создается благодаря накоплению в клетках сахаров, свободных аминокислот и других осмотически активных веществ. Клетки этих растений малопроницаемы для солей.

Устойчивость к соли включает целый комплекс структурных и физиологических механизмов, которые обычно подразделяют на 3 основные категории: (1) осмотическая устойчивость, (2) блокировка транспорта ионов в/из корня, (3) изоляция ионов, включающая выделение из листа и/или изоляцию в вакуоли (Roy et al., 2014; Wu et al., 2015).

В настоящем исследовании были изучены механизмы устойчивости галофитов с разными типами изоляции токсичных ионов в тканях листа или их выведения. Среди солевывделяющих галофитов обнаружены два разных пути экскреции соли, в соленакапливающие волоски с ограниченной продолжительностью деятельности, и путем экскреции солей через специализированные солевыводящие железки, которые функционируют все время жизни листа.

Для целой группы маревых характерны соленакапливающие волоски (виды *Atriplex*, *Chenopodium*, *Bienertia*). Ранее строение и функционирование солевых железок было подробно изучено у *Atriplex* (Black, 1954). Наши исследования показали, что соленакапливающие волоски у всех перечисленных видов начинают функционировать с самых ранних стадий развития листа. У всех видов они состоят из одноклеточной головки, накапливающей соль, и одно-трех клеточной ножки. Основной объем клетки головки занимают вакуоли, немногочисленные клеточные органеллы в основном выявляются в молодых волосках в тонком постенном слое цитоплазмы. Наружные стенки клеток ножки кутинизированы, а периклинальные пронизаны плазмодесмами, что указывает на симпластный путь транспорта растворов в клетку головки. По мере старения соленакапливающие головки лопаются и постепенно слущиваются, оставляя на поверхности листьев кристаллы соли. Солевые волоски растущих листьев выводят NaCl из тканей листа, позволяя ему расти и достигать зрелости, когда лист становится донором ассимилятов, экспортирующихся вместе с некоторыми минеральными веществами к более молодым листьям и апексу.

Использование флуоресцентного маркера на внутриклеточную локализацию Na⁺ CoroNa Green показало значительное накопление ионов натрия в вакуолях клеток головок начиная с самых ранних стадий развития (для *Bienertia sinuspersici*). По мере роста клетки головки концентрация соли в вакуоли снижается. В более зрелых листьях излишки соли накапливаются в вакуолях водозапасающей ткани в центре листа и клетках эпидермы, однако в клетках мезофилла накопления ионов не наблюдается. При этом в условиях засоления объем водозапасающей ткани значительно возрастает по сравнению с контролем. Таким образом, соленакапливающие волоски функционируют только на ранних стадиях развития листа для защиты растущих тканей, на более поздних стадиях ассимилирующая ткань защищена за счет изоляции соли в вакуолях водозапасающей ткани. Анализ газообмена показывает, что *B. sinuspersici* высокоустойчива к засолению (Park et al., 2009).

Изоляция ионов соли в вакуолях свойственна суккулентным галофитам, адаптация к засолению у которых сопровождается увеличением объема водозапасающей ткани. Изучена солеустойчивость представителей рода *Salsola* с C₃-C₄ промежуточным типом фотосинтеза: 3х марокканских видов (*S. deschaseauxiana*, *S. gymnomaschala*, *S. verticillata*) и *S. divaricata* с Канарских островов. Для выявления специфичности ответной реакции в качестве контроля использовались C₃ *S. webbii* и C₄ *S. oppositifolia*. Анализ параметров газообмена показал высокую солеустойчивость фотосинтеза у изученных видов. Использование флуоресцентного маркера CoroNa Green, а также элементный анализ на уровне сканирующей электронной микроскопии (SEM EDAX, *Scanning Electron Microscopy with Energy Dispersive X-Ray Analysis*) показали значительное накопление соли в вакуолях водозапасающей ткани с одновременным возрастанием осмолярности тканей листа. Изучение анатомии листа показало, что при поливе солью значительно увеличивается толщина листа за счет большего объема водозапасающей ткани, расположенной в центре. При этом у промежуточных видов снижается отношение длины хлоренхимы к диаметру листа и наблюдается укорочение клеток гиподермального слоя, что характерно для C₄ видов. Таким образом, под воздействием засоления некоторые структурные,

физиологические и биохимические параметры у видов с промежуточным типом фотосинтеза смещаются в сторону, характерную для C_4 видов. Это позволяет считать засоление в совокупности с высокой инсоляцией одними из основных движущих сил в эволюционировании от C_3 к C_4 в роде *Salsola*.

Регуляция концентрации соли через экскрецию излишков из листа свойственна как двудольным галофитам, так и галофитным злакам. Выведение осуществляется через солевыводящие железки, многоклеточные у двудольных или двуклеточные у злаков. Несмотря на многолетние исследования, не существует единого мнения о механизме секреции. Сравнительное исследование растений из разных филогенетических линий является одним из путей для понимания конвергентной эволюции секреторных систем в разных линиях как двудольных, так и однодольных растений. Среди злаков выявлено около 200 галофитных видов, около 30 из них характеризуются эффективной системой экскреции соли. В настоящем исследовании механизмы устойчивости к засолению были проанализированы у трех видов злаков, *Oryza coarctata*, *Spartina anglica*, *Urochondra setulosa*, принадлежащих к разным линиям. Световая микроскопия показала наличие солевых железок у всех трех изученных видов. У *S. anglica* и *U. setulosa* железки имеют классическую двуклеточную структуру, характерную для большинства злаковых (Barhoumi et al., 2008); они состоят из базальной крупной секреторной клетки и мелкой апикальной клетки. Однако железки *O. coarctata* имеют уникальную структуру – они одноклеточные.

Ультраструктура солевых железок была изучена у контрольных и активно секретирующих растений. Секреторные клетки *Spartina anglica* и *Urochondra setulosa* имеют сиплазматические связи с соседними клетками мезофилла, однако клетки железки у *O. coarctata* соединены плазмодесмами только с соседними эпидермальными клетками. Во время активной секреции над апикальной частью железок образуется субкутикулярная полость, что свидетельствует об апоплазматическом пути транспорта растворов наружу. В результате активации секреции у *O. coarctata* и *S. anglica* происходит значительное увеличение площади поверхности плазмалеммы (более чем в три раза) в апикальной части секреторных клеток за счет образования лабиринтов клеточных стенок. В то же время изученные виды различаются по степени развития лабиринтов, их локализации и ориентации. В железках *U. setulosa*, в отличие от *S. anglica* и *O. coarctata*, как в контроле, так и в условиях засоления не формируется сеть выростов плазматической мембраны (лабиринты) и развитого агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР). Для всех трех изученных видов характерно значительное количество митохондрий и полярность цитоплазмы базальной клетки, с ядром в проксимальной части железки и скоплением митохондрий - в дистальной. У всех видов при засолении размеры и количество митохондрий увеличиваются, свидетельствуя об их участии в энергетическом обеспечении секреции; в то же время, виды отличаются по пространственной локализации митохондрий в активном состоянии железок.

Таким образом, у трех исследованных злаков обнаружены принципиальные различия в клеточных механизмах секреции, а также в онтогенетических программах их становления. Однако анализ результатов дает основания предполагать, что основные молекулярные аспекты секреции схожи. Для всех структурных типов секреторных систем предлагается следующая гипотеза. Выделение соли осуществляется по апопласту железки путем сплошного потока под давлением, которое создается в результате поступления воды в области высокой концентрации ионов. Основную роль в активном энергозависимом переносе ионов соли в апопласт играют контакты ретикулярных элементов с плазмалеммой у *O. coarctata* и *S. anglica* и плазмалемма у *U. setulosa*.

Таким образом, у всех галофитных видов, принадлежащих к разным филогенетическим линиям, устойчивость к засолению выражается в эффективном поддержании жизненных функций растений на нормальном уровне сходными механизмами (увеличение эффективности использования воды, накопление осмолитов, развитие системы изоляции и/или экскреции соли). Пути реализации солеустойчивости значительно варьируют, причем в разных систематических группах могут встречаться сходные структурные и физиологические решения.

Работа поддержана грантом РФФИ 16-16-00089.

Список литературы.

Barhoumi Z., Djebali W., Abdelly C., Chaïbi W., Smaoui A. 2008. Ultrastructure of *Aeluropus littoralis* leaf salt glands under NaCl stress // *Protoplasma*. Vol. 233. P. 195–202. doi: 10.1007/s00709-008-0003-x

Black R. F. 1954. The leaf anatomy of Australian members of the genus *Atriplex*. I. *Atriplex vesicaria* Heward and *A. nummularia* Lindl. // Australian Journal of Botany. Vol. 2. P. 269–286. doi: 10.1071/BT9540269

Park J., Edwards G. E., Okita T. W., Knoblauch M. 2009. Structural changes in the vacuole and cytoskeleton are key to development of the two cytoplasmic domains supporting single-cell C₄ photosynthesis in *Bienertia sinuspersici* // Planta. Vol. 229. P. 369–382. doi: 10.1007/s00425-008-0836-8

Roy S. J., Negrao S., Tester M. 2014. Salt resistant crop plants // Current opinion in biotechnology. Vol. 26. P. 115–124. doi: 10.1016/j.copbio.2013.12.004

Wu H, Shabala L, Liu X, Azzarello E, Zhou M, Pandolfi C, Chen Z-H, Bose J, Mancuso S, Shabala S. 2015. Linking salinity stress tolerance with tissue-specific Na(+) sequestration in wheat roots // Frontiers in Plant Science. Vol. 6. P. 1–13. doi: 10.3389/fpls.2015.00071

Mechanisms of excess salt isolation in halophyte leaf tissues

Voznesenskaya E. V.*¹, Koteyeva N. K.¹, Ivanova A. N.¹, Edwards G.²

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² Pullman, Washington State University

*E-mail: voznesenskaya@binran.ru

Mechanisms of salt tolerance realized in different types of toxic ions isolation in leaf tissues of different halophytes or their excretion were analyzed. Salt tolerance mechanisms were studied in several *Salso-la* species with salt accumulation in water storage tissue. Salt excreting halophytes have two different ways of excretion: through salt accumulating trichomes having limited life length, and by the way of salt excretion through specialized salt secreting glands functioning during the whole life of the leaf. Salt accumulating trichomes play very important role in young leaves and later salt accumulates in vacuoles. Salt secreting glands are usually multicellular in dicots and bicellular in grasses. This study is devoted to the study of salt tolerance mechanisms in three grass species, *Oryza coarctata*, *Spartina anglica* and *Urochondra setulosa* from different grass lineages. Two of them, *S. anglica* and *U. setulosa*, have bicellular glands while *O. coarctata* has unicellular glands. Structural differences between studied species are discussed.

РАЗВИТИЕ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА *ECHINOPS EXALTATUS* (ASTERACEAE, CYNAREAE): МЕХАНИЗМЫ, ЛЕЖАЩИЕ В ОСНОВЕ РАЗВИТИЯ. МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКЗИНЫ

Габараева Н. И.* , Полевова С. В., Григорьева В. В., Брицкий Д. А., Блэкмо С.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: 1906ng@mail.ru

Виды рода *Echinops* характеризуются пыльцевыми зернами (п.з.) с необычайно толстой оболочкой. Если средняя толщина оболочки п.з. большинства видов – 1–2 мкм, то у *Echinops* она достигает 18 мкм. Более того – объем, занимаемый собственно микрогаметофитом внутри такой «крепости» составляет лишь 12% от общего объема п.з. Такая толщина экзины – спорополленин-содержащей оболочки – основана на ее сложной структуре, представляющей собой «двухэтажное» образование, состоящее из экт- и эндэксины. Эктэкзина состоит из наружного слоя столбиков, покрытых перфорированным тектумом, внутреннего слоя гораздо более толстых, ветвящихся столбиков, особым образом объединенных с системой наружных столбиков, и подстилающего слоя. Эндэкзина тоже довольно толстая, состоит из нескольких ламелл с типичными центральными белыми линиями. Поэтому было особенно важно разобраться – как, с помощью каких механизмов возникает такая сложная пространственная структура.

Развитие оболочки пыльцевых зерен вида *Echinops exaltatus* Schrad. было исследовано на многих стадиях развития с помощью трансмиссионного (ТЭМ) и сканирующего (СЭМ) электронных микроскопов, а также светового микроскопа. Наши данные мы объединили с аналогичными данными по близкому виду *Echinops sphaerocephala* L., полученными S. Blackmore другим методом – замораживанием-скальванием с помощью СЭМ (так как одна из целей данного совместного исследования носит общий характер – выяснить совместимость разных методов и их эффективность).

Наши данные показали, что в начале тетрадного периода у *Echinops exaltatus* в периплазматическом пространстве микроспор появляются сферические единицы, постепенно организующиеся в

палочковидные; затем наблюдаются ветвящиеся макромолекулы, из которых возникает трехмерная сеть альвеол; в конце тетрадного периода развивается примэкина, имеющая удлинненно-альвеолярный паттерн с подстилающим внутренним тектумом, причем каждая альвеола имеет электронно-плотный центральный «стержень». Одновременно возникают характерные просветы между примэкиной и развивающимися толстыми столбиками внутреннего слоя эскины. Затем толстые колумеллы внутреннего ряда в ходе роста достигают наружного альвеолярного слоя примэкины и в местах контакта индуцируют аккумуляцию спорополленина на центральных «стержнях» альвеол: таким путем устанавливается непрерывность между наружными и внутренними колумеллами эктэскины. В начале свободноспорового периода появляются подстилающий слой эктэскины и первые ламеллы эндэскины, которые затем умножаются в числе и утолщаются в ходе аккумуляции на них спорополленина. Данные, полученные методом замораживания-скальвания с помощью СЭМ подтвердили данные, полученные методом ТЭМ, показали, что внутренний тектум является перфорированным слоем и позволили вычислить соотношение общего объема п.з. и объема, занимаемого цитоплазмой со всем ее содержимым внутри оболочки п.з. Сравнение наших данных с таковыми, полученными методом замораживания-скальвания, показало совместимость и взаимодополняемость обоих методов.

Анализ данных показал, что последовательность структур, возникающих в ходе развития, соответствует последовательности самоорганизующихся мицеллярных мезофаз. Такая же закономерность была прослежена нами на более чем 30 видах из отдаленных таксонов ранее (Gabarayeva et al., 2010, 2016). Все эти данные свидетельствуют в пользу нашей более ранней гипотезы об участии физико-химических процессов мицеллярной самоорганизации в развитии спородермы (Gabarayeva, Hemsley, 2006).

Эксперименты по моделированию эскины *in vitro* были успешными и симулировали структуру отдельных слоев эскины на разных стадиях развития у различных видов, что явилось сильным аргументом в пользу нашей гипотезы (Gabarayeva, Grigorjeva, 2013, 2016). В наших текущих экспериментах нам удалось получить уже не отдельные слои, имитирующие эктэскину или эндэскину, а эти два слоя вместе. Был получен ряд моделей, где под «столбиковой эктэскиной» с «массивным подстилающим слоем» и «колумеллами» видны одна толстая ламелла, а также несколько тонких развивающихся ламелл «эндэскины». Особенно убедительно выглядит модель эскины с гранулярной эктэскиной и ламеллярной эндэскиной, симулирующей зрелую эскину *Larix decidua*, развитие которой было изучено нами ранее. В данной серии экспериментов мы использовали новый способ получения экспериментальных паттернов, приближенный к условиям возникновения эскины в узком периплазматическом пространстве микроспор: мы помещали коллоидную смесь между двумя предметными стеклами, прослоенными капиллярами толщиной 0,25 мм, так как в узком пространстве на самоорганизующуюся систему налагаются дополнительные напряжения, как и в натуральных условиях между плазмалеммой и каллозной оболочкой микроспоры. В ходе этих экспериментов было доказано, что «чистая» самоорганизация, освобожденная от регулирующего влияния генома, способна создавать паттерны, очень схожие с развивающимся гликокаликсом и отдельными слоями эскины. Мы получили целый спектр моделей (симулятов), которые имитируют оба главных слоя эскины. Данное и более ранние морфогенетические исследования развития сложно устроенной оболочки, так же как и экспериментальное моделирование развития эскины, показало, что морфогенез оболочки пыльцы включает в себя тонкое взаимодействие регулируемых геномом биологических процессов и физико-химических факторов, предоставляющее многочисленные возможности для генерации сложных, таксоно-специфичных паттернов.

Работа выполнена частично – по плану НИР на оборудовании ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург), частично – по гранту РФФИ № 17-04-00517а.

Список литературы

Gabarayeva N. I., Hemsley A. R. 2006. Merging concepts: the role of self-assembly in the development of pollen wall structure // *Rev. Paleobot. Palynol.* Vol. 138. P. 121–139. doi 10.1016/j.revpalbo.2005.12.001

Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V., Rowley J. R. 2010. A new look at sporoderm ontogeny in *Persea americana*. Micelles and the hidden side of development // *Ann. Bot.* Vol. 105. P. 939–955. doi: 10.1093/aob/mcq075

Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V. 2013. Experimental modelling of exine-like structures // Grana. Vol. 52. P. 241–257. doi.org/10.1080/00173134.2013.818165

Gabarayeva N., Grigorjeva V., Blackmore S. 2016. Pollen wall substructure and development in *Tanacetum vulgare* (Compositae: Anthemideae): revisiting hypotheses on pattern formation in complex cell walls // Int. J. Plant Sci. Vol. 177. P. 347–370. doi: 10.1086/684946

Gabarayeva N. I., Grigorjeva V. V. 2016. Simulation of exine patterns by self-assembly // Pl. Syst. Evol. Vol. 302, № 8. P. 1135–1156. doi: 10.1007/s00606-016-1322-6

**Pollen wall development in *Echinops exaltatus* (Asteraceae, Cynareae):
underlying mechanisms. Exine modeling**

Gabarayeva N. I. *, Polevova S. V., Grigorjeva V. V., Britsky D. A., Blackmore S.
St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: 1906ng@mail.ru

We report on pollen development in two species of *Echinops* (Asteraceae, Cynareae) studied using transmission and scanning electron microscopy with an emphasis on the organisation and development of the massive sporoderm. The major events of exine deposition during the tetrad and post tetrad stages follow the sequence of self-assembling micellar mesophases and the subsequent incorporation of sporopollenin. These and earlier findings, as well as experimental simulations of exine development, show that pollen wall morphogenesis involves a subtle interplay of gene-driven biological processes and physico-chemical factors offering abundant opportunities for the generation of complex, taxon-specific patterns.

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ЭНДЕМИЧНЫХ
ВИДОВ РОДА *ALLIUM* ДАГЕСТАНА**

Дибиров М. Д. *, Анатов Д. М.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

*E-mail: dibir1@mail.ru

Изучение и сохранение биоразнообразия является одним из главных направлений в биологических исследованиях. Сокращение численности популяций того или иного вида ведет к снижению их генетического разнообразия и адаптивного потенциала. В связи с этим актуальным становится вопрос исследования эндемичных, редких и исчезающих видов растений, поскольку только разностороннее изучение биологии видов, внутривидовой и межвидовой изменчивости, стратегий выживания могут дать объективную оценку состояния ценопопуляций эндемичных, редких видов и организовать их действенную охрану. Некоторые эндемичные виды, обладающие пониженными адаптационными возможностями, исчезают, будучи не в состоянии приспособиться к меняющимся условиям среды, не выдержав конкуренции со стороны других видов. В силу крайней экологической специализации они легко уязвимы и поэтому требуют к себе особого внимания. Актуально изучение биологии, экологии и состояния вида в природе, описание местонахождения, местообитания, а также морфоструктуры, ритма развития популяций, определения типа популяции по количественному соотношению между её возрастными группами, характеристики положения и устойчивости вида в фитоценозе. Дагестан, по общему признанию ботаников, является районом, на территории которого наблюдается высокая интенсивность микроэволюционных процессов. В связи с сильной расчлененностью рельефа и наличием географических барьеров, многообразие инверсионных явлений, является причиной большого флористического разнообразия и явлений эндемизма, который в наибольшей степени характерен для сообществ нагорных ксерофитов.

Подрод *Rhizirideum* рода *Allium* L. в Дагестане представлен двумя широко распространенными видами (*A. saxatile* M. Vieb. и *A. globosum* M. Vieb. ex Redoute) и группой локальных эндемиков, таксономический статус которых до сих пор является дискуссионным (*A. daghestanicum* Grossh., *A. samurense* Tscholok. и *A. gunibicum* Miscz. ex Grossh.). Видовая самостоятельность *A. mirzojevii* Tscholok. в условиях интродукции была показана позже (Алибегова, Муртазалиев, 2009). В естественных условиях *A. gunibicum* чаще встречается на скалах, число луковиц не превышает 7–15. *A. mirzojevii* произрастает на мелко-щебнистых известняковых склонах и почти не встречается на скалах, при этом число луковиц на корневище у него достигает 60–80. *A. samurense* растет на сухих мелко-щебнистых сланцах, число луковиц 3–5 (Муртазалиев, 2009).

Для сравнительного анализа морфометрических признаков и их изменчивости, в природных условиях (окрестности селения Могох – *A. gunibicum*, *A. mirzojevii*; Миджах – *A. samurense*) были собраны по 30 генеративных особей в фазе полного цветения. В лабораторных условиях была проведена камеральная обработка (измерения, подсчет, взвешивание) собранного материала. Проведена статистическая обработка полученных данных, с применением пакета статистических программ *Statistica* v. 5.5. Характеристика морфометрических признаков и их изменчивость изученных видов в природных условиях показана в таблице 1.

Таблица 1. Сравнительная морфологическая характеристика признаков видов *Allium* в природных условиях в фазе массового цветения

Признаки	<i>A. gunibicum</i>		<i>A. mirzojevii</i>		<i>A. samurense</i>	
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%
Высота луковицы, мм	33.3±1.66	15.8	24.4±0.86	11.0	26.4±1.05	12.5
Диаметр луковицы, мм	5.2±0.23	14.3	3.2±0.19	19.0	5.8±0.13	7.2
Число листьев, мм	3.7±0.15	13.1	3.2±0.20	19.8	1.5±0.17	35.1
Длина наибольшего листа, мм	15.1±1.01	21.0	6.5±0.27	13.2	9.2±0.78	26.7
Высота цветочной стрелки, мм	24.5±1.37	17.8	19.9±1.38	22.0	24.5±1.41	18.2
Диаметр цветочной стрелки, мм	1.2±0.07	18.4	0.8±0.06	21.3	1.5±0.08	17.7
Число цветков в соцветии, мм	17.3±2.20	40.1	10.2±0.53	16.5	13.2±1.76	42.1
Длина цветоножки, мм	8.8±0.40	14.5	8.9±0.18	6.4	9.1±0.46	16.1
Длина лепестка наружного круга, мм	4.3±0.19	14.2	3.7±0.09	8.0	4.1±0.13	9.7
Ширина лепестка наружного круга, мм	2.0±0.10	16.6	1.5±0.05	11.1	1.6±0.05	9.9
Масса луковицы, мг	313.2±30.38	30.7	68.4±5.05	23.4	292.0±28.59	31.0
Масса листьев, мг	58.6±5.46	29.5	14.3±0.88	19.5	12.7±1.21	30.2
Масса соцветия с цветочной стрелкой, мг	100.7±14.38	45.2	56.8±5.11	28.4	120.5±16.55	43.4
Масса особи, мг	472.5±41.86	28.0	139.5±6.82	15.5	426.2±40.52	30.1
Масса надземной части, мг	159.3±17.26	34.3	71.1±5.61	25.0	134.2±17.38	41.0
Репродуктивное усилие	0.21±0.019	28.5	0.41±0.026	19.9	0.28±0.029	26.2

Таблица 2. Итоги дискриминантного анализа с пошаговым исключением по группирующей переменной-виды

Показатели n = 30	F	p
<i>В модели</i>		
Число листьев	22.00974	0.000004
Длина листа	18.81873	0.000012
Диаметр цветочной стрелки	14.34315	0.000080
Репродуктивное усилие	14.68239	0.000068
<i>Не в модели</i>		
Высота луковицы	0.012338	0.987745
Высота цветочной стрелки	1.098585	0.304561
Масса соцветия с цветочной стрелкой	2.167413	0.438679
Длина цветоножки	3.467869	0.641145
Масса луковицы	0.859676	0.671000
Масса листьев	5.638497	0.839823
Число цветков	3.028480	0.529334
Диаметр луковицы	4.992622	0.759129
Ширина лепестка наружного круга	4.825755	0.841023
Длина лепестка наружного круга	8.878073	0.658200

Примечание – число переменных 14; группир. виды (3 гр.); в модели F>10,000; p< 0,05

Проведенный сравнительный анализ показал, что средние значения большинства учетных признаков (высота луковицы, число листьев, длина наибольшего листа, число цветков в соцветии, масса луковицы, масса листьев, масса особи, масса надземной части) у *A. gunibicum* наибольшие, по

сравнению с другими изученными видами. Низкие значения по этим признакам характерны для *A. mirzojevii*. Значения признаков: диаметр луковицы, масса соцветия с цветочной стрелкой у *A. samurense* максимальные (табл. 1). Выявлены наиболее изменчивые (число цветков в соцветии, масса луковицы, масса соцветия с цветочной стрелкой, масса надземной части) и наиболее стабильные (длина цветоножки, длина лепестка наружного круга, ширина лепестка наружного круга) признаки. В условиях интродукции *A. samurense* и *A. mirzojevii* проходит все фенологические фазы раньше и быстрее, чем *A. gunibicum*. Семенная продуктивность у *A. samurense* наиболее низкая по сравнению с другими видами.

Проведенный дискриминантный анализ показал, что наибольшую дифференциацию между видами определяют следующие признаки: «число листьев», «длина листа», «диаметр цветочной стрелки», «репродуктивное усилие» – отношение массы генеративной части к массе особи (табл. 2). Остальные признаки оказались малоинформативными. Квадраты расстояний Махаланобиса учтенных признаков показал равноудаленность и изолированность всех видов друг от друга.

Таким образом, выявлены признаки (число листьев, длина листа, диаметр цветочной стрелки, репродуктивное усилие) по которым изученные виды достоверно различаются друг от друга, как в природных условиях, так и при интродукции.

Список литературы

Алибегова А. Н., Муртазалиев Р. А. 2009. О видовой самостоятельности *A. mirzojevii* Tscholok. (*Alliaceae*) // Новости систематики высших растений. Т. 41. М, СП. С. 63–67.

Муртазалиев Р. А. 2009. Род лук – *Allium* L. // Конспект флоры Дагестана. Т. 4. Махачкала. С. 37–45.

Comparative analysis of variability of endemic species in genus *Allium* L. of the Dagestan

Dibirov M. D. *, Anatov D. M.

Makhachkala, Mountain Botanical Garden DSC RAS

*E-mail: dibir1@mail.ru

A comparative analysis of the morphometric features of Dagestan endemics – *A. gunibicum*, *A. samurense*, *A. mirzojevii* was carried out. Under the conditions of the introduction of *A. samurense* and *A. mirzojevii*, all phenological phases pass earlier and faster than *A. gunibicum*. The seed productivity of *A. samurense* is the lowest in comparison with other species. The following signs have been revealed: the number of leaves, the length of the leaf, the diameter of the flower arrow, the reproductive effort that most distinguishes these species. The squares of the Mahalanobis distances according to the recorded features showed equidistance and isolation of all species from each other.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЛИСТЬЕВ В АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЕ СИМПЛЕКСНОГО ТИПА У ПЛАУНООБРАЗНЫХ И ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ: ИЗУЧЕНИЕ “НЕМОДЕЛЬНЫХ” ОБЪЕКТОВ МОЖЕТ ПРОЯСНИТЬ ВОПРОС ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Евкайкина А. И.¹, Климова Е. А.^{1,2}, Тютерева Е. В.¹, Добрякова К. С.¹, Иванова А. Н.^{1,2}, Rydin С.³, Berke L.⁴, Proux-Wera E.³, Pawlowski K.³, Романова М. А.², Войцеховская О. В.¹

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

³Stockholm, Stockholm University

⁴Wageningen, Wageningen University

*E-mail: AEvkaikina@binran.ru

Возникновение специализированных для фотосинтеза органов – листьев – можно расценивать как ключевое событие в эволюции растений и в экологии Земли. Однако до настоящего времени вопрос о механизмах возникновения листьев в разных таксонах растений дискуссионен. “Классические” гипотезы предлагают два принципиально различных способа возникновения: энационный (листья возникают как выросты эпидермы и коры безлистных осей первых наземных растений) для так называемых “микрофильных” листьев, и теломный (листья возникают как поэтапное преобразование системы этих осей) для “макрофильных” листьев. В конце XX века была предложена новая ги-

потеза, в соответствии с которой, по крайней мере, листья плаунообразных могли возникнуть в результате стерилизации спорангиев. Спектр мнений относительно эволюционных гомологий листьев варьирует от признания того, что листья всех растений возникли в эволюции однократно и гомологичны друг другу, до выделения нескольких (до пяти) независимых способов их возникновения в разных таксонах. Эти гипотезы основываются на сопоставлении особенностей морфологии и анатомии уже сформированных листьев и побегов, как ископаемых, так и ныне живущих представителей разных таксонов растений. Однако, поскольку возникновение новых органов является результатом изменений генетических программ развития и механизмов их регуляции, то для ответа на вопрос о гомологии листьев необходимо сопоставление программ и регуляторных механизмов, участвующих в формировании листа у разных таксонов растений.

Молекулярно-генетические механизмы формирования листа лучше всего изучены для цветковых растений. У цветковых растений при обособлении группы клеток будущего листового зачатка в апикальной меристеме побега (АМП) программа недетерминированности (т. е. поддержания клеток в недифференцированном состоянии), свойственная клеткам центральной зоны АМП, сменяется на программу ограниченного роста. Переключение этих программ происходит путем антагонистического взаимодействия между группами генов, кодирующими меристемспецифичные факторы транскрипции (ТФ) *KNOTTED-1 (KNOX)* и “листовые” ТФ *ARP* и *YABBY*. В результате экспрессия генов, кодирующих вышеназванные “меристемспецифичные” и “листовые” ТФ, у цветковых растений приурочена к разным клеточным доменам. Еще одна группа генов, кодирующих “листовые” ТФ III класса семейства *HD-Zip*, у цветковых растений участвует в поддержании недетерминированности АМП комплементарно *KNOX*, поэтому гены, кодирующие данные ТФ, экспрессируются как в центральной зоне меристемы, так и в листовых зачатках. В ходе развития листового зачатка экспрессия генов *ARP* и *HD-Zip III* оказывается приуроченной к адаксиальному домену, а генов *YABBY* – к абаксиальному, что приводит к изменению симметрии развивающегося листа с радиальной на дорсовентральную, возникновению маргинальной меристемы и развитию дорсовентральной листовой пластинки.

Исследования молекулярно-генетических механизмов образования листьев в АМП представителей других таксонов растений, относящихся к так называемым “микрофилльной” и “макрофилльной” линиям эволюции, немногочисленны. Они показали, что транскрипция генов-гомологов *KNOX* характерна для клеток АМП представителей всех таксонов растений (Harrison et al, 2005; Sano et al, 2005). Это указывает на общий молекулярный механизм, лежащий в основе программы недетерминированности. Однако, в отличие от цветковых растений, взаимодействия между группами генов *ARP* и *KNOX* у других таксонов не являются антагонистичными. Так, у плауна *Selaginella kraussiana* транскрипты *KNOX* и *ARP* колокализуются в АМП, а у папоротника *Osmunda regalis* – в листовых зачатках (Harrison et al, 2005). Экспрессия гомологов *HD-ZipIII* у плаунов и папоротников маркирует клетки АМП, которые впоследствии образуют листовые зачатки, а также клетки зачатков спорангиев (Floyd, Bowman, 2006; Vasco et al., 2016).

В рамках разработки вопроса о происхождении и гомологиях листьев эти данные получили противоречивые интерпретации. Наличие гомологов *KNOX* и *ARP* у плаунов и папоротников рассматривается как свидетельство того, что “микрофилльные” и “теломные” листья гомологичны (Harrison et al, 2005). Колокализация *KNOX* и *ARP* в АМП древнейших из ныне живущих растений – плаунов – рассматривается в качестве аргумента в пользу того, что исходная функция этих ТФ состоит в контроле дихотомического ветвления побегов, и предположения, что впоследствии эта программа была модифицирована для регуляции образования листьев (Harrison et al, 2005). Тот факт, что в АМП плаунов не происходит подавления транскрипции “листового” *ARP*, а при заложении листьев папоротников не выключается транскрипция “меристемспецифичного” *KNOX* (Sano et al, 2005), рассматривается как свидетельство того, что *KNOX/ARP* взаимодействия были задействованы независимо для *de novo* возникновения выростов-микрофиллов и для подавления недетерминированного роста систем теломов. Эта гипотеза предполагает, что микрофиллы плаунообразных, частично сохранившие способность к неограниченному верхушечному росту мегафиллы папоротникообразных и листья семенных растений возникли независимо, хотя и путем различных модификаций одной и той же программы (Floyd, Bowman, 2006). Выявленная в зачатках листьев и спорангиев плаунов и папоротникообразных экспрессия генов, кодирующих гомологи ТФ класса *HD-Zip III*, позволила предположить, что в основе возникновения как микрофилльных, так и макрофилльных листьев в АМП древнейших безлистных растений мог лежать механизм трансформации программы образования спорангиев в

программу образования стерильных дорсовентральных органов с ограниченным ростом – листьев (Vasco et al, 2016).

Все ставшие на сегодняшний день объектами молекулярно-генетических исследований несенные растения характеризуются АМП моноплексного типа с единственной апикальной клеткой. Для цветковых растений характерна АМП дуплексного типа, более известная как туника-корпус. Однако у растений есть еще один структурный тип АМП, симплексный, характеризующийся несколькими апикальными инициалами. Симплексная апикальная меристема характерна для плаунообразных из порядков Lycopodiales и Isoetales, а также для большинства голосеменных растений. Ни один из плаунов с симплексной АМП до настоящего времени не становился объектом молекулярно-биологических исследований, а результаты единичных исследований голосеменных растений противоречивы. В рамках разработки вопроса об эволюции органогенеза у высших растений нами было выполнено пионерное изучение молекулярных аспектов функционирования апикальной меристемы побега (АМП) симплексного типа у плаунообразных и голосеменных растений.

Секвенирование и анализ транскриптома апексов побегов равноспорового плауна *Huperzia selago* (Lycopodiales) выявили экспрессию гомологов меристемспецифичных генов из семейства *KNOX*, отсутствие экспрессии “листовых” генов из семейства *ARP* и наличие экспрессии гена, кодирующего гомолог “листового” ТФ из семейства *YABBY* – *HsYABBY*. На основании того, что гомологи *YABBY* не обнаружены в геноме единственного секвенированного высшего спорового растения – *Selaginella moelendorfii*, – сформировалась точка зрения о том, что они являются уникальными для семенных растений (Floyd, Bowman, 2006). Таким образом, гомологи гена *YABBY* у споровых растений были впервые выявлены нами (Evkaikina et al, 2017). Поиск гомологов ТФ *YABBY* в транскриптомах других плаунообразных *Lycopodium deuterodensum*, *Isoetes tegetiformans*, *Selaginella apoda*, *Selaginella kraussiana* в базе данных OneKP (www.onekp.com) не дал результатов, что делает *HsYABBY* уникальным для споровых растений. Филогенетический анализ показал, что ген *HsYABBY* является сестринским по отношению к генам *YABBY* остальных растений, и, вероятно, гены *YABBY* появились у общего предка всех высших растений (Evkaikina et al., 2017).

Примечательно, что в транскриптоме *H. selago* (растение с симплексной АМП) отсутствовали транскрипты гомологов ТФ *ARP*, экспрессия которых была отмечена для разноспорового плауна *S. kraussiana* (растение с моноплексной АМП) (Harrison et al, 2005). Чтобы проверить предположение, что экспрессия генов, кодирующих ТФ *ARP*, характерна только для растений с моноплексной АМП, был проведен поиск генов, кодирующих гомологи данной группы ТФ в геномах голосеменных растений с симплексной АМП. Потенциальный ген-гомолог *ARP* у *Picea abies* (*PaARP*) был найден в базе <http://congenie.org>. Эти данные показали, что *ARP*-независимая регуляция не является общей особенностью симплексной АМП.

Визуализация экспрессии генов-гомологов “меристемспецифичного” *KNOX HBK1* и “листового” *ARP PaARP* в АМП ели методом *in situ* РНК гибридизации показала частичное перекрывание паттернов их экспрессии: сигнал обоих ТФ локализуется в АМП и молодых листовых зачатках, что указывает на отличный от цветковых механизм взаимодействия групп генов *KNOX* и *ARP*. Кроме того, в отличие от цветковых, где экспрессия *ARP* приурочена к адаксиальному домену листового зачатка, экспрессия *PaARP* у ели локализуется равномерно во всем листовом зачатке, и вероятно не является фактором адаксиальности.

Визуализация экспрессии *HsYABBY* в АМП *H. selago* методом *in situ* РНК гибридизации также показала существенное различие с цветковыми растениями. У цветковых растений гены *YABBY* никогда не экспрессируются в АМП, а их эктопическая экспрессия приводит к исчезновению АМП. У *H. selago* транскрипция *HsYABBY* приурочена не только к листовым зачаткам, но и к зачаткам спорангиев, а также к АМП (кроме апикальных инициалей). В более взрослых листовых зачатках транскрипция *HsYABBY* приурочена к поверхностным клеткам его аб- и адаксиальной сторон, что также отличается от семенных растений, у которых экспрессия *YABBY* приурочена к абаксиальному домену листа, контролируя его гистогенез.

Таким образом, образование листьев в симплексной АМП *Huperzia selago* и *Picea abies* характеризуется общими особенностями: наличием в АМП экспрессии генов-гомологов “листовых” ТФ *YABBY* (у *H. selago*) и *ARP* (у *P. abies*), сходной с таковой у плауна *S. kraussiana* в АМП моноплексного типа. Эти данные показывают, что молекулярные аспекты образования микрофилльных и макрофилльных листьев в АМП симплексного типа имеют между собой больше сходства, чем образование макрофилльных листьев в меристемах симплексного (ель) и дуплексного (цветковые) типов. Как

контраргумент классической точки зрения о том, что теломные листья и энации образуются по-разному, было выявлено сходство в клеточных аспектах заложения листьев *H. selago* и *P. abies*: у обоих растений образование листового зачатка происходит путем скоординированных анти- и периклиальных делений группы клеток в периферической зоне АМП. Анализ этих данных позволил нам предположить, что клеточные и молекулярные аспекты образования листьев коррелируют со структурным типом АМП, а также присоединиться к точке зрения о том, что так называемые “микрофилльные” и “макрофилльные” листья возникли на базе единой программы, возможно – программы образования спорангиев в АМП первых наземных растений (Vasco et al., 2016).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 17-04-00837) и государственной темы 0126-2016-0001 ФГБУН Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН. Использовались оборудование ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Список литературы

Evkaikina A. I., Berke L., Romanova M. A., Proux-Wéra E., Ivanova A. N., Rydin C., Pawlowski K., Voitsekhovskaja O. V. 2017. The *Huperzia selago* shoot tip transcriptome sheds new light on the evolution of leaves // *Genome Biology and Evolution*. Vol. 9, N 9. P.2444–2460. doi:10.1093/gbe/evx169

Floyd S. K., Bowman J. L. 2006. Distinct developmental mechanisms reflect the independent origins of leaves in vascular plants // *Curr Biol*. Vol. 16, N 19. P. 1911–1917. doi: 10.1016/j.cub.2006.07.067

Harrison C. J., Corley S. B., Moylan E. C., Alexander D. L., Schotland R. W., Langdale J. A. 2005. Independent recruitment of a conserved developmental mechanism during leaf evolution // *Nature*. Vol. 434, N 7032. P. 509–514. doi: 10.1038/nature03410

Sano R., Juárez C. M., Hass B., Sakakibara K., Ito M., Banks J. A., Hasebe M. 2005. *KNOX* homeobox genes potentially have similar function in both diploid unicellular and multicellular meristems, but not in haploid meristems // *Evolution and Development*. Vol. 7, N 1. P. 69–78. doi: 10.1111/j.1525-142X.2005.05008.x

Vasco A., Smalls T. L., Graham S. W., Cooper E. D., Wong G. K., Stevenson D. W., Moran R. C. and Ambrose B. A. 2016. Challenging the paradigms of leaf evolution: Class III HD-Zips in ferns and lycophytes // *New Phytol*. Vol. 212, N 3. P. 745–758. doi: 10.1111/nph.14075

Molecular mechanisms of leaf origin in the shoot apical meristem of simplex type in lycophytes and gymnosperms: study of “non-model” objects can shed light on leaf origin in land plants

Evkaikina A. I.^{1,*}, Klimova E. A.^{1,2}, Tyutereva E. V.¹, Dobryakova K. S.¹, Ivanova A. N.^{1,2}, Rydin C.³, Berke L.⁴, Proux-Wera E.³, Pawlowski K.³, Romanova M. A.², Voitsekhovskaja O. V.¹

¹*Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS*

²*Saint-Petersburg, Saint-Petersburg State University*

³*Stockholm, Stockholm University*

⁴*Wageningen, Wageningen University*

*E-mail: AEvkaikina@binran.ru

Here, we report results of a pioneer study of molecular regulation of leaf initiation within simplex type shoot apical meristems (SAM) in Lycophytes and Gymnosperms. Analysis of the *Huperzia selago* shoot apex transcriptome has revealed homologs of meristem-specific transcription factors (TFs) from the *KNOX* family, and the absence of homologs of the leaf-specific TFs *ARP*, respectively. For the first time for non-seed plants a homolog of the leaf-specific TF *YABBY* – *HsYABBY* has been revealed which, unlike *YABBY* in seed plants, is expressed in leaves, in the SAM, and in incipient sporangia. For *Picea abies* we found a potential homolog of *ARP*, *PaARP*, in the database <http://congenie.org>, and showed that *PaARP* and the *KNOX* homolog *HBK1* are co-expressed in the SAM and young leaves, unlike their homologs in seed plants. Thus, the origin of the so-called microphylls (*H. selago*) and megaphylls (*P. abies*) in the simplex type SAM is characterized by common molecular mechanisms and might have originated based on a common developmental programme.

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ *ALLIUM BIDENTATUM*, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В СТЕПНЫХ РАЙОНАХ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Жапова О. И.*, Анцупова Т. П.

Цаган-Челутай, Цаган-Челутайская СОШ им. Ц. Б. Бадмаева

Улан-Удэ, Восточно-Сибирский государственный университет технологий и управления

*E-mail: minor_68@mail.ru

Представители рода *Allium* вызывают большой интерес как лекарственные виды и исходный материал для селекции пищевых и декоративных многолетних луков, приспособленных к определенным почвенно-климатическим условиям, обладающих высокой устойчивостью и урожайностью. Одним из таких видов является *Allium bidentatum* Fisch.ex Prokh. Вид широко распространен в степных районах Забайкалья, пользуется популярностью у местных жителей как пищевое и лекарственное растение. В народной медицине представители рода *Allium* известны как противогрибковые и антимикробные средства, улучшающие пищеварение, тонизирующие и повышающие аппетит (Телятьев, 1985).

Сбор растительного сырья проводили в сообществах, расположенных в Агинском, Могойтуйском, Оловянинском и Дульдургинском районах Забайкальского края и в Курумканском районе Бурятии. На данных территориях *A. bidentatum* произрастает в степи пятилистниково-володушковой, степи разнотравной полидоминантной, разнотравно-луговой и петрофитно-хамеродосовой.

Целью работы явилось изучение морфологии и анатомии *A. bidentatum*. Растения отбирали в фазу цветения. Микроскопические признаки надземных органов устанавливали на основании собственных анатомических исследований листа и стебля растений, для чего были приготовлены срезы согласно общепринятым методикам (Прозина, 1960). При изучении анатомических особенностей вегетативных органов использовали микроскоп «Альтами». При описании морфологических особенностей генеративных органов использовали атлас описательной морфологии высших растений (Федоров, Артюшенко, 1975). Для описания морфологических особенностей использованы материалы гербария Крылова (г. Томск), собранные на территории Восточного Забайкалья. Классификацию луков проводили по диагностическим признакам, которые наиболее полно описаны в монографии Н. В. Фризена (1988).

У отобранных экземпляров высота цветоноса не превышает 26 см и в среднем достигает $23 \pm 1,5$ см. Снаружи стебель покрыт эпидермисом с хорошо развитой кутикулой. Первичная кора образована палисадной и губчатой хлоренхимой. Отличительной чертой анатомического строения является наличие развитого слоя склеренхимы. Сосудисто-волокнистые пучки располагаются в два круга. Наружный образован мелкими пучками, погруженными в склеренхиму, во внутреннем круге расположено четыре крупных пучка. Пучки закрытого коллатерального типа, характерной чертой в строении пучков является наличие ксилемной склеренхимы.

Листья в поперечном сечении полуцилиндрические, количество листьев 3.4 ± 0.7 ; длина в среднем 14.9 ± 1.7 см; ширина – 1 ± 0.5 см. Снаружи лист покрыт эпидермисом с развитой кутикулой, далее располагаются палисадная и губчатая хлоренхимы. По окружности среза находятся проводящие пучки закрытого коллатерального типа, количество которых равно 9. Заметно чередование более крупных и мелких пучков.

Соцветие полушаровидное, малоцветковое, количество цветков в одном соцветии в среднем 15 ± 4.0 . Длина цветоножек в полтора или два раза длиннее околоцветника. Околоцветник простой, окраска листочков малиновая с хорошо различимой жилкой, листочки сверху заостренные, у основания до 2 мм шириной.

Андроцей состоит из 6 тычинок, различающихся по форме тычиночной нити. Тычинки с расширенными на $2/3$ тычиночными нитями с зубчиками чередуются с тычинками с шиловидными тычиночными нитями. Пыльники продолговатые, соединенные с нитями у основания, или ланцетовидные, соединенные с нитями посередине.

Гинецей синкарпный, состоит из трех сросшихся плодолистиков, в каждом формируется по два семязачатка. Завязь верхняя, рыльцевая часть не выражена.

Луковицы *A. bidentatum* слабо выраженные, сидят по нескольку на горизонтальном корневище, диаметр до 0.5 см, длина луковиц до 1 см. Наружные оболочки луковиц кожистые, бурые, почти полностью расщепленные. Растения образуют крупные партикулы, в которых более 10 побегов. Возобновление растений на территории исследования происходит в основном вегетативно.

A. bidentatum аридный вид, широко распространенный в степных сообществах Забайкалья. На территории исследования цветет и плодоносит в августе, в настоящее время заметно сокращение площади распространения вида. Основным фактором ограничения луков на территории исследования является антропогенное воздействие. В сообществах с высокой антропогенной нагрузкой коэффициент обилия по И. И. Мальцеву (1990) не превышает 1, что означает очень редко.

Список литературы

- Мальцев И. И. 1990. Методика оценки запасов сырья лекарственных растений в горных районах Средней Азии // Растительные ресурсы. Т. 26. М. С. 96–103.
Прозина М. Н. 1960. Ботаническая микротехника. М. 260 с.
Телятьев В. В. 1985. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск. 384 с.
Федоров Ал. А., Артюшенко З. Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Л. 352 с.
Фризен Н. В. 1988. Луковые Сибири (систематика, кариология, хорология). Новосибирск. 185 с.

Morphology and anatomy of *Allium bidentatum*, in the steppe regions of South-East Transbaikalia

Zhapova O. I.*, Antsupova T. P.

Tsagan-Chelutai, Badmaev Tsagan-Chelutai school

Ulan-Ude, East Siberia State University of Technology and Management

*E-mail: minor_68@mail.ru

The article presents the results of studying the morphology and anatomy of *Allium bidentatum*, which grows in the steppes of the Eastern Transbaikalia. Morphology and anatomy of the stem and leaf, morphology of generative organs and bulbs are described.

СТРОЕНИЕ НЕКТАРНИКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОДРОДА *LIMNIRIS* РОДА *IRIS*

Журбенко П. М.*, Муравник Л. Е.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: pj_28@mail.ru

В настоящее время среди специалистов нет единого мнения по поводу систематики рода *Iris*. Последние работы, посвященные молекулярной филогении рода, заставляют пересмотреть сложившуюся классификацию (Wilson, 2011; Crespo et al., 2015;). Для решения таксономических вопросов важной задачей представляется поиск новых морфологических признаков. Изучение строения нектарников может дать ценную информацию для последующего использования в систематике рода.

В семействе Iridaceae Juss. встречаются как септальные, так и перигональные нектарники. Триба *Irideae*, к которой относится род *Iris*, представлена перигональными нектарниками различного строения и форм. В зависимости от вида, они могут формироваться на внутренней поверхности трубки околоцветника, в основании его долей, у основания пестика и на тычиночной нити (Rudall, 2016). У видов рода *Iris* нектарники расположены в разных зонах внутренней поверхности трубки околоцветника (Daumann, 1935). Размер и локализация нектарников видоспецифичны.

Согласно В. Mathew (Mathew, 1989), род *Iris* имеет четырехступенчатую соподчиненность надвидовых таксонов. Один из пяти подродов, *Limmiris*, представителей которого называют «безбородыми ирисами», является наиболее богатым и разнообразным и делится на 2 секции. Большинство видов принадлежит секции *Limmiris*, которая делится на 16 серий. Наибольшие различия характерны для трех видов, относящихся к следующим сериям:

- серия *Spuria* (Diels) Lawrence: *I. graminea* L.
- серия *Ensatae* (Diels) Lawrence: *I. lactea* Pall.
- серия *Tripetalae* (Diels) Lawrence: *I. setosa* Pall. ex Link.

Материал был взят из коллекции Иридария Ботанического института им. В. Л. Комарова. Цветки собирали в период активной фазы цветения. Элементы околоцветника фиксировали по стандартной методике для сканирующей электронной микроскопии, высушивали при критической точке, анализировали и фотографировали в СЭМ Jeol JSM 35C. Для световой микроскопии фиксированный материал заливали в эпоксидные смолы. Полутонкие срезы (2 мкм) окрашивали 0.05%-ным раствором толуидинового синего. Наблюдения осуществляли в световом микроскопе AxioCam MRc5 с программным обеспечением ZEN 2 (Carl Zeiss).

Iris graminea. В период активного цветения нектар выделяется обильно и заполняет всю полость трубки околоцветника. Отдельные капли секрета появляются и на его наружной поверхности. Следует отметить, что нектар у растений этого вида привлекателен для муравьев, которых можно встретить практически на каждом распустившемся цветке.

Нектароносная ткань располагается вдоль внутренней поверхности трубки венчика. Её локализацию можно обнаружить по формированию отдельных групп клеток, насчитывающих от 30 до 50 шт., заметно приподнятых над уровнем эпидермы. Поверхность нектароносной ткани состоит из выпуклых клеток округлой формы с неровными краями, покрытыми гладкой кутикулой. Клетки окружающей эпидермы менее выпуклые, продолговатой формы и имеют исчерченную вдоль оси клетки кутикулу.

На поперечном срезе трубки венчика клетки эпидермального слоя нектарника смыкаются друг с другом на некотором удалении от верхней тангентальной стенки, в отличие от плотно прилегающих клеток основной эпидермы. В зоне вздутий эпидерма нектарника отходит от клеток секреторной паренхимы, образуя полости. Секреторная паренхима представлена 6–9 слоями изодиаметрических клеток, содержащих хорошо заметную цитоплазму. Мелкие межклетники заполнены жидкостью, по-видимому, нектаром. Клетки основной паренхимы представлены 16–20 слоями. Они большего размера, чем нектароносная паренхима, и содержат хлоропласты. Проводящие пучки локализируются в основной паренхиме и не заходят в нектароносную ткань.

Iris lactea. В период цветения наблюдается активное выделение нектара, который после заполнения трубки венчика вытекает наружу в местах срастания долей околоцветника. Так же, как и у *I. graminea*, нектар привлекателен для муравьев. Нектарник расположен компактно на внутренней стороне трубки околоцветника, в базальной её части. Он имеет выпуклую форму и выступает в полость трубки.

Чуть вытянутые клетки поверхности нектарника имеют неровные края и покрыты многочисленными нитевидными кутикулярными складками. В направлении от основания трубки венчика к долям околоцветника кутикулярные складки пропадают, а клетки начинают образовывать бугорчатые выросты. Плотность распределения и размеры бугорков постепенно увеличиваются.

На поперечном срезе хорошо заметны размеры нектарника, который располагается на расстоянии 0.2 мм от основания трубки венчика, имеет высоту 1–1.5 мм и занимает до 30% просвета трубки. Соседние клетки эпидермы почти полностью смыкаются друг с другом. Они имеют изодиаметрическую форму и покрыты кутикулой, которая может отходить от поверхности стенки, образуя полость, общую для нескольких соседних клеток. В период активной секреции слой эпидермы целиком отходит от подлежащих клеток паренхимы, образуя заметную щель. Клетки секреторной паренхимы составляют 11–15 слоев и не отличаются от клеток эпидермы по форме и размерам. Межклетники отсутствуют. Основная паренхима состоит из 30–35 слоев более крупных клеток, чем клетки секреторной паренхимы. Клетки основной паренхимы сильно вакуолизированы. В отличие от *I. graminea*, крупные проводящие пучки подходят к самой секреторной ткани и разветвляются в ней.

Iris setosa. Выделение нектара не так обильно, как у *I. graminea* и *I. lactea*; нектар выделяется дискретными каплями на внутренней поверхности трубки околоцветника и не заполняет трубку целиком.

Клетки нектарника расположены на всем протяжении внутренней части трубки околоцветника, на расстоянии 1.5 мм от ее основания и до места срастания долей околоцветника. Нектарник вдаётся в полость трубки, как у *I. lactea*, однако представляет собой более крупное образование. В наиболее активной зоне нектарник занимает до 50% просвета трубки.

На поперечных срезах эпидерма нектароносной паренхимы представлена полностью смыкающимися столбчатыми клетками, наружная стенка которых вытягивается, образуя сосочки высотой до 1/4 высоты клетки. Структурной особенностью нектарников у растений этого вида является формирование разрывов, которые затрагивают не только эпидермальную ткань, но и нектароносную паренхиму. При этом содержимое клеток выбрасывается в полость трубки венчика. Нектароносная паренхима в наиболее активной части представлена 20–25 слоями изодиаметрических клеток. Межклетники здесь отсутствуют. Основная паренхима представлена 16–20 слоями сильно вакуолизированных клеток большего размера, чем клетки нектарника. В клетках нектароносной и основной тканей хорошо заметны хлоропласты. Так же, как и у *I. lactea*, присутствует большое количество проводящих пучков, образующих разветвленную сеть в нектароносной паренхиме.

Данные о строении нектарников у ряда видов *Iris* были изучены с помощью световой микроскопии и обобщены около века назад (Daumann, 1935). Автор охарактеризовал их анатомию, морфологию, а также привел схемы строения нектарников. Использование новых методов исследования, в том числе сканирующей электронной микроскопии, позволяет уточнить полученные ранее результаты, дополнить их детальной характеристикой поверхности нектарников и охватить большее число видов.

Изученные нами виды имеют различия в строении нектарников и типе секреции. Различия касаются всех тканей. Клетки эпидермального слоя имеют различную форму, степень срастания друг с другом и степень подъема эпидермы над нектароносной паренхимой. К важным признакам нектароносной паренхимы относятся: число слоев клеток, наличие или отсутствие межклетников, локализация проводящих пучков. У *I. lactea* и *I. setosa* в ней формируется разветвленная сеть проводящих пучков, тогда как у *I. graminea* пучки закладываются только в основной паренхиме. В зависимости от вида меняется интенсивность выделения нектара: у *I. lactea* и *I. graminea* он активно заполняет трубку венчика, а у *I. setosa* выступает отдельными каплями на её внутренней поверхности. Оказалось, что у *I. setosa*, в отличие от других видов, наблюдаются дискретные разрывы эпидермального слоя с высвобождением содержимого клеток наружу, что свидетельствует об особенностях секреторного механизма в нектарниках этого вида.

Таким образом, на основании полученных данных и имеющейся в литературе информации можно говорить о значительных различиях в строении нектарников у представителей подрода *Limniris*. Особенности строения нектарников являются важными морфологическими признаками, которые необходимо учитывать при изучении филогении и составлении системы рода.

Список литературы

Crespo M., Azorín M. V., Mavrodiev E. 2015. Can a rainbow consist of a single colour? A new comprehensive generic arrangement of the `Iris sensu latissimo` clade (Iridaceae), congruent with morphology and molecular data // *Phytotaxa*. Vol. 232. P. 1–78.

Daumann E. 1935. Die systematische Bedeutung des Blütennektariums der Gattung *Iris* // *Beih. Bot. Centralbl.* Vol. 53 B. P. 525–625.

Mathew B. 1989. *The Iris*. Portland. 215 p.

Rudall P., Manning J., Goldblatt P. 2003. Evolution of floral nectaries in Iridaceae // *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Vol. 90. P. 613–631.

Wilson C. A. 2011. Subgeneric classification in *Iris* re-examined using chloroplast sequence data // *Taxon*. Vol. 60. P. 27–35.

Structure of floral nectaries of some species of subgenus *Limniris* of *Iris*

Zhurbenko P. M.*, Muravnik L. E.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: pj_28@mail.ru

The morphological and anatomical features of floral nectaries in *I. graminea*, *I. lactea* and *I. setosa*, which belong to three different sections of subgenus *Limniris* of genus *Iris* were described using scanning electron microscopy. The distinctive features for each species were found.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КЛЕТОК СЛОЖНОЙ ФОРМЫ В МЕЗОФИЛЛЕ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ГОЛОСЕМЕННЫХ И ОДНОДОЛЬНЫХ

Зверева Г. К.

Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет СФНЦА РАН

E-mail: labsp@ngs.ru

Клетки мезофилла сложной формы, отличающиеся выраженными выростами и складками, отмечаются в листьях многих видов растений из разных систематических групп (Крашенинников, 1937; Chonan, 1965). Так, на их присутствие обращают внимание при комплексной характеристике отдельных видов злаков, клетки складчатого мезофилла описывают у хвойных растений (Эзау, 1965; Watson, Dallwitz, 2017).

Нами предложена схема расположения клеток сложных контуров в листовых пластинках злаков, упорядочена классификация их формы и показано, что пространственные конфигурации ассими-

ляционных клеток в листьях растений из семейств Poaceae и Pinaceae во многом близки (Зверева, 2009, 2014).

В данной работе проанализированы особенности распространения клеток сложной формы в мезофилле листьев у голосеменных и однодольных растений из некоторых семейств.

Клеточная организация хлоренхимы листьев рассмотрена у 119 видов растений, относящихся к 65 родам и 11 семействам из отдела Pinophyta и класса Liliopsida отдела Magnoliophyta. У видов рода *Ephedra* L. исследовалось строение стебля. Анатомическая структура и основные проекции клеток мезофилла изучали на мацерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах фиксированных в смеси Гаммалунда листьев.

Ассимиляционные клетки простой формы отличаются прямыми или чуть волнистыми стенками на всех проекциях. Среди клеток сложной формы различали ячеистые (состоящие из секций или клеточных ячеек, напоминающих палисадные клетки) и лопастные (имеющие многочисленные округлые или овальные выросты), при этом возможны промежуточные варианты. Ячеистые клетки расположены вдоль листа и образуют две группы. Первая группа ориентирована своими секциями перпендикулярно листовой поверхности и по аналогии с двудольными растениями приближается к палисадной паренхиме. Ячеистые клетки второй группы своими эллипсоидными звеньями располагаются параллельно эпидерме и по своей роли близки к губчатой ткани. Лопастные проекции клеток проявляются на поперечных срезах. Сложные формы могут быть плоскими (сложные конфигурации имеются только в одном направлении) и дважды сложными (сложные контуры в двух направлениях), основными среди последних являются дважды сложные ячеисто-лопастные.

На поперечных и продольных сечениях листьев *Ginkgo biloba* L. нередко выявляются губчато-лопастные и слабоячеистые проекции клеток мезофилла.

Более часто клетки сложной формы присутствуют в хлоренхиме растений семейства Pinaceae. Складчатые клетки мезофилла на поперечных срезах хвой сосен во многом напоминают дольчатые и лопастные конфигурации. При этом у видов подрода *Pinus* хлоренхима состоит в подавляющем большинстве из плоских складчатых клеток, а в подрode *Strobus* складчатые формы сочетаются с ячеистыми и полужаеистыми, состоящими из двух более или менее выраженных секций, обнаруживающихся на радиальных сечениях, подобное строение можно описать как складчато-двурядное. Крупные проекции разнообразных очертаний широко представлены также на поперечных срезах хвой лиственниц, большинство из которых можно охарактеризовать как плоские лопастные, а часть – как дважды сложные ячеисто-лопастные. Хвоя видов рода *Cedrus* (Trew) Mill. в подавляющем большинстве состоит из плоских складчатых клеток.

Ассимиляционные клетки ячеистой и ячеисто-губчатой формы встречаются в мезофилле хвой *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco и у видов рода *Larix* Hill.

Клеток сложной формы практически нет в хлоренхиме хвой у представителей рода *Picea* A. Dietr., а у видов рода *Abies* Hill отмечаются признаки дифференциации ассимиляционной ткани на палисадную и губчатую.

Ассимиляционная ткань листьев видов *Taxus* L. (Taxaceae), *Thujaopsis* Sieb. et Zucc., *Chamaecyparis* Spach и *Juniperus* L. (Cupressaceae), а также стеблей *Ephedra* (Ephedraceae) состоит из клеток простой формы, без выраженных выростов и складок.

Мезофилл листьев однодольных растений семейств Iridaceae, Alliaceae, Juncaceae, Cyperaceae и Turphaceae сложен из клеток простых конфигураций, при этом у отдельных представителей семейств Cyperaceae и Juncaceae обнаруживаются усложненные формы клеток внутренних слоёв хлоренхимы.

Широкое распространение клеток сложных очертаний характерно для видов семейства Poaceae. Так, сложные ячеистые клетки имеются в листьях всех рассмотренных видов злаков с арундиноидной (*Molinia caerulea* (L.) Moench., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel), паникоидной (*Zea mays* L., *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf., *Panicum miliaceum* subsp. *ruderales* (Kitag.) Tzvelev, *Pennisetum americanum* (L.) Schumann, *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth., *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv., *Setaria viridis* (L.) Beauv.) и хлоридоидной (*Aeluropus intermedius* Regel, *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng, *Crypsis aculeata* (L.) Ait.) структурами мезофилла.

У 65% рассмотренных видов фестукоидных злаков также встречаются клетки ячеистой формы, различающиеся по частоте встречаемости и степени выраженности. Они весьма многочисленны и хорошо развиты у хлебных злаков, *Bromopsis inermis* (Leysser) Holub, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Elymus sibiricus* L., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvelev, *Lolium*

perenne L., *Psathyrostachys juncea* (Fischer) Nevski, а также у представителей родов *Agropyron* Gaertn., *Calamagrostis* Adans., *Hordeum* L. и *Stipa* L. Немногочисленные и часто более слабо выраженные ячеистые клетки характерны для видов родов *Agrostis* L., *Alopecurus* L., *Beckmannia* Host, *Brachypodium* Beauv., *Dactylis* L., *Deschampsia* Beauv., *Hierochloa* R. Br., *Melica* L. и *Trisetum* Pers.

Наличие сложных лопастных и дольчатых проекций ассимиляционных клеток в мезофилле листьев наблюдается у бамбуков (*Phyllostachis bambusoides* Siebold et Zucc., *Pseudosasa japonica* (Sieb. et Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai), а также у *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Beckmannia syzigachne* (Steudel) Fern. и *Calamagrostis salina* Tzvelev. Выраженные лопастные клетки имеются в листьях типичных хлебов, а также у *Bromopsis inermis* и *Dactylis glomerata* L., многообразные дольчато-лопастные и губчато-лопастные проекции на поперечных срезах отмечаются у *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel, *Lolium perenne*, *Elymus sibiricus*, *Festuca gigantea* (L.) Villar, *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link, *Leymus chinensis*, *Psathyrostachys juncea*.

У большинства видов злаков сложные контуры ассимиляционных клеток имеются только в одном направлении, вместе с тем в хлоренхиме ряда видов и родов встречаются и более сложные пространственные формы. Так, лопастными очертаниями в поперечнике и ячеистыми формами на парадермальных срезах отличаются клетки мезофилла листьев бамбуков. Подобные, но менее разветвленные клетки встречаются и в листовых пластинках других злаков, например у *Phragmites australis*, *Secale cereale* L., *Triticum aestivum* L., *Lolium perenne*, *Calamagrostis salina* и *Elytrigia repens*. Подобные клетки в большинстве случаев можно описать как дважды сложные ячеисто-лопастные.

Таким образом, наиболее часто ассимиляционные клетки сложной формы встречаются в листьях растений из семейств Pinaceae и Poaceae, при этом в пределах отдельных родов нередко наблюдаются близкие основные трёхмерные клеточные конфигурации или подобные клетки не обнаруживаются. По своим очертаниям и пространственному расположению клетки хлоренхимы хвойных растений во многом напоминают таковые у злаков, поэтому при описании клеточных проекций можно использовать усовершенствованную нами ранее классификацию формы клеток мезофилла для листьев злаков.

Список литературы

Зверева Г. К. 2009. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестокоидных злаков (Poaceae) и её экологическое значение // Бот. журн. Т. 94, № 8. С. 1204–1215.

Зверева Г. К. 2014. Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (Pinaceae) // Бот. журн. Т. 99, № 10. С. 1101–1109.

Крашенинников Ф. Н. 1937. Лекции по анатомии растений. М., Л. 446 с.

Эзау К. 1969. Анатомия растений. М. 585 с.

Chonan N. 1965. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. 1. The mesophyll structure of wheat leaves inserted at different level of shoot // Tohoku J. Agric. Res. Vol. 16, N 1. P. 1–12.

Watson L., Macfarlane T. D., Dallwitz M. J. 2017. 1992 onwards. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Version: 11th December 2017. delta-intkey.com/grass.

Distribution of cells of complex form in leaf mesophyll in plants of some families of gymnosperms and monocots

Zvereva G. K.

Novosibirsk, Novosibirsk State Pedagogical University,
Siberian federal scientific center of agribiotechnologies RAS

E-mail: labbsp@ngs.ru

The distribution of cells of complex form in the mesophyll of the leaves of the plants of the families Ginkgoaceae, Pinaceae, Cupressaceae, Taxaceae, Ephedraceae (Pinophyta), and Iridaceae, Alliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae and Typhaceae (Magnoliophyta, Liliopsida) is considered on the example of 119 species belonging to 65 genera. The stem structure was investigated at species of the genus *Ephedra*. It is shown that the most often assimilative cells of complex cellular and lobate forms are found in plant leaves from the families Pinaceae and Poaceae. In this case, within separate genera close basic three-dimensional cell configurations are quite often observed or similar cells are not found.

**СЕКРЕТОРНЫЕ КАНАЛЫ ПЛОДОВ *SCHEFFLERA PUECKLERI*
(=*TUPIDANTHUS CALYPTRATUS*, ARALIACEAE)**

Иванова А. Н. ^{*1,3}, Константинова А. И. ², Яковлева О. В. ¹

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

³Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

*E-mail: AIvanova@binran.ru

Shefflera pueckleri (K. Koch) Frodin (= *Tupianthus calypttrathus* J. D. Hooker & Thomson) – интереснейший вид огромного рода *Shefflera* (около 600 видов), отличающийся экстремально большим числом тычинок и плодолистиков (может быть более 100) и до сих пор нередко трактуемый ботаниками как отдельный монотипный род *Tupidanthus* (Flora of China, 2007). Целью настоящей работы было изучение секреторной системы плодов *Tupidanthus* для сопоставления с ранее изученными представителями родов Аралиевых и выяснения филогенетических закономерностей формирования секреторной системы плодов в этом семействе. В ходе её выполнения была подробно изучена локализация, строение и состав секрета секреторных каналов плодов *Tupidanthus calypttrathus*.

Плоды *T. calypttratus* были собраны в оранжереях РГАУ–МСХА имени К. А. Тимирязева, зафиксированы для гистохимического анализа и для световой и электронной микроскопии.

Мы исследовали строение плода *Tupidanthus* в зрелом состоянии на уровне поперечного среза через синасцидиатную зону, где хорошо выражены семенные полости, обрамленные одревесневшими волокнами косточки. Было показано, что секреторные каналы встречаются здесь в очень большом числе, во всех частях перикарпия (как в гипантиальной части, так и в части, образованной собственно завязью), ориентированы преимущественно вдоль оси плода, однако значительная часть каналов имеет другое направление. Каналы не имеют четкой привязки к проводящим пучкам, они распределены по так называемому Аралиевому типу рассеянных каналов (“scattered canals”).

Для определения состава секрета срезы плодов толщиной 30–50 мкм окрашивали гистохимическими красителями. Неокрашенное содержимое каналов представляет собой вещество желто-коричневого цвета. В полостях каналов оно представлено пузырьками различного диаметра, отдельными крупными каплями либо заполняет просвет канала. Часть содержимого, прилегающая к стенке канала, прозрачная и бесцветная, как и содержимое очень молодых каналов. Желто-коричневое содержимое не растворяется водой, 50% спиртом или глицерином, медленно и не полностью растворяется (осветляется) 70% спиртом и полностью растворяется 96% спиртом.

С помощью красителей Судан черный и Судан III был установлен липофильный характер содержимого, а отсутствие реакции с OsO₄ указывает на то, что ненасыщенные липиды отсутствуют в составе секрета. Не были выявлены 1) полифенолы (для доказательства были использованы следующие реактивы: FeCl₃/спирт; ванилин/спирт/HCl; Naturstoff; AlCl₃), 2) алкалоиды (реактив Вагнера I-KI) и 3) полисахариды (PAS, сафранин). Наличие терпеноидов с помощью реакции NADl также не подтвердилось, возможно, из-за того, что эти гидрофобные компоненты содержимого не доступны для водорастворимого реактива. Кроме того, эта реакция эффективно выявляет компоненты моно- и сесквитерпены, но значительно менее чувствительна к терпеноидам с большим числом изопреновых звеньев. Однако на присутствие терпеноидов может косвенно указывать положительная реакция с концентрированной серной кислотой, описанная как метод гистохимического выявления сесквитерпеновых лактонов. На основании результатов гистохимических тестов можно предположить, что секрет представляет собой смесь насыщенных липидов и, возможно, высших терпеноидов.

Развитие каналов в мезокарпии плодов и ультраструктура эпителиальных клеток в развивающихся и функционирующих каналах было изучено у плодов, достигших окончательного размера, но не вступивших в стадию созревания. На срезе мезокарпия каналы распределены беспорядочно, они имеют разный размер и направление, не приурочены к проводящим пучкам или другим структурам плода, содержимое каналов электронно-прозрачное или низкой электронной плотности, поэтому они довольно трудно выявляются. У клеток паренхимы перикарпия толстые клеточные стенки, центральная вакуоль заполнена рыхлым фибриллярным содержимым, но главная отличительная особенность – пластиды с крупными крахмальными зёрнами. Клетки, окружающие канал (эпителиальные и часто следующий ряд клеток) имеют более тонкие стенки, вакуоли прозрачные, пластиды не содержат крахмала. Второй ряд клеток, похожих на эпителиальные, обнаруживается только у довольно крупных каналов, они не образуют замкнутого кольца, однако отличаются от клеток паренхимы, поэтому их можно назвать обкладкой секреторного канала.

Развитие канала начинается с формирования крупного межклетника. Клетки паренхимы мезокарпия и клетки окружающие межклетник, приблизительно одного размера. Они содержат крупную центральную вакуоль, в которой совсем немного рыхлого осадка или фрагментов мембран, цитоплазма прижата вакуолью к клеточной стенке, ядро прилегает к наружной тангентальной (обращенной в формирующийся канал) или радиальной (общей у соседних эпителиальных клеток) клеточной стенке. В пластидах этих клеток значительно уменьшаются или полностью исчезают крахмальные зерна. По мере разрушения крахмала тилакоиды заполняются гомогенным веществом средней электронной плотности. Периферический пластидный ретикулум приобретает форму протяженных ламелл, тилакоиды в центральной части становятся извитыми, расширенными. Эндоплазматический ретикулум на этой стадии развит слабо, в цитоплазме имеются отдельные липидные капли. Полость канала постепенно расширяется за счет расщепления стенок между эпителиальными клетками, что соответствует схизогенному способу формирования канала.

На стадии активной секреции канал окружен 5-8 эпителиальными клетками, просвет канала заполнен содержимым малой электронной плотности, более темным по периферии и прозрачным в центральной части. В эпителиальных клетках цитоплазма располагается вдоль тангентальной клеточной стенки, центральная вакуоль крупная, без видимого содержимого. Развита агранулярная эндоплазматическая сеть (АЭС). Пластиды представляют собой лейкопласты с одиночными тилакоидами, заполненными содержимым средней электронной плотности. Оно через оболочку лейкопласта поступает в элементы АЭС, вакуоль или периплазматическое пространство, откуда это вещество проникает в тангентальную (обращенную в канал) клеточную стенку и пропитывает ее наружный слой. Он отделяется от более глубоких слоев стенки и вместе с продуктом секреции поступает в полость канала, а внешняя клеточная стенка постепенно истончается. Такой способ секреции наблюдался в секреторных каналах плодов *Eleuterococcus* (Araliaceae) (Ivanova, Konstantinova, 2014).

Ультраструктурные данные подтверждают предположения о составе секрета каналов плодов *Tupidanthus*, сделанные на основе результатов гистохимических реакций. Сходный с содержимым каналов плодов *Tupidanthus*, гомогенный секрет малой электронной плотности, был обнаружен в секреторных каналах сосны (Birchem et al., 1979), где он представляет собой смолу (смесь терпеноидов), такую же морфологию имеет экссудат папилл пестиков *Citrus limon*, состоящий, в основном, из липидов (Cresti et al., 1982). Однако ультраструктура эпителиальных клеток, а именно морфология пластид, характер их взаимодействия с АЭС и накопление секрета в клеточной стенке более сходны с клетками, производящими липиды, чем терпеноиды.

Механизмы, определяющие место формирования секреторного канала до настоящего времени не установлены, особенно в случае как у *Tupidanthus* диффузного распределения каналов, т.е. не связанного с проводящими пучками. При сравнении ультраструктуры эпителиальных и паренхимных клеток было обнаружено, что плазмодесмы, соединяющие клетки паренхимы, часто бывают разветвленными, т.е. вторичными, образовавшимися после деления клеток и формирования клеточных стенок, в то время как эпителиальные клетки соединяются между собой исключительно простыми, первичными плазмодесмами. Можно предполагать, что фактором, определяющим локализацию и/или инициирующим развитие канала, являются неизвестные пока параметры межклеточного транспорта.

При достижении размера, характерного для стадии активной секреции, вокруг каналов выделяются клетки обкладки. По ультраструктуре они похожи на эпителиальные до начала секреции: вакуоль прозрачная, клеточные стенки тонкие, в пластидах крахмальные зерна малы или отсутствуют. В просвете канала в это время видны остатки клеток, стенка разрушенной клетки отделяется от функционирующей эпителиальной клетки по срединной пластинке. Очевидно, вследствие истончения клеточной стенки эпителиальные клетки разрушаются, их функцию берут на себя клетки обкладки канала. За счет этого, а так же за счет расщепления радиальных стенок, как и на более ранних стадиях, увеличивается просвет канала. Таким образом, способ формирования каналов в плодах *Tupidanthus* является схизо-лизигенным, как у и других представителей Araliaceae, однако у *Tupidanthus* в большей степени выражена лизигенная составляющая процесса.

До настоящего времени нет определенного мнения о возможности использования структурных характеристик секреторных каналов для систематики. Для порядка Ariales, к которому принадлежит семейство Araliaceae, систематически значимым считается характер распределения каналов и их связь с проводящими пучками. Не ясно, можно ли признак наличия обкладки секреторных каналов считать таксоноспецифическим, но обкладка обнаружена не у всех представителей Araliaceae. Так, у *Eleuterococcus* она отсутствует (Ivanova, Konstantinova, 2014), но имеется у представителей некото-

рых других родов семейства – *Myodocarpus*, *Polyscias*, а также ряда представителей рода *Schefflera* (Котина, 2008). Поэтому для более полного понимания систематического положения *Schefflera pueckleri* (= *Tupidanthus calyptratus*) в составе рода требуется детальное изучение строения и развития секреторной системы в плодах других видов *Schefflera*.

Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования БИН РАН и ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» Научного парка СПбГУ.

Список литературы

Котина Е. Л. 2008. Сравнительно-анатомическое изучение коры представителей сем. *Araliaceae Durande* и близких таксонов. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. СПб. 20 с.

Birchem R., Henk W. G., Brown C. L. 1979. Ultrastructure of paraquat-treated pine cells (*Pinus elliottii* Engelm.) in suspension culture // *Annals of Botany*. Vol. 43, № 4. P. 683–691.

Cresti M., Ciampolini F., van Went J. L., Wilms H. J. 1982. Ultrastructure and histochemistry of *Citrus limon* (L.) stigma // *Planta*. Vol. 156, № 1. P. 1–9.

Flora of China. 2007. Vol. 13. (Clusiaceae through Araliaceae). St. Louis. 548 p.

Ivanova A. N., Konstantinova A. I. 2014. Anatomy and ultrastructure of the secretory canals in the fruits of *Eleuterococcus senticosus* Maxim. (Araliaceae) // VIII International Apiales symposium. Istanbul, 2014. Abstracts. Istanbul, Turkey (1-3 August 2014) / Istanbul, Turkey: Istanbul University, Faculty of Pharmacy, Department of Pharmaceutical Botany. P. 82.

Secretory canals in fruits of *Schefflera pueckleri* (= *Tupidanthus calyptratus*, Araliaceae)

Ivanova A. N. ^{*1,3}, Konstantinova A. I. ², Yakovleva O. V. ¹

¹ Saint Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² Moscow, Lomonosov Moscow State University

³ Saint Petersburg, Saint Petersburg State University

*E-mail: AIvanova@binran.ru

Fruits of *Schefflera pueckleri* have highly developed system of secretory canals that is referred as scattered canals of Araliaceae type. The secretion in canals has no specific smell, is not viscous and extremely lipophilic. Histochemical tests with Sudan B and Sudan III confirmed the lipid nature of canal content. Tests for terpenoids, phenolics, alkaloids and polysaccharides were negative. Secretory epithelial cells unlike parenchyma ones have thin cell walls, plastids were leucoplasts that contained no or little starch. Smooth endoplasmic reticulum prevailed over granular one in secreting cells. The ultrastructure of epithelial cells is similar to oil secreting cells and this corroborates the conclusion on the secret composition. Development of the secretory channel starts as large intercellular space in mesocarp parenchyma. Canal lumen expands mostly by lysis of epithelial cells.

К РАЗВИТИЮ МЕТОДИКИ СКРИНИНГА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТОВОГО АППАРАТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Кавеленова Л. М. *, Янков Н. В., Трубников А. М., Петрова А. Б., Савицкая К. А.

Самара, Самарский национальный исследовательский университет им. акад. С. П. Королева

*E-mail: lkavelenova@mai.ru

Листовой аппарат высших растений, на долю которого приходится выполнение основного объема фотоассимиляции, является важным материалом для оценки эколого-физиологического статуса растений, сравнения их продуктивности и устойчивости, осуществления биомониторинговых исследований. К числу активно развивающихся направлений в данном русле можно отнести оценку количественных параметров листовой поверхности (например, Cornelissen et al., 2003; Уткин и др., 2008; Bussotti, Bussotti, 2015). В различных природных условиях были продемонстрированы изменения структурных особенностей листового аппарата в зависимости от уровня «базовых» биотопических условий (уровня освещенности, влажности и трофических характеристик почвенного субстрата, отдельных элементов минерального питания), положения тестируемых листьев в кроне и других параметров.

Проводящиеся нами (Л. М.) с 1990 г. в различных типах природных и антропогенно преобразованных насаждений исследования биоэкологических особенностей высших растений позволили

разработать методологическую схему экофизиологического скрининга, позволяющего проводить изучение листьев (в том числе древесных растений), ограничив затраты времени, количество исполнителей и инструментарий (Кавеленова и др., 2008). Схема «в полном варианте» предполагает одно-временный отбор и быстрое взвешивание трех идентичных проб листьев, одна из которых используется для определения водного дефицита, вторая – оценки суточных потерь влаги, водоудерживающей способности, общей оводненности листовой массы, третья – массы единицы поверхности (высушивается по варианту гербаризации). Высушенный материал проб 2 и 3, сохраняясь в лаборатории, пригоден для определения широкого ряда химических компонентов фитомассы, в зависимости от целей исследователя и оснащенности его лаборатории. Проба 3 может использоваться для изучения структурных особенностей эпидермиса листьев методом отпечатков. При наличии инструментальных возможностей и рабочих рук параллельно из свежей фитомассы (проба 4) может проводиться изучение активности ферментов. Использование этой схемы, в частности, позволило установить диапазон значений показателя массы единицы площади листовой поверхности (*leaf mass per area*, LMA) 4...14 мг/кв.см для произрастающих в регионе местных и интродуцированных древесных растений. Установлено также, что для сортов плодовых розоцветных значения показателя имеют сравнительно меньший уровень размаха, от 6 до 12 мг/кв.см. Обратный ему в математическом отношении показатель удельной площади листа (*specific leaf area*, SLA), также впервые определявшийся для растений региона, для плодовых и дикорастущих розоцветных оказался ограничен значениями 80 ... 172 кв.см/г, что вполне соотносится с указываемыми в литературе для различных видов критериями.

Появление новых инструментальных возможностей позволило нам расширить предложенную схему оценки показателей листовой поверхности, оценивая микроструктурные и отражательные свойства поверхности листа.

Известно, что наибольшую изменчивость демонстрируют органы и ткани, находящиеся в постоянном росте и испытывающие наиболее интенсивную внешнюю нагрузку в виде света, тепла, влажности и т.д. Именно к таким органам относится листовая пластинка, начинающая взаимодействие с окружающей средой с покровных тканей. Эпидермис, помимо основных клеточных элементов снабженный кутикулой, железистыми волосками, кроющими волосками и пр., имеет ряд отличительных черт, свойственных нижней и верхней поверхности листовой пластинки. Эти особенности микрорельефа поверхности, выявляемые при малых увеличениях до X 600 (микрорельеф первого порядка) и больших увеличениях (микрорельеф второго порядка), доступны при методах сканирования поверхности, для максимальных увеличений - сканирующей электронной микроскопии

Для регистрации и анализа параметров микрорельефа первого порядка покровных эпидермальных структур, в частности, морфологических параметров абаксиальной и адаксиальной поверхности листьев, нами (Н. В. Янков) была предложена следующая методика. Гербаризированные образцы листьев сканировали на планшетном сканере Epson Perfection V370 Photo, при разрешении 12800 dpi, что дает возможность измерения до 1 микрометра. При таком сканировании максимально возможная область сканирования равна 12 мм. Далее измерения проводились с использованием бесплатного программного обеспечения JMicroVision 1.2.7. Для полученных изображений проводилась визуальная оценка уровня показателей (в баллах при максимальной оценке 5): рельефность эпидермиса, густота трихом на межжилковых областях поверхности, выраженность трихом на межжилковых областях поверхности, густота трихом в углах между жилками, выраженность трихом в углах между жилками, развитие воскового налета. Измеряли также следующие параметры поверхности листовой пластинки: длина трихом на межжилковых областях поверхности, длина трихом в углах между жилками. Нами было выполнено скрининговое сканирование структуры верхнего и нижнего эпидермиса для 17 видов древесных и кустарниковых розоцветных, интродуцированных в Ботаническом саду Самарского университета и части этих видов, произрастающих в природных биотопах (модельные насаждения Красносамарского леса). Исходя из перечисленных параметров микрорельефа первого порядка листа, изученные виды разделились на 6 групп, характеризующихся наибольшей внутренней однородностью параметров, что позволит в дальнейшем рассмотреть наличие возможных корреляционных связей поверхности, структуры и физиологии листа. Для упрощения дальнейшего анализа проведен внутригрупповой рейтинг с указанием суммы баллов всех признаков, ограниченных условными характеристиками группы, для каждого объекта.

Свет, падающий на лист, поглощается и отражается неодинаково в зависимости от спектральных характеристик квантов и структуры листовой поверхности. Так, в инфракрасной области листья отражают 70% перпендикулярно падающей радиации, а в области ФАР – в среднем только 6–12%.

Зеленый свет отражается сильнее (10–20%), оранжевый и красный – наиболее слабо (3–10%). Отражение ультрафиолетовой радиации незначительно (в случае листьев не более 3%). Отражающая способность листьев зависит от свойств их поверхности; например, обильное участие трихом в структуре эпидермиса повышает отражение в 2–3 раза. В разные вегетационные периоды, при различных погодных условиях, отражательные характеристики листа меняются, что влияет на работу фотосинтетического аппарата растения.

При изучении светоотражательной способности листьев мы использовали портативный рефлектометр «Экотест-2040». Его конструкция позволяет проводить измерения как в лаборатории, так и в полевых условиях, причем оба варианта были нами апробированы для видов местных и интродуцированных древесных растений. В частности, нами (А. М. Трубников) была выполнена оценка показателей отражения для листьев дуба черешчатого *Quercus robur* и липы сердцевидной *Tilia cordata* в городских (парк) и природных (липовая дубрава в Красносамарском лесном массиве) насаждениях, с учетом фактора выраженности по грациям биотического повреждения листовых пластинок (развитие мучнистой росы на листьях дуба, повреждение фитофагами листьев липы). В кюветную камеру рефлектометра сразу же после их отбора с модельного растения помещались фрагменты листьев дуба черешчатого и липы сердцевидной. Измерение проводилось при 430 и 660 нм (приблизительное соответствие максимуму поглощения суммы каротиноидов и хлорофилла В). Оценка светоотражательной способности выполнялась последовательно для нижней и верхней поверхности листа. Полученные результаты выявили тенденцию уменьшения отражения с июня по июль и увеличение от июля к августу у всех изучаемых видов. Такие результаты могут говорить о том, что лист активно поглощает свет для образования органических веществ в июле, достигнув метаболической зрелости, и сильнее отражает его в августе, в связи с процессами старения листовой пластинки. Показатель светоотражения не выявил специфических реакций листа на действие патогенов (развитие на листьях дуба мицелия мучнисторосяных грибов). У липы при повреждении части листовой пластинки фитофагами отражательные свойства сохранившихся участков листа обнаружили слабые разнонаправленные изменения, линейно не связанные со степенью поражения.

Таким образом, привлечение дополнительного оборудования (планшетный сканер высокого разрешения, портативный рефлектометр) позволяет расширить программу эколого-физиологического скрининга, получая дополнительные сведения о структурных и функциональных характеристиках листьев древесных растений.

Список литературы

Кавеленова Л. М., Малыхина Е. В., Розно С. А., Смирнов Ю. В. 2008. К методологии экофизиологических исследований листьев древесных растений // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 200–210.

Уткин А. И., Ермолова Л. С., Уткина И. А. 2008. Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М. 292 с.

Bussotti F., Polliastrini M. 2015. Evaluation of leaf features in forest trees: Methods, techniques, obtainable information and limits // Ecological Indicators. 52. P.219–230.

Cornelissen J. H., Lavorel S. B., Garnier E. B. et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide // Austria Journal of Botany. Vol. 51. P. 335–380.

To the development of screening methodology for structural and functional parameters evaluation of woody plants leaves

Kavelenova L. M. *, Yankov N. V., Trubnikov A. M., Petrova A. B., Savitskaya C. A.
Samara, Samara National Research University

*E-mail: lkavelenova@mai.ru

Leaf apparatus of higher plants seems to be an important material for the ecophysiological status assessing of plants and biomonitoring. The previously developed methodological scheme of eco-physiological screening, allowing to study the leaves limiting the time, the number of performers and tools, is briefly described in the article. The advantages of its expansion are shown with the use of additional equipment (flat-bed scanner of high resolution, portable reflectometer). These additions allow to expand the program of ecophysiological screening, obtaining additional information on the structural and functional characteristics of the woody plants leaves.

БИОМОРФОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Кардашевская В. Е.

Якутск, Северо-Восточный федеральный университет им. М. К. Аммосова

E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru

В современной биоморфологии широко применяются модульная концепция к описанию структуры растений (Фундаментальная ..., 2014) и концепция поливариантности развития растений (Поливариантность развития ..., 2006). Модульный подход имеет много направлений и плодотворен в структурных, онтогенетических и популяционных исследованиях, повышает их глубину и многоаспектность.

В работе представлена модульная организация 4-х видов злаков: плотнодерновинного *Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschkova, рыхлодерновинного *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., корневищно-рыхлодерновинного *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link. и длиннокорневищного *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. Исследования проводили в долинах средней Лены и реки Амга в 2009-2016 гг. с применением сравнительно-морфологического метода. Анализ биоморфологии особей проводили с выделением трех категорий модулей: элементарного, универсального и основного (Савиных, 2007).

Варианты элементарных модулей (ЭМ) выделяли по комплексу признаков: длине междоузлия, типу листа, наличию или отсутствию почки, корней и генеративных структур (колоска или паракладия) в составе фитомера. У изученных видов выявили следующие варианты ЭМ вегетативной зоны. ЭМ1 – состоит из узла (У), короткого междоузлия (Мк), листа срединной формации (Л) и почки (П). Структура или формула ЭМ1=У+Мк+Л+П. Этот вариант модуля представлен в зоне возобновления (зоне кущения) побегов. Почки ЭМ1 трогаются в рост, образуя боковые побеги разных порядков. ЭМ2 включает узел, короткое междоузлие, лист, но почка отсутствует. Формула ЭМ2=У+Мк+Л, встречается у проростков и в верхних ярусах розеточных побегов. ЭМ3 – состоит из узла, длинного междоузлия (Мд), листа и почки, формула ЭМ3=У+Мд+Л+П. Из ЭМ3 состоят средние или только нижний фитомеры удлиненной части полурозеточных вегетативных побегов и нижние фитомеры зоны торможения генеративных побегов. Почка ЭМ3 не трогается в рост. ЭМ4 в отличие от ЭМ3 не имеет почки, формула ЭМ4=У+Мд+Л. Из ЭМ4 состоят верхние фитомеры полурозеточных вегетативных побегов и фитомеры зоны торможения генеративного побега. Плотнодерновинный *P. caespitosa* и рыхлодерновинный *A. cristatum* имеют только интравагинальный способ возобновления и листья срединной формации, поэтому ограничиваются только 4 перечисленными вариантами ЭМ.

Злаки со смешанным возобновлением и с листьями низовой формации (катафиллами, или чешуевидными и переходными листьями) образуют в надземной вегетативной зоне кроме ЭМ1-ЭМ4 следующие 4 варианта ЭМ: ЭМ5 – включает узел, короткое междоузлие, с катафиллом (Лч) и почкой: У+Мк+Лч+П; ЭМ6 – включает узел, короткое междоузлие с катафиллом и без почки: У+Мк+Лч; ЭМ7 – включает узел, короткое междоузлие с переходным листом (Лп) и почкой: У+Мк+Лп+П; ЭМ8 – включает узел, короткое междоузлие с переходным листом и без почки: У+Мк+Лп. Почки катафиллов и переходных листьев мелкие и чаще всего не развивают нормальные побеги. Часто фитомеры с катафиллами не формируют почек.

Фитомерная структура корневищно-рыхлодерновинного *H. brevisubulatum* и длиннокорневищного *B. inermis*, кроме выше перечисленных вариантов ЭМ1-ЭМ4 и ЭМ5-ЭМ8, дополнительно складывается из следующих вариантов подземных ЭМ корневищ: ЭМ9 – включает узел, короткое междоузлие корневища (Мкк) с чешуевидным листом и почкой: У+Мкк+Лч+П. ЭМ10 – включает узел, короткое междоузлие корневища с почкой, чешуевидным листом и корнями (К): ЭМ10=У+Мкк+Лч+П+К. ЭМ11=У+Мкк+Лч+К. ЭМ12=У+Мдк+Лч+П+К (Мдк – длинное междоузлие корневища). ЭМ13=У+Мдк+Лч+К. ЭМ14 = У+Мдк+Лч+П (корни отсутствуют). ЭМ15=У+Мдк+К. Таким образом, структурное разнообразие вегетативной зоны многолетних злаков складывается на базе этих 15 вариантов ЭМ.

Вклад генеративной зоны представлен одним вариантом ЭМ. ЭМ16 – элементарный модуль соцветия состоит из междоузлия, узла и сидячих на узле колосков (Кол) у колосовидных (Мк+У+Кол) или паракладия (Пар) у метельчатых (Мк+У+Пар) злаков и является элементарной единицей соцветия – зоны обогащения побега.

Разные варианты ЭМ располагаются в определенной зоне вегетативных и генеративных побегов. Однообразие способа возобновления, типа листьев и отсутствие корневища существенно снижают спектр ЭМ плотно- и рыхлодерновинных злаков без экстравагинального возобновления. Набор фитомеров возрастает у корневищно-рыхлодерновинного злака и максимальная поливариантность ЭМ (до 16 вариантов) представлена у длиннокорневищного злака (табл. 1).

Таблица 1. Число модулей разных категорий у злаков разных жизненных форм

Жизненная форма злака	Виды	Число вариантов модулей		
		ЭМ	УМ	ОМ
Плотнoderновинная	<i>Psathyrostachys caespitosa</i>	5	2	3
Рыхлoderновинная	<i>Agropyron cristatum</i>	5	3	3
Корневищно-рыхлoderновинная	<i>Hordeum brevisubulatum</i>	12	11	8
Длиннокорневищная	<i>Bromopsis inermis</i>	16	14	8

Основными признаками выделения вариантов второй категории модулей – универсальных модулей (УМ) были приняты: тип побегов по характеру междоузлий, способ возобновления, направление роста побегов, особенности ЭМ разных структурно-функциональных зон в составе УМ, цикличность развития побегов и наличие или отсутствие генеративных органов (табл. 2). Важными являются также особенности корневищ.

Таблица 2. Характеристика универсальных модулей злаков разных жизненных форм

Тип УМ	Тип побега и формула УМ	Виды злаков
УМ 1	Розеточный апогеотропный интравагинальный: УМ1=ЭМ1+ЭМ2*	<i>P. caespitosa</i> <i>A. cristatum</i> <i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 2	Розеточный косоапогеотропный экстравагинальный: УМ2= ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ ЭМ1+ЭМ2	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 3	Полурозеточный апогеотропный интравагинальный (с неполным циклом развития): УМ3=ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4	<i>A. cristatum</i> <i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 4	Полурозеточный косоапогеотропный экстравагинальный (с неполным циклом развития): УМ4=ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ЭМ8+ ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 5	Полурозеточный генеративный (с полным циклом развития): УМ5=ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4+ЭМ16	<i>P. caespitosa</i> <i>A. cristatum</i> <i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 6	Гипогеогенный диагеотропный побег (корневище) с укороченными междоузлиями): УМ7=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 7	Гипогеогенный диагеотропный (корневище) с укороченными и удлиненными междоузлиями: УМ8=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ12+ЭМ13+ЭМ14+ЭМ15	<i>B. inermis</i>
УМ 8	Короткокорневищно–розеточный - корневище с короткими междоузлиями, загибаясь вверх, дает на изгибе розеточный участок и надземный розеточный побег: УМ9=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ1+ЭМ2	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 9	Короткокорневищно–розеточный - корневище с короткими междоузлиями, загибаясь вверх, дает на изгибе розеточный участок и надземный розеточный побег с разными типами листьев: УМ9= ЭМ9+ЭМ10+ ЭМ11+ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ЭМ8+ЭМ1+ЭМ2	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ 10	Корневищно–розеточный побег, корневище с укороченными и удлиненными междоузлиями, надземный побег розеточный: УМ10=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ12+ЭМ13+ЭМ14+ЭМ15+ ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ЭМ8+ЭМ1+ЭМ2	<i>B. inermis</i>
УМ 11	Корневищно–розеточный побег, корневище с укороченными и удлиненными междоузлиями, надземный побег розеточный:	<i>B. inermis</i>

	$УМ10=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ12+ЭМ13+ЭМ14+ЭМ15+ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ЭМ8+ЭМ1+ЭМ2$	
УМ12	Короткорневищно-полурозеточный побег неполного цикла развития без надземных ЭМ с катафиллами и переходными листьями: $УМ11=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4$	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ13	Короткорневищно-полурозеточный побег неполного цикла развития с надземными ЭМ с катафиллами и переходными листьями: $УМ11=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ5+ЭМ6+ЭМ7+ЭМ8+ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4$	<i>H. brevisubulatum</i> <i>B. inermis</i>
УМ14	Корневищно-генеративный побег: $УМ14=ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4+ЭМ16$	<i>H. brevisubulatum</i>
	$УМ14=ЭМ12+ЭМ13+ЭМ14+ЭМ15+ЭМ9+ЭМ10+ЭМ11+ЭМ1+ЭМ2+ЭМ3+ЭМ4+ЭМ16$	<i>B. inermis</i>

* Варианты ЭМ даны в последовательности от нижних к верхним ярусам побега.

У исследованных злаков 4-х жизненных форм выявили 14 вариантов УМ (табл. 1, 2). УМ1–УМ5 – формируют надземные побеги, где УМ1 и УМ3 – побеги интравагинального возобновления, УМ2 и УМ4 – побеги экстравагинального с косоапогеотропным направлением роста. УМ5 – формируют генеративные побеги с полным циклом развития. Модули УМ6 и УМ7 формируют подземные побеги (корневища), УМ8–УМ14 – корневищно–надземные побеги, у которых корневища загибаясь вверх, дают на изгибе розеточный участок, образующий надземные УМ разных вариантов.

Следующая категория в иерархической системе модульной организации многолетних злаков – основной модуль (ОМ) (побеговая система), как модуль высшего ранга образуется сочетанием разных вариантов УМ. Выявили 8 вариантов ОМ: ОМ1–ОМ5 – это совокупность надземных побегов с разными вариантами УМ: ОМ1 – побеговая система из розеточных и полурозеточных вегетативных УМ; ОМ2 – побеговая система из розеточных и полурозеточных вегетативных побегов с одним или несколькими корневищами, ОМ3 состоит из вегетативных розеточных и генеративных побегов, ОМ4 – совокупность вегетативных полурозеточных и генеративных побегов, ОМ5 – совокупность вегетативных розеточных, полурозеточных и генеративных побегов. ОМ6–ОМ8 – это варианты побеговой системы надземных и подземных побегов: ОМ6 – совокупность вегетативных розеточных побегов и корневищ; ОМ7 включает вегетативные розеточные, полурозеточные УМ и корневища. ОМ8 еще более сложная побеговая система из комплекса вегетативных розеточных, полурозеточных, генеративных побегов и корневищ.

Таким образом, попытка систематизировать модули многолетних злаков разных жизненных форм выявила широкий спектр модулей всех трех категорий. В целом поливариантность ЭМ злаков достигает 16 вариантов, УМ – 14 и ОМ – 8 вариантов. Наименьшее разнообразие модулей всех категорий выявлено у злаков плотнoderновинной жизненной формы, максимальный спектр – у длиннокорневищных злаков. Установленные особенности модульного строения злаков используются нами как маркеры для выделения онтогенетических состояний в ходе онтогенеза.

Список литературы

Фундаментальная и прикладная биоморфология в ботанических и экологических исследованиях. 2014. Киров. С. 208–217.

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ. 2006. Йошкар-Ола. 326 с.

Савиных Н. П. 2007. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений. Йошкар-Ола, Т. 5. С. 15–34.

Biomorphology of perennial grasses of different life forms

Kardashevskaya V. E.

Yakutsk, Ammosov North-Eastern Federal University

E-mail: kardashevskaya_v@inbox.ru

Biomorphology of perennial grasses of 4 life forms (*Psathyrostachys caespitosa* (Sukaczew) Peschko-va, *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link., *Bromopsis inermis* (Leys.) Ho-lub.) is studied from positions the modular organization and polyvariation of development of plants. 16 elementary, 14 universal and 8 essential of the module type identified in a modular structure of perennial grasses. The maximum diversity of modules of all categories is revealed in a long rhizome grasses.

АНАТОМИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ РАСТЕНИЙ-ПОЛУПАРАЗИТОВ

Киселева О. А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

E-mail: kiselevaolga@inbox.ru

Из истории биологии известно, что изучение особенностей организации паразитических организмов – одно из интереснейших направлений биологических исследований. Проблема изучения специализации паразитических растений актуальна для структурной ботаники (Терехин, 1977). Характер структурных приспособлений различных групп паразитических растений должен соответствовать особенностям их образа жизни, однако специфика анатомических приспособлений не достаточно ясна.

Цель работы – исследование структурных особенностей вегетативной сферы корневых полупаразитических (гемипаразитических) растений видов уральской флоры.

В проведенном исследовании рассмотрены 11 видов семейства Scrophulariaceae: *Rhinanthus aestivalis* Schischk. et Serg., *Euphrasia brevipila* Burn. et Greml, *E. parviflora* Schag.; *Melampyrum cristatum* L., *M. pratense* L., *Rhinanthus aestivalis* Schischk. et Serg., *Odontites vulgaris* Moench., *Pedicularis sibirica subsp. uralensis* (Vved.) Ivanina, *P. compacta* Steph., *P. palustris* L., *P. karoii* Freyn.; вид семейства Santalaceae: *Thesium ebracteatum* Hayne.

Сбор материала производился в Свердловской, Челябинской областях, Башкирии. Проведено сравнительное морфологическое описание, исследовано анатомическое строение отдельных органов вегетативной сферы модельных объектов. Задействованы методики световой и электронной сканирующей микроскопии. Обсуждение вопросов строения вегетативных органов проведено с позиций «типологического метода», или метода моделирования (Серебряков, Серебрякова, 1972). При анализе материала опирались на идеи Э. С. Терехина о модусах морфогенетических преобразований паразитических растений (1977).

В качестве рабочих гипотез были предложены следующие утверждения, которые нашли подтверждение в ходе исследования: 1) внутри семейства норичниковые существует несколько жизненных форм паразитических растений, причем каждая имеет определенный набор отличий вегетативных органов; 2) на уровне организации корневой системы многолетние и двулетние мытники обладают рядом отличий от однолетних представителей семейства и между собой; 2) ленец как корневой многолетний полупаразит имеет сходные с гемипаразитическими норичниковыми черты специализации вегетативных органов.

Ранее нами было показано, что у однолетних растений-полупаразитов семейства Scrophulariaceae на уровне вегетативной сферы развивается структурная специализация в связи с переходом к питанию за счет ресурсов растений-хозяев (Киселева, 2013). В частности, были обнаружены первичные и вторичные модусы морфогенетических преобразований: дифференциальная цитогенная редукция флоэмы в стеблях, цитогенная и гистогенная редукция флоэмы в корнях, амплификация ксилемы в осевых органах, оккупация. Нами было установлено, что наиболее глубокие перестройки по типу трофического метаморфоза претерпевают подземные органы – формируется короткостержневая ветвистая моноствельчатая корневая система с редкими корневыми волосками, частично редуцированной флоэмой, массивом вторичной ксилемы, гаусториями, сохраняющими черты первичного строения корня, характерны изгибание главного корня и его миниатюризация, особый тип структурно-функциональной дифференцировки корней. Надземные вегетативные органы у однолетних растений-полупаразитов семейства Scrophulariaceae только по морфологическим признакам напоминают организацию автотрофных представителей семейства, анатомически проявляется специализация: листья снабжены необычными, крупными, устьицами, подобными гидатодам, и опушены преимущественно живыми волосками, в стеблях наблюдаются изменения дифференцировки тканей, приводящие к формированию мощной ксилемы, недоразвитию элементов флоэмы, обильному одревеснению (Киселева и др., 2010).

Специализация корней многолетних гемипаразитических норичниковых на макроскопическом и микроскопическом уровнях выражается в виде феномена структурной дифференциации, что отмечено впервые нами. Для *P. compacta*, *P. uralensis* характерна аллогоморфная каудексная корневая корневая система с гаусториями, коротким стержневым и веретеновидными боковыми запасными корнями, обращает на себя внимание скудное развитие флоэмы в боковых корнях, развитая паренхима первичной коры с системой межклетников, запасующая крахмал (Киселева, 2014).

Двулетние мытники по внешней и внутренней организации корня напоминают строение однолетних гемипаразитических норичниковых, корневая система аллоризная короткостержнекорневая ветвистая с гаусториями, представлена системой главного корня, в ней четко различаются извилистый, недлинный, сильно одревесневший стержневой материнский корень, тонкие, сильно одревесневшие, горизонтально растущие боковые корни 1-ого порядка, от которых отходят немногочисленные, тонкие, проволокообразные, легко рвущиеся корни последующих порядков; главный и боковые корни формируют гаустории (Киселева, 2014).

У *Thesium ebracteatum* имеет место структурная специализация подземной части вегетативной сферы по типу трофического метаморфоза. *T. ebracteatum* имеет аллогоморизную, стеблекорневую каудексную корневую систему с запасующими корнями и гаусториями (та же архитектурная модель, что и у многолетних мытников). Корень сохраняет черты первичного строения, первичная кора запасает питательные вещества в виде крахмальных зерен, центральный цилиндр представлен перидиклом, флоэмой, ксилемой. Анатомически стебель *T. ebracteatum* отличается от стеблей однолетних гемипаразитических норичниковых тем, что проводящая система не имеет кольцевого строения, проводящие пучки открытые, состоят из ксилемы, камбия, флоэмы, которая хорошо развита. Сходство проявляется в следующем: в стебле есть внутренняя полость, присутствует выраженное одревеснение тканей, которое усиливается по мере роста (в нижней части стебля преобладают ткани с развитым одревеснением).

Итак, в результате проделанной нами работы было дано описание анатомических черт специализации корневых растений-полупаразитов из семейств Scrophulariaceae, Santalaceae, установлено: 1) у всех рассмотренных видов имеет место специализация корня по типу трофического метаморфоза, что объясняется приспособлением к корневому паразитизму, причем наличие гаусторий – общий признак группы корневых растений-полупаразитов, в остальном структурная специализация вегетативных органов изученных видов проявляется совершенно по-разному; 2) у однолетних гемипаразитических норичниковых специализация к паразитизму существенно затрагивает организацию не только подземных, но и надземных осевых органов; 3) двулетние мытники (*P. palustris*, *P. karoï*) по внешней и внутренней организации корня повторяют однолетние гемипаразитические норичниковые; 4) многолетние корневые полупаразиты (*P. compacta*, *P. uralensis*, *T. ebracteatum*) имеют аллогоморизную, стеблекорневую каудексную корневую систему с боковыми запасующими корнями и гаусториями; 5) *T. ebracteatum* по анатомической организации листьев и стебля напоминает автотрофные растения.

Работа выполнена в рамках программы ФНИ по теме «Исследование и охрана фенотипического и генетического биологического разнообразия флоры и растительности России» Номер государственной регистрации: АААА-А17-117072810011-1

Список литературы

Киселева О. А. 2013. Гемипаразитические растения семейства Scrophulariaceae Juss: специализация вегетативных органов в связи с паразитизмом. Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург. 21 с.

Киселева О. А. 2014. Особенности строения подземных органов корневых гемипаразитов из рода *Pedicularis* L. на Урале // Экология: популяция, вид, среда. Екатеринбург. 2014. С. 69–72.

Киселева О. А., Темирбекова С. К., Зимницкая С. А., Неуймин С. И. 2010. Эколого-анатомические адаптации вегетативной сферы однолетних полупаразитических норичниковых (Scrophulariaceae Juss.) к паразитическому существованию // Плодоводство и ягодоводство России. Т. 23. С. 288–301.

Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. 1972. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботан. журн. Т. 57, № 5. С. 417–433.

Терехин Э. С. 1977. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л. 220 с.

Anatomical specialization features of the root semi-parasitic plants

Kiseleva O. A.

Ekaterinburg, Botanical Garden UB RAS

E-mail: kiselevaolga@inbox.ru

The anatomical specialization features of the root plants semiparasites were investigated for the species from families Scrophulariaceae, Santalaceae. In all species examined, root specialization is expressed in

trophic metamorphosis. The structural specialization of vegetative organs manifests in completely different ways for studied species. Structural specialization of the annual semiparasitic Scrophs is manifested not only in underground organization, but also in aboveground axial organs structure. Biennials semiparasitic Scrophs resemble annual semiparasitic Scrophs in the root structure. Perennial root semiparasites from families Scrophulariaceae, Santalaceae have root system with lateral storing roots. *Thesium ebracteatum*, in the anatomical organization of the leaves and stem, resembles autotrophic plants.

РАЗНООБРАЗИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ ЗОНТИЧНЫХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ.

Клюйков Е. В. *, Остроумова Т. А., Захарова Е. А., Украинская У. А.

Москва, Ботанический сад Московского государственного университета

*E-mail: kljuikov@gmail.com

Значение признаков плодов для таксономии и систематики зонтичных общеизвестно. Мы впервые изучили в сравнительном плане плоды видов большого региона – Европейской части России. Всего изучено 80 родов и 160 видов, среди которых широко или локально распространенные виды, эндемики и заносные. Наиболее крупные роды *Bupleurum*, *Seseli*, представлены в регионе более чем 10 видами, в родах *Chaerophyllum*, *Ferula*, *Heracleum*, *Pimpinella*, *Torilis*, *Trinia* по 5 видов, остальные – монотипные или олиготипные. Целью исследования было выяснение распределения таксономических признаков и их состояний среди видов зонтичных Европейской части России.

Материалом для исследования послужили образцы плодов, хранящиеся в карпологической коллекции ботанического сада МГУ, а также из различных гербариев ALTB, BP, DAG, IRK, KUZ, LE, MHA, MW, MOSM, SARAT, SOM, SVER, TK, W.

Плоды изучались с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). При составлении списка исследованных видов использовали данные, приведенные в современных флористических сводках (Виноградова, 2004; Пименов, Остроумова, 2012). Для описания плодов отобраны таксономически значимые признаки из стандартного набора (Kljuikov et al., 2004, Пименов, Остроумова, 2014). В описаниях плодов использовались следующие основные признаки: размер и форма мерикарпиев, степень разделения карпофора, опушение плодов, форма подстолбиев, размер и форма зубцов чашечки, длина и положение стилодиев, форма первичных ребер, наличие/отсутствие вторичных ребер, наличие носика в верхней части плода, очертание мерикарпия на поперечном срезе, ширина комиссуры, строение экзокарпа, мезокарпа и эндокарпа, особенности проводящих пучков, одревесневшие ткани, секреторные каналцы, наличие/отсутствие кристаллов оксалата кальция в перикарпе, форма эндосперма, число семядолей; форма клеток с поверхности, структура кутикулы; поверхность волосков, папилл, выростов; расположение устьиц; эпикутикулярный воск.

В результате исследования отобрано 57 признаков для унифицированного описания плодов зонтичных Европейской части России. Из них 30 макроморфологических, 15 анатомических и 12 признаков микроскульптуры плода. Каждый признак имеет от 1 до 7 состояний. Далее приведены некоторые таксономические признаки и их состояния. Разделение плодов на мерикарпии. У большинства видов плоды при созревании легко распадаются на мерикарпии; не разделяются на мерикарпии плоды видов *Oenanthe*, *Coriandrum*, *Lagoecia*, *Berula* и *Cicuta*. Непосредственно с распадением плодов связаны особенности карпофора. У многих видов с плодами, легко распадающимися на мерикарпии, карапофор двураздельный до основания, у других сросшийся до середины или цельный. У некоторых видов семя развивается только в одном из гнезд завязи (*Echinophora*, *Lagoecia*). Зубцы чашечки у изученных видов могут быть хорошо развитыми (*Oenanthe*, *Lagoecia*, *Aulacospermum*, *Pleurospermum*, *Astrantia* и др.) или отсутствовать; иногда зубцы чашечки рано опадают. Наличие/отсутствие зубцов чашечки может часто характеризовать целые роды. Стилодии всегда в числе двух, они могут иметь разную длину – короткие до 0,7 мм дл., средние 0,8–1,7 мм дл., длинные 1,8–2,5 мм дл. и особо длинные – более 4 мм дл. Короткие стилодии у большинства видов рода *Bupleurum*, *Conium*, *Crithmum*, *Rumia*, *Scandix*, *Turgenia* и др. По положению стилодии могут быть прямыми, расходящимися или прижатыми к подстолбию. Часто этот признак хорошо выражен и стабилен в пределах конкретных видов, но может варьировать в пределах отдельных родов. Подстолбия бывают плоские, короткокониические; конические. Наиболее часто встречаются короткокониические, реже плоские или конические. Плоские подстолбия почти у всех видов *Bupleurum*, конические у *Astrodaucus*, *Myrrhis*, *Myrroides* и др. Мерикарпии могут быть резко сверху сужены в виде носика (*Scan-*

dix, некоторые виды *Anthriscus*). Только у одного рода *Echinophora* плоды погружены в ложе, образованное затвердевшими и сросшимися между собой листочками оберточек и цветоножками стерильных цветков. По размеру плоды варьируют от 1 до 25 мм дл. Наиболее мелкие плоды у вида *Vupleurum semicompositum*, а наиболее крупные у представителей *Prangos* и *Myrrhis*. По форме мерикарпии могут быть яйцевидные, эллиптические, ланцетные, линейные и др. В описаниях обычно указывают размеры и форму плода со спинки. Форма мерикарпиев на поперечном сечении разнообразна. Обычно они эллиптические, пятиугольные или почти округлые, слегка или сильно сжатые со спинки (уплощенные). Уплощенные плоды могут встречаться у всех таксонов трибы *Tordylieae*, а также у некоторых других групп (*Peucedanum*, *Dichoropetalum*, *Angelica*, *Seseli*). У каждого мерикарпия обычно по пять первичных ребер различной формы: нитевидные, килевидные, валиковидные, крыловидные. Ребра у большинства видов прямые, но могут быть волнистые или складчатые (*Rumia*). У некоторых видов ребра не выражены (*Anthriscus*, *Bifora*). Редко первичных ребер более пяти, например, семь (*Bilacunaria*). Различают первичные ребра спинные (одно срединное и два латеральных) и краевые. Спинные и краевые ребра или равны между собой (у многих видов) или краевые значительно более развиты (у *Heracleum*, *Pastinaca*, *Ferula* и др.). Краевые ребра бывают расставленными (тогда они определяют ширину мерикарпия), это обычно для видов с плоскими плодами (*Heracleum*, *Ferula*). У видов с несжатыми плодами краевые ребра, как правило, расположены на ширине латеральных. У немногих родов (*Astrodaucus*, *Smyrniium*, некоторые виды *Torilis*, *Turgenia*) краевые ребра расположены вблизи карпофора. У плодов некоторых родов между первичными ребрами развиты вторичные ребра (*Laserpitium*, *Laser*, *Daucus*, *Caucalis*, *Astrodaucus*, *Orlay*, *Turgenia*). Иногда они могут быть более развиты, чем первичные (*Laserpitium*). Вторичные ребра образованы многоклеточными щетинками или шипами. В роде *Laserpitium* вторичные ребра крыловидные. У рода *Laser* первичные и вторичные ребра равные между собой. Мерикарпии покрыты с поверхности однослойным или реже двухслойным экзокарпом. У некоторых видов клетки экзокарпа очень крупные и выпуклые (*Aulacospermum*, *Eleosticta*, *Ostericum*, *Pleurospermum*). Экзокарп прерывается на комиссуральной (нижней) стороне близ карпофора – узкая комиссура; у основания дистальных концов краевых ребер – широкая комиссура; или на некотором расстоянии от карпофора – комиссура средней ширины (*Pachypleurum*, *Kadenia*, *Petroselinum*). У видов с плоскими плодами комиссура обычно широкая, а у видов с выпуклыми со спинки плодами – узкая. Поверхность мерикарпиев голая или покрыта волосками, щетинками, бородавками, чешуйками, шипами, сосочками. Мезокарп обычно состоит из неодревесневших или частично одревесневших клеток. Иногда весь мезокарп состоит из паренхимных клеток с одревесневающими оболочками. У некоторых родов (*Heracleum*, *Pastinaca*, *Ferula*) внутренний слой мезокарпа состоит из вытянутых в тангентальном направлении одревесневших клеток – гипэндокарпа. В каждом первичном ребре обычно по одному проводящему пучку; иногда в краевых крыловидных ребрах до 4–5 проводящих пучков (*Ferula*) или проводящие элементы расположены в мезокарпе диффузно. Реберные проводящие пучки часто расположены в основании ребра, иногда в середине (виды трибы *Tordylieae*) и редко в дистальной части ребра (*Hydrocotyle*, *Conioselinum*, *Cenolophium*, *Crithmum*). В плодах обычно имеются разнообразные секреторные каналцы и вместилища, реже в зрелых плодах секреторные каналцы отсутствуют (*Sanicula*, *Hydrocotyle*, *Eryngium*, *Anthriscus*, *Conium*). Различают ложбиночные (по 1 или в числе нескольких) и комиссуральные каналцы, иногда каналцы располагаются циклически во внутреннем слое мезокарпа (*Berula*, *Bilacunaria*, *Crithmum*, *Smyrniium*) или разбросаны по всему мезокарпу (*Prangos*). В ребрах снаружи от проводящих пучков развиты реберные секреторные каналцы, они могут быть мелкими или крупными (*Trinia*, *Eryngium*, *Rumia*). В клетках разных тканей перикарпа, а также в эндосперме у ряда видов присутствуют кристаллы оксалата кальция. Эндокарп бывает однослойный или двухслойный, обычно состоит из клеток вытянутых в тангентальном направлении, у некоторых видов оболочки этих клеток слегка одревесневшие, часто клетки эндокarpa в зрелых плодах смятые и неразличимы на поперечных срезах. Эндосперм на комиссуральной стороне различной формы, он может быть плоским или почти плоским, иметь более или менее глубокую выемку разной формы. У большинства изученных зонтичных зародыш имеет две семядоли, и только у одного вида *Bunium microcarpum* зародыш с одной развитой семядолей. Признаки поверхности плода, выявленные СЭМ, очень разнообразны. У одних видов границы клеток экзокарпа хорошо заметны. Наружные периклиальные клеточные стенки бывают вогнутыми, плоскими, выпуклыми. Выпуклые клетки характерны для родов различных таксономических групп (*Aulacospermum*, *Pleurospermum*, *Ostericum*, *Taeniopetalum*). Если границы клеток неразличимы, поверхность может иметь разную форму – от гладкой до грубо морщинистой или бороздчатой. Нередко поверхность клеток скрыта под слоем воска. Для рода *Vupleurum* и для

видов некоторых других родов характерны мелкие восковые пластинки. Устьица могут располагаться на плоскости плода или на бугорках (*Astrantia*, *Vupleurum*, *Aulacospermum*).

Проведен анализ распределения таксономически значимых карпологических признаков плодов и их состояний у всех видов зонтичных Европейской части России. Среди них признаки или их состояния, свойственные только для одного вида или для всех видов одного рода или для группы явно родственных родов. Мы относим их к группе уникальных. Они позволяют легко определять отдельные виды или роды. В качестве примеров таких уникальных признаков можно привести крупные перисторассеченные зубцы чашечки у плодов рода *Lagoecia*; уплощенные с боков плоды у рода *Hydrocotyle*; колючие, жесткие зубцы чашечки и мерикарпии, со спинной стороны покрытые плоскими чешуйками, у видов рода *Eryngium*; очень длинный носик у плодов видов рода *Scandix*, значительно превышающий тело мерикарпии. Только для двух родственных родов трибы Saniculeae, *Astrantia* и *Eryngium*, характерны очень длинные стилодии. Вторичные ребра имеются только у большой группы родственных родов *Laserpitium*, *Daucus* и др. У всех видов рода *Prangos* проводящие элементы диффузные, не образующие пучков, расположенные в паренхиме мезокарпа. У рода *Cicuta* проводящий пучок состоит из двух участков проводящих элементов, расположенных по краям одревесневшей паренхимы ребра. У рода *Hydrocotyle* призматические кристаллы расположены на границе эндокарпа и паренхиматического мезокарпа. У рода *Ammi* друзы кристаллов расположены в экзокарпе, а снаружи от секреторных канальцев расположены в один ряд довольно крупные клетки, отличающиеся от других клеток мезокарпа. Другая группа признаков, которую мы выделяем, группа редких признаков встречается у нескольких видов из разных, часто неродственных родов. Например, плоды, не распадающиеся на мерикарпии, характерны для 7 видов неродственных между собой родов. У 16 видов карпофор отсутствует, у 5 видов он не разделенный. Гетероморфные мерикарпии выявлены у трех видов из родов *Echinophora*, *Lagoecia* и *Torilis*. У 21 вида из разных родов ребра мерикарпиев на поверхности не выражены, у 10 они узкокрыловидные, у 6 – утолщенные валиковидные, а у 12 видов – широкие, тупые. Краевые ребра мерикарпиев приближены к карпофору у 12 видов. Крупные клетки экзокарпа (более 30 мкм) характерны для плодов 10 видов. Комиссура средней ширины у мерикарпиев 16 видов. Гипэндокарп имеется в плодах у 28 видов (всех видов трибы Tordyleae, *Aethusa*, *Astrodaucus*, *Cenolophium*, *Ferula*, *Oraya*, *Laser*, *Torilis* и др.). У 15 видов ложбиночные и комиссуральные секреторные канальцы в зрелых плодах неразличимы. Крупные реберные секреторные канальцы в плодах у 13 видов. Друзы кристаллов разбросаны в паренхиме мезокарпа и на комиссуре мерикарпиев у 8 видов из 4 родов. Еще одна группа – широко распространенные признаки, которые характерны для многих видов региона. К таким признакам можно отнести распадающиеся на мерикарпии плоды; разделенный до основания карпофор; несжатые со спинки мерикарпии; наличие только первичных ребер; короткокониические подстолбия; крупные клетки экзокарпа; узкая или широкая комиссура; неодревесневшая паренхима мезокарпа; зародыш с двумя семядолями.

Список литературы

- Пименов М. Г., Остроумова Т. А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. Москва. 477 с.
 Пименов М. Г., Остроумова Т. А. 2014. Карпологические признаки в систематике зонтичных // Мемориальный каденский сборник. Москва. С. 158–172.
 Виноградова В. М. 2004. Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Juss.) // Флора Восточной Европы. Т. 11. М.-СПб. С. 315–437.
 Kljuykov E. V., Liu M., Ostroumova T. A., Pimenov M. G., Tilney P. M., Van Wyk B.-E. 2004. Towards a standardized terminology for taxonomically important morphological characters in the Umbelliferae // South Afr. J. Bot. Vol. 70, № 3. P. 488–496.

Taxonomical fruit characters of Umbelliferae European part of Russia

Kljuykov E. V.*, Ostroumova T. A., Zakharova E. A., Ukrainskaja U. A.

Moscow, Botanical garden of Moscow State University

*E-mail: kljuykov@gmail.com

The anatomo-morphological and micromorphological taxonomical characters and their states have been studied in 160 species from 80 genera of Umbelliferae of European part of Russia. 57 fruit characters have been chosen for standardized descriptions. The groups of characters and their states have been revealed. There are unique, rare and common. The unique characters appropriate only for one species or for all species of the genus or for a group of related genera. They are significant for the identification of species. The rare characters are found in several species from different often unrelated genera. The common characters appropriate of many species of the region.

КАРИОТИПЫ АСТРАГАЛОВ БЭРОВСКИХ БУГРОВ

Козак М. Ф.

Астрахань, Астраханский государственный университет

E-mail: mkozak@yandex.ru

Астраханская область является уникальным местом произрастания большого числа видов высших растений. Область находится в пределах Нижневолжского флористического района, согласно районированию, принятому во «Флоре СССР» и «Флоре Восточной Европы». Особый интерес представляет флора уникальных природных образований – бэровских бугров. Бэровские бугры (бугры Бэра) – уникальные природные комплексы, прямолинейные, параллельно расположенные в широтном направлении холмы (впервые исследованы в 1856 г. академиком К. М. Бэром). Бэровские бугры представляют собой гряды различной протяженности, реже отдельные овальные холмы. Длина бугров составляет сотни метров, достигая в некоторых случаях нескольких километров (при ширине 70–100 м). Климат Астраханской области континентальный, самый засушливый на территории европейской части России. Представители древнего полиморфного рода *Astragalus* L., высоко адаптированы к условиям аридного климата Астраханской области. Различными авторами (Лактионов, 2009) отмечено свыше 30 видов рода *Astragalus* (Fabaceae), на территории Астраханской области. Особой декоративностью, пышностью, разнообразием форм отличаются астрагалы бэровских бугров.

Плоды и семена различных видов астрагалов для цитологического исследования кариотипов были собраны в период созревания (конец апреля – начало мая), на буграх Бэра западных подстепных ильменей, прилегающих к западной части дельты Волги (Трусовский район г. Астрахани, окрестности ерика «Солянка») и восточных подстепных ильменей, прилегающих к восточной части дельты Волги (Володарский район Астраханской области, село Диановка (окрестности ер. Ножовский). Исследованы природные популяции *Astragalus varius* S. G. Gmel., на южных склонах бэровских бугров Приволжского района Астраханской области (окрестности села «Три протока»), вдоль ерика Баткачный, популяции *A. longipetalus* Chater (Трусовский район города Астрахани, бугры окрестностей ерика «Солянка»). Семена, прошедшие период покоя, проращивали в контролируемых условиях в термостате в зимний период времени в темноте, при температуре 25 °С. Исследование кариотипа проводилось на метафазных пластинках в клетках апикальной меристемы зародышевого корня на препаратах с использованием предобработки колхицином для выявления центромерной зоны. Зародышевые корни после предобработки колхицином фиксировали ацетоалкоголем (1:3) в период с 12 до 13 часов дня – период наиболее активного деления клеток меристемы и длительно окрашивали в пробирках с ацетокармином по оригинальной методике, разработанной на основе общепринятых (Пухальский, 2007). Фотографии с микропрепаратов получены с помощью цифровой фотокамеры Canon Power Shot SX 130 IS. Тип файла «JPG». Анализ цифровых изображений микропрепаратов проводился с помощью компьютерной программы «FneReader 7.0 Professional» и «FneReader 12 Professional» [Изображение]. Кариотипирование хромосом проводилось при использовании компьютерной системы Видео ТестКарио 3.1. Объем репрезентативной выборки проросших семян составлял 50–60 и более штук. Число хромосом определяли на 30 метафазных пластинках. Кариотип анализировали на 17 метафазных пластинках без наложения хромосом, которые идентифицировали, зарисовывали, фотографировали и строили идиограмму хромосом и формулу кариотипа. Анализ препаратов проводился при помощи микроскопа МИКМЕД–2 и NIKON при увеличении 10×40 и 10×90. По морфологии и размерам хромосомы исследованных видов классифицировали на 3 группы: L – Большие (длинные); M – Средние; S – Малые (короткие) с учетом центромерного индекса (I^c).

Кариотип *A. longipetalus* ($2n=16$) представлен метацентрическими, субметацентрическими и акроцентрическими хромосомами со следующими характеристиками;

I пара – большие, субметацентрические хромосомы, центромерный индекс (I^c)=0.20–0.24); *II пара* – средние, субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой (I^c =0.40); *III пара* – средние субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой (I^c =0.30); *IV пара* – средние субметацентрические с субмедианной центромерой (I^c =0.30); *V пара* – средние метацентрические хромосомы с медианной центромерой (I^c = 0.48–0.49); *VI пара* – короткие субметацентрические хромосомы с субмедианной центромерой (I^c =0.24); *VII пара* – короткие акроцентрические хромосомы (I^c =0.13–0.33); *VIII пара* – короткие акроцентрические хромосомы (I^c =0.13–0.33).

Формула кариотипа *A. longipetalus*: $K(2n) = 2x(1Ls + 3Ms + 1Mm + 1Ss + 2Sa)$.

Кариотип *Astragalus varius* ($2n=32$) представлен метацентрическими, субметацентрическими и акроцентрическими хромосомами:

I, II, III пары – большие субметацентрические с субмедианной центромерой;

IV–IX пары – средние, субметацентрические с субмедианной центромерой;

X пара – средние, акроцентрические с субтерминальной центромерой;

XI, XII пары хромосом – средние, метацентрические с медианной центромерой;

XIII, XIV пары – короткие, субметацентрические с субмедианной центромерой;

XV пара хромосом – короткие, метацентрические с медианной центромерой;

XVI пара хромосом – короткие, акроцентрические с субтерминальной центромерой.

Формула кариотипа *A. varius*: $K(2n) = 2x(3Ls + 6Ms + 1Ma + 2Mm + 2Ss + 1Sm + 1Sa) =$

32.

В работе академика А. Федорова (Хромосомные числа цветковых растений, 1969) показано, что из 323 исследованных видов астрагалов, 150 видов имеют в основном наборе 16 хромосом, 21 вид – 32 хромосомы. Основным гаплоидным числом хромосом для естественного полиплоидного ряда в роде *Astragalus*, очевидно, является $n=8$. Таким образом, по отношению к этому ряду вид *A. longipetalus* (16 хромосом) является естественным диплоидом, а *A. varius* ($2n=32$ хромосомы) можно рассматривать в качестве естественного тетраплоида. Высокополиплоидные виды с большим числом хромосом известны в роде *Astragalus*, значительно реже (8% видов, в том числе 11 октоплоидных видов с числом хромосом, $2n=64$). Сравнение кариотипов указанных видов представляет интерес, поскольку, в систематическом отношении эти виды относятся к различным под родам и секциям рода *Astragalus*.

Во всех исследованных популяциях растений видов рода *Astragalus* Бэровских бугров выявлена высокая степень полиморфизма по показателям структуры, окраски различных органов, по признакам строения куста, типов окраски венчика цветка. Так, в популяции астрагала длиннолистного (*A. dolichophyllus* Pall.) выявлены следующие типы окраски венчика цветка: белая, розовая и лиловая в количественном соотношении групп 3:2:1, хотя определители (Маевский, 2014; Станков, Талиев, 1956) описывают окраску венчика цветка данного вида, как желтовато-белую. Бело-розовая окраска венчика цветка популяций *A. dolichophyllus* бугров Бэра оказалась наиболее часто встречаемой, как в Западной, так и Восточной части дельты Волги. При обследовании популяции *A. dolichophyllus* на бэровских буграх окрестностей ерика «Солянка» и села Диановка нами обнаружен высокий уровень полиморфизма по количеству листочков на оси листа. Определители (Маевский, 2014; Станков, Талиев, 1956 и др.) отмечают для данного вида 8–12 (14) парных листочков. Нами обнаружены непарные листочки на оси листа, количество которых составляло от 13 до 31 шт. При этом, частота встречаемости непарных листочков на оси листа астрагала длиннолистного превышала частоту встречаемости парных листочков. Длина листа растений популяций астрагала длиннолистного также варьировала на рассматриваемых территориях. Так, на бэровских буграх, расположенных близ села Диановка, длина главной жилки листа растений популяции *A. dolichophyllus* составила от 3.9 см до 9.0 см, причём максимальную встречаемость имели листья, длиной 4.5 см. На территории бугров западных подступных ильменей длина листа варьировала в интервале от 5 см до 10.9 см. При этом наиболее распространенная длина листа колебалась в пределах 7.5–8.9 см, что достоверно превышает значения данного признака, полученные в восточной части дельты ($p \leq 0.05$). Таким образом, в условиях засоленной почвы бэровских бугров ерика «Солянка» и села Диановка в условиях жаркого и сухого климата обнаружена высокая фенотипическая изменчивость идентификационного морфологического признака: количество листочков на оси листа, в количестве 89% и 92% случаев соответственно, отклоняющихся от описанного определителями фенотипа.

Список литературы

Лактионов А. П. 2009. Флора Астраханской области. Астрахань. 296 с.

Маевский П. Ф. 2014. Флора средней полосы европейской части России. М. 635 с.

Пухальский В. А. 2007. Практикум по цитологии и цитогенетике растений. М. 198 с.

Хромосомные числа цветковых растений. 1969. Л. 926 с.

Станков С. С., Талиев В. И. 1956. Определитель высших растений европейской части СССР. М. 741 с.

A karyotype *Astragalus* from the Baer's hills

Kozak M. F.

Astrakhan, Astrakhan State University

E-mail: mkozak@yandex.ru

Members of the genus *Astragalus* L. hillocks of Baer is highly adapted to the conditions of arid climate in Astrakhan region. The article presents the results of the Karyological study of the territory of the Western Ilmen – Bugrov district of the Astrakhan region. The number of chromosomes for *Astragalus virgatus* Pall is set. ($2n=32$) and *A. longipetalus* Chater ($2n=16$). On the basis of research the formulas of karyotypes and materials of genetic polymorphism of populations are presented.

СТРОЕНИЕ КОРЫ *BETULA ERMANII* В УСЛОВИЯХ ОСТРОВА САХАЛИН

Копанина А. В. *, Тальских А. И., Власова И. И.

Южно-Сахалинск, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН

*E-mail: anna_kopanina@mail.ru

Береза каменная (*Betula ermanii* Cham.) – широко распространенный охотский вид на Дальнем Востоке России, массово представленный на Сахалине и Южных Курильских островах, также произрастает в Японии и Китае. *Betula ermanii* образует как чистые, так и смешанные леса в горах и предгорьях достигая высоты 15 (20) м. На Дальнем Востоке формирует собственный лесной пояс – горных каменноберезняков, представленный различными вариантами (кустарниковыми, разнотравными, папоротниковыми вейниковыми, бамбучниковыми и др.) Вид обладает широкой экологической амплитудой, произрастая на вертикальном пределе древесной растительности, на морских субарктических побережьях центральных Курильских островов – внедряясь в сообщества кедрового стланика и субальпийской растительности в виде кустарниковой биоморфы. Вопросам развития лесных и кустарниковых сообществ и морфологии *Betula ermanii* в литературе уделено большое внимание. Данных о внутреннем строении тканей коры и древесины опубликованных в работах (Талалуева, 1985; Ерёмин, Копанина, 2012) крайне недостаточно для понимания адаптивных возможностей, структурных особенностей коры и древесины на тканевом и клеточном уровнях.

Целью настоящей работы явилось изучение структуры коры *Betula ermanii* в типичных для вида условиях на Сахалине. Материал был собран в пихтово-каменноберезовом кустарниково-разнотравном лесу на Сусунайском хребте острова Сахалин в конце октября, 2015 г. Отбор разновозрастных удлиненных побегов произведен на трех модельных деревьях с диаметром стволов 17–18 см (возраст 60–70 лет). Фиксацию образцов стеблей для анатомического анализа проводили согласно стандартным методическим подходам (Барыкина и др., 2004). Анализ образцов стеблей и ствольной части коры выполнен на оборудовании лаборатории экологии растений и геоэкологии ИМГиГ ДВО РАН. Изготовление поперечных, радиальных и тангентальных микросрезов стеблей, толщиной 10–25 мкм выполняли на санном микротоме НМ 430с с устройством быстрой заморозки (Thermo Scientific, США). Окрашивание микросрезов производили регрессивным методом с использованием сафранина и нильского синего. Отмывку микросрезов осуществляли в растворах этилового спирта возрастающих концентраций, а завершающее обезвоживание и осветление проводили карболксилолом и ксилолом. Постоянные препараты изготавливали с использованием синтетических заливочных сред и канадского бальзама. В целях настоящего исследования выполнено 2000–3000 микросрезов (150 микропрепаратов) поперечной и продольной (радиальной и тангенциальной) ориентации. Компьютерная обработка изображений микросрезов для измерения биометрических параметров и получения микрофотографий сделана с использованием программного обеспечения ZEN 2 lite CarlZeiss на световом микроскопе Axio Scope.A1, CarlZeiss, а также микроскопах «Микмед-6» с окуляр-микрометром МОВ-1. Описание тканей коры выполнено на основе классических аналитических подходов, принятых в ксилотомии, и в соответствии с современными рекомендациями Международной ассоциации анатомов древесины (The International Association of Wood Anatomists – IAWA), в том числе по изучению анатомии коры древесных растений (Angyalossy et al., 2016). Для определения химической природы кристаллов в тканях коры были проведены гистохимические реакции (Барыкина и др., 2004). Проанализированы 25 показателя коры на поперечных срезах ее тканей в каждом возрасте или возрастной группе (1, 2, 5, 27–30, 60–70 лет) для каждого модельного дерева. Данные с трех модельных деревьев были усреднены и представлены в таблице. Для каждого параметра рассчитаны выборочное среднее

и доверительный интервал для него (для доверительной вероятности 95%). Для выборочных пар признаков проверено наличие/отсутствие корреляционных зависимостей. Объем выборки для каждого параметра составлял не менее 90 измерений. Для построения временных трендов – закономерностей изменения показателей с возрастом растений – применялся регрессионный анализ по методу наименьших квадратов. Статистический анализ выполнен в соответствии с (Минько, 2004) с помощью пакета статистического анализа в MS Excel.

К концу вегетационного периода стебель покрыт перидермой коричневого цвета и более светлыми выпуклыми чечевичками, далее вглубь расположены элементы коры: колленхима; основная паренхима кортекса; первичная флоэма, включающая первичные механические элементы – склериды и склеренхимные волокна; вторичная флоэма, состоящая из ситовидных трубок и клеток спутниц, аксиальной, лучевой паренхимы, групп склерид, сформированных как из клеток аксиальной, так и лучевой паренхимы; камбий. К концу первого года доля коры (двойное значение ширины) от диаметра стебля составляет 31.5%. Остатки эпидермы к концу первого года на стебле не сохраняются. Феллоген закладывается субэпидермально в колленхиме. Уже со второго года нарастания стебля заметны возрастные перестройки коры, обусловленные процессами дилатации и облитерации.

В развитии коры *Betula ermanii* нами выделены маркерные возрастные этапы (1, 2, 5, 27-30 и 60-70 лет), характеризующие становление ее дефинитивной структуры. Ширина коры с возрастом стебля увеличивается, но зависимости от возраста этого показателя не выявлено. Этот показатель значительно варьирует по годам и от особи к особи. Основная паренхима кортекса дилатирует незначительно и к 30 годам ее ширина увеличивается в 2 раза, но ее доля от общей ширины коры с возрастом уменьшается. Характерно мощное нарастание феллемы, которая уже со второго года начинает активно отслаиваться. В стволах высокого возраста – 60 и более лет – начинает формироваться ритидом (корка). Повторный феллоген закладывается в периферических слоях непроводящей флоэмы и кольцевая пробка постепенно сдушивается. С возрастом существенно усиливается склерификация тканей коры, главным образом, за счет образования крупных склеридных групп вокруг первичных волокон и в непроводящей флоэме. Склерифицируется как аксиальная, так и лучевая паренхима. Склеридные группы в лучах формируются уже на второй год нарастания стебля. С возрастом они существенно разрастаются. Увеличивается с возрастом и толщина клеточной стенки отдельной склериды. Зависимость числа кристаллов оксалата кальция в тканях коры от возраста по имеющимся данным затруднена. Необходимо накопление дополнительного объема данных. Возможно, что такой зависимости нет. Отчетливо видно, что в молодых стеблях накопление оксалата кальция в кортексе и в непроводящей флоэме значительно больше, чем в этих тканях ствольной части.

Ширина проводящей флоэмы увеличивается с возрастом и в ствольной части в дефинитивной флоэме этот показатель довольно стабилен. В 5-летнем возрасте уже появляется регулярность в расположении ситовидных трубок и аксиальной паренхимы. К 25–30 годам формируется дефинитивная флоэма: сравнительно устойчивой становится ширина проводящей флоэмы, устанавливается форма и размеры ситовидных трубок, характер их расположения и расположения аксиальной паренхимы. Радиальный диаметр ситовидных трубок увеличивается с возрастом в 3.5–4 раза, а тангенциальный – в 2.5–3 раза. Зависимость от возраста этих показателей линейная. Ситовидные трубки в дефинитивной флоэме по форме округляются, их продольные стенки становятся волнистыми. Такой же линейный возрастной тренд прослеживается в изменении длины членика ситовидных трубок. В дефинитивной флоэме его длина увеличивается по сравнению с ювенильной флоэмой более чем в 2 раза.

Ювенильная флоэма значительно обогащена лучевой паренхимой, причем за счет, односторонних лучей. Возрастной тренд числа флоэмных лучей имеет нелинейный характер. В первые 5 лет происходит быстрый спад этого показателя и уже в 25–30 в дефинитивной флоэме лучей, в том числе односторонних в 1.5–2 раза меньше.

Таким образом, определены особенности тканевого состава коры и ее структурной организации в онтогенезе *Betula ermanii*, а также уточнены диагностические признаки по сравнению с ранее описанным материалом (Ерёмин, Копанина, 2012). Выделены маркерные возрастные этапы, характеризующие становление дефинитивной структуры коры. Смена кольцевой феллемы происходит в старовозрастной коре (более 60 лет). К 25–30 годам формируется дефинитивная флоэма: сравнительно устойчивой становится ширина проводящей флоэмы, устанавливается форма и размеры ситовидных трубок, характер их расположения и расположения аксиальной паренхимы.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (инициативный грант № 15-04-04774) и в рамках государственного задания ИМГиГ ДВО РАН.

Список литературы

- Барыкина Р. П. и др. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. 312 с.
- Ерёмин В. М., Копанина А. В. 2012. Атлас анатомии коры деревьев, кустарников и лиан Сахалина и Курильских островов. Брест. С. 248–250.
- Минько А. А. 2004. Статистический анализ в MS Excel. М. 448 с.
- Талалуева Л. В. 1985. Особенности анатомического строения коры стебля некоторых видов рода *Betula* (Betulaceae) // Бот. журнал. Т. 70, № 4. С. 490–495.
- Angyalossy V., Pace M. R., Evert R. F., Marcati C. R., Oskolski A. A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S. C., Angeles G., Machado S. R., Crivellaro A., Rao K. S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. 2016. IAWA List of Microscopic Bark Features. // IAWA Journal. Vol. 37, Iss. 4. P. 517–615. DOI 10.1163/22941932-20160151

Structure of the bark *Betula ermanii* in the conditions of Sakhalin Island

Kopanina A. V.*, Talskih A. I., Vlasova I. I.

Yuzhno-Sakhalinsk, Institute of Marine Geology and Geophysics FEB RAS

*E-mail: anna_kopanina@mail.ru

Specific features of the tissue composition of the bark and its structural organization in the ontogenesis of *Betula ermanii*, an important tree in the Far East, including in Sakhalin Island, have been determined. Dependent parameters of the bark on age are determined. Marker age stages characterizing the formation of the definitive structure of the bark are distinguished. The annular phellem is replaced in the old-growth bark (more than 60 years). By 25–30 years the definitive phloem is formed: the width of the conducting phloem becomes relatively stable, the shape and size of the sieve tubes are established, the nature of their location and the location of the axial parenchyma.

КОЛЕТЕРЫ ПРИЛИСТНИКОВ *GALIUM PALUSTRE* И *ASPERULA SCUTELLARIS* (RUBIACEAE): МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, МОРФОГЕНЕЗ И УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК

Костина О. В.*, Муравник Л. Е.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: olga.kostina@list.ru

Rubiaceae – семейство–космополит, в котором насчитывается 450–500 родов и более 6000–7000 видов. Растения этого семейства произрастают в тропической и субтропической зонах, где маэновые представлены, в основном, деревьями, лианами и кустарниками, а также в умеренных и холодных областях, в которых встречаются многолетние или однолетние травы. На территории России известно около 260 видов, относящихся к 14 родам Rubiaceae. В южных районах с субтропическим климатом можно встретить виды из родов *Cruciata*, *Rubia* и *Asperula*, в регионах с умеренным и холодным климатом наиболее распространены виды рода *Galium*.

Характерным систематическим признаком сем. Rubiaceae является наличие особого типа секреторных структур, часто встречающихся в основании прилистников, листьев или чашелистиков. Обычно их называют клейкими волосками или колетерами. Из предыдущих исследований известно, что колетеры продуцируют слизь или смолу либо имеют смешанный секрет. Входящие в его состав полисахариды обеспечивают смазку растущему побегу и защищают его от механических повреждений, а также предохраняют развивающееся растение от дегидратации (Paiva, 2009), белок и вторичные метаболиты осуществляют защиту от патогенных микроорганизмов и травоядных животных (Canaveze, Machado, 2015).

По своему происхождению колетеры являются эмергенцами, так как в их формировании участвуют клетки эпидермы и субэпидермы. В большинстве случаев они имеют пальцевидную форму и состоят из удлиненной многоклеточной головки и довольно короткой ножки. Головка включает несколько рядов паренхимных клеток, которые окружены одним рядом секреторных клеток палисадной формы. Такой морфологический тип колетеров был назван стандартным. Исследований, где колетеры были рассмотрены с морфологической, анатомической и ультраструктурной точки зрения, не

очень много и они охватывают только представителей тропической зоны. Что касается видов, произрастающих в регионах с умеренным и холодным климатом, впервые всесторонне изучены были колетеры у двух видов *Galium* (Муравник, Костина, 2010). Актуальной является задача исследования видов мареновых, распространенных в умеренных широтах, и сопоставление их строения с колетерами растений из тропической или субтропической области. В настоящей работе предстояло 1) установить морфологические и анатомические особенности колетеров прилистников у видов *Galium* (*G. palustre*) (умеренная зона) и *Asperula* (*A. scutellaris*) (субтропическая зона); 2) получить ультраструктурную характеристику колетеров *G. palustre* и *A. scutellaris* на стадии активной секреции.

Морфология и анатомия колетеров. У *G. palustre* и *A. scutellaris* секреторные структуры располагаются по несколько штук в пазухах листьев и прилистников, собранных в мутовки. Диаметр головки колетеров у *A. scutellaris* составляет 52.2 ± 2.0 мкм, высота 130.9 ± 5.5 мкм, у *G. palustre* 51.4 ± 1.5 мкм и 115.0 ± 5.8 мкм, соответственно. Весь морфогенез колетеров происходит в верхних 4–5 мутовках. На 1–2-ой от апекса мутовке можно встретить колетеры на разных стадиях развития, от только начинающих деление до почти полностью сформированных. На 3-ей мутовке основная масса колетеров активно секретирует, при этом на поверхности головок появляются капли секрета. В нем, как на питательной среде, развивается большое число бактерий. На 4-ой мутовке часть колетеров еще активно функционирует, другие приобретают бурую окраску и высыхают. Из литературных данных известно, что колетеры закладываются и проходят полный цикл развития, пока лист или прилистник не достигли своего окончательного размера. Вероятно, это связано с защитными функциями, которые железистые структуры выполняют по отношению к развивающемуся побегу. Колетеры *G. palustre* и *A. scutellaris* сходны по своему строению. На медианном срезе они имеют типичную структуру колетеров стандартного типа.

Развитие колетеров. У обоих видов закладка колетеров происходит следующим образом: на 1–2-ой мутовках в эпидерме можно обнаружить крупные инициальные клетки, для которых характерно довольно большое ядро и плотная цитоплазма. Инициальная клетка подвергается ряду антиклинальных делений, в результате которых формируется секреторный слой клеток, имеющих изодиметрическую форму. По мере роста колетера они удлиняются и становятся палисадными. Клетки субэпидермы изначально претерпевают ряд периклинальных делений, а затем и антиклинальных, из них образуется выполняющая ткань. Подобная последовательность клеточных делений в колетерах была описана ранее не только в семействе Rubiaceae, но и у представителей других семейств.

Ультраструктура клеток колетеров. На стадии активной секреции на 2–3-й мутовках от апекса колетеры у обоих видов уже полностью сформированы, а их секреторные клетки имеют палисадную форму. Они покрыты довольно тонкой (до 0.1 мкм) кутикулой, без пор и разрывов.

В секреторных клетках у обоих видов отмечается обильный гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР). В цитозоле насчитывается большое число активно секретирующих телец Гольджи (тГ). От них отщелачивается множество крупных пузырьков с гладкой мембраной, содержащих зерна секрета и осмиофильные хлопьевидные включения, а также окаймленные пузырьки. Крупные пузырьки отделяются от краев цистерн тГ и путем экзоцитоза выносят содержимое за плазмалемму и в вакуоли. Окаймленные пузырьки несут в себе гидролитические ферменты, способные привести к разрыхлению клеточной оболочки. Такая ультраструктура характерна для синтеза полисахаридов и белков. Агранулярный эндоплазматический ретикулум (АЭР) обилен и располагается по периферии клеток. Как известно из литературы, присутствие в секреторных клетках АЭР указывает на синтез терпенов и химических соединений фенольной природы.

У обоих изученных видов секреторные клетки, находящиеся на более ранней ступени активности, имеют большое число мелких вакуолей со смешанным зернистым и хлопьевидным содержимым. По мере нарастания секреторной активности мелкие вакуоли начинают сливаться. В них образуются осмиофильные включения, вероятно, фенольной природы и миелиноподобные накрутки, которые, по мнению ряда исследователей, включают липидные вещества.

В секреторных клетках у *G. palustre* и *A. scutellaris* присутствуют лейкопласты овальной и вытянутой формы. Они имеют плотную строму, мелкие пластоглобулы, единичные ламеллы и довольно хорошо развитый пластидный ретикулум. У *A. scutellaris* часть лейкопластов содержит крахмальные зерна, ламеллы в большинстве случаев заполнены осмиофильным содержимым. Хлоропласты появляются в секреторных клетках нижней части головки и в ножке, в них присутствуют довольно крупные крахмальные зерна, хорошо выраженные тилакоиды и мелкие пластоглобулы. Предыдущими исследователями показано, что лейкопласты участвуют в синтезе вторичных метаболитов фенольной

и терпеноидной природы. Хлоропласты обеспечивают синтез простых сахаров, которые необходимы в образовании полисахаридного секрета. О хлоропластах известно, что они участвуют в биосинтезе жирных кислот, мембранных липидов, аминокислот, токоферолов, каротиноидов, монотерпенов и дитерпенов. У обоих типов пластид часто наблюдается непосредственная близость и контакты с эндоплазматическим ретикулумом, что также связано с синтезом вторичных метаболитов. Митохондрии ортодоксального типа, иногда имеют чашевидные инвагинации. По мере нарастания секреторной активности в цитозоле увеличивается число липидных капель. У *A. scutellaris* в палисадных клетках они бывают очень крупными.

Полученная ультраструктурная характеристика показывает, что у обоих изученных видов продуцируется довольно большой объем разнородного по своему составу секрета. У *G. palustre* в периплазматическом пространстве зернистый секрет присутствует в меньшем количестве, чем у *A. scutellaris*, его структура мельче, довольно часто встречаются осмиофильные миелиноподобные включения. У *A. scutellaris* помимо большого числа крупных зерен секрета визуализируются так называемые «жидкие кристаллы» и элементы цилиндрических мицелл, их образующие, а также множество осмиофильных глобул. В апикальных секреторных клетках у обоих видов наблюдается расслоение клеточной стенки, а в латеральных отмечается разрыхление её структуры. В результате расслоения между двумя слоями клеточной стенки появляется неоднородное содержимое, в котором помимо зернистой структуры встречаются и прозрачные участки. У *G. palustre* толщина клеточной стенки вместе с периплазматическим пространством составляет $0,8 \pm 0,1$ мкм, а у *A. scutellaris* $0,7 \pm 0,1$ мкм. Расслоение клеточной стенки впервые для колетеров было описано у *Pentas lanceolata* (Костина, Муравник, 2017). Оно возникает в результате увеличения объема накапливаемого секрета и, по мнению ряда авторов, обеспечивает стабильность и устойчивость апопластического пространства, не допуская его разрушения. Примеры расслоения клеточной оболочки были отмечены в железистых трихомах растений, синтезирующих терпеноиды, фенольные соединения и алкалоиды.

Зернистый по своей структуре секрет колетеров *G. palustre* и *A. scutellaris*, который переносится крупными пузырьками и накапливается в периплазматическом пространстве, представляет собой, видимо, гликопротеины. Подобный секрет был описан при формировании микроспор на разных стадиях развития (Габараева, 2007). По мнению автора, при наступлении определенных условий, а именно тогда, когда концентрация гликопротеинов в периплазме достигает критического уровня, путем самосборки начинают формироваться сферические мицеллы, затем цилиндрические мицеллы и, в конце концов, жидкие кристаллы. Они представляют собой динамичные структуры, состоящие из пучка цилиндрических мицелл.

На основании всего выше сказанного можно прийти к заключению, что колетеры у *G. palustre* и *A. scutellaris* сходны по локализации, анатомическому строению, последовательности делений и функционированию. Однако на основании ультраструктурных данных можно говорить, что они различаются по составу секреторируемых продуктов. По внешнему виду содержимое периплазмы в колетерах *G. palustre* сходно с таковым у двух видов *Galium*, изученных нами ранее, а периплазма колетеров *A. scutellaris* напоминает содержимое у *P. lanceolata*. Состав органелл секреторных клеток колетеров *G. palustre* и *A. scutellaris* свидетельствует о синтезе и секреции белково-углеводных компонентов и вторичных метаболитов. Опираясь на известные литературные данные, можно предположить, что подобный состав секреторируемых веществ направлен на защиту развивающегося побега от механических повреждений (пектиновая слизь), а также от поражения бактериями, грибами и насекомыми (ферменты и вторичные метаболиты).

Список литературы

- Костина О. В., Муравник Л. Е. 2017. Колетеры прилистников *Pentas lanceolata* (Rubiaceae): ультраструктурные и функциональные особенности // Бот. журн. Т. 102, № 6. С. 733–746.
- Муравник Л. Е., Костина О. В. 2010. Железистые волоски прилистников *Galium aparine* и *G. album* (Rubiaceae): морфология и ультраструктура клеток // Бот. журн. Т. 95, № 7. С. 937–946.
- Canaveze Y., Machado S. R. 2015. Leaf colleters in *Tabernaemontana catharinensis* (Apocynaceae, Rauvolfioideae): structure, ontogenesis, and cellular secretion // Botany. Vol. 93. P. 287–296.
- Hemsley A. R., Gabarayeva N. I. 2007. Exine development: The importance of looking through a colloid chemistry "window" // Plant Systematics and Evolution. Vol. 263. P. 25–49. doi: 10.1007/s00606-006-0465-2
- Paiva E. A. S. 2009. Occurrence, structure and functional aspects of the colleters of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Fabaceae, Caesalpinioideae) // Comp. Rend. Biol. Vol. 332. P. 1078–1084.

Stipule and leaf collectors in *Galium palustre* and *Asperula scutellaris* (Rubiaceae): morphology, anatomy and ultrastructure of cells

Kostina O. V.*, Muravnik L. E.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: olga.kostina@list.ru

For the first time, stipular and leaf collectors of two Rubiaceae species (*Galium palustre* and *Asperula scutellaris*) growing in a temperate climate were studied by light and electron microscopy. It was found that location, morphology, anatomy and ontogeny of the collectors are similar in both species. In the secretory cells there are numerous active Golgi bodies, well-developed GER and SER, leucoplasts, and chloroplasts. In vacuoles and periplasmic space, deposition of the granular structure as well as black myeline-like inclusions are found. This structure denotes participation of the collectors in synthesis of the protein, carbohydrate as well secondary metabolites.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ MALOIDEAE (ROSACEAE), ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Кумахова Т. Х.*¹, Воронков А. С.², Орлова Ю. В.², Халилова Л. А.²,
Анатов Д. М.³, Дакиева М. К.³

¹Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА
им. К. А. Тимирязева

²Москва, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН

³Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

³Магас, Ингушский государственный университет

*E-mail: tkumachova@yandex.ru

Яблоневые (*Maloideae* Werber, *Pomoideae* Focke) – одно из подсемейств Розовых (*Rosaceae* Juss.), широко распространены во многих эколого-географических зонах северного полушария (Камелин, 2006). Среди *Maloideae* преобладают горные растения, большинство дикорастущих видов произрастают в светлых редколесьях на горных склонах и по горным ущельям, зачастую образуя целые рощи. На Северном Кавказе ареал произрастания *Maloideae* довольно широкий от нижней зоны почти до верхних пределов распространения древесной растительности (до 1800–2050 м н.у.м).

Главной особенностью *Maloideae* являются плоды, обрастающие видоизмененным гипантием сборные листовки или костянквидные видоизмененные карпеллы (в числе от 5 до 1), называемые в широком смысле яблоками (яблочками) (Камелин, 2006). Типичное яблоко характерно для *Malus* Mill., *Pyrus* L., *Cydonia* Mill., а костянквидное яблоко – *Mespilus germanica* (Левина, 1987). При созревании дифференцируется и околоплодник: эндокарпий, выстилающий гнезда становится жестким, хрящеватым, а наружные ткани плодолистика – мясистыми и совершенно сливаются с тканями гипантия – цветочной трубки. Сравнительно-морфологические и анатомические исследования показали, что основная часть яблока образована за счет суккулентизации тканей гипантия.

В состав подсемейства входят ценные плодовые растения (груша – *Pyrus* L., яблоня – *Malus* Mill.) В последние годы к числу перспективных плодовых растений, особенно для Северного Кавказа и Крыма относят *Cydonia oblonga* Mill. и *Mespilus germanica*, обладающие высокими антиоксидантными и технологическими качествами (Баскакова, 2017). Важность структурно-карпологического изучения *Maloideae* обусловлена тем, что в настоящее время о многих видах следует говорить об уязвимых и, даже исчезающих. Обеднение и сокращение ареала дикорастущих родичей культурных плодовых растений вызывает озабоченность у исследователей в разных областях. К примеру, в происхождении культурных форм яблони (*Malus domestica* Borkh.), их более 10000 сортов, участвовали разные виды дикорастущих яблонь, в частности *M. sylvestris* L. и *M. orientalis* Uglitzk., которые стали исходным материалом для основных среднерусских, кавказских и европейских сортов. Родоначальницей сортов груши – *Pyrus communis*, широко распространенная в диком состоянии в Европе и горах Кавказа, *P. caucasica* Fed., соответственно южных (Брежнев, Коровина, 1981).

Целью данной работы было сравнительное структурно-карпологическое исследование перикарпия представителей 4 родов (*Malus* Mill., *Pyrus* L., *Cydonia* Mill., *Mespilus* L.) *Maloideae*, произрастающих в горах Северного Кавказа.

Для исследований зрелые плоды *Malus orientalis* Uglitz., *Pyrus caucasica* Fed., *Cydonia oblonga* Mill., *Mespilus germanica* L. собран в Кабардино-Балкарии, Ингушетии и Дагестане. Анатомические и гистохимические исследования тканей перикарпия проводили на свежем материале. Для получения сравнимых результатов фрагменты плода вырезали в области экватора на одинаковом расстоянии от долей чашечки и плодоножки. Поперечные срезы (20–30 мкм) изготавливали микротомом с вибрирующим лезвием (Thermo Scientific, Microm HM 650V). Для выявления липофильных компонентов, суберинизированных и лигнифицированных клеточных стенок, а также полифенолов срезы обрабатывали Суданом III, флороглюцином и HCl, K₂Cr₂O₇ и FeCl₃, соответственно. Затем срезы изучали на микроскопе AxioImager D1 (Carl Zeiss, Германия) в проходящем свете. Ультраскульптуру поверхности плодов исследовали на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) LEO-1430 VP (Carl Zeiss), с замораживающей приставкой «Deben CoolStage». Материал для трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) фиксировали по модифицированной методике (Кумахова, Меликян, 1989). Анализ ультратонких срезов проводили на микроскопе JEM-1400 (Япония).

Проведенные исследования показали, что у *Maloideae* плод развивается из нижнего гемисинкарпного гинецея, при этом срастание плодолистиков не полное, верхние его части остаются свободными. При этом дифференцируется и перикарпий, но из гистогенетических зон выражен только хрящевидный эндокарпий – производное внутренней эпидермы стенки плодолистика, или карпеллы.

На продольных срезах видно, что основная масса плода образована за счет разрастания тканей гипантия. Наружные клетки стенки завязи тоже стали сочными и приросли к гипантию. У *M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga* границу между внутренними тканями гипантия и стенки завязи можно установить по полосе удлинённых и толстостенных клеток. В зрелом плоде *M. orientalis*, *P. caucasica* каждое гнездо (обычно их 5) содержит по 2, а иногда больше семян; *C. oblonga* – иногда количество семян доходит до 40. У *M. germanica* гипантий не полностью обрастает завязь, в зрелом плоде верхушка прикрыта остающимися чашелистиками; плодолистики образуют твердую одревесневшую косточку (в количестве 5). Односемянные косточки свободные с очень толстыми каменистыми покровами, полностью погружены в сочный гипантий.

Гистологические зоны перикарпия *Maloideae* представлены покровной (эпидерма и гиподерма), паренхимной, механической (склеренхима, склереиды) и проводящей тканями.

Эпидерма составлена из собственно эпидермальных (покровных) клеток, клеток устьиц и трихом (волосков). Собственно эпидермальные клетки в плане многоугольные, на срезах прямоугольные или таблитчатые, слегка вытянутые в тангенциальном направлении (*M. orientalis*, *P. caucasica*), либо столбчатые, вытянутые в радиальном направлении (*C. oblonga*). Наружные стенки клеток эпидермы толще, чем радиальные и внутренние, при этом они покрыты мощной кутикулой и эпикутикулярным воском разной плотности и конфигурации. Окрашивание срезов Суданом III выявило различие в характере распространения и толщине кутикулы (*M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga* – 13.7±2.7, 11.5±1.6 и 22.6±4.0 мкм, соответственно). Толщина кутикулы *C. oblonga* на 80% больше, чем у *M. orientalis* и *P. caucasica*. При этом кутикулизация клеточных стенок часто распространялась на радиальные и внутренние стенки эпидермы, а в некоторых случаях даже на оболочки клеток гиподермы (особенно, у *C. oblonga*).

Среди клеток эпидермы имеются устьица и чечевички (*M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga*). Устьиц и волосков значительно больше на поверхности *C. oblonga*, а чечевичек – *P. caucasica* и *M. germanica*. Электронно-микроскопическое (ТЭМ) и гистохимическое (окрашивание срезов K₂Cr₂O₇ и FeCl₃) исследование показало, что общей особенностью плодов *Maloideae* является наличие в клетках поверхностных тканей (эпидерма и гиподерма) конденсированных полифенолов.

По нашим данным, плоды *M. germanica* в зрелом состоянии не имеют сплошного кутикулярного слоя, микрорельеф поверхности представлен отдельными участками отслаивающейся многослойной пробкоподобной ткани. При этом более 80% площади зрелого плода покрыто этой тканью, клетки (несколько слоев) которой содержат конденсированные полифенолы (данные ТЭМ, окрашивание Судан III, K₂Cr₂O₇ и FeCl₃ – темно-бурый цвет). Отсутствие гистогенетической и анатомической информации о развитии плода не позволяет нам полно детализировать структурную организацию перикарпия *M. germanica*. Эти особенности могут быть видоспецифическими, или компенсаторным механизмом приспособительного характера вследствие отсутствия сплошного кутикулярного покрова.

Гиподерма представлена плотной «колленхимоподобной» тканью (3–4 слоя), клетки которой обычно вытянуты в тангенциальном направлении и имеют утолщенные стенки. Толщина и соответственно число слоев клеток гиподермы видоспецифичны. Она значительно толще у *C. oblonga*, наиболее тонкая – у *M. orientalis*. При этом последний ряд клеток постепенно переходит в основную паренхиму, поэтому граница между ними не всегда четко выражена.

Паренхима, составляющая большую часть перикарпия *Maloideae*, рыхлая, с хорошо развитыми межклетниками, клетки сильно вакуолизированы. В основную паренхиму погружены проводящие пучки плодolistиков (сепальные, пентальные, дорзальные и вентральные), имеющие тенденцию к круговому расположению. В паренхиме, прилежащей к гиподерме (*P. caucasica*, *C. oblonga* и *M. germanica*) сконцентрированы многочисленные собранные в группы крупные брахисклериды с одревесневшими стенками (малиново-красный цвет при окрашивании на лигнин флороглюцином и HCl). В глубже лежащих паренхимных клетках находятся многочисленные амилопласты с сложными крахмальными зёрнами (данные ТЭМ), а также единичные кристаллоносные клетки, содержащие друзы оксалата кальция.

Хрящевидная ткань, окружающая гнезда (с семенами) в зрелом плоде, представлена 2–4 слоями склеренхимных клеток с утолщенными одревесневшими стенками (малиново-красный цвет окрашивание на флороглюцин и HCl) хорошо выражена в перикарпии *M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga*.

В результате проведенного исследования и анализа литературных данных можно заключить, что плоды изученных представителей подсемейства *Maloideae* (*M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga*, *M. germanica*) в общем имеют единый план гистогенетического и анатомического строения. При этом наблюдаются описанные выше качественные и количественные различия. Вероятно, освоение *Maloideae* суровых горных территорий (комплекс макроклиматических и специфических микроклиматических условий) основывается во многом на способности к выработке приспособительных структурных признаков: густое опушение (*C. oblonga* и *M. germanica*), мощный восковой и кутикулярный покров, толстенные сильно кутинизированные (*M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga*) и суберинизированные (*M. germanica*) покровные ткани, синтез липофильных веществ и вторичных метаболитов (полифенолов). Как нам представляется, материалы исследований дополнят имеющиеся теоретические карпологические знания, и будут полезны для прикладных исследований.

Список литературы

- Баскакова В. Л. 2017. Создание сортов айвы для промышленного садоводства // Сборник научных трудов ГРБС. Ялта. Т. 144. Ч. 1.
- Брежнев Д. Д., Коровина О. Н. 1981. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. Л. С. 188–190.
- Камелин Р. В. 2006. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул. 100 с.
- Кумахова Т. Х., Меликян А. П. 1989. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов яблони *Malus domestica* (Rosaceae) // Ботанический журнал. Т. 74. № 3. С. 328–332.
- Левина Р. Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л. 160 с.

Comparative anatomy of the pericarp of *Maloideae* (Rosaceae), growing in the mountain ecosystems of the North Caucasus

Kumakhova T. Kh.*¹, Voronkov A. S.², Orlova Y. V.², Khalilova L. A.², Anatov D. M.³, Dakieva M. K.³

¹Moscow, Russian State Agrarian university – Timiryazev MAA

²Moscow, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS

³Makhachkala, Mountain Botanical Garden DSC RAS

³Magas, Ingush State University

*E-mail: tkumachova@yandex.ru

A comparative structural study koprologicheskie husks *Maloideae* (*Malus* Mill., *Pyrus* L., *Cydonia* Mill., *Mespilus* L.), growing in the mountains of the North Caucasus. It is shown that the *Maloideae* fruit (Apple) develops from the lower geesinkweg of ginetsey, fusion of carpels is not complete, the upper part remains free. While differentials and pericarp, but from the histogenetic zones is expressed only cartilaginous endocare – derived inner epidermis of the carpel wall, or carpelli. It can be concluded that the fruits *M. orientalis*, *P. caucasica*, *C. oblonga* and *M. germanica* have a single structure plan, but there are qualitative and quantitative differences of adaptive nature to mountain conditions.

К ПРОБЛЕМЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ *AGROSTIS* (POACEAE))

Курченко Е. И.*, Татаренко И. В., Хригонова А. А.

Москва, Московский педагогический государственный университет

*E-mail: kurchenko@inbox.ru

Размеры животных и растений всегда привлекали внимание человека, и литература, посвященная разным вопросам, связанным с размерами животных и растений, многочисленна, особенно это касается мира животных. В книге К. Шмидта-Ниельсена (1987) «Размеры животных: почему они так важны» анализируется связь между структурой и функциями отдельных органов у крупных и мелких животных (например, слона и мыши), и как они связаны с размерами тела животных. Автор пришел к выводу, что структура, функции и размер тела животных взаимосвязаны, размер тела определяет структуру и функции организма и имеет решающее значение для выживания организма.

В работе Л. Л. Численко (1981) анализируется соотношение больших и мелких видов животных и растений в крупных таксонах (для растений использована «Флора СССР») и делается вывод об их упорядоченности, о существовании регуляции числа видов в зависимости от размеров их тела, о существовании особой системы макроструктуры высокого ранга, отражающей взаимосвязь реально существующих крупных и мелких таксономических групп.

В последние годы внимание ученых стали привлекать мелкие организмы. Более 10 лет занимается изучением строения мельчайших насекомых А. А. Полилов (2015). Самые мелкие виды достигают длины всего 0.14 мм. Исследования, в частности, направлены на выяснение, что происходит с конструкцией органов при уменьшении размеров тела насекомых от 1 см до десятых долей мм. Полилов обнаружил, что миниатюризация насекомых приводит к значительным перестройкам в их строении, затрагивающим практически все органы и ткани, но есть органы, размер которых не изменяется пропорционально изменению размера тела, например, половая система. У самок она занимает значительную часть тела и развивается только одно яйцо, которое занимает больше половины длины тела. Или нервная система. Относительный объем ее больше, чем у человека или других животных, и занимает 20% организма, но при этом уменьшается размер нервной клетки – нейрона. Как установил Полилов, размер центральной нервной системы важен с точки зрения регуляции предела миниатюризации, а у жесткокрылых еще и размер яйца, выполняющего основную функцию репродукции.

Вопросам миниатюризации растений (карликовости, нанизму) посвящена большая литература, начиная с конца XIX века. Исследования проводились, главным образом, в 3-х направлениях: 1) миниатюризация, как способ биоморфологической адаптации к крайним условиям обитания; 2) физиологические процессы, обеспечивающие жизнь карликовых растений в этих условиях; 3) выращивание карликовых форм древесных растений, а также полезных и декоративных трав. В настоящее время используются молекулярно-генетические методы исследования.

Миниатюрные растения, под которыми мы понимаем особые генетически закрепленные жизненные формы, в отличие от искусственных, (например, бонсаи) или мелких угнетенных растений в густых зарослях сорных видов. Миниатюрные растения встречаются, как упомянуто выше, в разных таксономических группах высших растений. Они известны, например, у вероник, папоротников, лютиковых и др. Примером крайней миниатюризации служит семейство рясовых (*Lemnaceae*), у представителей которого редукция охватила и вегетативные и генеративные органы. Цветут ряски редко и размножаются преимущественно вегетативно.

Наибольшее развитие миниатюрные растения получили в альпийском поясе высокогорий и на крайнем севере, а также встречаются по берегам рек и озер. Тщательные биоморфологические исследования древесных и травянистых растений в гипоарктическом ботанико-географическом поясе провела М. Т. Мазуренко (1986). Она показала, что для древесных растений на крайнем севере характерно образование стелющихся побегов, мелких вечнозеленых листьев, сокращение размеров соцветий и цветков, травы приобретают розеточную жизненную форму. Сокращение высоты и размеров растений сопровождается убыванием числа метамеров у побегов, числа листьев и цветков, порядков ветвления в соцветиях. Из других биологических свойств – сокращение периода покоя почек, ускорение онтогенетического развития, образование форм роста со скученными побегами (дерновин, подушек и кочек). На биохимическом уровне у этих растений увеличивается степень активности ферментов, интенсивность окислительно-восстановительных процессов и фотосинтеза.

Злаки остаются слабо изученными в этом отношении. В роде *Agrostis* L. самые мелкие виды – *A. muscosa* T. Kirk и *A. carmichaelii* Roem et Schult. – растения южных широт 1–2 (3–4) см выс., кото-

рые стали объектами нашего изучения. Цель – выяснить биоморфологические и анатомические признаки, связанные с уменьшением размеров тела растения. Для изучения использованы гербарные образцы из гербариев К и F.

A. muscosa – полевица мохообразная – высокогорное субальпийское и альпийское растение встречается на высоте 500–1500 м на каменистых участках, на пастбищах Новой Зеландии, формирует округлые подушки 1–2 см выс. и до 10 см в диаметре.

Листья тонкие, почти волосовидные до 0.5 мм шир. Соцветия очень короткие, часто не выступают выше уровня дерновин, 3–4(7) мм дл., сжатые, с 4 узлами на главной оси и немногими колосками 10–18.

A. carmichaelii – полевица карминощетиная растет на Субантарктических островах: о. Тристан-да-Кунья, о. Гоф (40°19'). Климат здесь сугубо океанический. Формирует дерновинки – подушки 3.5–4.0 см выс. Пластинки листьев нитевидные, 0.5 мм шир. Соцветия очень короткие, 1.5–1.8 см дл., сосредоточены в дерновине и лишь верхушки их слабо выдаются над поверхностью дерновин. Главная ось соцветия имеет лишь 4 узла со слабо развитыми веточками и немногими колосками 10–12.

Исследование миниатюрных видов полевиц, показало, что происходит с конструкцией органов при уменьшении высоты тела растения и ширины листовых пластинок. Сокращение высоты по сравнению, например, с широко распространенным *A. tenuis* Sibth. в 20–25 раз, с крупным южночерноморским *A. sabulicola* Klok. в 70 раз, а по объему – в тысячи раз. Сокращение высоты произошло за счет уменьшения длины метамеров побега, но число их (10–12) осталось характерным для рода. Ширина листовых пластинок 0.2–0.5 мм – намного уже, чем у других видов полевиц. Например, у *A. tenuis* пластинки листьев вегетативных побегов 1.5–3 мм шир. Ширина листьев сократилась за счет редукции числа ребер до 3 ребер (Курченко, 2010).

Сократилась длина и число метамеров главной оси соцветия до 3–5, длина боковых веточек соцветия до 0.5 мм. и их число. У других полевиц, например, у *A. tenuis* соцветия насчитывают 8–10 метамеров, а в нижнем узле 7–9 веточек II порядка. Боковые веточки у миниатюрных полевиц малочисленны (2–3), веточки IV порядка отсутствуют. Число колосков в соцветиях насчитывает 10–12, тогда как, например, у *A. gigantea* Roth в среднем до 2200, а у самого мелкого *A. geminata* Trin. – до 50.

Биоморфологические и анатомические особенности строения исследуемых видов позволили выявить наиболее существенные признаки, необходимые для выживания этих полевиц в экстремальных условиях: предельно низкая высота растений, длина и ширина листовых пластинок, интенсивное кушение – в пазухах всех листьев, включая последний перед соцветием лист у *A. muscosa*, слабое кушение и образование ложно-ползучих корневищ. Крайне короткие соцветия скрыты от ветра и иссушения в дерновинах; минимальное число узлов и веточку в соцветиях. Для выполнения репродуктивной функции развиваются от 5 до 12 полноценных зерновок. С другой стороны, сохраняются некоторые признаки, общие для рода: число метамеров у побегов и число листьев, размеры колосков и зерновок.

Анатомические признаки. Минимальное число ребер – 3 ребра, наличие жесткого каркаса для поддержки весьма тонкого фотосинтезирующего листа; мощное развитие проводящих пучков для выполнения корне-лиственной связи; обеспечение запаса воды в листовой пластинке и ее защита. В качестве каркаса, придающего упругость тонкому листу, выступают многочисленные клетки склеренхимы (25–26), окружающие проводящие пучки и в меньшей мере развитые в других частях листовой пластинки. Оба вида имеют крупные проводящие пучки особенно в срединном ребре. Наиболее крупный у *A. muscosa*, диаметр его составляет 5/6 площади срединного ребра, у *A. carmichaelii* – 2/3. С учетом паренхимной обкладки они занимают всю центральную часть ребра. Резервуарами воды выступают крупные клетки паренхимной обкладки, а также очень крупные тонкостенные клетки эпидермиса. Для уменьшения транспирации с поверхности листовые пластинки свернуты или сложены, поверхность наружного эпидермиса *A. carmichaelii* покрыта слоем кутина.

Сравнение биоморфологических изменений, связанных с уменьшением размера тела у полевиц и растений Крайнего севера у разных таксономических групп, показывает, что многие из них представляют собой параллелизмы:

- 1) сокращение высоты и размеров особей;
- 2) уменьшение размеров листовых пластинок и их сложение у полевиц, сворачивание у северных растений;

- 3) сокращение размеров соцветий;
- 4) сокращение числа метамеров в соцветиях и порядков ветвления;
- 5) редукция числа колосков у злаков и цветков в соцветиях у северных растений;
- 6) редукция числа зерновок и общей семенной продуктивности;
- 7) розеточная форма роста побегов;
- 8) образование скученных побегов и формирование плотнодерновинной жизненной формы у полевиц или подушек, кочек у северных растений;
- 9) сокращение периода покоя у почек и их пробуждение

К. Шмидт-Ниельсен в основе анализа влияния размеров тела на строение животных использовал геометрический подход, разработанный D'Arcy-Thompson "On growth and form", и назвал его масштабирование – масштабное копирование – scaling. Согласно этому подходу, масштабное копирование размеров тела может происходить тремя путями: изометрические изменения, аллометрические изменения и появление новой конструкции. Перечисленные выше пункты – примеры изометрических изменений. Но не все признаки у изученных видов сокращаются параллельно уменьшению тела растения, например, развитие значительной проводящей системы пластинки листа, особенно в центральном ребре, при уменьшении размеров листа размеры зерновок не изменяются, а увеличивают свой относительный объем в соцветиях и др., демонстрируют аллометрические изменения. Яркий пример появления новой конструкции у предельно миниатюрных высших растений – структура тела ряски с крайней редукцией всего растения, превращением стебля в пластинку и преобладание вегетативного возобновления над семенным.

Миниатюризация и обращение к биологическим принципам структуры и функции организмов – важное направление современной техники. Например, в микроэлектронике существует такое понятие, как «предел миниатюризации». С этой точки зрения становятся актуальными исследования, направленные на выявление общих биологических закономерностей строения и функционирования мелких организмов.

Список литературы

- Курченко Е. И. 2010. Род полевица (*Agrostis* L., Poaceae) России и сопредельных стран. М. С. 514 с.
- Мазуренко М. Т. 1986. Биоморфологические адаптации растений крайнего севера. М. 196 с.
- Полилов А. А. 2015. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 37-43.
- Шмидт-Ниельсен К. 1987. Размеры животных, почему они так важны? М. 259 с.
- Численко Л. Л. 1981. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М. 208 с.

The problem of miniaturization of plants (for example species of *Agrostis* L. (Poaceae))

Kurchenko E. I. *, Tatarenko I. V., Khritonova A. A.
 Moscow, Moscow Pedagogical State University

*E-mail: kurchenko@inbox.ru

The results of the analysis of biomorphology characteristics and anatomical structure of miniature species *Agrostis muscosa* and *A. carmichaelii* presents. It is shown that the biomorphology signs demonstrate the parallelism with the signs of other miniature plants. Changes were isometric and allometric manner. Discusses miniaturization animal body.

СТРУКТУРА ГОДИЧНЫХ ПРИРОСТОВ У СЕЯНЦЕВ НЕКОТОРЫХ ФОРМ *CHAMAECYPARIS LAWSONIANA* И *CHAMAECYPARIS PISIFERA*

Матюхин Д. Л., Фролова А. В. *

Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева

*E-mail: Aleks-Sanechka@mail.ru

Кипарисовик ценная культура, приобретающая всё большую популярность в озеленении. Изучение структуры и формирования кроны позволит моделировать облик взрослого растения, что не маловажно для применения данных культур в озеленении и ландшафтном дизайне.

Для изучения структуры приростов сеянцев были произведены посеы семян следующих представителей рода *Chamaecyparis*: *C. lawsoniana* типовой формы и двух культивируемых форм,

C. pisifera 'Plumosa Aurea'. Семена были взяты с маточников Дендрологического сада имени Р. И. Шредера, то есть семена получены в результате свободного опыления, поэтому при прорастивании семян культивируемых форм наблюдалось расщепление по определяющим форму признакам. В ходе наблюдений за развитием сеянцев была описана структура и величина приростов, отмечена всхожесть семян. Проводились наблюдения за ростом на ранних этапах онтогенеза (методика Grosfeld et al., 1999).

Приведём описание объектов изучения представленные в книге А. В. Громадина (Громадин, 2010).

Chamaecyparis lawsoniana. Хвойное дерево. Крона пирамидальная. Ствол прямой, высотой 25–30 м и до 1.7 м в диаметре. Верхушка узкая, обычно склонённая набок. Ветви при свободном стоянии могут опускаться до земли. Кора толстая, красновато-коричневого цвета, растрескивается на округлые пластинки. Побеги, расположенные правильно в одной плоскости, совершенно плоские, сверху блестяще-зелёные, снизу сизоватые или беловатые от легко стираемого налёта. Листья чешуевидные, прилегающее, со слегка отстоящей верхушкой по бокам побега, зелёные или голубовато-зелёные, продолговато-ромбические, туповершинные, на широкой стороне побега плоские, на узкой – килеватые, с круглой несколько вдавленной желёзкой, с легко стирающимися белыми линиями, на верхней части побега тёмно-зелёные, а снизу светлые.

Chamaecyparis pisifera. Хвойное дерево до 30 м высоты. Крона широкопирамидальная, ажурная. Ветви горизонтально распростёрты. Кора красновато-коричневого цвета, гладкая, распадается на тонкие полоски. Листья чешуевидные, прижатые, все одинаковой величины, яйцевидной формы к верхушке заострённые, островершинные, плоскостные – с круглой желёзкой, боковые – килеватые, с отстоящей острой вершиной, с верхней стороны побега выпуклые, блестящие, ярко-зелёные, с нижней – с беловатыми устьищами, от чего кажутся серебристо-белыми.

Цель работы: изучить структуру приростов и динамику нарастания побеговой системы у сеянцев Кипарисовиков (*C. pisifera*, *C. lawsoniana*).

Задачи: установить величину годичных приростов сеянцев; выяснить особенности структуры приростов (интенсивность и порядок ветвления); сравнить расположение боковых побегов по величине со структурой изученной в семействе Cupressaceae.

Самую высокую всхожесть показал *C. pisifera* 'Plumosa Aurea' (6.9%). Всхожесть семян *C. lawsoniana* типовой формы составила 3.6 %. Проценты всхожести семян культивируемых форм *C. lawsoniana* составили 0.9% и 5.5% соответственно.

Было замечено, что форма *C. pisifera* 'Plumosa Aurea' показала высокий процент расщепления, то есть в среднем только 40.2% сеянцев имеют признаки культивируемой формы 'Plumosa Aurea'.

В начале XX века в работе Шпета отмечалось, что за один вегетационный период может образоваться не один прирост, а несколько, то есть годичный побег имеет сложную структуру и может быть разбит на более мелкие единицы. Для обозначения этих единиц И. А. Груздинской (Груздинская, 1960) был предложен термин «элементарный побег», под которым понималось «новообразование типа стебля, возникшее из почки за один цикл роста (от почки до почки)». Границы таких элементарных побегов более или менее чётко различимы по рубцам почечных чешуй, по укороченным междоузлиям, по недоразвитым листьям. В этом определении подчеркнута связь «элементарного побега» с ритмом роста и естественная ограниченность в качестве структурной единицы.

Указывается существование так называемых силлептических побегов, «регулярно возникающих из пазушных почек растущего побега. Эти почки прорастают одновременно с продолжающимся ростом материнского побега, без предшествующего покоя».

В этом случае «новообразованием типа стебля», возникающим за один цикл роста от почки до почки, будет не один элементарный побег, трактуемый в качестве структурной единицы, а многоосная система, начинающаяся от почечного кольца и завершающаяся терминальными почками основного (продолжающего моноподий) и бокового побегов.

У Кипарисовых из-за небольших размеров листьев чаще всего за один период роста образуется система побегов. Поэтому, описывая структуру годичных приростов, мы пользуемся понятием СЭМП.

СЭМП – система элементарных моноритмических побегов. Понятие предложено Л. Е. Гатцук (1970) в неопубликованных материалах диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук.

В случае силлептического ветвления СЭМП разветвлена (иногда до 3–4-го порядка), при отсутствии ветвления тождественна элементарному побегу, по И. А. Грудзинской (1960).

Порядок ветвления той системы побегов, которая образуется за один период внепочечного роста, является важной характеристикой СЭМП. Порядок ветвления СЭМП зависит от типа побега, размещения его на растении и от типа листьев, которые несёт этот побег.

У Кипарисовиков очень длинные разветвленные приросты, они ветвятся силлептически до IV–V порядка без периода покоя.

Максимальный прирост показали культивируемые формы *C. lawsoniana*, средний прирост главного побега составил 15.2 см, наименьшим приростом отличается форма *C. pisifera* 'Plumosa Aurea', средний прирост главного побега составил 7.6 см.

У сеянцев уже проявились признаки форм: окраска и форма хвои. Так, у формы *C. pisifera* 'Plumosa Aurea' можно наблюдать золотистый хвой на концах побегов 2 и 3 порядка. У *C. lawsoniana* уже представлены хвоинки, по форме и расположению показывающие принадлежность к виду. Боковое ветвление начинается с 5–7 узла, при этом побеги второго порядка могут отходить не от каждого метамера. Листорасположение у изучаемых сеянцев характерное для кипарисовиков – в мутовке по 4.

В ходе наблюдения за сеянцами была отмечена следующая закономерность: у всех сеянцев кипарисовиков наиболее мощные боковые побеги расположены в базальной части сеянца, так как росли более долгий период времени. Это является особенностью рода *Chamaecyparis*, но в целом соответствует схеме роста характерной для семейства, поскольку в исследовании D. Barthelemy и Y. Caraglio (2007) изложены разные точки зрения по этому вопросу. В статье говорится, что в семействе *Cupressaceae* в виду непрерывного роста происходит непрерывное производство листьев и побегов, а следовательно, полученный прирост однороден и его элементы одного типа и характеристик, в том числе и одного размера. Но в то же время приведены архитектурные модели некоторых Кипарисовых, у которых более мощные боковые побеги расположены в нижней или средней части побега.

Список литературы

Гатцук Л. Е. 1974. Геммаксилярные растения и система соподчинённых единиц их побегового тела // Бюллетень МОИП, отд. биологии. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.

Громадин А. В. 2010. Дендрология : учебное пособие. М. 848 с.

Грудзинская И. А. 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботанический журнал. Т. 45, № 7. С. 968–978.

Barthelemy D., Caraglio Y. 2007. Plant Architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Annals of Botany. Vol. 4. P. 375–407. doi: 10.1093/aob/mcl260.

Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C. 1999. Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat // The evolution of plant architecture. Kew. P. 109–122.

The structure of annual growth of some form of *Chamaecyparis lawsoniana* and *Chamaecyparis pisifera*

Matyukhin D. L., Frolova A. V. *

Moscow, Russian State Agrarian University – Timiryazev MAA

*E-mail: Aleks-Sanechka@mail.ru

To study the structure of growth of seedlings was produced crops of seeds of *Chamaecyparis lawsoniana* model forms and two cultivated forms, *Chamaecyparis pisifera* 'Plumosa Aurea', *Chamaecyparis obtusa*. Seeds were collected from Dendrological garden named I. R. Schrader, i.e. the seeds obtained as a result of free pollination, so the germination of seeds of cultivated forms have been observed splitting for determining the form characteristics.

To describe the structure we use the notion of a system of elementary monorhythmical shoots (SEMS). The order of branching of the system escapes, which is formed for one period of extrarenal growth, is an important characteristic of SEMS.

МЕЗОСТРУКТУРА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА *BOLBOSCHOENUS MARITIMUS* В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ

Морозова К. В.*, Алексеева М. С.

Петрозаводск, Петрозаводский государственный университет

*E-mail: kvm258@bk.ru

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla (клубнекамыш морской) – плюризональный евразийско-американский вид. На побережье Белого моря обитает на осушках в зоне ежедневного прилива, в «соленых» лужах, в руслах протоков (Марковская и др., 2010).

На морских побережьях постоянно складываются особые экологические условия, которые обусловлены естественной нестабильностью – засоленностью, мозаичностью и подвижностью субстрата, влиянием ветра определенного направления, специфическим температурным режимом, частотой и длительностью заливания, воздействием подтопления или обрызгивания. В таких условиях обитания у растений сформировались различные адаптивные механизмы, обеспечивающие не только протекание жизненных процессов, но и приспособленность к различным факторам (Воронкова и др., 2008). Важным компонентом приспособления растений является структурная адаптация мезофилла листа – основной фотосинтетической ткани.

Цель исследования – изучить структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, произрастающего в разных условиях на побережье Белого моря.

Исследование проводили в п. Колежда на Поморском берегу Белого моря. Листья *B. maritimus* были собраны в 2 местах обитания: на берегу по границе супралитораль – литораль, где растения изучаемого вида не заливаются морской водой и в зоне верхней литорали у уреза воды, где во время прилива растения заливаются. Литораль – это зона морского дна, которая затопляется во время прилива и осушается при отливе. Располагается между уровнем воды в самый низкий отлив и уровнем воды в самый высокий прилив; покрывается водой и освобождается от нее 2 раза в сутки. Супралитораль – это участок суши, примыкающий к литорали, куда морская вода попадает во время ветровых нагонов, штормов в виде брызг или просачивается через грунт (Марковская и др., 2010).

Листья *B. maritimus* фиксировали в 70% этаноле. Анатомическую структуру листьев изучали на поперечных срезах при помощи светового микроскопа МИКМЕД-6 («ЛОМО», Россия) с увеличением 10х и 40х. Для изучения типа устьиц, их числа и размеров выполняли продольные парадермальные срезы. Биометрические измерения анатомических показателей проводили с помощью окуляр-микрометра в мкм в 100-кратной повторности. Подсчет устьиц выполняли в поле зрения микроскопа, а затем пересчитывали на 1 мм² листовой поверхности. Площадь устьица вычисляли по формуле: $S_{yc} = \pi * D * L / 4$, где D – длина устьица, L – его ширина. Определение количества хлоропластов в клетках мезофилла листьев проводили в суспензии после предварительной мацерации клеток (Мокроносков, Борзенкова, 1978). Для статистической обработки данных анализа использовали пакеты программ Microsoft Excel 7 и Statistica for Windows.

В ходе проведения исследования установлено, что лист *B. maritimus* имеет дорзовентральный тип строения мезофилла, который четко дифференцирован на палисадный и губчатый. Палисадный мезофилл расположен на адаксиальной стороне, губчатый – на абаксиальной. Клетки палисадного мезофилла прямоугольной формы, клетки губчатого мезофилла округлые. Покровная ткань представлена верхней и нижней эпидермой. Устьичный аппарат парацитного типа, т. е. с каждой стороны устьица, вдоль его продольной оси, находятся по 2 побочные клетки. Устьица располагаются параллельными рядами на обеих сторонах листа. В центральной части листа хорошо развита аэренхима с крупными клетками и межклетниками, что является характерным признаком прибрежно-водных растений. Проводящие ткани ксилема и флоэма формируют открытые коллатеральные проводящие пучки.

В разных условиях обитания на побережье Белого моря наиболее толстые листья (646.5 ± 15.2 мкм) определены у *B. maritimus*, произрастающего на берегу по границе супралитораль – литораль. В зоне верхней литорали у уреза воды, где во время прилива растения заливаются, толщина листовых пластинок составляет 486.0 ± 19.2 мкм. Размеры клеток верхней (длина 32.2 ± 0.6 мкм, ширина 30.8 ± 0.7 мкм) и нижней (длина 26.4 ± 0.6 мкм, ширина 25.7 ± 0.5 мкм) эпидермы в листьях у растений, которые не заливаются морской водой, достоверно больше. В листьях у *B. maritimus*, находящегося во время прилива в заливке, длина и ширина клеток верхней эпидермы

23.7±0.5 мкм и 22.8±0.6 мкм соответственно. Длина клеток нижней эпидермы 20.7±0.5 мкм, ширина – 17.8±0.4 мкм.

Число устьиц в 1 мм² листовой поверхности у *B. maritimus* в разных местах обитания почти в 1.5–2 раза выше на нижней стороне листа, а их площадь в 1.5–2.5 раза больше на верхней стороне. Следует отметить, что у периодически заливаемых растений исследуемого вида значения этих показателей выше.

В листьях *B. maritimus*, который отмечен в экотопах, неподвергающихся заливанию морской водой, длина клеток палисадного мезофилла составляет 25.9±0.4 мкм, диаметр клеток губчатого мезофилла – 17.2±0.3 мкм. Аналогичные размеры клеток ассимиляционных тканей у *B. maritimus* в условиях заливания меньше (20.2±0.3 мкм и 15.1±0.4 мкм соответственно). Ширина клеток палисадной паренхимы в листьях у растений в разных местах обитания достоверно не отличается.

Количество хлоропластов в клетках палисадного мезофилла в листьях у растений, незаливаемых и заливаемых во время прилива, 1.5 раза выше, чем в клетках губчатого мезофилла. Причем достоверных отличий значений этого показателя мезоструктуры ассимиляционного аппарата *B. maritimus* в разных условиях произрастания не выявлено.

Таким образом, по данным проведенного исследования у *B. maritimus* определено дорзовентральное строение мезофилла листа, что характерно для растений из хорошо освещенных местобитаний. По мнению многих исследователей, именно такие растения обладают значительной экологической пластичностью, что позволяет им изменяться в разных направлениях (Бурковская, 2008). Наличие устьиц на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа возможно связано с увеличением интенсивности газообмена у растений в условиях приливо-отливной зоны морского побережья.

Листья у *B. maritimus*, обитающего в зоне верхней литорали у уреза воды, где во время прилива его растения заливаются, характеризуются небольшой толщиной, меньшими по размерам клетками покровной и ассимиляционной тканей при сравнении с листьями у растений исследуемого вида, которые не подвергаются заливанию морской водой. При этом у растений, заливаемых в прилив, листья отличаются более высоким содержанием хлоропластов в клетках палисадного мезофилла, числом устьиц и их площадью. Следовательно, указанные особенности мезоструктуры ассимиляционного аппарата и его количественных показателей у *B. maritimus* возможно являются одними из адаптационных механизмов, обеспечивающих приспособленность изучаемого вида к водному и световому режимам в условиях засоления на побережье Белого моря.

Список литературы

Бурковская Е. В. 2008. Мезоструктура листа сосудистых растений супралиторали Японского моря // Вестник КрасГАУ. № 2. С. 107–111.

Воронкова Н. М., Бурковская Е. В., Безделева Т. А., Бурундукова О. Л. 2008. Морфологические и биологические особенности растений в связи с адаптацией к условиям морских побережий // Экология. № 1. С. 3–9.

Марковская Е. Ф., Сергиенко Л. А., Шкляревич Г. А., Сониная А. В., Стародубцева А. А., Смолькова О. В. 2010. Природный комплекс побережий Белого моря: учебное пособие. Петрозаводск. 85 с.

Мокронос А. Т., Борзенкова Р. А. 1978. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 61, Вып. 3. С. 119–133.

Mesostructure of the assimilative apparatus of the *Bolboschoenus maritimus* in various conditions of growth on the coast of the White Sea

Morozova K. V.*, Alekseeva M. S.

Petrozavodsk, Petrozavodsk State University

*E-mail: kvm258@bk.ru

The article presents the results of an anatomical study of leaves *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla in various conditions of growth on the coast of the White Sea. According to the analysis of the obtained anatomical and mesostructural characteristics of the leaves possible ways of adaptation of *B. maritimus* to coastal habitats.

МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖЕЛЕЗИСТЫХ ТРИХОМ ВЕГЕТАТИВНЫХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ *DORONICUM PARDALIANHES* (ASTERACEAE)

Мосина А. А.*, Костина О. В., Муравник Л. Е.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: mosinannna@gmail.com

Железистые трихомы – наружные секреторные структуры, наличие которых показано для 30% всех цветковых растений. Трихомы обладают способностью продуцировать, аккумулировать и секретировать большое количество разнообразных первичных и вторичных метаболитов. Специфические компоненты секрета трихом способствуют защите растений от ультрафиолетового излучения, от вредного воздействия патогенов и поедания травоядными насекомыми, а также привлекают опылителей.

Трихомы относительно легко можно изолировать, благодаря локализации на поверхности органов, что делает их удобной модельной системой для изучения вторичных метаболитов, в том числе путей биосинтеза последних под воздействием факторов окружающей среды. Детальное изучение морфологии и ультраструктуры железистых трихом в сочетании с химическим анализом их секрета позволило исследователям установить пути биосинтеза ряда соединений, имеющих практическое значение. Достижения в этой области открывают широкую перспективу регуляции синтетическими процессами и последующего введения таковых в промышленную биотехнологию.

Морфологические особенности трихом и характер их расположения на поверхности вегетативных и репродуктивных органов являются важным таксономическим признаком, учитываемым в систематике различных таксонов. При этом на различных органах одного и того же растения могут встречаться трихомы разных типов.

В литературе неоднократно отмечалась корреляция между морфотипом железистых трихом и синтезом определенных классов химических соединений. В связи с этим возникает вопрос, насколько связь между морфологией железистых трихом и химическим составом соединений вторичного метаболизма закономерна у представителей покрытосеменных растений из разных таксонов. Увеличение числа исследованных видов в пределах рода для установления межвидовых различий по признаку строения секреторной ткани и выявления связи между структурой и функцией трихом в настоящее время является актуальной задачей.

Объектом исследования стал типовой представитель рода *Doronicum* – *D. pardalianches* L., или дороникум ядовитый, железистое опушение которого впервые изучено в настоящей работе. Несмотря на то, что для растений ряда видов *Doronicum* (*D. orientale* и *D. macrophyllum*) уже было показано наличие железистых трихом (Fernández, 2003; Костина, Муравник, 2014), существовавшие в литературе сведения оставались фрагментарными.

D. pardalianches является декоративным растением, а также используется в народной медицине. В экстракте его надземных и подземных органов выявлены пирролизидиновые алкалоиды, монотерпены, дитерпены, тритерпены и сесквитерпены (Bohlmann, Abraham, 1979), что характерно для трибы Senecioideae в целом. Химический состав железистых трихом, главных продуцентов вторичных метаболитов, был установлен в единичных работах, в том числе у *Tussilago farfara*, представителя этой же трибы (Muravnik et al., 2016).

Для обнаружения взаимосвязи между структурой и функцией железистых трихом надземных органов *D. pardalianches* были проведены исследования на разных уровнях организации.

Наличие железистого опушения удалось выявить как на вегетативных органах (лист, цветонос), так и на репродуктивных (листочки обертки, трубчатые и язычковые цветки). Морфологическое разнообразие железистых трихом *D. pardalianches* представлено тремя типами: 1) трихомы на длинной ножке с парой апикальных клеток округлой формы, диаметр которых не отличается от диаметра ножки, 2) трихомы на длинной ножке с морфологически выделяемой головкой из двух или трех клеток бобовидной формы с большим диаметром, чем диаметр ножки, и 3) трихомы на короткой ножке. При этом разные типы трихом демонстрируют различия в характере распределения на поверхности разных органов. Так, трихомы 1-го типа имеются на обеих сторонах листовой пластинки, а также на листочках обертки. Трихомы 2-го типа обнаружены на поверхности всех исследованных органов. Трихомы 3-го типа отсутствуют на листе, но характерны для цветоноса и листочков обертки.

Морфологические различия подтверждаются и на анатомическом уровне. На полутонких срезах видно, что трихомы разных типов различаются числом клеток ножки, а также числом и формой секреторных клеток, насыщенных цитоплазмой и вовлеченных в синтетические процессы.

Цитохимическими методами во всех типах железистых трихом *D. pardalianches* в составе секрета удалось выявить полисахариды, терпеноиды и полифенолы, в том числе флавоноиды и танины. Локализация красителей и интенсивность окрашивания оказались специфичны для каждого типа трихом. Так, в листовых трихомах 1-го типа окраска цитоплазмы характерна для клеток нескольких верхних слоев. В железистых трихомах 2-го типа листьев и трубки венчика краситель локализуется в субкутикулярной полости. В трихомах 3-го типа краситель проникает в оболочку и цитоплазму клеток головки, при этом наиболее интенсивное окрашивание проявляется в апикальной части клетки. В некоторых случаях окрашиваются капли секрета полисахаридной или фенольной природы, лежащие на поверхности головки трихом 3-го типа.

У трихом всех типов выявляются ультраструктурные различия между базальными клетками, клетками ножки и клетками, входящими в состав головки, которые выполняют секреторную функцию. В секреторных клетках присутствуют лейкопласты, нередко содержащие ретикулярный фулгар, тогда как в клетках ножки встречаются хлоропласты с небольшим количеством тилакоидов. Ультраструктура хлоропластов клеток ножки, лежащих под секреторными, свидетельствует о совмещении в них фотосинтетических процессов и процессов, связанных с начальными этапами биосинтеза терпеноидов. Таким образом, верхние клетки ножки в железистых трихомах *D. pardalianches* также имеют отношение к начальным этапам биосинтеза секрета.

Важной особенностью, объединяющей все типы трихом, является обильное развитие трубочек агранулярного эндоплазматического ретикулума (АЭР), что согласуется с исследованиями других объектов, в которых происходит синтез соединений липидной природы. На мембранах АЭР расположены ферменты, катализирующие реакции биосинтеза фенола, и некоторые ферменты биосинтеза монотерпенов. Часто встречающейся картиной является ассоциация трубочек эндоплазматического ретикулума с другими органеллами, предполагающая обмен метаболитами между двумя структурами.

Разница между типами железистых трихом наиболее ярко проявляется в строении клеточных оболочек, что может быть связано с различным способом выведения секрета. Трихомы 1-го и 2-го типа формируют субкутикулярную полость, что характерно для большинства представителей трибы. В то же время, способ ее образования весьма необычен, обнаруженная нами структура клеточной оболочки на стадии секреции не была описана в литературе ранее. На начальном этапе происходит отложение аморфного секрета, который локализуется непосредственно под кутикулой. По нашему мнению, он представляет собой соединения липидной природы, проникающие между структурными элементами клеточной оболочки и задерживающиеся в ней из-за непроницаемой кутикулы. По мере накопления секрета размер отложений увеличивается, они заполняют апикальную часть клеточной стенки и пространство между соседними пектиновыми дендритами в кутикуле. Когда давление достигает критической точки, происходит разрыв пектиновых волокон, и аморфные отложения объединяются, создавая и заполняя субкутикулярную полость. Размер и локализация субкутикулярной полости различаются у разных типов трихом *D. pardalianches*. При фиксации на одном органе и в одно и то же время трихомы 1-го типа имеют уже разорвавшуюся обширную субкутикулярную полость, которая затрагивает обе апикальные клетки. Железистые трихомы 2-го типа имеют целую или разорванную субкутикулярную полость меньшего размера, которая локализуется над антиклинальной стенкой. Фрагменты кутикулы обрамляют разрыв. В то же время, железистые трихомы трубки венчика язычковых и трубчатых цветков, относящиеся также ко 2-му типу в соответствии с морфологическими особенностями, имеют специфическую структуру кутикулы. Сплошная субкутикулярная полость в них не формируется, на поверхности апикальных клеток выявляются многочисленные вздутия. Часть таких возвышений на головке одной трихомы может быть разорвана, тогда как другая часть остается целой.

В апикальных клетках трихом 3-го типа на ультраструктурном уровне показано утолщение клеточной оболочки и кутикулы. Такое строение оболочки препятствует образованию субкутикулярной полости. Полисахаридный секрет выводится небольшими порциями по пектиновым дендритам кутикулы, как по капиллярам, образуя капли слизи на ее поверхности.

На основании проведенных исследований было высказано предположение о различной функциональной направленности трихом разных типов. По нашему мнению, трихомы 1-го и 2-го типа специализируются на синтезе летучих соединений, предположительно обеспечивающих дистанционную защиту. Так как на момент исследования большинство трихом 1-го типа имело уже разорвавшуюся субкутикулярную полость, а трихомы 2-го типа еще формирующуюся, логично предположить, что

появление двух различных типов трихом обусловлено необходимостью в продлении срока защиты растения. Однако для того, чтобы достоверно разделить функции этих типов между собой, потребуются детальное изучение химического состава их секрета. Трихомы 3-го типа, аккумулирующие в оболочке токсичные вещества липидной природы, могут служить контактным средством борьбы с травоядными насекомыми. В то же время, выделение полисахаридного секрета на поверхность головки трихомы является приманкой для насекомых опылителей. Локализация трихом 3-го типа на поверхности наиболее значимых с точки зрения репродуктивного успеха органах, является косвенным подтверждением нашей гипотезы.

Список литературы

- Костина О. В., Муравник Л. Е. 2014. Структура и химический состав трихом у двух видов *Doronicum* (Asteraceae) // *Modern Phytomorphology*. N 5. P. 167–171
- Bohlmann F., Abraham W. R. 1979. Naturally occurring terpene derivatives. Part 188. A new sesquiterpene alcohol and other constituents from *Doronicum pardalianches* // *Phytochemistry*. N. 18. P. 668–71
- Duke S. O, Paul R. N. 1993. Development and fine structure of the glandular trichomes of *Artemisia annua* L. // *J. Plant Sci.* 154: P. 107–118.
- Fernández I. A. 2003. Systematics of Eurasian and North African *Doronicum* (Asteraceae: Senecioneae) // *Ann. Missouri Bot. Gard.* N. 90. P. 319–389.
- Muravnik L. E., Kostina O. V., Shavarda A. L. 2016. Glandular trichomes of *Tussilago farfara* (Senecioneae, Asteraceae) // *Planta*. 244: P. 737–752. doi: 10.1007/s00425-016-2539-x

Morphology and ultrastructure of the glandular trichomes of vegetative and reproductive organs in *Doronicum pardalianches* (Asteraceae)

Mosina A. A.*, Kostina O. V., Muravnik L. E.
St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS
 *E-mail: mosinannna@gmail.com

Surface of aerial organs in *Doronicum pardalianches* is covered by glandular trichomes of three types. Trichomes of different types differ in morphology, anatomy, ultrastructure and the mechanism of secretion. According to cytochemical studies, polysaccharides, flavonoids, polyphenols and terpenoids are present in the secretory cells and in a secretion of all glandular trichome types. The cells of the head contain diversiform leucoplasts with reticular sheaths. Stem cells have numerous chloroplasts with peripheral plastid reticulum. Trichomes of the 1-st and 2-nd type form the subcuticular cavity. Secretion is released to the outside when the cavity ruptures. In trichomes of the 3-rd type it is accumulated inside the thickened outer cell wall with a wide, cuticularized layer.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОН БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ

Недосеко О. И.
Арзамас, Арзамасский филиал ННГУ им. Н.И. Лобачевского
 E-mail: nedoseko@bk.ru

Жизненные формы и архитектурные модули были изучены у 15 бореальных видов ив из 2 подродов: *Salix* и *Vetrix*. Из подрода *Salix* изучено 4 вида (*S. pentandra* L., *S. triandra* L., *S. euxina* I. V. Belyaeva., *S. alba* L.), из подрода *Vetrix* изучено 11 видов (*S. aurita* L., *S. caprea* L., *S. cinerea* L., *S. starkeana* Willd., *S. myrsinifolia* Salisb., *S. viminalis* L., *S. gmelinii* Pall, *S. lapponum* L., *S. acutifolia* Willd., *S. rosmarinifolia* L., *S. vinogradovii* A. Scvorts.). При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика (Недосеко, 2014б, 2016, 2017; Недосеко, Викторов, 2017), где в качестве основной структурной единицы у ив мы рассматриваем трехлетнюю побеговую систему (ТПС). Полевой материал собран в течение 2015–2017 гг. на территории Нижегородской области. У исследованных видов изучено 1247 ТПС, из них 664 ТПС мужских особей и 583 ТПС женских.

У изученных бореальных видов ив выделено 11 жизненных форм (Недосеко, 2014а), которые относятся к двум крупным категориям: к деревьям (*S. alba*, *S. euxina*, *S. caprea*, *S. pentandra*) и кустарникам (*S. cinerea*, *S. aurita*, *S. starkeana*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. gmelinii*, *S. vinogradovii*, *S. myrtilloides*, *S. lapponum*). Для некоторых видов деревьев (*S. alba*,

S. euxina) и кустарников (*S. acutifolia*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. viminalis*) описаны также и стланиковые жизненные формы.

Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: типе ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов.

У исследованных видов выделено 7 архитектурных модулей: с одноэтапно- и двухэтапно опадающими срезками на базе акро-, мезо- и базитонии, а так же с условно неоппадающими срезками на базе акротонии.

Модуль I развивается на базе акротонии с одноэтапно-опадающими срезками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*).

Модуль II основан на акротонии с двухэтапно-опадающими срезками. Характерен для деревьев и высоких кустарников (*S. alba*, *S. euxina*, *S. myrsinifolia*).

Модуль III основан на акротонии с условно-неоппадающими срезками. Характерен для *S. pentandra*.

Модуль IV основан на мезотонии с одноэтапно-опадающими срезками. Характерен для кустарников средней величины (*S. aurita*).

Модуль V основан на мезотонии с двухэтапно-опадающими срезками. Характерен для кустарников средней величины (*S. triandra*, *S. cinerea*) (Недосеко, Виктор, 2016).

Модуль VI основан на базитонии с одноэтапно-опадающими срезками. Характерен для низких кустарников (*S. lapponum*).

Модуль VII основан на базитонии с двухэтапно-опадающими срезками. Характерен для низких кустарников *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*.

В результате проведенных исследований было выявлено, что жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* сформировались на основе разных архитектурных модулей (табл. 1). Особи деревьев и высоких кустарников аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей: модуля II (*S. alba*, *S. euxina*.); модуля III (*S. pentandra*) и модуля V (*S. triandra*).

Табл. 1. Жизненные формы и архитектурные модули бореальных видов ив.

Арх. модуль	Жизненные формы																			
	1		2		3		4	5		6	7			8			9	10	11	
	а	б	а	б	а	б	в	а	б	а	а	б	в	а	б	в	в	в	в	
I		+		+		+		+		+	+									+
II	*		*		*		*	+		+										
III		*		*		*														
IV									+			+			+					
V										*	*	+		*	+				+	*
VI																		+		
VII									+				+			+	+			

Условные обозначения: * – виды подрода *Salix*, + – *Vetrix*; под номерами 1–11 – жизненные формы: 1 – одноствольное дерево; 2 – мало- и многоствольное дерево аэроксильного происхождения; 3 – мало- и многоствольное дерево геоксильного происхождения; 4 – факультативный стланик; 5 – деревце; 6 – аэроксильный кустарник; 7 – эпигеогенно-геоксильный кустарник; 8 – гипогенно-геоксильный кустарник; 9 – низкий длинноксилоризомный гипогенно-геоксильный кустарник; 10 – полуводный длинноксилоризомный стланик; 11 – стланик; под номерами I–VII – типы архитектурных модулей (см. текст); высота: а – высокие, б – средней высоты, в – низкие.

Особи видов ив подрода *Vetrix* различных жизненных форм по высоте распределяются в три группы: высокие, средние, низкие и формируются на основе шести архитектурных модулей: модуля I (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*), модуля II (*S. myrsinifolia*), модуля IV (*S. aurita*), модуля V (*S. cinerea*), модуля VI (*S. lapponum*), модуля VII (*S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides* (табл. 1).

Сравнение архитектоники изученных видов ив показало, что у женских особей каждого вида (кроме *S. acutifolia*) наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими; ассимилирующих (годовых) побегов в составе ТПС у женских особей в 1.3–1.7 раза больше, чем у муж-

ских (Недосеко, 2017, Недосеко, Викторов, 2017). Женские растения в отличие от мужских тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому женские растения более разветвлены по сравнению с мужскими.

Таким образом, жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе различных архитектурных модулей, наибольшее разнообразие которых характерно для представителей подрода *Vetrix*. Жизненные формы аллювиальных видов подрода *Salix* формировались на основе трех архитектурных модулей, а *Vetrix* – шести. В структуре ТПС выявлены гендерные отличия: ассимилирующих (годичных) побегов в составе ТПС у женских особей в 1,3-1,7 раза больше, чем у мужских.

Список литературы:

Недосеко О. И. 2014а. Бореальные виды ив подродов *Salix* и *Vetrix*: онтоморфогенез и жизненные формы. Нижний Новгород. 427 с.

Недосеко О. И. 2014б. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-ю со дня рождения И. Г. Серебрякова) Том 2. М. С. 323–326.

Недосеко О. И., Викторов В. П. 2016. Архитектурные модели *Salix triandra* L. и *Salix fragilis* L. // Социально-экологические технологии. № 2. С. 39–50.

Недосеко О. И. 2017. Архитектоника бореальных видов ив подрода *Salix* и *Vetrix* Dumort. // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2017. Vol. 2 (3). DOI 10.21685/2500-0578-2017-3-5.

Недосеко О. И., Викторов В. П. 2017. Архитектурные модули бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3(19). С. 16–29.

Modular organization crowns boreal species of willow

Nedoseko O. I.

Arzamas, Arzamas Branch Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod

E-mail: nedoseko@bk.ru

According to the studied willow types eleven vital forms have been allocated. When studying architectural modules, the author's technique based on 3 characteristics such as branching, the size of a zone of dying off of vegetative sprouts and the durability of vegetative parts of catkins has been used. According to the studied types 7 architectural modules have been allocated: with one-stage and two-stages falling-down catkins on base of acro-, meso- and bazitony and also with so called non-falling-down catkins on the basis of an acrotomy. Vital forms of boreal types of willows of the subtypes *Salix* and *Vetrix* were created on the basis of different architectural modules.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛОКАЛИЗАЦИИ ХЛОРОПЛАСТОВ В КЛЕТКАХ МЕЗОФИЛЛА ХВОИ *PICEA PUNGENS* (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

Овсянников А. Ю.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

E-mail: litoral@inbox.ru

Проведение структурных исследований у различных видов растений позволяет выделить не только частные различия, но и общие морфо-эволюционные тренды связанные с адаптацией растений к факторам среды. В то же время адаптационный потенциал растений также может проявлять структурную специфику в условиях интродукции, в климатических условиях отличимых от естественного ареала.

Одним из широко распространённых по всему миру интродуцированных видов хвойных растений является *Picea pungens* (ель колючая). Естественный ареал *P. pungens* – провинция Скалистых гор в Северной Америке, на высоте от 1800 до 3400 метров над уровнем моря, в условиях достаточно крайних для существования растений. Произрастание в таких экстремальных условиях определило значительный адаптационный потенциал и широкие температурные границы жизнедеятельности ели колючей, что позволило успешно интродуцировать её более 150 лет назад на Евразийский континент.

Наиболее значимым фактором, влияющим на жизнедеятельность растений, является температурный режим среды. В осенне-зимний период с наступлением отрицательных температур, ключевыми физиологическими изменениями для растений становятся процессы подготовки, глубины и продолжительности состояния зимнего (биологического) покоя. Одним из известных структурных процессов реализуемых растениями в этот период является перемещение хлоропластов к ядру в клетках вечнозелёных растений, при этом видовые особенности и механизм этого процесса остаются не выясненными. Изучение единичных срезов клеток растительного материала позволяет дать ограниченное описание пространственной локализации различных клеточных органелл. Наиболее объективную информацию об общей внутриклеточной архитектонике можно получить, используя компьютерную 3D реконструкцию серии последовательных срезов.

Целью этого исследования стало изучение видовой специфики изменения сезонной клеточной структуры *P. pungens* находящейся в условиях интродукции на Среднем Урале, с применением методики компьютерного 3D реконструирования.

В качестве объекта исследований выбрана *Picea pungens* Engl. "Glauca" (ель колючая). Деревья произрастали в глубине лесопарковой зоны на территории ФГБУН Ботанического сада УрО РАН в г. Екатеринбурге. Для эксперимента было отобрано 5 опытных деревьев, возрастом 45–50 лет. Исследовалась хвоя второго года, собранная с побегов не затенённой юго-восточной стороны кроны на высоте 1.5–2 м. Отбор образцов проводили ежемесячно, с октября 2016 по март 2018.

Материал фиксировали при 4°C в 2.5%-м раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7.2) вместе с 2%-м раствором параформальдегида на воде. Постфиксировали 2%-м раствором четырех окиси осмия, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и в ацетоне, заливали в смесь эпона с аралдитом. Ультратонкие срезы приготавливали на ультрамикротоме Leica EM FC7, окрашивали 2% уралниацетатом и 2%-м цитратом свинца и фотографировали в электронном микроскопе Hitachi H-600 (Hitachi, Япония). Для световой микроскопии готовили серии по 50–60 последовательных поперечных тонких срезов (1 µm) хвои, с окрашиванием толуидиновым синим.

Процесс трёхмерной (3-D) реконструкции внутриклеточной структуры включал анализ серии тонких срезов и выбор клетки весь объём которой полностью попадал в плоскости последовательных срезов. На каждом срезе реконструируемой клетки с помощью программного пакета Blender 2.79 обрисовывалась форма: клеточной стенки, тонопласт большой центральной и маленьких вакуолей, локализация хлоропластов и ядра. Затем послойные изображения рендерились для получения визуальной трёхмерной модели внутриклеточной структуры.

На поперечном срезе хвои ели колючей имеет ромбовидную форму. Ассимиляционная ткань представлена мезофиллом, состоящим из крупных, округлых клеток, плотно облегающих центральный проводящий пучок по всем сторонам. Складчатость клеточных стенок слабая, невыраженная. На продольном срезе хвои наблюдалось множество относительно параллельных рядов клеток, образующих последовательные слои, ориентированных перпендикулярно проводящему пучку и радиально расходящихся от проводящего пучка к эпидерме в поперечном сечении хвои. Соседние клеточные слои не имели плотных контактов и были разделены межклеточным пространством. У клеток расположенных в одном клеточном слое в области плотного контакта клеточных стенок просматривалось большое количество поровых каналов, образующих кольцеобразное поровое поле вокруг клетки.

В вегетационный период хлоропласты размещаются в один ряд, строго вдоль двух латеральных клеточных стенок обращённых в сторону межклеточного пространства. Срединная часть клетки занята большой центральной вакуолью. Содержимое центральной вакуоли электронно-прозрачно, но включает диффузные или глобулярные осмиофильные образования. Ядро прижато центральной вакуолью к одной из латеральных клеточных стенок.

В начале осени в цитоплазме отмечено появление большого количества небольших (1–6 нм) электронно-прозрачных вакуолей. Маленькие вакуоли располагаются преимущественно в слое цитоплазмы между большой центральной вакуолью и слоями хлоропластов прижатых к латеральным клеточным стенкам.

С наступлением отрицательных температур в ноябре у *P. pungens* в большом количестве отмечаются клетки у которых на участке тонопласта центральной вакуоли между латеральными клеточными стенками образуется поперечная инвагинация заполненная преимущественно мелкими вакуолями. В это же время наблюдаются клетки у которых отмечено краевое смыкание вакуолярной инвагинации и образование замкнутого цитоплазматического тяжа. На поперечном срезе цитоплаз-

матический тяж выглядит как круглое включение в центральной вакуоли, окруженное мембраной и заполненное мелкими вакуолями.

В позднеосенний период характерной особенностью ультраструктурных перестроек хлоропласта является интенсивное разбухание и деформация. Внешняя мембрана хлоропласта пока ещё сохраняет плотный контакт с клеточной стенкой при этом хлоропласт встаёт "на ребро" ориентируя ламелярную структуру под углом к клеточной стенке. В результате, мембранно-ламелярное содержимое смещается к одной из стенок хлоропласта и остальной объём заполняется основным веществом – стромой. Граны представлены стопками по три-четыре тилакоида. Образование крахмальных зёрен не отмечено.

В декабре с наступлением устойчивых отрицательных температур цитоплазматический тяж пронизывающий центральную вакуоль наблюдается в большинстве клеток мезофилла хвой. На продольном срезе клетки отмечается, что ядро отошло от латеральной клеточной стенки и располагается в центральной части тяжа, при этом оно окружено большим количеством мелких электронно-прозрачных вакуолей. Диаметр цитоплазматического тяжа увеличивается и центральная вакуоль приобретает торообразную форму. Формирование тяжа обеспечивает связь через центральную вакуоль между содержимым протопласта локализованным вдоль противоположных латеральных клеточных стенок. Всё содержимое центральной вакуоли заполнено однородными мелкодисперсными осмиофильными частицами.

В зимний период в клетках мезофилла наблюдается отход хлоропластов от латеральных клеточных стенок, при этом хлоропласты смещаются внутрь цитоплазматического тяжа с локализованным внутри ядром. Хлоропласты расположены очень плотно друг относительно друга, «в массе». Помимо хлоропластов внутрь тяжа смещаются все остальные органеллы и глобулы пластических веществ. Количество маленьких вакуолей сокращается. Цитоплазма очень тонким слоем размещается между центральной вакуолью и плазмалеммой, большая её часть собирается внутри тяжа. В феврале – начале марта отмечаются клетки с образованием скопления значительного объёма клеточного протопласта в центре клетки и окруженного торообразной вакуолью. Также наблюдаются клетки, у которых краевое замыкание инвагинации у центральной вакуоли не произошло, при этом инвагинация увеличилась и в ней также располагается ядро, хлоропласты и большое количество мелких вакуолей. Весь объём центральной вакуоли полностью заполнен плотным однородным осмиофильным содержимым.

В конце марта в клетках мезофилла хвой хлоропласты приобретают веретеновидную форму и выходят из тяжа. Мембранная система хлоропластов гранального типа, состоит из 2–4 тилакоидов гран. Цитоплазматические тяжи имеют единичную встречаемость, при этом значительно истончаются. Ядро смещается из тяжа и прижимается к одной из латеральных клеточных стенок. Электронно-прозрачные маленькие вакуоли отмечаются редко. В мае хлоропласты располагаются в один ряд вдоль латеральных клеточных стенок, обращённых в межклеточное пространство. Содержимое центральной вакуоли остается заполненным однородным осмиофильным содержимым, но вакуоль начинает дробиться на несколько менее крупных. В цитоплазме отмечается множество мелких вакуолей с однотипным осмиофильным содержимым. Большие зерна крахмала наблюдаются в хлоропластах мезофилла и клетках эндодермы.

Выполнение серии послойных срезов клеток и последующая 3D реконструкция позволяют уйти от субъективного плоскостного видения и получить более объективную оценку состояния внутриклеточной архитектоники. К сожалению, использование этой методики не позволяет оценить сезонную динамическую трансформацию структуры клетки. Однако наблюдение на всём протяжении осенне-зимнего периода на срезах у большинства клеток мезофилла хвой последовательно сменяющихся структурных состояний клеточной организации позволяют определить их как этапы одного процесса. Общий тренд внутриклеточных изменений в этом процессе направлен на скопление: значительного объёма гиалоплазмы, всех пластид, мелких мембранных везикул, глобул запасных веществ и ядра в центре клетки. При этом образовавшийся цитоплазматический конгломерат с ядром в значительной степени погружен внутрь большой центральной вакуоли. Появление осенью маленьких вакуолей как первых признаков этого процесса, дальнейшая трансформация клеточной ультраструктуры вплоть до наступления устойчивых отрицательных температур свидетельствует о его участии в подготовке растений к уходу в состояние зимнего покоя. В свою очередь уровень качественных внутриклеточных структурных изменений может говорить о эффективности процесса перехода к зимнему покою в данных климатических условиях.

Появление маленьких электронно-прозрачных вакуолей в клетках мезофилла хвой в условиях Екатеринбурга отмечается на 1–1.5 месяца раньше наступления первых заморозков. В этот период происходит постепенное снижение окружающей положительной температуры и параллельно начинается процесс внутриклеточной трансформации. Таким образом говорить о влиянии низких отрицательных температур как основного фактора для формирования "зимней" структуры клетки мезофилла нужно с осторожностью. Ранней осенью наступает период холодного закаливания растений, который инициируется понижением температуры и носит адаптивный характер. В этот период происходят не только структурные перестройки, но и изменения биохимического состава направленные на повышение морозоустойчивости клеток. В данном случае уместно говорить о проявлении интегрального процесса зимнего метаболизма клетки, а не о рефлекторной морфо-физиологической реакции движения хлоропластов при воздействии низких температур.

При переходе к зиме в клетках нативных растений значительно меняется биохимический состав связанный с синтезом и накоплением молекул осмотически активных веществ – криопротекторов, прежде всего сахаров и биокolloидов. Основная функция криопротекторов это связывание молекул воды и предотвращение перехода воды в фазовое состояние льда. Отмечено, что в хвое елей в летний период отмечалось снижение количественных значений содержания моно- и полисахаров, с постепенным повышением их содержания осенью, и достижением максимального уровня в зимний период (Hinesley et al., 1992; Кищенко и др., 1997). Одним из следствий этих сезонных изменений является снижение осмотического потенциала в зимний период в тканях хвой (Soikelli, 1980) и побегов ели (Grossnickle, 1989). Депонирование различных осмотически активных веществ происходит в различных клеточных компартментах: углеводы преимущественно накапливаются в ретикулярно-вакуолярном компартменте, а биокolloиды в цитозольном компартменте клетки. Клетка является целостной водной системой, в которой разница между осмотическими потенциалами определяет направленность движения потоков воды и гидростатическое давление каждого из компартментов. В результате, компартмент с меньшим осмотическим потенциалом и соответственно большим гидродинамическим давлением будет оказывать механическое (сдавливающее) действие другие структуры и занимать более оптимальное расположение во внутриклеточном пространстве.

Проведённые нами исследования особенностей сезонного перемещения хлоропластов и компьютерное 3D моделирование клетки показали значительные для клеточной структуры трансформационные процессы, направленные на образование цитоплазматического конгломерата с ядром частично погружённого в центральную вакуоль. Особенности сезонной структурной трансформации свидетельствуют не только о перемещении органоидов, но и о сложном характере взаимодействия вакуолярного и цитоплазматического компартментов в период закаливания, что возможно определяется накоплением и сепаратной локализацией осмотически активных веществ.

Работа выполнена на базе центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Автор выражает благодарность Н. К. Котеевой за внимание к работе, обучение методике работы с использованием трансмиссионной электронной микроскопии и возможности обсуждения.

Список литературы

Кищенко И. Т., Шуляковская Т. А. 1997. Динамика углеводов у представителей рода *Picea* (Pinaceae) в условиях интродукции // Ботанический журнал. Т. 82, № 6. С. 103–108.

Grossnickle S. C. 1989. Shoot phenology and water relations of *Picea glauca* // Can. Journ. of For. Res. Vol. 19, N 10. P. 1287–1290.

Hinesley L. E., Pharr D. M., Snelling L. K., Funderburk S. R. 1992. Foliar raffinose and sucrose in four conifer species: relations to seasonal temperature // J. Amer. soc. Hort. Sci. 117(5). P. 852–855.

Soikelli S. 1980. Ultrastructure of the mesophyll in Scots pine and Norway spruce: seasonal variation and molarity of the fixative buffer // Protoplasma. Vol. 103. P. 241–242.

Seasonal changes in chloroplast localization in mesophyll cells of *Picea pungens* (Pinaceae) in conditions of introduction to the middle Urals

Ovsyannikov A. Y.

Yekaterinburg, Institute Botanic Garden UB RAS

E-mail: litoral@inbox.ru

During the growing season, chloroplasts are localized in one layer along two opposite lateral cell walls oriented towards the intercellular space and are not observed along the medial cell walls in the region of close contact between neighboring cells. In early autumn, clusters of electron-transparent small vacuoles form under the layer of chloroplasts. In October, an invagination filled with small vacuoles is formed from a part of tonoplast of the central vacuole located along the medial cell wall, then the edges of the invagination close and a cytoplasmic strand penetrating the central vacuole is formed. In winter, the nucleus rises into the strand, followed by chloroplasts and other organoids, while the central vacuole acquires a toroidal shape. In April, the strand reduces and the chloroplasts return to the previous position along the lateral cell walls.

КРУПНЫЕ ЛИПИДНЫЕ КАПЛИ В УСТЬИЧНЫХ КОМПЛЕКСАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Паутов А. А.*¹, Яковлева О. В.², Крылова Е. Г.¹

¹ Санкт Петербург, Санкт Петербургский государственный университет

² Санкт Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: a.pautov@spbu.ru

Цитозольные липидные капли обнаружены во всех крупных группах растений (Murphy, 2012). Они имеют обычно сферическую форму. Каждая капля состоит из ядра нейтральных липидов, которые покрыты липидным слоем, включающим белки. В большинстве типов клеток диаметр липидных капель составляет 0.5–2 мкм. Считается, что указанные размеры обеспечивают наиболее эффективную упаковку и мобилизацию липидов. Липидные капли представляют собой динамичные клеточные включения. Согласно классической точке зрения, они запасают нейтральные липиды (триацилглицерины) в качестве источника энергии и углерода. Установлено также, что липидные капли вовлечены во многие процессы, включая ответ на стрессовые воздействия, устойчивость к патогенам, метаболизм гормонов. Они снабжают жирными кислотами такие клеточные процессы, как синтез мембран и кутикулы.

В различных органах растений, включая лист, обнаружены значительно более крупные липидные капли, диаметр которых варьирует от 3 до 18 мкм. В случае листа, крупные липидные капли встречаются в клетках хлоренхимы мезофилла и обкладки жилок (Lersten et al., 2006). Долгое время считалось, что крупные липидные капли не свойственны эпидерме завершивших рост листьев покрытосеменных растений (Price, 1912; Lersten et al., 2006).

Методами световой, сканирующей и трансмиссионной микроскопии изучено строение нижней эпидермы листьев *Acokanthera oblongifolia* (Hochst.) Codd (Aporocynaceae), *Exbucklandia populnea* (R.Br. ex Griff.) R.W. Brown (Hamamelidaceae), *Ternstroemia gymnanthera* (Wight & Arn.) Bedd. (Theaceae), *Viburnum suspensum* Lindl. (Caprifoliaceae), *Trochodendron aralioides* Sieb. et Zucc. (Trochodendraceae), ряда видов *Raphiolepis* - *R. indica* (L.) Lindl., *R. umbellata* (Thunb) C.K. Schneid., *R. × delacourii* André (Rosaceae). Материал собран в оранжереях ботанических садов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и Санкт Петербургского государственного университета.

Представители изученных видов – вечнозелёные растения, имеющие плотные, кожистые, средних размеров гипостоматные листья. Их устьища относятся к разным типам. Они латероцитные, реже парацичные у *V. suspensum* и *T. aralioides*, стефаноцитные у видов *Raphiolepis*, энциклоцитные у *A. oblongifolia* и *E. populnea*. Устьища крупные. Их средняя длина колеблется от 30 мкм у *V. suspensum* до 38 мкм у *A. oblongifolia* и *T. aralioides*. Общим для устьичных комплексов изученных видов является одинаковое взаимное расположение в них замыкающих и побочных клеток. Во всех случаях замыкающие клетки лежат на побочных.

Характерной чертой побочных клеток является наличие в них крупных липидных капель. Диаметр капель достигает 7.7 мкм у *E. populnea*, 9.4 мкм у *R. × delacourii*, 9.9 мкм у *V. suspensum*, 10 мкм у *T. aralioides*, 10.3 мкм у *R. indica*, 10.8 мкм у *A. oblongifolia*, 10.9 мкм у *R. umbellata*. Среднее значение этого показателя колеблется от 4.3 (*E. populnea*) до 7.6 (*R. umbellata*) мкм. Липидные капли могут иметь неправильную форму. Образование крупных липидных капель, а также их неправильная форма обычно объясняются отсутствием в покрывающем капли липидном слое олеозинов и эквивалентных им белков, которые вовлечены в регуляцию размера и формы липидных включений (Murphy, 2012). Проведение ксантопротеиновой реакции обнаружило постоянное присутствие в по-

бочных клетках видов *Raphiolepis* белков. Не исключено, что в действительности в этих клетках, по крайней мере видов данного рода, накапливаются липопротеиды.

Организация устьичных комплексов изученных видов создает структурные предпосылки для избыточного накопления липидов в побочных клетках. Из-за того, что побочные клетки располагаются под устьищами, площади их наружных тангентальных клеток, граничащих с внешней средой, меньше, чем, если бы они бы лежали на одном уровне с замыкающими клетками. Их площади меньше и площадей наружных тангентальных стенок основных клеток эпидермы, покрытых толстой кутикулой. Можно предположить, что отмеченное уменьшение площади наружных тангентальных стенок способствует аккумуляции в побочных клетках жирных кислот, не использованных на образование кутикулы, в форме крупных липидных капель (Pautov et al., 2016).

Вопрос о функциях крупных липидных капель остаётся открытым. Согласно D. J. Murphy (2012) цитозольные липидные капли аккумулируют неиспользованные по тем или иным причинам жирные кислоты, что способствует поддержанию клеточного метаболизма. Следует заметить, что стабильность крупных липидных капель не является абсолютной. Обнаружено их разрушение в побочных клетках *T. aralioides*. Эти клетки содержат в полностью сформированных комплексах ядро, рибосомы, хлоропласты с умеренно развитыми гранами, пластоглобулами и крахмальными зёрнами, не обильный эндоплазматический ретикулум, одиночные микротела и многочисленные митохондрии. Разрушение крупных липидных капель начинается в их поверхностных слоях. Со временем значительный объём побочных клеток может быть заполнен разбухшими липидными каплями и биохимическими продуктами их разрушения. Полученные результаты не исключают возможности мобилизации аккумулированных в виде крупных капель липидов для поддержания стабильного функционирования устьиц. Примечательно, что данное явление обнаружено у вида, обладающего архаичными трахеальными элементами, медленно проводящими воду к листьям.

Замыкающие клетки *T. aralioides* обладают крупными наружными выступами. Эти выступы образуют камеры, на дне которых находятся устьичные щели. Часто считается, что камеры снижают потери воды устьищами. Использование динамического моделирования показало, что крупные наружные выступы препятствуют широкому открыванию устьичной щели и её подъёму над поверхностью эпидермы (Pautov et al., 2017). Судя по полученным данным, особенности строения замыкающих клеток *T. aralioides* дополняются структурными особенностями побочных клеток, которые способны повлиять на устьичные движения.

Вопреки бытовавшим представлениям об отсутствии крупных липидных капель в эпидерме листьев цветковых растений, нами установлено, что они встречаются в клетках устьичных комплексов у представителей семейств, которые принадлежат согласно системе APG III, ко всем крупным группам настоящих двудольных (eudicots). Крупные липидные капли наблюдаются в побочных клетках растений, имеющих анатомию листа, характерную для видов, связанных в своём происхождении с субгумидными лавролистными лесами. В условиях аридизации климата для них оказался полезным набор признаков, снижающих потери воды. К числу таких признаков, вероятно, следует отнести накопление в побочных клетках крупных липидных капель, возможность их использования для поддержания стабильного функционирования устьиц.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-01213 А).

Список литературы

- Lersten N. R., Czapinski A. R., Curtis J. D., Freckmann R., Horner H. T. 2006. Oil bodies in leaf mesophyll cells of angiosperms: overview and a selected survey // *Am. J. Bot.* Vol. 93, N 12. P. 1731–1739. doi: 10.3732/ajb.93.12.1731
- Murphy D. J. 2012. The dynamic roles of intracellular lipid droplets: from archaea to mammals // *Protoplasm.* Vol. 249, N 3. P. 541–585. doi: 10.1007/s00709-011-0329-7
- Pautov A., Bauer S., Ivanova O., Krylova E., Sapach Yu., Gussarova G. 2017. Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements // *Trees.* Vol. 31, N 1. P. 125–135. doi: 10.1007/s00468-016-1462-x
- Pautov A., Yakovleva O., Krylova E., Gussarova G. 2016. Large lipid droplets in leaf epidermis of angiosperms // *Flora.* Vol. 219. P. 62–67. doi: 10.1016/j.flora.2015.12.010
- Price S. R. 1912. Note on oil bodies in the mesophyll of the cherry laurel leaf // *New Phytol.* Vol. 11. P. 371–372. doi: 10.1111/j.1469-8137.1912.tb05652.x

Large lipid droplets in stomatal complex cells of flowering plants

Pautov A. A.*¹, Yakovleva O. V.², Krylova E. G.¹

¹ St. Petersburg, St. Petersburg State University

² St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: a.pautov@spbu.ru

Methods of light, scanning and transmission electron microscopy were used to study the lower epidermis of the leaves in evergreen *Acokanthera oblongifolia* (Apocynaceae), *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae), *Viburnum suspensum* (Caprifoliaceae), *Trochodendron aralioides* (Trochodendraceae), and some species of *Rhaphiolepis* – *R. indica*, *R. umbellata*, *R. x delacourii* (Rosaceae). The subsidiary cells of stomatal complexes of these species contain large lipid droplets (LDs). Their diameters vary from 3 to 10.9 µm. The LDs can have irregular shapes. The subsidiary cells of all these species are located under stomata. Therefore the areas of the outer tangential walls are small. They are considerably smaller than the outer tangential walls of the ordinary cells covered with thick cuticles. We suppose that the decrease of the outer walls could facilitate the accumulation of the lipids, not involved in cuticle and wax formation, in the form of LDs. The breakdown of some these LDs take place. Our results do not reject the possibility of these LDs mobilization to maintain stable stomatal function.

РАЗНООБРАЗИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Петухова Л. В.*¹, Степанова Е. Н.

Тверь, Тверской государственный университет

*E-mail: Petukhova.LV@tversu.ru, Petuchova.LV@mail.ru

В настоящее время побеговая система растений разных жизненных форм изучена досконально, в то время как характеристике корневых систем уделяется недостаточное внимание. Известно, что побеговая и корневая системы тесно связаны, прежде всего, функционально, корни – не только всасывающая, но и метаболическая система, подающая надземным органам разнообразные метаболиты. В свою очередь, их активность зависит от фотосинтезирующего аппарата, листья снабжают корни углеводами, различными физиологически активными веществами, необходимыми для роста и развития. Причем, в этой связи на первое место следует поставить корни, от их заложения зависит разветвление почек и формирование листьев. Доказательств тому много, прежде всего размножение черенкованием.

Корне-листовая функциональная связь исследована многими физиологами. В. О. Казарян (1969) считал, что нарушение этой связи ведет к старению растений, в качестве доказательств привел исследования древесных видов. Нами показана эта зависимость на примере моноподиально-розеточных травянистых растений (Петухова, 1994). Сравнивая годовые приросты корневища по соотношению числа листьев и корней, можно безошибочно определить возрастное состояние и перспективы развития растения. У симподиально нарастающих травянистых растений количественные показатели соотношения корней и листьев определить сложнее.

Важным показателем степени развития корневой системы является ее интенсивность – степень заполненности корнями объема почвы, занимаемой растением и соответственно территория, и полнота ее использования. Количественных определений интенсивности нет, общих данных и не может быть, так как на развитие корневой системы большое влияние оказывают внешние условия. У растений одного и того же вида количественные показатели могут резко различаться, хотя общие закономерности установить можно.

Корневые системы травянистых растений разнообразны. По внешнему виду различают стержневые, в которых главный корень сохраняется и преобладает размерно, и разнообразные системы из придаточных корней, типы которых определяются длиной междоузлий и скоростью отмирания годовых приростов, которая, в свою очередь, определяется продолжительностью жизни придаточных корней. Стержневая корневая система свойственна в первую очередь двудольным однодвулетникам, среди многолетников стержнекорневых сравнительно немного. Стержневая корневая система редко бывает только системой главного корня, чаще всего образуются и придаточные корни: у однолетников – преимущественно гипокотильные (пикульники), хотя при полегании побегов наряду с ними закладываются и узловые (горец шероховатый, горец льняной, бархатцы, ноготки др.), у стержнекорневых многолетников – на звеньях многоглавого каудекса, что способствует увеличению продолжительности жизни и старческой партикуляции (василек шероховатый и др.). Стержневые корневые системы большей частью экстенсивные по соотношению занятой территории и степени ее

заполненности боковыми корнями, однако, и среди этого типа встречаются интенсивные. Например, у однолетнего декоративного растения космеи дваждыперистой, несмотря на наличие главного корня, корневую систему можно считать кистевой или мочковатой, так как главный корень теряется среди придаточных, формирующихся на гипокотиле. Последние – мощнее главного и боковых на главном, достигают в диаметре 3–3,5 мм, тогда как самые первые боковые на главном не толще 1.8–1.9 мм. И боковые на главном, и придаточные корни ветвятся по всей длине до 3–4 порядка. Естественно, что в культуре интенсивность ветвления увеличивается. На наш взгляд, экстенсивная стержневая корневая система свойственна тыквенным, у которых боковые и главный корень разрастаются в ширину и глубину, поэтому территорию занимают большую, заполнить ее боковыми корнями трудно.

Более разнообразны корневые системы корневищных растений, отличающиеся по внешнему виду и интенсивности. Развитие корневых систем соответствует стратегии жизни. По нашему мнению, продолжительность жизни придаточных корней может быть основанием для отнесения растений к той или иной жизненной форме. Связь между корневищем и придаточными корнями наблюдается и в анатомической структуре (Петухова, Степанова, 2016).

Длиннокорневищные чаще всего имеют прерывисто бахромчатую корневую систему, если придаточные корни узловые, реже – равномерно бахромчатую, если придаточные корни закладываются и в узлах, и по междоузлиям. Корни отмирают у них сравнительно быстро, часто на второй – третий год жизни, что соответствует быстрому обособлению новых парциальных побегов. В культуре такие растения выращивают редко (мята гибридная, ландыш майский и др.).

Короткорневищные отличаются сравнительно продолжительной жизнью корней, благодаря чему корневища состоят из большого числа годичных приростов (иногда до 10–13 и больше). По внешнему виду их корневая система называется равномерно бахромчатой. В культуре среди декоративных растений они встречаются довольно часто (купена, гравилаты, флоксы и др.). Их корневые системы отличаются по интенсивности, но во всех случаях, образуется достаточно компактная куртина, не требующая частого деления.

У кистекорневых растений годичные приросты незначительны. Придаточные корни функционируют недолго (2–4 года), поэтому идет сравнительно быстрое обновление корневой системы. Однако далеко не всегда можно провести четкую грань между короткорневищными и кистевыми жизненными формами, соответственно – между равномерно бахромчатой и кистевой корневыми системами. Особенно у симподиально нарастающих растений. У них побеги ежегодно меняют друг друга, степень сохранности прошлогодних приростов у разных видов различна. Часто образуется очень плотная, разветвленная куртина, по внешнему виду корневая система – кистевая, а по продолжительности жизни придаточных корней такие системы следует отнести к короткорневищным. Растения с такими признаками преобладают в культуре среди декоративных видов (астильбы, гелиопсисы, посконники, некоторые примулы и др.).

Мочковатой обычно называют корневую систему однодольных (большая часть дерновинных злаков, осок, ситников). Но этот термин применяют и к двудольным растениям. Обычно мочковатая корневая система представлена большим числом тонких придаточных корней, образующихся на очень коротком, слабо выраженном корневище. Продолжительность жизни придаточных корней невелика, наблюдается быстрое обновление корневой системы.

Таким образом, типы корневой системы травянистых растений определяются не только происхождением корней, но и продолжительностью жизни придаточных корней, что зачастую определяет и их внешний вид, и жизненную форму.

Список литературы

- Казарян В. О. 1969. Старение высших растений. М. 314 с.
Петухова Л. В. 1994. К вопросу о корреляциях в теле растений // Флора и растительность Тверской области. Тверь. С. 68–75.
Петухова Л. В., Степанова Е. Н. 2016. О корреляциях в анатомической структуре корневища и придаточных корней // Вестник ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С. 44–52.

Variety of root systems of herbaceous plants

Petukhova L. V.*, Stepanova E. N.

Tver, Tver State University

*E-mail: Petukhova.LV@tversu.ru, Petukhova.LV@mail.ru

The question of correlation of the type of the root system of herbaceous plants with the features of the formation of the shoot system, with origin, duration of life and the intensity of branching of the adventitious roots is considered. The role of different types of roots is discussed, forming the appearance of root systems and determining the life form of plants.

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕЙ ПАПОРОТНИКОВ

Площинская М. Е.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

E-mail: ploshinskaya@rambler.ru

Корень, один из трех основных вегетативных органов растений, по-видимому, возник последним, в эволюции уже наземных растений. Современные представления об их филогении в сочетании с особенностями анатомического строения корней спорофитов сосудистых растений позволяют предположить независимое происхождение корней у *Lycophytes* и *Euphyllophytes* (Seago, Fernando, 2013). Для корней последних характерно единообразное первичное строение с радиальным проводящим пучком в центре, окруженным перициклом и эндодермой, и эндогенным заложением боковых корней. Однако более внимательное рассмотрение анатомического строения корней разных таксонов *Euphyllophytes* позволяет выявить и существенные различия. Так, различное строение корней однодольных и двудольных в пределах класса *Angiospermae* мы обсуждали ранее (Площинская, 2017). Столь же значительными отличиями от семенных растений обладают корни папоротниковидных.

Сходство первичного строения корней двудольных покрытосеменных и папоротников на первый взгляд существенно выше, чем сходство строения корней однодольных и двудольных: олигоархный проводящий пучок с хорошо развитой метаксилемой, занимающей центр пучка, типичная эндодерма с поясками Каспари. Однако изучение анатомии корней у большого числа видов показало, что олигоархные радиальные пучки у двудольных покрытосеменных содержат от 2 до 4(5) тяжелой протоксилемы, причем ни один из этих вариантов не преобладает по частоте встречаемости. У изученных нами представителей порядка *Polypodiales* из разных семейств были обнаружены только диархные проводящие пучки. У некоторых представителей рода *Equisetum* встречаются триархные пучки, и этим исчерпывается разнообразие проводящих пучков папоротниковидных. Эти внешне несущественные различия тем не менее являются следствием принципиально разного строения апикальных меристем корней двудольных и папоротников.

Папоротники, в отличие от семенных растений, имеют в апикальной меристеме корня единственную инициальную клетку тетраэдрической формы. Основание тетраэдра направлено к корневому чехлику. Соответственно, остальная часть апикальной меристемы и постоянные ткани корня образованы в результате делений производных трех проксимальных сторон апикальной клетки (мерофитов). Апикальная клетка образует мерофиты посредством асимметричных делений с плоскостью, параллельной одной из граней. Первые деления мерофитов также асимметричные, всегда периклиналильные, с образованием небольшой внешней и крупной внутренней клеток. Производные внешней клетки образуют наружные слои кортекса и протодерму, производные внутренней – внутренние слои кортекса, в том числе эндодерму, перицикл и проводящие ткани (Gifford, 1991). Производные каждого мерофита могут быть различимы даже после значительного числа делений.

У покрытосеменных растений апикальная меристема корня представлена группой инициальных клеток, расположенных 3-мя слоями (гистогены). Производные каждого слоя образуют соответственно протодерму, кортекс и стелу. Таким образом, у покрытосеменных растений эндодерма и перицикл развиваются из разных инициалей. Развитие эндодермы тесно связано с развитием прилегающего к ней внутреннего слоя кортекса, тогда как перицикл развивается ассоциировано с проводящими тканями. У папоротников эндодерма и перицикл имеют общую инициальную, и обособляются как отдельные ткани после нескольких последовательных делений этой инициали.

Строение корневых систем у папоротников и двудольных покрытосеменных с диархными корнями весьма сходно: боковые корни располагаются на главном в акропетальной последовательности по двум ортостихам. Однако инициация и развитие боковых корней у этих таксонов различаются кардинально.

Морфогенез бокового корня у покрытосеменных изучен очень подробно. Группа инициальных клеток обособляется в перицикле материнского корня. У модельного растения *Arabidopsis thaliana* число этих клеток, по разным оценкам, от 3 до 10. Инициальные клетки визуально не отличаются от ближайшего окружения, вследствие чего могут быть обнаружены анатомическими методами только после начала делений, связанных с развитием примordia нового органа. Эти деления у большинства растений начинаются в зоне, где уже полностью сформированы постоянные ткани, иногда на значительном расстоянии от апекса; у многих видов (например, *Zea mays*) инициальные клетки бокового корня проходят дедифференциацию. После неоднократных делений производных иници-

альных клеток формируется примордий, в котором инициальные клетки апикальной меристемы нового корня обособляются одновременно с дифференциацией его постоянных тканей.

У папоротников развитие бокового корня начинается с обособления единственной инициальной клетки, расположенной в эндодерме в ряду напротив тяжа протоксилемы. В отличие от семенных растений, эта клетка становится заметной еще в меристеме, т.к. она значительно крупнее окружающих ее клеток, округлой формы (остальные клетки таблитчатые) и сильно вакуолизирована. Дифференциации на постоянные ткани в этой зоне корня еще нет, однако предшественники всех будущих тканей уже выражены, и еще заметны границы между потомками разных мерофитов. Таким образом, инициальная клетка остается меристематической. Первое ее деление проходит еще на границе между меристемой и зоной растяжения. В результате четырех последовательных асимметричных делений, плоскости которых проходят параллельно поверхности инициальной клетки, инициальная клетка принимает форму тетраэдра, направленного вершиной к продольной оси материнского корня и основанием, параллельным его поверхности, и становится инициальной клеткой апикальной меристемы бокового корня. Первые три дочерние клетки, обращенные внутрь материнского корня, становятся мерофитами, производные которых формируют апикальную меристему и постоянные ткани нового корня, четвертая, расположенная параллельно его поверхности, становится мерофитом, формирующим корневой чехлик. Дальнейшее формирование анатомического строения бокового корня проходит точно так же, как в материнском корне (Lin, Raghavan, 1991).

Сравнение паттернов морфогенеза боковых корней у двудольных покрытосеменных и папоротниковидных показывает следующие существенные различия:

1. У папоротников единственная инициальная клетка обособляется и начинает делиться еще в меристеме, т.е. является исходно меристематической. У покрытосеменных растений, несмотря на наличие данных, свидетельствующих о детерминации группы инициальных клеток еще в меристеме, первые признаки их обособления проявляются только в зоне развитых постоянных тканей.

2. Инициальная клетка боковых корней папоротников обособляется в эндодерме, тогда как группы инициалей бокового корня покрытосеменных выявляются в перицикле. В корнях покрытосеменных растений дифференциация перицикла проходит в тесной связи с дифференциацией проводящих тканей, тогда как эндодерма дифференцируется вместе с прилегающими слоями кортекса. В корнях папоротников внутренние слои кортекса, перицикл и проводящий пучок являются производными одной инициальной клетки, между ними нет такой резкой границы, как у покрытосеменных. У папоротников клетки перицикла, расположенные между 3-хлойным примордием и ксилемой, также начинают делиться и дифференцируются в специфические элементы проводящих тканей, осуществляющих соединение ксилемы и флоэмы материнского и бокового корней. У покрытосеменных такое соединение осуществляется с помощью видоизмененных элементов стелярной паренхимы; клетки эндодермы у единичных видов могут принимать участие в образовании корневого чехлика.

3. Формирование апикальной меристемы бокового корня покрытосеменных представляет собой весьма сложный морфогенетический процесс, завершающийся уже на стадии выхода бокового корня из кортекса материнского. У папоротников единственная инициальная клетка апикальной меристемы бокового корня формируется в результате первых делений и в дальнейшем функционирует в течение всей жизни корня.

Еще одно существенное отличие паттерна ветвления покрытосеменных и папоротников связано с детерминацией в меристеме инициальных клеток. Экспериментальное воздействие на корни покрытосеменных растений экзогенного ауксина как основного триггера инициации боковых корней, как правило, приводило к существенному увеличению их числа. Однако увеличить число боковых корней путем обработки ауксином у папоротников не удалось, несмотря на то, что в остальном реакция корней папоротников на повышение концентрации гормона совпадала с таковой у покрытосеменных (Hou et al., 2004). По существующим данным, у покрытосеменных растений инициалами боковых корней становятся не все клетки, потенциально способные к такому варианту развития. У папоротников число боковых корней изначально очень велико и закладываются они близко друг к другу, что в сочетании с отсутствием достоверной реакции на обработку экзогенным ауксином позволяет предположить, что их корнеродный потенциал реализуется полностью.

На примере анатомического строения и ветвления корней двудольных покрытосеменных и папоротников можно видеть сходство дефинитивных конструкций с принципиально разным паттерном морфогенеза. Так как корень как орган в эволюции весьма вероятно появился *de novo*, столь существенные различия в развитии позволяют допустить независимое его возникновение у папоротни-

ков и семенных растений. Возможно, сходство анатомического строения папоротниковидных и семенных растений обусловлено не общностью происхождения, а тем, что данная конструкция корня оказалась наиболее удачной для выполнения его функций.

Работа выполнена в рамках госзадания МГУ имени М. В. Ломоносова (тема № АААА-А16-116021660045-2).

Список литературы

Площинская М. Е. 2017. Разнообразие строения и ветвления корней у однодольных // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения: Материалы международной научной конференции (Тверь, 8–11 ноября 2017 г.). С. 312–315.

Gifford E. M. 1991. The root apical meristem of *Asplenium bulbiferum*: structure and development // Am. J. Bot. Vol. 78, N 3. P. 370–376. doi: 10.2307/2444959

Hou G., Hill J. P., Blancaflor E. B. 2004. Developmental anatomy and auxin response of lateral root formation in *Ceratopteris richardii* // J. Exp. Bot. Vol. 55, No. 397. P. 685–693. doi.org/10.1093/jxb/erh068

Lin B.-L., Raghavan V. 1991. Lateral root initiation in *Marsilea quadrifolia* L. Origin and histogenesis of lateral roots // Can. J. Bot. Vol. 69. P. 123–135. doi.org/10.1139/b91-018

Seago J. L., Fernando D. D. 2013. Anatomical aspects of angiosperm root evolution // Ann. Bot. Vol. 112, Iss 2. P. 223–238. doi.org/10.1093/aob/mcs266

Root anatomy and lateral root development in ferns

Ploshinskaya M. E.

Moscow, Lomonosov Moscow State University

E-mail: ploshinskaya@rambler.ru

Phylogenetic analyses showed that roots evolved independently in Lycophytes and Euphyllophytes. Root anatomy is similar in ferns and dicots, but the roots are quite different in morphogenesis and branching pattern in these two groups. Dicot roots vary from diarch to hexarch, root apical meristem is three-tiered, with a proximal tier for the procambium and pericycle and a separate tier for the cortex; lateral roots originate far from the apex in pericycle from a few founder cells. Leptosporangiate fern roots are only diarch; all root tissues are produced from the derivatives (called merophytes) of one initial four-sided pyramidal cell. Inner cortex, endodermis, pericycle and vascular tissue are originated from the same merophyte. Lateral root initiation can be first recognized by the appearance of a single large endodermal cell in parent root meristem. This lateral root initial divides asymmetrically four times providing four merophytes of the lateral root and a pyramidal lateral root apical cell. These differences suggest multiple origins of roots in course of evolution of Euphyllophytes.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВ ПОЛУПАРАЗИТА *ARCEUTHOBIMUM OXYCEDRI* В УСЛОВИЯХ ВНУТРЕННЕГОРНОГО ДАГЕСТАНА

Рамазанова З. Р. ^{*1}, Асадулаев З. М. ², Садыкова Г. А. ²

¹Махачкала, Дагестанский государственный педагогический университет

²Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

*E-mail: zulfiraram@mail.ru

В научной литературе имеется значительное количество работ, посвященных *Arceuthobium oxycedri* (DC.) Vieb., в основном, в связи с предполагаемой вредоносностью для популяций видов *Juniperus* (Ciesla et al., 2002). Нами ранее (Асадулаев и др., 2017) при обсуждении причин ухудшения состояния дагестанских популяций *Juniperus communis* subsp. *oblonga*, высказано предположение о том, что *A. oxycedri* не является первоначальной причиной этого процесса.

В связи с этим изучение особенностей биологии *Arceuthobium oxycedri*, в частности анатомического строения побегов этого вида в Дагестане, поводится впервые и является важным для понимания взаимоотношения полупаразита и хозяина.

Побеги *A. oxycedri* для изучения анатомического строения собирали в 2016 г. с северной стороны крон на северо-восточном склоне хребта Чакулабек в окрестности с. Цудахар Левашинского района Внутреннегорного Дагестана на высотах от 1100 до 1400 м над уровнем моря. Собранные побеги фиксировали в 70% растворе спирта с глицерином. Приготовление временных микропрепаратов проводили по общепринятой методике анатомических исследований (Барыкина и др., 2004). Описа-

ние основных структурных элементов тканей листа проводили в соответствии с разработками И. А. Самылиной, О. Г. Аносовой (Самылина, Аносова, 2007).

Анатомические исследования проводили в Лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений ГорБС ДНЦ РАН. Измерения тканей и клеток проводили на оптическом микроскопе Levenhuk D870T с помощью окулярмикрометра. Микропрепараты фотографировали на микроскопе Ломо–АТ 054 и с помощью оптического видеоокуляра DCM 510 SCOP. Статистическую обработку полученных данных выполняли с использованием компьютерной программы Microsoft Excel.

Сведения об особенностях биологии, в том числе и анатомического строения, *A. oxycedri* имеются в работах Carol A. Wilson and Clyde L. Calvin (1996), но без количественной оценки структурных элементов. Нами получены новые данные по анатомии побега этого вида с учетом условий произрастания во Внутреннегорном Дагестане.

A. oxycedri имеет членистые многолетние побеги с редуцированными листьями, прикрывающими в виде пленчатых пластинок узлы, которые не имеют четкого разграничения. На парадермальных срезах клетки эпидермы однолетних побегов *A. oxycedri* имеют ромбовидно-прямоугольную форму. Клетки крупные (длина – 61.8 мкм, ширина – 45.3 мкм), толстостенные с прямыми четковидно-утолщенными стенками. На 1 мм² поверхности побега 392.1 клеток. Трихом нет. Крупные (длина 46.6 мкм, ширина – 38.5 мкм) паразитные устьица погружены в эпидерму. Плотность их расположения – 32.4 на мм².

Первичное строение стебля *A. oxycedri* характеризуется следующим. Его эпидермальные клетки с хорошо выраженной наружной стенкой, покрытой толстым слоем кутикулы (11.4 мкм). Эпидерма, кутикула и наружные слои клеток коры пигментированы. Коровую паренхиму условно можно разделить на два слоя: субэпидермальный, состоящий из вытянутых в тангентальном направлении клеток (44.5 мкм) и 6–7-ми-слойную паренхиму (толщина 390 мкм), состоящую из крупных (длина 95 мкм, ширина 76.9 мкм) слегка вытянутых в радиальном направлении клеток. По всему периметру можно увидеть клетки с кристаллами солей в виде друз и призм.

В центре стебля расположены два крупных проводящих пучка, расширяющихся кнаружи. Между ними расположена межпучковая ткань с утолщенными стенками клеток, которые продолжают в виде обкладки пучков. Размеры клеток от центра к периферии увеличиваются: длина от 24.1 мкм до 41.8 мкм, ширина от 15 до 86.4 мкм. Имеется еще два пучка, в которых нет четко дифференцированных проводящих тканей и которые расположены крест на крест с основными пучками.

Считаем возможным и выделение эндодермальной 1–2-х-слойной обкладки пучков (44.5 мкм). Склеренхима развита слабо в виде группы клеток по 2–4 в пучках. Толщина флоэмы (62.8 мкм) в 3 раза меньше толщины ксилемы (199.6 мкм). Сосуды относительно мелкие (длина 13.9 мкм, ширина 12.1 мкм). Сердцевинные лучи одно-двурядные.

У пятилетнего побега перидерма отсутствует. При росте побегов эпидермальные клетки не слущиваются. Они сильно кутиinizуются. Процесс кутинизации распространяется на боковые и внутренние тангентальные стенки клеток эпидермы. Толщина эпидермы достигает 51.1 мкм. Количество слоев клеток коровой паренхимы возрастает до 12, достигая толщины 787 мкм. Длина клеток соответственно увеличиваются до 131.1 мкм, при относительном постоянстве ширины клеток (80 мкм) в пучках к пятому году жизни увеличивается количество и размеры склереид в два раза, толщина флоэмы (до 111.5 мкм) и ксилемы (до 909 мкм).

К специфическим особенностям анатомического строения побега *A. oxycedri* в условиях Внутреннегорного Дагестана можно отнести отсутствие трихом, вторичных изменений коровой части побега, слабое развитие склеренхимы, сохранение пучкового строения ксилемы и флоэмы, слабое развитие вторичной флоэмы относительно ксилемы, отсутствие выраженной сердцевинной и перимедулярной зоны. Все перечисленные признаки в той или иной мере связаны с полупаразитным образом жизни этого вида и могут быть отдельно интерпретированы.

Список литературы

Асадулаев З. М., Маллалиев М. М., Садыкова Г. А., Рамазанова З. Р. 2017. Состояние популяции *Juniperus oblonga* Bieb. в зависимости от распространения полупаразита *Arceuthobium oxycedri* (Dc.) Vieb. и совместного произрастания с *Pinus kochiana* Klotzsch в условиях Внутреннегорного Дагестана // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 19, № 2(3). С. 406–411.

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М. 312 с.

Самылина И. А., Аносова О. Г. 2007. Фармакогнозия. Атлас. Т. 1. М. 192 с.

Ciesla W. M., Geils B. W., Adams R. P. 2002. Hosts and Geographic Distribution of *Arceuthobium oxycedri* / PMPC-RN-11WWW: http://www.fs.fed.us/rm/pubs/rmrs_rn11/.

Wilson C. A., Calvin C. L. 1996. Anatomy of the dwarf mistletoe shoot system // Dwarf mistletoes: biology, pathology, and systematics. Washington. P. 95–111.

The anatomical structure of shoots of hemiparasite *Arceuthobium oxycedri* in terms of Innermountain Dagestan

Ramazanova Z. R. *¹, Asadulaev Z. M.², Sadykova G. A.²

¹*Makhachkala, Dagestan State Pedagogical University*

²*Makhachkala, Mountain botanical garden DSC RAS*

*E-mail: zulfiraram@mail.ru

The article is devoted to the study of the anatomical structure of the shoots *Arceuthobium oxycedri* (DC.) Bieb., which grows under conditions of the Innermountain Dagestan, for understanding relationships between the hemiparasite and the host (*Juniperus communis* subsp. *oblonga*). There are described basic tissues of shoots and their quantitative evaluation. There are identified characteristic anatomical features which associated with the semi-parasitic mode of life of this species: absence of trichomes, secondary changes in the cortical portion of the shoot, weak development of sclerenchyma, preservation of the bundle structure of xylem and phloem, weak development of secondary phloem relative to xylem and absence of frank core and perimedullary zone.

РАЗНООБРАЗИЕ ЭПИКУТИКУЛЯРНЫХ ВОСКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ SILENEAE (CARYOPHYLLACEAE)

Романова В. О. *, Кравцова Т. И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: veronique71@mail.ru

Семена гвоздичных имеют характерную скульптуру поверхности, определяемую особенностями формы бугорчатых (папиллозных) клеток экзотесты с волнистыми радиальными стенками, что неоднократно отмечалось в ботанической литературе. Эти клетки семенной кожуры гвоздичных нередко приводят как пример своеобразных бугорчатых клеток. В работах, выполненных с помощью сканирующего электронного микроскопа (Федосеев, 1988 и др.) показано, что поверхность наружной тангентальной стенки клеток экзотесты тонко скульптурирована (вторичная скульптура), имеющиеся на ней микробугорки, называемые также микропапилами, гранулами, бородавочками, имеют кутикулярное происхождение. Такая микроморфология наружной кутикулы семени характерна для всего семейства Caryophyllaceae. Отмечено, что бугорки кутикулы могут быть многочисленными (например, у *Melandrium*, *Elisanthe*) или редкими (*Gastrolychnis*).

На поверхности семенной кожуры смолевковых были обнаружены также восковые отложения. Специальные их исследования не проводились, и сведения о восках немногочисленные. Г. Е. Федосеев (1988) нашел, что у изученных им видов родов *Silene*, *Melandrium* и *Elisanthe* на поверхности семян обычно присутствует воск в виде матового налета; его нет, однако, у *Melandrium sachalinense* и *M. akinfievii*, а также у видов рода *Gastrolychnis*. В. И. Кожанчиков в своей диссертации, посвященной морфологии семян Caryophyllaceae, отметил, что блестящие семена имеются только у *Oberne procumbens* и, иногда, у *Silene acaulis*. На семенах смолевковых он различал желтоватый налет, характерный для родов *Melandrium* и *Otites*, и серебристый налет, характерный для рода *Silene*.

Известно, что структура и количество эпикуткулярного воска влияют на проницаемость кутикулы и степень намакаемости поверхности органов. В противоположность поверхности листьев, стеблей и плодов, отложения воска очень редко встречаются на поверхности семян. Они обнаружены преимущественно у очень мелких семян, поверхность которых обладает водоотталкивающими свойствами, например, у семян Droseraceae, Sarraceniacae. Морфология восковых отложений имеет также большое таксономическое значение и может использоваться как дополнительный диагностический признак (Metcalf, Chalk, 1979; Barthlott et al., 1998). Ранее отложения воска были найдены нами совместно с Э. С. Терехиным на поверхности семян некоторых Orobanchaceae: этот признак разделяет близкие роды *Orobanche* и *Phelipanche*. Для сравнительных исследований неоднократно разрабатывались классификация и терминология форм восковых отложений, основанные на исследованиях поверхности растений с помощью СЭМ; одна из последних таких работ, основанная на огромном фактическом материале, принадлежит W. Barthlott с соавторами (1998).

В задачи нашей работы входило: 1) выявить морфологические формы эпикутикулярных восковых отложений на поверхности семян у представителей трибы Sileneae (Caryophyllaceae), определить их локализацию; 2) выяснить таксономическую значимость этого нового для систематики трибы признака.

Поверхность семени изучена с помощью сканирующего электронного микроскопа у 45 видов трибы Sileneae из родов: *Agrostemma*, *Atocion*, *Carpophora*, *Coccyganthe*, *Coronaria*, *Elisanthe*, *Gastroluchnis*, *Ixoca*, *Lychnis*, *Melandrium*, *Minjaevia*, *Oberna*, *Otites*, *Pleconax*, *Silene*, *Sofianthe*, *Ussuria*, *Viscaria*, *Xamelinis* (по классификации Н. Н. Цвелева, 2001). Семена каждого вида (в 2–3 повторностях) рассмотрены с латеральной, дорзальной и вентральной сторон при увеличениях SEM x 200, x1000, x3000.

Наблюдения показали, что морфология эпикутикулярных восковых отложений на семенах представителей трибы разнообразна. Наиболее часто на наружной тангентальной стенке клеток экзотесты образования воска встречаются в виде зернистой пленки, иногда крупнозернистой (например, у *Silene jundzilibii*). Губчатые многослойные отложения воска у *S. cretacea* покрывают большую часть этой клеточной стенки, скрывая бугорки кутикулы. Зернистость может быть выражена лучше или хуже, а зерна, более или менее крупные, расположены часто или редко. Кроме этих, обычно присутствующих на семенах отложений, воска могут иметь вид:

паутинистой пленки, плоской, как, например, у *Atocion armeria* на поверхности лопастей клеток экзотесты или трехмерной паутинистой пленки, соединяющей бугорки кутикулы (*Coronaria coriacea*, *Silene anglica*);

гранул различной формы – 1) округлых глобул (*Coronaria coriacea*, *Elisanthe noctiflora*); 2) сходных с кристаллами отдельных прямоугольных пластинок (*Melandrium latifolium*); 3) пластинок, параллельно сближенных в стопки (*Melandrium dioicum*, *Silene caucasica*); 4) узких палочек (*Melandrium dioicum*); 5) пластинок и палочек, сближенных в неупорядочные, сходные с друзами, группы (виды рода *Melandrium*); 6) округлых и мелких овальных бляшек, более или менее уплощенных (*Coccyganthe flos-cuculi*);

кристаллов – 1) монокристаллов типа октаэдра (*Atocion armeria*, *Lychnis chalconica*); октаэдры несколько различаются у видов по форме, они более или менее изодиаметрические (*Atocion armeria*) или слегка вытянуты в ту или иную сторону (например, у *Silene tatarica*); они также могут значительно различаться по величине; 2) друз разнонаправленных кристаллов, которые обычно встречаются вместе с одиночными кристаллами (*Atocion armeria*); 3) друз параллельных кристаллов (*Coccyganthe flos-cuculi*);

встречаются также конгломераты кристаллов и некристаллических гранул (например, у *Coccyganthe flos-cuculi*, *Melandrium dioicum*).

Из этих форм восковых отложений наиболее крупными являются отдельные кристаллы и друзы (более 15 мкм длиной).

У *Melandrium dioicum* выявлен полиморфизм восковых отложений. Разные морфологические формы локализованы на разных сторонах одного семени: на латеральной стороне встречаются монокристаллы (октаэдры) и друзы, а на дорзальной стороне – овальные бляшки.

Обнаруженные на поверхности семян смолевковых эпикутикулярные структуры в виде зерен, гранул, палочек и пластинок, единичных или конгломератов, более или менее соответствуют некоторым из установленных W. Barthlott с соавторами (1998) типов эпикутикулярных восковых отложений. Кристаллы же, как монокристаллы, так и друзы, по-видимому, редко встречаются у растений, так как они не упоминаются в известных классификациях восковых покрытий; в литературе отмечены лишь расположенные пучками кристаллы (tufted crystals), например, на кутикуле бобовых и сходные с друзами конгломераты полигональных или многоугольных палочек среди восковых отложений другой формы. Еще одной особенностью семян гвоздичных является встречающееся у некоторых видов сочетание разных морфологических форм эпикутикулярных восковых отложений на одном семени.

Рассмотрение частоты встречаемости разных морфологических форм воска на семенах изученных видов показало, что наиболее распространенной формой являются кристаллы различного типа (обнаружены у 18 видов), одиночные кристаллы нередко встречаются вместе с друзами. Менее часто встречаются сходные с кристаллами пластины, палочки и их конгломераты (9 видов), а также глобулы (8 видов). Выявлено, что большое количество воска на поверхности семени сопровождается разнообразием его морфологических форм, что наблюдается, например, у *Coccyganthe flos-cuculi* и *Melandrium dioicum*.

Анализ встречаемости восковых отложений на поверхности семян у надвидовых таксонов трибы смолевковых показал, что кристаллы и кристаллоподобные отложения найдены у представителей более чем 50% изученных родов (у 11 из 21, по классификации Н. Н. Цвелева, 2001), а также в 6 секциях рода *Silene* s.str. (*Tataricae*, *Graminiformes*, *Spergulifoliae*, *Pinifoliae*, *Dichotomae*, *Silene*) из 9 изученных.

Сопоставление полученных нами предварительных результатов с результатами молекулярно-филогенетических исследований трибы (Oxelman, Lidén, 1995 и др.) показало, что эти отложения воска отсутствуют в монотипных базальных кладах, включающих по отдельности роды *Agrostemma*, *Eudianthe* и *Ixoca*, но имеются у представителей всех родов *Viscaria*-group (*Atocion*, *Minjaevia*, *Viscaria*) в виде призматических кристаллов, иногда в сопровождении друз разнонаправленных кристаллов (*Viscaria*) и у всех родов *Lychnis*-group (*Coccyganthe*, *Coronaria*, *Lychnis*). В *Lychnis* group морфологические формы воска более разнообразны и включают кроме призматических кристаллов и вышеуказанных друз друзы параллельных кристаллов, стопки прямоугольных пластинок, палочки, круглые и овальные бляшки. Обе ветви самой крупной клады – *Silene*-group, соответствующие, по молекулярным данным, двум под родам – *Silene* и *Behenantha* (= *Behen* (Moench) Bunge) содержат виды, у которых есть кристаллы воска на семенах. В под роде *Silene* кристаллы воска выявлены у *Silene gallica*, *S. tatarica*, *Xamelinis acaulis*. В под роде *Behen* они выявлены у *Silene dichotoma*, видов рода *Melandrium* (*M. album*, *M. dioicum*, *M. eriocalycinum*, *M. latifolium*), *Oberna behen* и не найдены у *Elisanthe noctiflora*, *Pleconax conica*, *Carpophora viscosa*, *Silenanthe zawadskii* и других изученных видов рода *Oberna*. Полученные результаты показывают, что у представителей разных родов могут преобладать разные морфологические формы воска: например, у *Coccyganthe flos-cuculi* заметно преобладают друзы параллельных кристаллов, а у *Melandrium dioicum* – отдельные кристаллы и друзы из разнонаправленных кристаллов. Ограниченность применения признаков наличия или отсутствия, а также морфологической формы эпикутикулярного воска на поверхности семени в систематике смолевковых связана с его нестабильностью: он присутствует не у всех образцов одного и того же вида.

Результаты исследования позволяют прийти к выводу о том, что наличие или отсутствие, а также количество и форма восковых отложений связаны не только с систематическим положением таксона в трибе *Sileneae*, но также с экологией вида, а именно, приуроченностью к сырым местообитаниям. Наибольшее количество воска обнаружено на поверхности семян двух видов – *Coccyganthe flos-cuculi* и *Melandrium dioicum*. Первый растет на сырых пойменных лугах и полянах, на влажных полях и окраинах болот, второй – в сырых лесах (лиственных и смешанных), оврагах, тенистых местах, на опушках леса.

Список литературы

- Федосеев Г. Е. 1988. Анатомо-морфологическое исследование семян представителей родов *Melandrium* Roehl. и *Silene* L. // Биол. науки. № 6. С. 58–68.
- Цвелев Н. Н. 2001. О родах трибы смолевковых (*Sileneae* DC., *Caryophyllaceae*) в Восточной Европе // Новости сист. высш. раст. Т. 33. С. 90–113.
- Barthlott W., Neinhuis C., Cutler D., Ditsch F., Meusel I., Theisen I., Wilhelmi H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 126, N 3. P. 237–260.
- Metcalf C. R., Chalk L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford.
- Oxelman B., Lidén M. 1995. Generic boundaries in the tribe *Sileneae* (*Caryophyllaceae*) as inferred from nuclear rDNA sequences // Taxon. Vol. 44, N 4. P. 525–542.

A diversity of epicuticular waxes on the seed surface of tribe *Sileneae* representatives (*Caryophyllaceae*)

Romanova V. O.*, Kravtsova T. I.

Saint Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: veronique71@mail.ru

Seed surface of 45 species from 21 genera of the tribe *Sileneae* (according to N. N. Tzvelev, 2001) was studied using SEM. Epicuticular structured waxes were revealed on the exotesta cells in 24 species. There is a considerable diversity of their morphological forms: granular or cobweb films, granules of various shapes—rounded globules, rectangular plates and narrow sticks (separate or close to Druze-like groups), more or less flattened rounded and oval platelets, prismatic crystals, druses of multidirectional or parallel crystals, conglomerates of crystals and non-crystalline granules. The largest quantity of waxes was found on the seeds of *Coccyganthe flos-cuculi* and *Melandrium dioicum* – two species that are associated with wet habitats; the abundance of waxes is accompanied by a wide range of their morphological forms. Taxonomic and ecological significance of this character is discussed.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ *SANGUISORBA OFFICINALIS*

Савиных Н. П.*, Шабалкина С. В., Пересторонина О. Н.

Киров, Вятский государственный университет

*E-mail: savva_09@mail.ru

Рациональное использование растений основано на оценке их ресурсного потенциала. Это затрудняется из-за не всегда корректной характеристики строения растений с современных позиций. Поэтому изучение структуры, прежде всего, травянистых лекарственных растений для этих целей актуально и своевременно. Объект настоящего исследования – *Sanguisorba officinalis* L., препараты на основе которой обладают бактерицидным, вяжущим, кровоостанавливающим, болеутоляющим, противовоспалительным, слабительным, ангиоспастическим, гемостатическим, диуретическим и другими фармакологическими свойствами, применяются в народной медицине.

Имея голарктический тип ареала, *S. officinalis* распространена в Европе до севера Исландии, в северной и западной Ирландии, в Шотландии и Англии, в Южной Скандинавии; в Центральной Европе – до Пиренеев и северных Аппенин, а также в Западной и Восточной Сибири, на Урале и Дальнем Востоке, на Камчатке, Командорских островах, в Приамурье и Приморье (Юзепчук, 1941). Растет преимущественно на суходольных и заливных лугах, в луговых степях, по лесным опушкам. В Кировской области, где проведено данное исследование, этот вид приурочен к старым участкам притеррасных пойм. Встречается локально, но достаточно большими ценопопуляциями, активно размножается семенами.

Сведения по биоморфологии *S. officinalis* разрознены (Ермакова, Зайцева, 1993). В них отсутствует информация об общем габитусе растений, особенно с позиций воздействия их на среду, не показаны изменения его в онтогенезе. Поэтому цель данного исследования – характеристика структурной организации особей кровохлёбки лекарственной для оценки их состояния в природе и выявление наиболее значимых показателей при определении запасов лекарственного сырья. Для этого было изучено строение особей на разнотравно-злаковых пойменных лугах в окрестностях пос. Аркуль Нолинского района Кировской области (N 57°17' E 50°01') и г. Кирова (N 58°37' E 49°44'). Оба луга расположены на невысоких гривах, перемежающихся понижениями, небольшими болотцами и пойменными озерцами. *S. officinalis* растет здесь преимущественно по гривам в виде отдельных удаленных друг от друга особей и с образованием группировок в виде полос размерами до 55×6 м. Встречается также на западных склонах грив, в понижения почти не заходит.

Отдельные особи достаточно компактны и хорошо выделяются на фоне общей растительности, особенно в период цветения и плодоношения, а весной – по остаткам прошлогодних генеративных побегов.

Основным методом исследования был способ описания структуры растения, предложенный И. Г. Серебряковым (1952) на основе классического сравнительно-морфологического анализа. Побегообразование оценено с позиций Т. И. Серебряковой (1977) о моделях побегообразования, Н. П. Савиных и Т. А. Мальцевой (2008) о модульной организации растений. У каждой особи определяли тип биоморфы по степени воздействия их на среду обитания (Ценопопуляции, 1976), измеряли диаметр растения по трем наибольшим показателям, учитывали длину листьев, их число, число листочков в составе сложного листа, соотношение размеров листовой пластинки и черешка, число и особенности строения вегетативно-генеративных побегов. В данном сообщении приводятся основные особенности структурной организации *S. officinalis*, необходимые, по нашему мнению, для оценки состояния особей и запасов растительного сырья, поскольку биологические активные вещества содержатся в основном в корневищах и корнях этого растения.

Растения имеют семенное происхождение и на первых этапах представлены моноцентрическими особями с хорошо выраженным главным корнем и стержневой корневой системой. При сохранении главного корня на начальных этапах онтогенеза формируется сначала стержнекорневое, а затем – каудексовое растение с диаметром вертикального эпигеогенного корневища до 1.7 см. На склонах грив пойменных лугов в условиях подтопления главный корень отмирает, но на эпигеогенном корневище формируются утолщенные придаточные стеблеродные корни, располагающиеся параллельно поверхности почвы. Такое развитие корней, вероятно, определяется условиями подтопления и обеспечивает воздушный баланс корневой системе и растению в целом. Эти особи компактны: в диаметре 15×16×10 см (по трем наибольшим измерениям). Со временем особи разрастаются, с увеличением возраста имеют большие размеры – до 120×90×84 см (по трем наибольшим измерениям). Далее из-за морфологической дезинтеграции отдельные участки побеговых систем становятся самостоя-

тельными партикулами с плагиотропными эпигеогенными корневищами, которые существуют в рамках единого перекрывающегося фитогенного поля. Жизненная форма становится неявнополицентрической. Позднее, по мере разрастания, по краям исходной особи *S. officinalis* существует достаточно долго в виде отдельных партикул, возникающих при дальнейшей морфологической дезинтеграции. Габитуально они имеют вид отдельного образования. Такие дочерние особи существуют в виде относительно компактного клона, их условно можно назвать вторично моноцентрическими. В ходе дальнейшего развития отдельные партикулы существуют самостоятельно и являются настоящими моноцентрическими короткокорневищными растениями. В ряде случаев онтогенез растения неполный, с пропуском отдельных состояний и ранним переходом к короткокорневищному моноцентрическому растению. Это результат поливариантности развития растений. Поэтому оценить состояние ценопопуляции *S. officinalis* и, соответственно, его ресурсный потенциал можно даже при простом определении жизненной формы у большей части особей и соотношении числа растений моноцентрических, неявнополицентрических и вторично моноцентрических.

Структурный элемент особи у *S. officinalis* – многолетняя побеговая ось, формирующаяся по моноподиальной розеточной модели побегообразования. Она образована двумя типами побегов: многолетними вегетативными розеточными с ассимилирующими листьями срединной формации и однолетними вегетативно-генеративными удлинёнными. Последние развиваются из пазушных почек листьев текущего года розеточного побега. Вегетативно-генеративные побеги различаются по длине междоузлий, особенно первого. Это регламентируется высотой растений верхнего травянистого яруса. Различны и соцветия. Парциальные соцветия головчатые. Они могут быть одиночными, а из их совокупностей формируются кисти, двойные кисти и даже метелки, в результате чего изменяется семенная продуктивность особи. В составе одной оси бывает чаще 1–2 таких побега. После цветения на апексе розеточной оси формируются еще метамеры с ассимилирующими листьями. В результате в течение одного вегетационного сезона развивается годовой прирост из совокупности метамеров с короткими междоузлиями и узлами с ассимилирующими листьями с почкой, а также расположенными между ними, подобно интеркалярным соцветиям, участками с вегетативно-генеративными пазушными побегами. Этот годовой прирост соответствует элементарному побегу, формирующемуся в течение одного периода роста. Из них образуется многолетняя, до 5 раз раз цветущая побеговая ось. На завершающих этапах её развития в составе элементарных побегов отсутствуют вегетативно-генеративные побеги. Заканчивается развитие оси отмиранием апекса. Эта система из нескольких элементарных побегов формируется в течение моноподиального нарастания оси, поэтому она представляет собой универсальный модуль – элементарную единицу побеговой системы этого растения, закономерно и регулярно повторяющуюся в онтогенезе особи.

Состоят побеговые оси *S. officinalis* всего из двух поворающихся элементов (элементарных модулей): короткого междоузлия, узла с листом срединной формации и почкой или вегетативно-генеративным однолетним побегом. Такой тип структурной организации – с небольшим числом элементарных модулей – свойственен многим древесным растениям. Как и у них, у этого растения кажущаяся простота структурной организации компенсируется стабильностью ассимилирующих структур и вариабельностью органов репродукции в виде разнообразных по числу парциальных соцветий синфлоресценций.

Из почек, расположенных в пазухах ассимилирующих листьев розеточных побегов, за счёт рассеянного ветвления образуются новые побеговые оси. В результате из них формируются симподиальные системы, ветвление в которых обычно достигает 4-го порядка.

На начальных этапах онтогенеза побеговая система моноцентрических растений образована одной осью, чаще ортотропной с вертикальным эпигеогенным корневищем, позднее – несколькими каудиклами, сообщающимися с главным корнем. Далее – при развитии симподиев с плагиотропными укореняющимися побеговыми осями – растение становится неявнополицентрическим стержнекорневым короткокорневищным, а позднее – короткокорневищным.

Новые побеговые оси развиваются в разное время. Поэтому в составе одного растения могут быть оси на разных этапах своего развития: в вегетативной фазе, когда формируются элементарные вегетативные побеги; в вегетативно-генеративной – при образовании цветущих побегов; в фазе вторичного вегетативного нарастания – на последних этапах ее развития. А после прекращения моноподиального нарастания, как и резиды гипогеогенных корневищ – в фазе вторичной деятельности, выполняя функции сохранения морфологической целостности особи и запаса питательных веществ. В результате у одного растения имеются листья с разным числом листочков и различными, особенно

сложными соцветиями. Это связано с тем, что разные побеговые оси в составе одной особи находятся в разных фазах своего развития. Поэтому оценить состояние особей в ценопопуляции *S. officinalis* при ресурсных исследованиях можно и по числу побеговых осей, как универсальных модулей в её составе, и по их строению.

Выводы.

1. Жизненная форма *S. officinalis* изменяется в онтогенезе не только по строению подземных органов, но и по степени воздействия растения на среду: стержнекорневые и каудексовые растения – моноцентрические, на последних этапах при сохранении морфологической целостности – неявнополицентрические, короткокорневищные – неявнополицентрические или в виде компактных клонов, отдельные партикулы на границах бывших неявнополицентрических особей – вторично моноцентрические.

2. Структурная единица особей *S. officinalis* – многолетняя побеговая ось из нескольких элементарных побегов, формирующаяся по моноподиальной розеточной модели побегообразования; в составе зрелых и позднегенеративных особей они находятся в разных фазах развития.

3. Оценить возрастную структуру и ресурсный потенциал ценопопуляций *S. officinalis* целесообразно по типу габитуса особей и числу побеговых осей в её составе с учетом фаз их развития.

4. Сравнение структурной организации *S. officinalis* в разных участках её ареала и местообитаниях позволит по-новому оценить историю этого вида и особенности развития пойменных лугов в условиях меняющегося климата.

Выражаем благодарность за помощь в полевых исследованиях К. В. Щукиной, научному сотруднику лаборатории общей геоботаники БИН им. В. Л. Комарова.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 16-04-01073)

Список литературы

Ермакова Е. М., Зайцева Г. А. 1993. Кровохлебка лекарственная // Биол. флора Московской области. Вып. 9, ч. 2. М. С. 39–70.

Савиных Н. П., Мальцева Т. А. 2008. Модуль у растений как структура и категория // Вестн. ТвГУ, сер. «Биология и экология». Вып. 9. С. 227–233.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 390 с.

Серебрякова Т. И. 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модулях их преобразований // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т. 82, вып. 2. С. 112–128.

Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М. 217 с.

Юзепчук С. В. 1941. Род 758. Кровохлебка – *Sanguisorba* L. // Флора СССР. Т. X. М., Л. С. 421–429.

Structural organization *Sanguisorba officinalis*

Savinykh N. P.*, Shabalkina S. V., Perestoronina O. N.

Kirov, Vyatka State University

*E-mail: savva_09@mail.ru

Three biomorphs of *Sanguisorba officinalis* are identified by the degree of impact of the individual on the environment: monocentric, implicitly polycentric, secondary monocentric. The development of a shoot system based on a monopodial rosette model of shoot formation is described. Two variants of elementary modules with differ in axial structures are defined in it. It is recommended to use the habit type of the individual and the number of running axes to assess the resource potential.

СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ И АРХИТЕКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ У ОДНОЛЕТНИКОВ

Степанова А. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: AStepanova@binran.ru

Анализ строения вторичной ксилемы (ксилотомия) широко используется в разных отраслях ботаники. Однако однолетние травянистые растения в такие работы включают относительно редко. Единственное существующее на данный момент теоретическое обобщение, касающееся строения

вторичной ксилемы трав – теория педоморфоза в древесинах двудольных (Carlquist, 1962), полагает типичными для травянистых растений лестничную поровость боковых стенок сосудов, широкие и высокие лучи либо отсутствие лучей, тонкостенные широкопросветные волокна, замещение механических элементов паренхимными клетками (Carlquist, 1962). Также было высказано предположение о связи между типом соцветия однолетнего растения и признаками его вторичной ксилемы (Кондратьева-Мельвиль, 1979 и др.) Эти работы, однако, проведены на небольшом количестве объектов, без количественных данных и статистической обработки.

Цель работы – обзор основных признаков вторичной ксилемы однолетних растений и анализ их корреляций друг с другом и типом соцветия. Данные взяты из литературы (Биологическая флора Московской области, Онтогенетический атлас лекарственных растений; и др.) и Интернет-базы Swiss Federal Research Institute WSL (<https://www.wsl.ch/dendropro/xylemdb/>), дополнены собственными исследованиями. Всего изучено 61 однолетнее растение из 38 родов и 14 семейств. Из них с моноподиальными соцветиями – 50, с симподиальными – 11. Статистический анализ заключается в вычислении рангового коэффициента корреляции Спирмана в программе Statistica (vers. 10).

У всех изученных видов вторичная ксилема представлена одним кольцом прироста. Сосуды у большинства (44) видов узкие, не более 50 μm , у остальных в диапазоне 50–100 μm , расположены в радиальных цепочках, реже в радиальных цепочках и одиночные либо только одиночные, у одного вида (*Galinsoga parviflora* Cav. (Asteraceae)) преимущественно в небольших группах. Перфорационные пластинки простые, лестничные перфорации встречаются только у *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae) и *Bidens cernua* L. (Asteraceae). Межсосудистые поры точечные очередные, лестничные поры встречаются у 4 видов: *Bifora radians* Bieb. (Apiaceae), *Medicago rididula* L. (Fabaceae), *Clarkia purpurea* A. Nelson a. J. F. Macbr. (Onagraceae) и *Papaver somniferum* (Papaveraceae). Механические элементы представлены волокнами с относительно тонкими стенками (только тонкими или от тонких до утолщенных); у всех 4 изученных видов из семейства Fabaceae (*Ononis mitissima* L., *Melilotus indica* (L.) All., *Medicago rididula*, *Onobrychis caput galli*) волокна толстостенные. Аксиальная паренхима у 21 вида отсутствует или трудноразличима, у всех видов из семейства Fabaceae вазикентрическая, у *Veronica cymbalaria* Bodard (Scrophulariaceae) и *P. somniferum* (Papaveraceae) – паратрахеальная и первазивная, у остальных видов – более или менее скудная паратрахеальная. Лучи отсутствуют у 23 видов, относительно широкие (5–12-рядные) у *Asperugo procumbens* L. (Boraginaceae) и *Kickxia spuria* (L.) Dumort. (Scrophulariaceae), у остальных видов узкие (рядность в диапазоне от 1 до 5).

Для статистического анализа использовали следующие признаки и их градации: тип главного соцветия (моноподиальное; симподиальное), группировка сосудов (одиночные; в радиальных цепочках; другое), диаметр сосудов (очень узкие: <20 μm ; узкие: 20–50 μm ; широкие: 50–100 μm), перфорационные пластинки (исключительно простые; простые и лестничные), межсосудистые поры (точечные; лестничные), волокна (отсутствуют; тонкостенные; с утолщенными стенками), аксиальная паренхима (отсутствует; паратрахеальная; первазивная), лучи (отсутствуют; узкие (1–3-рядные); средние (2–8); широкие (5–12); очень широкие (>10)). Значимые корреляции при $p < 0.05$ обнаружены для следующих пар признаков: группировка сосудов и аксиальная паренхима, диаметр сосудов и лучи, перфорационные пластинки и лучи, межсосудистые поры и аксиальная паренхима, лучи и аксиальная паренхима. С типом соцветия коррелируют особенности волокон и аксиальной паренхимы, таким образом, для симподиально нарастающих растений более характерны волокна с утолщенными стенками и обилие аксиальной паренхимы.

Исследование выполнено в рамках государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме АААА-А17-117051810115-1 "Молекулярные и клеточные механизмы стрессоустойчивого развития и продукционного процесса у таксонов Embryophyta с различной эволюционной историей" и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-07736).

Список литературы

- Биологическая флора Московской области. 1974–2000. Вып. 1–14. М.
 Кондратьева-Мельвиль Е. А. 1979. Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Тр. Ленинградского о-ва испыт. природы. Л. Т. 74.
 Онтогенетический атлас лекарственных растений. 1997. Учеб. Пособие. Йошкар-Ола. 239 с.
 Carlquist S. 1962. A theory of the paedomorphosis in dicotyledonous woods // Phytomorphology. Vol. 12. P. 30–45.

Wood anatomy and architecture of annual plants

Stepanova A. V.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: AStepanova@binran.ru

Wood anatomy of 61 annual plants from 38 genera and 14 families analyzed and compared with their architectural characters. Morphological characters – the organization of inflorescence (monopodial or sympodial) and anatomical data were taken from literature and Internet Data Base of Swiss Federal Research Institute WSL. Statistical analyses consisted in Spearman's rank correlation coefficient estimation. Wood of annual plants mainly composed by arranged in radial multiples narrow vessels with simple perforation plates and alternative pits, fibers with thin or thin-to-thick walls, paratracheal or pervasive axial parenchyma and narrow (1-5-seriate) rays. Axial parenchyma and rays are absent or unclear in wood of many species (21 for axial parenchyma and 23 for rays). Correlation analyses shows that abundance of axial parenchyma and fibers with thick walls are more common for plants with sympodial inflorescences.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СТЕБЛЯ СЕВЕРОКАВКАЗСКИХ ВИДОВ *POLYGALA ANATOLICA*, *POLYGALA ALBOWII*Телицына И. В.^{1*}, Галкин М. А.¹, Шванова В. В.², Елисеева Л. М.¹, Безроднова Е. И.¹¹Пятигорск, Пятигорский медико-фармацевтический институт²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: irinajem@yandex.ru

Род *Polygala* (истод) на Северном Кавказе является единственным родом семейства Polygalaceae. Род *Polygala* включает половину всех видов семейства (500 из 1000). На территории Кавказа насчитывается от 27 видов *Polygala* (Черепанов, 1996) до 30 (Невский, 1949), а в пределах Северного Кавказа С. А. Невский и С. Г. Тамамшян (1949) и А. И. Галушко (1980) указывают 7 видов, но по разному трактуют их состав.

Цель настоящей работы – исследование структуры стебля у двух северокавказских видов *Polygala anatolica* Boiss. et Heldr. и *Polygala albowii* Kem.-Nath., с целью поиска дополнительных, к ранее обнаруженным нами, анатомических диагностических признаков, позволяющих разрешить проблематичный систематический статус *Polygala albowii*. Материал для работы был взят из гербария Пятигорского медико-фармацевтического института с образцов, собранных С. Ф. Джумыркой и И. В. Телицыной в Карачаево-Черкессии, Кабардино-Балкарии, Дагестане, Северной Осетии и Ставропольском крае. Сухие фрагменты чашечки изучались с помощью сканирующего электронного микроскопа JEOL.

Северокавказские виды истодов мы разделили на 3 группы, положив в основу признаки, затрагивающие особенности их анатомической и морфологической структуры и традиционно используемые в систематике *Polygala* (Жемчугова, 2010).

Первая группа объединяет два вида: *P. alpicola* Rupr. и *P. caucasica* Rupr. Виды относятся к типовой подсекции.

Вторая группа включает *P. anatolica* Boiss. et Heldr., *P. albowii* Kem.-Nath., *P. amoenissima* Tamamsch., *P. alata* Tamamsch., *P. comosa* Shuckr., относящиеся также к типовой подсекции.

Третья группа включает *P. sosnowskyi* Kem.-Nath. и *P. sibirica* L. Виды относятся к секции *Mirgatoria* Tamamsch.

Среди северокавказских видов, сгруппированных нами в 3 группы, проблематичное положение имеют виды из второй и из третьей группы.

Из второй группы проблематичный статус имеет *P. albowii* – он был выделен Л. М. Кемуляриа-Натадзе (1948) из состава *P. anatolica*, однако Галушко (1980) не признает его обособленности.

Из третьей группы спорные мнения вызывает *P. sosnowskyi*, который был выделен Кемуляриа-Натадзе (1948) из состава *P. sibirica*, но обособленность его не признана Галушко (1980).

Истоды, объединенные во второй группе, имеют более крупные размеры растений, ветвящийся стебель, а также – наличие “хохолка” на верхушке соцветия. При исследовании признаков чашечки цветка *Polygala anatolica* Boiss. et Heldr. и *Polygala albowii* Kem.-Nath. (Жемчугова, 2010), нами было установлены значительные их отличия: разные формы эпидермальных клеток крыльев и чашечки. *P. anatolica* имеет клетки крыла округлые, с отчетливыми папиллами, среди которых встречаются ано-

мощные устьица. У *P. albowii* клетки эпидермы преимущественно удлиненные, неправильной формы, без папилл, устьица не найдены. У обоих видов опушение крыльев отсутствует, а по их краям расположены папиллы. Эпидерма чашелистика *P. anatolica* образована сильно вытянутыми прямоугольными клетками со скошенными концами; эпидермальные клетки *P. albowii* прямоугольные, но менее вытянутые. По краю чашелистика у *P. albowii* расположены одноклеточные трихомы с сосочковидными выростами; у *P. anatolica* опушение очень скудное, сосредоточенное возле верхушки. У обоих видов встречаются аномотные устьица. Таким образом, наши данные подтверждают мнение Кемулярия-Натадзе (1948) о самостоятельности вида *P. albowii*, выделенного ею из состава *P. anatolica* (Жемчугова, 2010).

С целью поиска дополнительных диагностических признаков, мы исследовали также анатомическое строение стеблей *P. anatolica* и *P. albowii*. Микроскопическое строение стебля имеет ярко выраженную структуру магнолиописид: четкое подразделение на три блока тканей – покровную ткань, кору и центральный цилиндр. Ранее исследованные автором вегетативные органы (лист, корень и цветонос) *P. anatolica*, позволяют сделать следующие выводы: если лист полностью лишен механической системы, то в стебле нами обнаружены, при использовании методики серийных срезов, – волокна в области перицикла. Волокна неодревесневшие, крупные, с меняющейся формой в направлении от верхней части к нижней, с уменьшающимся размером полости волокон. Тогда как волокна у *P. albowii* выражены значительней, что выражается в более крупных в количественном отношении их ассоциации в области перицикла. Волокна залегают не сплошным кольцом, а группами. Анализ результатов микроскопии стеблей видов позволил сделать вывод, что волокна больше и в качественном и в количественном виде, представлены у *P. albowii*.

Непучковый тип строения проводящей системы, слагающий сифоностель, у *P. albowii* представлен в области ксилемы не только древесной паренхимой, трахеями и трахеидами, как у *P. anatolica*, но и клетками древесных волокон. Причем доля трахеид у *P. albowii* превалирует.

Таким образом, такие признаки анатомии стебля, как состав и объем ксилемы, волокон в перициклической зоне, степень опушения эпидермы, являются важными для целей систематики в определении исследуемых видов.

Список литературы

- Галушко А. И. 1980. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 2. Ростов-н/Д. С. 191–193.
 Жемчугова И. В., Шванова В. В., Оскольский А. А. 2010. Значение признаков чашечки цветка для систематики северокавказских видов рода *Polygala* (Polygalaceae) // Изучение флоры Кавказа: тезисы докладов Международной научной конференции (г. Пятигорск, 27 сентября – 1 октября 2010 г.). Пятигорск. С. 44–46
 Кемулярия-Натадзе Л. М. 1948. Новые дополнения к познанию рода *Polygala* L. // Заметки по систематике и географии растений. Вып. 14. Тбилиси. С. 24–37.
 Невский С. А., Тамашьян С. Г. 1949. Истодовые – Polygalaceae Lindl. // Флора СССР. Т. 14. М. Л. С. 246–266.
 Черепанов С. К. 1996. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

Comparative research of the anatomical structure of the stem of the North Caucasian species *Polygala anatolica*, *Polygala albowii*.

Telitsyna I. V.^{1*}, Galkin M. A.¹, Shvanova V. V.², Yeliseyeva L. M.¹, Bezrodnova E. I.¹

¹Pyatigorsk, Pyatigorsk Medico-Pharmaceutical Institute

²St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: irinajem@yandex.ru

The team of authors studied the anatomy of the North Caucasian species *Polygala anatolica* Boiss. et Heldr. and *Polygala albowii* Kem.-Nath., to find solutions for the problematic status of *Polygala*. Self-sufficiency of *P. albowii*, dedicated by L. M. Kemularia-Nathadze, is a controversial issue because A. I. Galushko did not recognise separateness of the species. Then arose the need to find additional diagnostic features. At the time were established following advanced diagnostic features of species: the degree of omission epidermal stem; amount of the xylem and the phloem composition. Bast fibers of the phloem of *P. anatolica* denominated greater. Also in the bark of *P. anatolica* collenchyma smaller volume, but more marked chlorenchyma. Furthermore, it was found that endoderm *P. albowii* more expressed and is clearly to strengthen in the bark. The revealed diagnostic signs allow you to take the point of view of Natadze-Kemularia of the independence type *P. albowii*.

ФУНКЦИИ АРИЛЛУСА *LITCHI CHINENSIS*

Трусов Н. А.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

E-mail: n-trusov@mail.ru

Ариллусы характерны для представителей различных таксонов Покрытосеменных, а также для некоторых Голосеменных. Они развиваются у растений из разных семейств, родов и даже у разных видов одного рода, и характерны для различных типов плодов, как сухих, так и сочных. В большинстве случаев ариллус является полифункциональной структурой (Трусов, 2016, Михайлова, 2017). Одной из его основных признаваемых функций является обеспечение диссеминации.

В настоящее время ведется изучение сухих плодов, семена которых имеют ариллусы. Таковыми являются плоды *Euonymus* L., *Asarum* L., *Euphorbia* L. и *Litchi* Sonn., характеризующиеся различным типом диссеминации. Предпринимается попытка выяснить долю участия ариллуса в распространении их семян, т.е. показать связь структуры с функциями.

Litchi chinensis Sonn. (Личи китайское) является продовольственно важной культурой ряда субтропических стран. Съедобная часть представляет собой ариллус. При этом данные об ариллусе личи в литературе присутствуют, но недоступны в силу специфики источников (китайские и индийские сельскохозяйственные журналы) и времени публикации (середина прошлого века). Единственное, что удалось обнаружить по строению ариллуса личи, это данные о его морфологической природе, L. van der Pijl (1955), цитируя I. Banerji и K. L. Chanduri (1944) называет ариллус личи ариллодием, разрастанием фуникулуса и экзостомы. Такая же и единственная информация присутствует в сводке «Сравнительная анатомия семян» (Доуэльд, 1996). Строение перикарпия достаточно подробно было изучено И. О. Яценко (2011), а структура семенной кожуры описана в сводке «Сравнительная анатомия семян» (Доуэльд, 1996). Также имеются данные про рост плодов личи, но без привязки к их морфолого-анатомическому строению (Huang, Qiu, 1987).

По этим причинам была предпринята попытка собственного изучения морфолого-анатомического строения и определения морфометрических показателей плодов личи, с учетом выявления особенностей их строения в связи с диссеминацией.

Плоды личи имеют эллипсоидную, реже яйцевидную форму. Поверхность бугорчатая. Длина плода варьирует в пределах 3.10–4.76 см (в среднем – 3.68±0.30 см), диаметр плода 2.60–3.80 см (в среднем – 3.20±0.22 см). Длина семени варьирует от 2.00 до 2.50 см (в среднем – 2.20±0.10 см), диаметр от 1.10 до 1.40 см (в среднем – 1.24±0.14 см). При этом ариллус занимает около 70% объема плода.

Перикарпий многослойный. Наружный слой из мелких клеток, слегка заостренных или округло выступающих на поверхности плода, с утолщенной клеточной оболочкой. Под ним слой радиально вытянутых склереид с сильно утолщенными клеточными стенками. Основной объем перикарпия составляет паренхима. Ее клетки тонкостенные, округлые, слегка тангентально уплощенные. Ближе к периферии в паренхиме имеются крупные схизогенные вместилища. Клетки нижележащих слоев паренхимы более уплощенные, располагаются более рыхло. Здесь же проходят проводящие пучки, окруженные склеренхимной обкладкой. Нижний слой перикарпия представлен мелкими тонкостенными таблитчатыми клетками. Строение перикарпия соответствует таковому, описанному в литературе (Яценко, 2011).

Семя одиночное, цилиндрическое или яйцевидное, вытянутое по оси плода, твердое. Семенная кожура многослойная. Снаружи слой мелких слегка вытянутых радиально толстостенных клеток. В нижней части они имеют тонкий слой кутикулы. Основной объем семенной кожуры составляют тангентально уплощенные крупные толстостенные клетки. В более глубоких слоях, при продвижении к центру семени, эти клетки облитерируют. В семенной коже присутствуют проводящие пучки. Клетки семенной кожуры имеют окрашенные в коричневый цвет клеточные оболочки. Строение семенной кожуры сходно с описанным в литературе (Доуэльд, 1996).

Зародыш занимает основной объем семени. Клетки его паренхимные, тонкостенные, слегка вытянутые радиально. В клетках многочисленные включения, вероятнее всего имеющие липидную природу.

Ариллус сочный, полностью закрывает семя, при этом относительно легко отделяется от семени. Снизу на $\frac{1}{2}$ – $\frac{2}{3}$ ариллус обрастает семя как труба, далее имеет свободный отгиб с двумя лопастями. Один их концов отгиба 1–2 раза спирально закручивается вокруг семени, в том числе и под закрытой трубчатой частью ариллуса частью семени, реже прикрывает семя сверху. Вто-

рой конец отгиба оборачивает семя сверху встык или слегка внахлест с противоположной частью отгиба.

Ариллус многослойный. Наружный слой представлен мелкими тонкостенными клетками. В нижней части ариллуса со стороны семени клетки мельче, слегка вытянуты радиально, имеют утолщенные клеточные стенки, окрашенные в коричневый цвет. Подобные клетки наблюдаются и по краю свободной от отгиба части ариллуса, при переходе из трубчатого участка в отгиб. Основной объем ариллуса составляют удлиненные вдоль семени паренхимные клетки. На поперечном срезе эти клетки полигональные, более крупные, часто с заметными ядрами. Расположены плотно, межклетники небольшие. В нижней части ариллуса на стороне семени несколько слоев паренхимных клеток имеют слегка окрашенные в коричневый цвет клеточные оболочки. Вместилища выделений и проводящие элементы отсутствуют. В зрелом плоде ариллус обрастает фуникулусом, но на данной стадии развития установить его морфологическую природу невозможно.

На основании полученных данных можно предположить следующие функции ариллуса личи:

1. Защита семени на ранних этапах развития и создание микроклимата. Осуществляется благодаря сочной консистенции ариллуса и полному закрыванию им семени. Закручивание части ариллуса вокруг семени может осуществиться только на ранних этапах развития плода.

2. Депонирование избытка ассимилятов и участие в обезвоживании перикарпия и семян в ходе созревания плода. Н. Huang и Y. Qiu (1987), изучая рост плодов личи, показали, что увеличение как сырой, так и сухой массы ариллуса происходит и на последних стадиях созревания плода, в то время как у перикарпия эти показатели снижаются, а у семени остаются на одном уровне. Поступление воды в ариллус также происходит до самого созревания плода.

3. Плоды личи сами не вскрываются и участия во вскрывании плода ариллус не принимает.

4. Ариллусы личи имеют характерный аромат, чувствующийся через перикарпий, что является первичным аттрактантом при привлечении агентов (в основном обезьяны), подобно ариллусам *Asarum*. Вторичные аттрактанты, закрепляющие рефлекс у распространителей, – вкусовые качества, питательная ценность и консистенция ариллуса.

Список литературы

- Доуэльд А. Б. 1996. Сем. Sapindaceae // Сравнительная анатомия семян. СПб. С. 317–339.
- Михайлова М. А. 2017. О монотипных секциях в роде *Corydalis* DC. (Fumariaceae) // Систематика и эволюционная морфология растений: Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (31 января – 3 февраля 2017 г., Москва). М. С. 258–261.
- Трусов Н. А. 2016. Морфологическая природа и функции ариллусов некоторых представителей родов *Aristolochia*, *Asarum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Euphorbia*, *Viola* и *Taxus* // Turczaninowia. Т. 19, № 3. С. 106–114. doi: 10.14258/turczaninowia.19.3.7
- Яценко И. О. 2011. Сравнительная карпология семейства Sapindaceae Juss. и близкородственных групп: Дис. ... канд. биол. наук. М. 189 с.
- Huang H., Qiu Y. 1987. Growth Correlations and Assimilate Partitioning in the Arillate Fruit of *Litchi chinensis* Sonn. // Australian journal of plant physiology. N 0310–7841. P. 181–188.
- Pijl van der L. 1955. Sarcotesta, aril, pulpa and the evolution of the angiosperm fruit. II // Verhandelingen der koninklijke nederlandse akademie van wetenschappen; afdeling natuurkunde; tweede sectie. Vol. 58. S. 307–312.

Functions of aril *Litchi chinensis*

Trusov N. A.

Moscow, Tsitsin Main Botanical Garden RAS

E-mail: n-trusov@mail.ru

The morphology-anatomical structure of the fruits of *Litchi chinensis* was studied. It is established that arils are multifunctional structures. Aril participate in the protection of the seed in the early stages of its development, the deposition of assimilates and water, and to attract agents for seed dispersal.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ИЗ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОЯСОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА И ВЫСОКИХ ШИРОТ (РОССИЯ)

Чавчавадзе Е. С.*¹, Умаров М. У.², Сизоненко О. Ю.¹, Волкова С. Б.¹

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Грозный, Комплексный научно-исследовательский институт им. Х. И. Ибрагимова РАН

*E-mail: echavcha@yandex.ru

В работе представлены результаты сравнительного эколого-ксилотомического анализа видов арборифлоры двух географически отдаленных регионов России, характеризующихся разнообразной и весьма суровой экологической обстановкой – это высокогорья Северного Кавказа (восточные районы) и районы Крайнего Севера. Такое сравнение не случайно, поскольку вертикальная поясность повторяет (конечно, с учетом элементов специфики) широтную зональность: в том и другом случае изменяется комплекс абиотических факторов – понижается температура, сокращается вегетационный период, изменяется солнечная радиация, влажность воздуха и почвы. Поэтому на пути адаптации растений к условиям высокогорий и высоких широт можно ожидать сходные черты в изменении их гидросистемы.

Арктическая флористическая область в азиатской части России, где собран наш материал, распространена на островах и побережье Ледовитого океана, расположенных в районах сплошной многолетней мерзлоты. Здесь отсутствуют многие роды и семейства, характерные для бореальных флор, в том числе голосеменные. Миниатюризация и нанизм сопровождаются у арктических растений высокой степенью кустистости и ветвистостью, долголетием и вегетативной подвижностью особей, что особенно ярко выражено у древесных видов. Небольшая высота особей (или клонов) компенсируется горизонтальным простиранием их от нескольких сантиметров до нескольких метров, что придает растительному покрову арктической безлесной области мозаичный характер.

Альпийский пояс в районах наших исследований (склоны Андийского хребта и перевала Харами) лежит на высотах 2300–2500 м н.у.м. Климат достаточно суровый с частыми снегопадами и сильными ветрами, а также интенсивной солнечной радиацией. Растительный покров развивается в условиях обильного, долго не сходящего снега, отсутствия многолетнего промерзания почвы (несмотря на низкие температуры), а также достаточного увлажнения при хорошем дренаже. Он представлен низкотравными лугами и зарослями, как правило, стелющихся кустарников и кустарничков, распространенных небольшими пятнами на скелетных горно-луговых почвах, осыпях и моренах. Видовой состав древесных растений очень скуден.

Древесина – сложная ткань. Образующие ее гистологические элементы объединены в системы – водопроводящую, механическую, запасную – взаимодействующие между собой структурно и функционально. Изучение реакции этих систем, и древесины в целом, на изменяющиеся условия среды у представителей различных групп цветковых растений – одна из важных проблем экологической анатомии. Этой цели и посвящено наше исследование.

Нами рассмотрены дендрологические материалы из фондов Ботанического музея, Гербария и отдела Геоботаники БИН РАН (Санкт-Петербург) и лаборатории Экологии Комплексного научно-исследовательского института (Грозный), относящиеся к 13 видам из 6 родов 4 семейств покрытосеменных растений. В основном это небольшие, как правило, простратные кустарнички (представители *Dryas*, *Pentaphylloides*, *Empetrum*, *Vaccinium*) и кустарники (*Rhododendron*, *Salix*).

Образцы каждого вида взяты в 3-х-кратной повторности. Срезы для микропрепаратов приготовлены на замораживающем микротоме фирмы Reichert (Австрия) в трех плоскостях – поперечной, тангентальной, радиальной. Ксилотомические описания и микрометрия выполнены по традиционным методикам (Metcalfе., Chalk, 1983). Структурный анализ вторичной ксилемы взятых видов проведен с применением фотонного микроскопа Axio Scope A1 Zeiss и методики кодирования признаков, включающей 20 групп признаков и более 160 их вариаций.

Вторичная ксилема представленных видов, относящихся к различным систематическим таксонам, достаточно разнообразна. Помимо постоянных элементов – члеников сосудов, клеток радиальных лучей и аксиальной паренхимы, она может включать только волокнистые трахеиды (*Empetrum*, *Rhododendron*, *Vaccinium*) или только волокна либриформа (*Salix*). Виды родов *Dryas*, *Pentaphylloides* отличаются более разнообразным составом, включающим еще и сосудистые трахеиды. В древесине некоторых исследованных видов спорадически наблюдаются трахеидоподобные сосуды с одной перфорацией на боковой стенке.

Тип древесины только рассеяннососудистый (*Salix*), или чаще в сочетании с полукольцесосудистым (все остальные). В очень узких слоях прироста размещается всего один ряд более крупных просветов вдоль границы в ранней части годичного кольца, поздняя древесина в них представлена 1–5 рядами сплюснутых в радиальном направлении трахеальных элементов и изредка отдельными клетками терминальной паренхимы. Такие слои прироста выглядят как кольцесосудистая древесина (*Salix*, *Dryas*).

Основные признаки, отвечающие за водопроведение, типы перфорационных пластинок и межсосудистой поровости, отличаются в том и другом случае особым многообразием. Форма членков сосудов волокновидная и цилиндрическая (длина превышает диаметр в 8–11 и в 2–7 раз соответственно), или, в основном, цилиндрическая (*Dryas*, *Salix*); арктические виды часто имеют удлинено-волокновидные и волокновидные членки сосудов вследствие очень малого диаметра просветов. Клювики членков сосудов могут быть длинными и короткими, иногда отсутствовать с одной стороны. Перфорационные пластинки лестничные (*Empetrum*, *Rhododendron*), лестничные в сочетании с простыми (*Dryas*), лестничные, изредка сетчатые в сочетании с простыми (*Vaccinium*) и только простые (*Pentaphylloides*, *Salix*). Межсосудистая поровость также представлена несколькими типами, как примитивными (лестничной, переходной в сочетании с супротивной), так и более специализированными (супротивной, очередной и смешанной) в различных сочетаниях у отдельных видов; а представители *Empetrum* и *Vaccinium* обладают всеми перечисленными типами поровости; исключительно точечной очередной – сомкнутой, сближенной и свободной поровостью отличается *Salix kazbekensis*.

Аксиальная паренхима скудная. Некоторое исключение представляют виды родов *Dryas* и *Pontaphylloides*, имеющие как мало специализированную апотрахеально-маргинальную паренхиму, так и более специализированную – паратрахеально-вазицентрическую. У всех рассмотренных нами видов лучевая паренхима занимает 25–30% объема древесины. В узких и средней ширины годичных слоях отмечено преобладание смешанно-гетерогенных и гетерогенных лучей в сочетании с гомогенно-палисадным типом. Растения, имеющие исключительно гомогенно-палисадные лучи, были отмечены нами только в некоторых наиболее суровых условиях Арктики.

Рассматривая исследованный материал в структурно-функциональном аспекте, можно отметить ряд общих и специфических черт, характерных для видов той и иной территории. Очень узкие и часто ложные слои прироста со слабо выраженной поздней древесиной обусловлены периодичностью работы камбия во время короткого вегетационного сезона, низкими температурами и бедностью почв. В особо жестких условиях Арктики границы годичных колец выражены только сужением радиальных размеров немногих элементов, без утолщения стенок, поэтому поздняя древесина, в обычном понимании, здесь не образуется. Наблюдается преобладание рассеяннососудистого типа древесины, значительно реже рассеяннососудистого в сочетании с полукольцесосудистым, последнее чаще встречается в альпийском поясе. По всей видимости, растения с более специализированной древесиной, адаптированной к условиям сезонного климата, не отбирались при заселении регионов с более суровыми условиями, так как при высокой относительной влажности и достаточном водоснабжении повышенная способность гидросистемы к проведению влаги не требовалась. Только для арктических районов характерно расположение сосудов радиальными цепочками, перемежающимися с крупнопросветными волокнистыми трахеидами; такая цепочка может тянуться через несколько годичных слоев прироста. Наблюдается сочетание одиночных и сгруппированных сосудов, причем с количественным перевесом первых у альпийских растений (Чавчавадзе и др., 2017). Только у арктических растений отмечено формирование многочисленных сосудов с малыми или очень малыми просветами, часто расположенными небольшими группами у внешней границы годичного кольца. Это наряду с расположением сосудов радиальными цепочками, обеспечивает быструю подачу воды из одного слоя в другой. Как в высокогорьях, так и в арктических широтах преобладают сосуды с угловатыми, реже овальными и округлыми просветами. Полигональные формы просветов способствуют увеличению площади контактов между сосудами и окружающими их элементами. Такие наиболее существенные признаки, как перфорационные пластинки и межсосудистая поровость в том и другом случае представлены всем разнообразием типов в различных комбинациях. Более примитивные лестничные перфорации с большим количеством перекладин могут иметь протяженность до двух третей длины членка сосуда, что наблюдается, в основном, у северных видов (Чавчавадзе и др., 2012). Сочетание простых и лестничных, реже сетчатых перфорационных пластинок физиологически выгодно арктическим и альпийским кустарникам и кустарничкам, поскольку более специализированные простые перфорации повышают эффективность водопроведения, а менее специализированные – лестничные и

сетчатые – обеспечивают безопасность гидросистемы, задерживая и рассеивая пузырьки воздуха, образующиеся при таянии снега и оттаивания почвы и защищая тем самым сосуды от эмболии (Ваас, 1990; Чавчавадзе, Сизоненко, 2002).

Обилие апотрахеальной и паратрахеальной паренхимы зависит от местообитания, погодных условий года и физиологического состояния растения. Особенностью некоторых арктических видов, обладающих большим количеством апотрахеальной (диффузной и цепочечной) паренхимы является примыкание ее клеток к сосудам и лучам в наиболее узких годичных слоях, что создает впечатление присутствия более специализированной паратрахеальной паренхимы – «ложной вазикентрической». Частично запасающую функцию берут на себя радиальные лучи и, в первую очередь, гомогенно-палисадного типа, которые наблюдаются во вторичной ксилеме всех исследованных видов. Гетерогенный и гомогенно-палисадный типы наиболее приспособлены для взаимодействия с осевыми элементами ксилемы кустарников со скудно развитой аксиальной паренхимой, функции которой они частично берут на себя. Особая роль в этом процессе принадлежит многорядным лучам с кроющими клетками, контактирующими одновременно с вертикальными и горизонтальными элементами. Кроме того, клетки многорядных лучей обладают высокой раневой реакцией, образуя каллус, что важно при заживлении поврежденных стеблей и, здесь же часто закладываются меристематические очаги, необходимые для образования придаточных органов. Улучшению контактов способствуют также огибание лучами сосудов и наличие перфорированных лучевых клеток.

Сравнительный эколого-анатомический анализ вторичной ксилемы альпийских и арктических растений показал регулярное проявление в этой ткани одних и тех же сочетаний признаков, их разнообразные комбинации являются адаптивной способностью растений сохранять функцию водопроведения и защитных механизмов в экстремальных условиях. Отличия в структуре ксилемы растений двух исследуемых нами территорий касаются в основном количественных показателей признаков, что объясняется, с нашей точки зрения, более суровыми условиями Арктики – наличием вечной мерзлоты, необычным световым режимом, частыми возвратами низких температур в вегетационный период и др.

Список литературы

Чавчавадзе Е. С., Умаров М. У., Сизоненко О. Ю., Волкова С. Б. 2017. Особенности адаптации вторичной ксилемы кустарников и кустарничков к условиям альпийского пояса (Северный Кавказ) // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С. 100–111.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. 2002. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков Арктической флоры России. СПб. 272 с.

Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю., Волкова С. Б. 2012. Пути адаптации вторичной ксилемы древесных растений к экстремальным условиям Арктики // Вест. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 27. С. 67–73.

Baas P. 1990. Oekologische Tendenzen in der Holzanatomie und ihre biologische Bedeutung // Anatomie europäischer Holzer. Berlin, Stuttgart. P. 739–762.

Metcalfе C. R., Chalk L. 1983. Anatomy of the Dicotyledons. Wood structure and conclusion of general introduction. Oxford. Vol. 2. 297 p.

The comparative xylotomical analysis of the dicotyledonous from high mountains the North Caucasus and the far north (Russia)

Chavchavadze E. S.^{*1}, Umarov M. U.², Sizonenko O. Yu.¹, Volkova S. B.¹

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² Grozny, Kh. Ibragimov Complex Institute RAS

*E-mail: echavcha@yandex.ru

We studied comparative anatomy of water-conducting tissue of 13 dicotyledonous species occurring in Russia in the Far North and high mountains of the east of the Caucasus. The same combinations of characters in secondary xylem both in Arctic and alpine plants were found. Such combination of characters promote the preservation of the water supply function and protective mechanisms. Structural rearrangements in the wood of these plants are considered to be an adaptation process which increases the potential for survival in extreme environmental conditions.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ГЛАВНОГО КОРНЯ ТРАВЯНИСТОГО РАСТЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ *MEDICAGO FALCATA* (FABACEAE)

Чеботарева К. Е.¹, Цоож Ш.², Степанова А. В.*¹

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

²Улаан-Батор, Институт общей и экспериментальной биологии АН Монголии

*E-mail: stepanovabot@mail.ru

Строение вторичной ксилемы травянистых растений в последние десятилетия привлекает внимание многих исследователей (обзор см.: Степанова, 2016), однако стабильность и вариабельность ее признаков остается малоизученным вопросом. Нами изучена изменчивость вторичной ксилемы травянистого растения модельном объекте *Medicago falcata* L. Образцы вторичной ксилемы брали из главного корня в нескольких см ниже корневой шейки и фиксировались в 60% этаноле, всего исследовано 20 хорошо развитых генеративных растений, возрастом не менее 3 лет. Изготовление анатомических препаратов, описания и измерения признаков производились по общепринятой методике (IAWA Committee, 1989); первое и последнее годичное кольца в анализ не включались. Для полученных данных вычислены средние значения, их коэффициент вариации, корреляции между признаками оценены с помощью коэффициента Спирмена.

В результате выделены стабильные и варьирующие признаки вторичной ксилемы. Стабильные признаки (значения коэффициента вариации 8–14): длина члеников сосудов, тяжей (клеток) аксиальной паренхимы и волокон, отношение длины волокна к длине членика сосуда и длины членика сосуда к длине тяжа аксиальной паренхимы, среднее число сосудов в группе, толщина стенок сосудов, диаметр волокон, число лучей на мм. Варьирующие признаки (значения коэффициента вариации 22–30): число сосудов на мм², процент одиночных сосудов, диаметр просветов сосудов, высота лучей, ширина лучей (в микронах и клетках), размер межсосудистых пор, коэффициент мезоморфности.

Значимые корреляции обнаружены между длиной члеников сосудов и тяжа аксиальной паренхимы, длиной члеников сосудов и числом просветов сосудов на мм²; средним числом сосудов в группе, процентом одиночных сосудов и диаметром сосудов; высотой, шириной и рядностью лучей; также диаметр сосудов коррелирует с шириной лучей. Интересна обратная связь между толщиной стенки сосудов и вертикальным размером пор: у люцерны наблюдается варьирование типа пор от точечной до лестничной, вероятно, существенное увеличение размеров пор компенсируется утолщением стенки сосудов. С коэффициентом мезоморфности ожидаемо коррелируют диаметр сосудов и число сосудов на мм², однако с длиной члеников сосудов он имеет крайне низкую связь (корреляция менее 0.1). Также высокие значения с коэффициентом мезоморфности показывают признаки, характеризующие ширину лучей.

Таким образом, стабильными, как это известно и для древесных растений, оказались признаки, связанные с длиной веретеновидных инициалей камбия, а также диаметр волокон и число лучей на мм. Более широкое варьирование показывают признаки, связанные с водопроведением (диаметр и число сосудов и т.п.), лабильные и у древесных растений. Помимо этого, среди вариабельных оказались размерные признаки лучей, которые для трав, вероятно, не следует считать видоспецифичными и использовать в филогенетических интерпретациях.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118031690088-7 "Мониторинг флористического и фитоценологического разнообразия растительного покрова Монголии" и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-07736).

Список литературы

Степанова А. В. 2016. Древесина травянистых растений: представления о строении вторичной ксилемы и перспективы анатомических исследований // Ботанический журнал, Т. 101, № 2. С. 206–220.

IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic characters for hardwood identification // IAWA Bulletin. 10 221–331.

Variability in wood anatomy of main root of perennial herb *Medicago falcata* (Fabaceae)

Chebotareva K. E.¹, Tsooj Sh.², Stepanova A. V.*¹

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² Ulaan-Baator, Institute of General and Experimental Biology MAS

*E-mail: stepanovabot@mail.ru

Wood characters of main root of 20 plants of *Medicago falcata* have been described and measured by common methods (IAWA Committee, 1989). Mean values of qualitative traits were analyzed with coefficient of variation and Spearman's correlation coefficient. It is found that characters relating from length of cambium initials are constant while traits involving with water-conducting are instable. Ray width and height show broad variation and probably are not species-specific in herbaceous plants.

ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Чекалин С. В.

Алматы, РГП «Институт ботаники и фитоинтродукции» Комитета Науки
Министерства образования и науки Республики Казахстан

E-mail: chekalin_sv@mail.ru

Н. И. Вавиловым была выделена особая категория изменчивости, которая охватывала не только близкородственные таксоны, но и реализовывалась в различных ботанических семействах. Такой изменчивостью, в частности, характеризовалось разнообразие формы плодов яблонь, дынь, томатов, перцев, тыкв, арбузов. Н. И. Вавилов писал: «Происхождение органов, проявляющих параллелизм изменчивости, в случае отдаленных семейств, конечно, может быть весьма различным не только в смысле генов, но даже с формальной морфолого-эмбриологической точки зрения. Сходные органы и самое сходство их в данном случае не гомологичны, а только аналогичны» (Вавилов, 1987). Н. И. Вавилов отмечал, что изменчивость формы органов растений по форме может быть сведена к геометрическим схемам, причем возможна обусловленность такой изменчивости форм органов геометрической системностью их разнообразия. На основании представлений Н. И. Вавилова об изменчивости формы плодов яблонь, дынь, томатов, перцев, тыкв, арбузов и их дополнении нами разработана геометрическая система разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика». Мы определили разнообразие форм плодов, происходящее от соотношения размеров высоты и максимального диаметра плода как «классы» формы, а разнообразие форм, определяемое расположением максимального диаметра по высоте плода – как «типы» формы. Специфичность формы плода определяется соотношением «типовой» и «классовой» характеристик.

Таблица 1 отражает геометрическую систему разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика», представляющую собой комбинаторику классов и типов формы. У этой системы в ее основе только геометрическое содержание, в том смысле, что она отражает только геометрическую комбинаторику разнообразия форм, симметричных относительно высоты «шарика».

Таблица 1. Геометрическая система разнообразия форм плодов «Модификации воздушного шарика» (в круглых скобках приведены буквенные индексы типов, классов и форм плодов) (Chekalin, 2016)

Классы формы плодов	Соотношение между высотой и максимальным диаметром плода	Типы формы плодов			
		Конический – макс. диаметр реализован в верхней трети высоты плода (К)	Овальный – макс. диаметр реализован в средней трети высоты плода (О)	Грушевидный – макс. диаметр реализован в нижней трети высоты плода (Г)	Цилиндрический – макс. диаметр реализован от верхней до нижней трети высоты плода (Ц)
Приплюснутые (П)	Высота плода меньше его макс. диаметра	Приплюснуто-коническая (ПК)	Приплюснуто-овальная (ПО)	Приплюснуто-грушевидная (ПГ)	Приплюснуто-цилиндрическая (ПЦ)
Изоморфные (И)	Высота и макс. диаметр плода равны	Изоконическая (ИК)	Изоовальная или шаровидная (ИШ)	Изогрушевидная (ИГ)	Изоцилиндрическая (ИЦ)
Удлиненные (У)	Высота плода больше его макс. диаметра	Удлиненно-коническая (УК)	Удлиненно-овальная (УО)	Удлиненно-грушевидная (УГ)	Удлиненно-цилиндрическая (УЦ)

В основе морфологических изменений могут лежать эпигенетические процессы. Предложенная К. Х Уоддингтоном эпигенетика, изучающая взаимодействия между генами и фенотипом, имеет

одним из своих направлений раскрытие закономерностей морфогенеза организма и его органов. Спецификой являются не гены сами по себе, а скоординированность, согласованность их «работы». Системы эпигенетической наследственности могут лежать в основе разного рода изменений. Частота таких изменений варьирует в широких пределах (Васильев, 2005).

Проведенные нами исследования природных популяций яблони юго-востока Казахстана показали объективность геометрической системы разнообразия формы плодов «Модификации воздушного шарика». Они также показали, что одно растение яблони в один сезон вегетации может реализовывать не одну, а 2–6 форм плода. На примере популяции Левый Талгар было сделано заключение, что изменчивость формы плодов яблони имеет эпигенетический, а не мутационный (соматические мутации) характер (Чекалин, 2017).

Наши исследования барбарисов юга и юго-востока Казахстана показали, что все выделенные в регионе генетические специфичности барбариса реализуют формы плодов, «предсказанные» геометрической системой их изменчивости. Иные формы плодов барбарисом не реализуются. Система разнообразия форм плодов «Модификация воздушного шарика» является системой гомологической изменчивости формы плодов барбариса. Интервалы частот переходов в плодовых кистях барбарисов от одной формы к другой (0–100 %) позволяют однозначно охарактеризовать изменчивость формы плодов как эпигенетическую. 12 форм плодов являются 12 эпигенетическими программами, которые могут быть реализованы геномом одного растения. Число эпигенетических программ, реализуемых метамерами растения, может быть сокращено вплоть до одной эпигенетической программы, выполняемой всеми метамерами растения. Популяция, относимая к генетической специфичности, реализующей геометрическую систему изменчивости плодов, может реализовывать меньшее разнообразие форм плодов, чем специфичность в целом, популяции этого вида, где реализованы все 12 форм плодов. Разнообразие формы плодов вида может не проявляться в целом в его популяции, и реализовываться только в их совокупности. Гомологичная для барбарисов, эта система гомологична для яблони в семействе Розоцветные, для других родов в других семействах, указанных Н. И. Вавиловым. Гомологичную изменчивость формы плодов, реализуемую в различных семействах растений мы предлагаем определять, как «полигомологичную». Этот термин подчеркивает, что гомологичная изменчивость имеет место в нескольких удаленных систематических группах, тем самым неоднократно повторяясь на различных генетических основах (Чекалин, 2017).

Изменчивость формы плодов у барбариса, так же, как и у яблони, не может быть отнесена к формовой изменчивости. Изменчивость форм плодов не является неизменной, «заданной» характеристикой растения или популяции, а является потенциально изменяемой во времени (Чекалин, 2017). Показанные нами «геометрическая системность» и эпигенетический характер изменчивости формы плодов яблони и барбариса позволяют утверждать, что гомологическая изменчивость формы органов растений может носить системный характер, реализуемый эпигенетическими программами. Очевидна перспективность поиска систем изменчивости других органов и у других растений для расширения представлений об эпигенетической морфологической изменчивости. Одна из таких «геометрических систем» изменчивости показана нами для формы «косточек» абрикоса (таблицы 2 и 3). И в этом случае одним растением реализуются различные эпигенетические программы, приводящие к формированию «косточек» различной формы.

Таблица 2. Классификация форм основания и верхушки косточек абрикоса обыкновенного (Чекалин, Нурмуратулы, 2010)

Соотношение максимальной ширины (Шм) косточки и расстояние от одного из ее концов, форма которого описывается, до места реализации максимальной ширины по линии высоты косточки (Нмш)	Характер формы описываемой части косточки	Классы формы оснований и верхушек косточек	Индексы классов формы
Шм больше Нмш	Овальная	Широкоовальная	В
Шм = Нмш	Овальная	Округлая	С
Шм меньше Нмш	Овальная	Узкоовальная	Д
Любое из выше указанных, но главным образом Шм меньше Нмш	Коническая с заострением к описываемому концу косточки	Заостренная	Е

Таблица 3. Классификация типов формы косточек абрикоса обыкновенного по совместимости классов формы основания и верхушки косточки. В скобках приведены индексы типов формы косточек (ТФК) и индексы формы верхушки и основания косточек (Чекалин, Нурмуратулы, 2010)

Классы формы верхушки косточки	Классы формы основания косточки		
	Широкоовальная (B)	Округлая (C)	Узкоовальная (D)
Широкоовальная (B)	Широкоовально-широкоовальная (BB)	Округло-широко овальная (CB)	Узкоовально-широкоовальная (DB)
Округлая (C)	Широкоовально-округлая (BC)	Округло-округлая (CC)	Узкоовально-округлая (DC)
Узкоовальная (D)	Широкоовально-узкоовальная (BD)	Округло-узкоовальная (CD)	Узкоовально-узкоовальная (DD)
Заостренная (E)	Широкоовально-заостренная (BE)	Округло-заостренная (CE)	Узкоовально-заостренная (DE)

Список литературы

- Вавилов Н. И. 1987. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л. 256 с.
- Васильев А. Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург. 640 с.
- Чекалин С. В. 2017. Эпигенетическая гомологическая изменчивость формы плодов растений. Алматы. 92 с.
- Чекалин С. В., Нурмуратулы Т. Н. 2010. Национальная методология оценки и сохранения агробιοразнообразия горных плодовых лесов Казахстана. Алматы: проект Bioversity International / UNEP-GEF In situ / On farms сохранение и использование агробιοразнообразия (плодовые культуры и их дикие сородичи) в Центральной Азии. 70 с.
- Chekalin S. V. 2016. The system of gomological epigenetical variability of fruit's forms of *Berberis iliensis* M. Pop. and *Berberis sphaerocarpa* Kar. et Kir. // Conservation and sustainable use of gene pool of plant world in Eurasia at the present stage. International scientific conference within "Day of Kazakhstan" (September 3, 2016. EXPO-2016. Antalya, Turkey). Antalya. P. 76–77.

Epigenetical homologous variability of plants

Chekalin S. V.

Almaty, Institute of Botany and phytointroduction of Ministry of Education and Science of The Republic of Kazakhstan

E-mail: chekalin_sv@mail.ru

The data of homologous variation of plants were generalized by N. I. Vavilov in "The law of homologous series in variation". N. I. Vavilov had seen geometrical system of such morphological variability. We have investigated the geometrical system of fruit variability of *Malus* and *Berberis*. It is shown, that this is system epigenetical variability. The geometrical system and epigenetical base of plants variation are new ways to understanding plants morphology. By this way we came to understanding of epigenetical base of variation of the forms of Apricot "stones".

О ЧЕМ МОГУТ РАССКАЗАТЬ НАРУЖНЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ СТЕНКИ ТРАХЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ

Яковлева О. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: yakovleva@binran.ru

В листьях обнаружено разное строение первичных клеточных стенок трахеальных элементов, которое удалось обнаружить только с помощью ТЭМ. В представленном материале речь идет о наружных боковых первичных стенках трахеальных элементов, граничащих с паренхимными клетками проводящих пучков или клетками мезофилла. Строение первичных клеточных оболочек трахеальных элементов в проводящих пучках листьев исследовано у 75 видов из 41 семейства двудольных древесных и кустарниковых растений. Изученные виды различаются строением первичных клеточ-

ных оболочек трахеальных элементов: они бывают рыхлыми и плотными. Трахеальные элементы с плотными первичными оболочками у разных видов были заполнены слизью, хлопьевидным или электронно-плотным веществом, или выстланы изнутри игольчатыми кристаллами. Рыхлые оболочки трахеальных элементов у разных видов состоят из гранул (например, *Ailanthus altissima*, *Populus tremula*, *Salix alba*), фибрилл (например, *Corylus avellana*, *Drimys winteri*) или трубочек (например, *Betula nana*, *Magnolia acuminata*, *Ochroma pyramidale*). Формирование рыхлых клеточных оболочек трахеальных элементов вероятно происходит разными способами. У одних видов происходит гидролиз клеточных оболочек трахеальных элементов, как об этом сказано в работах К. Эзау (Эзау, 1980; Эверт, 2015). У других видов гранулярное и отчасти фибриллярное строение первичных оболочек трахеальных элементов можно объяснить следующим образом. Ранее у ряда видов были обнаружены оболочки клеток в молодых растущих листьях, построенные из гранул (Яковлева, 1990). В дальнейшем, при созревании листа гранулярность исчезала. В этом исследовании речь шла об эпидермальных клетках и клетках мезофилла. Вероятно, гранулярное строение у некоторых видов сохраняется в первичных клеточных оболочках трахеальных элементов (например, *Aesculus hippocastanum*, *Quercus robur*), у других видов происходит «раскручивание» первичных гранул (например, *Betula nigra*, *Rosa rugosa*, *Corylus avellana*, *Morus alba* и, вероятно, *Acer platanoides*) во время роста листа растяжением, так появляются фибриллы. Относительно происхождения трубчатых структур в клеточных оболочках трахеальных элементов мы пока ничего сказать не можем. Однако по нашим наблюдениям и из трубочек могут получаться фибриллы.

Как правило, у большинства видов в разных пучках отмечается только одно строение первичных оболочек трахеальных элементов. Однако у ряда видов встречаются трахеальные элементы, как с рыхлыми, так и с плотными первичными оболочками. Разное строение оболочек трахеальных элементов у *Adansonia digitata*, *Ailanthus altissima*, *Rosa rugosa* отмечено в разных пучках одного и того же листа; у *Dombeya wallichii*, *Plex aquifolia*, *Ternstroemia gymnantera*, *Trochodendron aralioides* - в одном пучке. Кроме этого обнаружено, что строение первичных оболочек трахеальных элементов в листьях у некоторых видов зависит от условий произрастания. Например, у *Acer campestre*, *Calluna vulgaris* в листьях растений, произрастающих в разных условиях, отмечено разное строение оболочек трахеальных элементов. В то же время у *Salix alba* и *Tilia cordata* строение первичных оболочек трахеальных элементов оставалось практически неизменным, независимо от того в каких условиях они обитали. В связи с этим напрашивается вывод о том, что есть виды, у которых водопроводящая система в листе остается неизменной в разных условиях произрастания, и есть виды, которые подстраивают водопроводящую систему в листе к условиям произрастания. Следует отметить разное строение первичных оболочек и у видов, относящихся к одному семейству (например, Ericaceae, Fagaceae, Moraceae) и даже роду (например, *Annona*, *Betula*, *Aesculus*). Таким образом, можно сделать вывод, что строение первичных оболочек не имеет какой-либо приуроченности к систематическим единицам, но у некоторых видов связано с условиями формирования листьев.

Анализ полученных результатов показал, что трахеальные элементы с рыхлыми оболочками в листьях характерны для листопадных видов, а с плотными – для вечнозеленых. К листопадным относятся и виды с разным строением оболочек трахеальных элементов в разных пучках одного листа. Виды же с разным строением оболочек трахеальных элементов в одном пучке оказались не листопадными. Виды первой группы в основном оказались мезофитами, второй – ксерофитами. У ряда изученных видов в эпидерме и мезофилле листьев находились слизеобразующие клетки. У листопадных видов слизь часто обнаруживалась в межклетниках. Происхождение слизи было разное. Чаще она появлялась в межклетниках в результате разрыва внутренней тангентальной клеточной стенки слизеобразующих клеток, находящихся в верхней эпидерме. По межклетникам слизь спускалась от верхней эпидермы до нижней и заполняла подъястичные полости и пространства у проводящих пучков. Предполагается, что таким образом регулируются размеры апопластного пространства и транспирационные потери влаги. Формирование трахеальных элементов с рыхлыми первичными клеточными стенками и появление слизеобразующих клеток в эпидерме листьев – два явления, не связанных друг с другом.

Многие изученные нами листопадные виды, имеющие рыхлые первичные оболочки трахеальных элементов, относятся к родам входящим в состав флоры Бореально-третичной области (Тахтаджян, 1970). Согласно мнению А. Л. Тахтаджяна (1970) листопадные формы древесных цветковых растений появились на самых ранних этапах их экологической эволюции в меловом периоде. Более холодостойкие листопадные формы устремлялись по горным хребтам в прохладно-умеренные, а за-

тем и в холодные зоны, где широко расселились по равнинам (Тахтаджян, 1970). Известно, что листопад вызывают короткие дни и холод. Оба фактора характерны для высотных горных районов, что совпадает с гипотезой о расселении цветковых, особенно листопадных, растений по горным хребтам в прохладно-умеренные зоны. В то же время наличие разных форм структуры первичных оболочек трахеальных элементов в листьях скорее свидетельствует о том, что листопадность могла появляться несколько раз в разные исторические периоды. В меловом периоде листопадные древесные цветковые, вероятно, уже имели в листьях трахеальные элементы с рыхлыми первичными оболочками. Сочетание таких структурных признаков, как наличие слизеобразующих клеток в эпидерме листьев и трахеальных элементов с рыхлыми наружными оболочками происходило случайно. Однако на некоторых этапах приспособительной эволюции растений эти признаки сталкивались и оказывали друг на друга благоприятное влияние.

Список литературы

- Тахтаджян А. Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. 146 с.
Эзау К. 1980. Анатомия семенных растений. Т. 1. М. 218 с.
Эверт Р. Ф. 2015. Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М. 600 с.
Яковлева О. В. 1990. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. Т. 75, № 10. С. 1400–1408.

What can tell the outer cell walls of the tracheal elements in leaves

Yakovleva O. V.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: yakovleva@binran.ru

The primary cell wall of tracheal elements in the leaves of 75 dicotyledonous woody species was investigated by transmission electron microscope. Loose structure of primary wall of tracheal elements was found in 44 of studied species that were deciduous mesophytes. The primary walls of tracheal elements were dense in 31 non-deciduous species. Loose walls in different species consisted of granules, fibrils or tubes. Probably, water moves freely from the tracheal elements with loose primary walls to intercellular spaces of the mesophyll. Many of the studied species had mucilage in intercellular spaces. It was assumed that mucilage is involved in the regulation of water flows within the leaf. The predominance of tracheal elements with loose primary walls in deciduous species and their different structure in different species suggests that deciduousness in woody flowering plants originated repeatedly.

СЕМЯ И СЕМЕННАЯ КОЖУРА У ВИДОВ *SORBUS* (ROSACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Яндовка Л. Ф.*¹, Абдулхакимова А. А.¹, Фирсов Г. А.²

¹ Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена

² Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: yandovkaTGU@mail.ru

К рябинам (*Sorbus*, Rosaceae) относятся листопадные неколючие деревья и кустарники со сложными непарно-перистыми листьями с прилистниками (часто) или простыми (лопастными или цельными) листьями (редко). У некоторых межсекционных гибридов форма листьев промежуточная – листья полуперистые. Листорасположение очередное. Почки крупные. Цветки из пяти лепестков, белые или розовые, собраны в соцветие щиток. Плод рябины обычно называют яблоком. Все рябины имеют декоративные плоды, от ярко-красных до розовых и чисто белых. Поверхность плодов многих видов *Sorbus* с различными чечевичками или пятнышками (важный систематический признак). Плоды рябины, подвергнутые воздействию морозов, приобретают повышенное содержание растворимых углеводов и более приятный вкус – их горечь после первых морозов частично или полностью проходит. Известны виды и сорта, у которых плоды без горечи или с пониженной горечью.

Рябина издавна известна как медоносное, лекарственное (мочегонное и тонизирующее) растение. Но более всего её знают как ценное плодое растение (плоды могут быть крупными и приятными на вкус, пригодны для употребления, как в свежем виде, так и для переработки, в кондитерской промышленности). Урожай плодов с одного дерева у некоторых видов может достигать десятки ки-

логграммов. Изящность листвы, соцветий и яркость плодов делают рябину предметом украшения садов и парков.

В настоящее время к роду *Sorbus* относят более 120 видов, а если включать европейские и недавно описанные восточно-гималайские микровиды, выделяют более 200 видов. Рябина может образовывать гибриды с представителями других родов *Rosaceae*. Например, рябинокизильник Позднякова (*x Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark.) – природный межродовой гибрид рябины сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.) и кизильника черноплодного (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt) из Восточной Сибири и Дальнего Востока, занесенный в Красную Книгу Российской Федерации. В природе спонтанная как межвидовая, так и межродовая гибридизация рябин – довольно частое явление, что создает большие трудности для определения таксономического статуса растений. Для некоторых видов рябин характерно явление апомиксиса. Оно создает таксономические сложности, как для систематика, так и для интродуктора. Эти сложности возникают из-за того, что у растений *Sorbus*, способных к апомиксису, может происходить гибридизация как между видами-апомиктами, так и с родственными им видами, характеризующимися нормальным половым процессом. Полученные гибриды затем могут воспроизводиться апомиктически. В результате внутри каждой группы может образоваться большое количество «микровидов», каждый из которых будет апомиктом. Хотя в природе такие группировки могут состоять лишь из нескольких особей, они описываются как отдельные виды, и им даются общепринятые бинарные названия. Некоторые растения *Sorbus*, хотя и выращиваются в культуре, остаются до сих пор не описанными. Таким образом, при определении таксономического статуса представителей *Sorbus* могут возникать трудности. Использование дополнительных диагностических признаков в этом случае является особенно актуальным. Кроме того, с коммерческой точки зрения для размножения разных видов рябин гораздо дешевле, более просто и удобно, чем при выращивании на прививке, использовать семена. Поэтому важно выявить виды, дающие максимальное число полноценных семян. Указанные выше проблемы стали основанием для проведения исследования, целью которого было изучение семенного материала некоторых видов *Sorbus* для определения таксоноспецифичных признаков их семян и выявления видов, более всего приспособленных к условиям Ленинградской области исходя из числа сформированных семян, пригодных для семенного размножения.

Объектами исследования были 11 видов *Sorbus* из коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН: *S. cashmiriana* Hedl., *S. commixta* Hedl., *Sorbus* sp. Joseph Rock., *S. roopiana* Bordz., *S. decora* (Sarg.) C.K. Schneid., *S. luristanica* (Bornm.) Schonbeck-Temesy, *S. serotina* Koehne, *S. aucuparia* L., *S. amurensis* Koehne, *S. takhtajanii* Gabr., *S. alnifolia* (Siebold et Zucc.) C. Koch. Семена собирали в конце вегетационного периода (ноябрь). Оценивали размеры и массу 100 шт. семян, число нормально развитых семян в одном плоде, размеры зародыша семени относительно размеров эндосперма, анатомические особенности семенной кожуры. Изучение ультраскульптуры семян проводили при помощи сканирующего электронного микроскопа «Zeiss» в Центре коллективного пользования атомно-силовой и электронной спектроскопии Российского государственного педагогического университета им. А. И. Герцена.

Наружная часть плода рябины представлена экзокарпием, под которым располагается сочный мезокарпий. Эндокарпий плода каменистый, состоит из нескольких слоев склерид, выстилает полость гнезд.

В каждом гнезде одного плода часто формируется разное число семян (табл.). Это может быть связано с элиминацией неоплодотворенных семязачатков, остановкой развития части семян на ранних стадиях или сразу после оплодотворения. Часто морфологическая сформированность образовавшихся семян к концу вегетационного периода различается в пределах одного плода и даже одного гнезда. Плоды могут быть пустыми или с аберрантными семенами. Среди всех изученных видов более всего семян в одном гнезде плода наблюдается у *S. commixta* и *S. aucuparia* (табл.). Наибольшее число нормально развитых семян в одном гнезде плода у *Sorbus* sp. Joseph Rock. У *S. amurensis* в условиях Ленинградской области оплодотворенные семязачатки погибают на ранних стадиях развития, часто не сформировав семян; при этом плоды успевают развить достаточно мощный слой мезокарпия и приобрести светло-оранжевую окраску кожицы. Семена *S. takhtajanii* за вегетационный период в условиях Ленинградской области развиваются не полностью из-за непродолжительного вегетационного сезона с высокими положительными температурами. Такие не вызревшие семена не способны к прорастанию.

Нормально развитые семена у всех видов *Sorbus* яйцевидно-округлой формы, в области зародыша клювовидно заостренные (развитие клювовидного выроста у разных видов варьирует, более всего клювовидный загиб выражен у *Sorbus* sp. Joseph Rock.), уплощенные в области эндосперма, и выпуклые в виде ребра в области зародыша. У видов *Sorbus* значительно варьирует масса семян: от 1.9 мг (*Sorbus* sp. Joseph Rock.) до 4.1 мг (*S. aucuparia*, *S. roopiana*, *S. takhtajanii*) (табл.). Из таблицы также видно достаточно сильное варьирование размеров семян у разных видов *Sorbus*.

Таблица. Характеристика семян некоторых видов *Sorbus*, интродуцированных в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН

Вид	Число семян в одном гнезде плода, шт.			Масса одного семени (мг), $X_{cp} \pm m$	Размеры одного нормально развитого семени (мм), $X_{cp} \pm m$	
	Всего, max / min	Из них			длина	ширина
		нормально развитых, $X_{cp} \pm m$	недоразвитых, $X_{cp} \pm m$			
<i>Sorbus cashmiriana</i>	5 / 3	2.4 ± 1.5	1.6 ± 1.3	2.1 ± 1.4	5.0 ± 2.2	1.9 ± 1.4
<i>S. commixta</i>	6 / 3	2.2 ± 1.5	2.0 ± 1.4	3.1 ± 1.7	4.0 ± 2.0	2.5 ± 1.5
<i>S. aucuparia</i>	6 / 4	2.5 ± 1.6	2.2 ± 1.5	4.1 ± 2.0	4.5 ± 2.1	1.9 ± 1.4
<i>S. roopiana</i>	4 / 3	2.0 ± 1.4	1.4 ± 1.2	4.1 ± 2.0	5.1 ± 2.2	2.5 ± 1.5
<i>S. decora</i>	3 / 2	2.6 ± 1.6	0.2 ± 0.4	2.5 ± 1.5	3.9 ± 1.9	1.0 ± 1.0
<i>S. luristanica</i>	4 / 3	1.8 ± 1.3	1.8 ± 1.3	4.0 ± 2.0	6.0 ± 2.4	3.0 ± 1.7
<i>S. serotina</i>	4 / 1	1.5 ± 1.2	0.8 ± 0.9	2.9 ± 1.7	4.1 ± 2.0	1.0 ± 1.0
<i>Sorbus</i> sp. Joseph Rock.	4 / 3	3.0 ± 1.7	0.2 ± 0.4	1.9 ± 1.4	3.9 ± 1.9	1.0 ± 1.0
<i>S. amurensis</i>	0	0	0	0	0	0
<i>S. takhtajanii</i>	3 / 3	0	3.0 ± 1.7	4.1 ± 2.0	5.6 ± 2.3	1.9 ± 1.4
<i>S. alnifolia</i>	4 / 2	2.0 ± 1.4	1.2 ± 1.1	4.0 ± 2.0	3.3 ± 1.8	1.0 ± 1.0

Примечание. У *S. amurensis* в основной массе плодов семена не образуются; зрелые семена встречаются лишь в отдельных плодах.

В семенах *Sorbus* хорошо развит эндосперм. Зародыш семени крупный, дифференцированный на органы. Размеры зародыша (длина/ширина) от 660.4 мкм/415.4 мкм (*S. decora*) до 914 мкм/490 мкм (*S. cashmiriana*). Соотношение длины эндосперма и зародыша в семени различается у разных видов. У *S. commixta* это соотношение составляет 6.5:2.0, *S. cashmiriana* 5.0:2.0, *Sorbus* sp. Joseph Rock. 6.2:1.8, *S. roopiana* 9.0:2.5, *S. luristanica* 11.3:2.0, *S. serotina* 2.0:12.7, *S. aucuparia* 8.5:3.2, *S. amurensis* 9.3:2.6, *S. takhtajanii* 12.2:2.1, *S. alnifolia* 10.3:2.8.

Семенная кожура у представителей *Sorbus* гладкая, коричневого цвета. С наружной стороны слой экзотесты покрыт мощной кутикулой. Из-за этого семена выглядят глянцевыми. Внутренний интегумент в зрелой семенной кожуре почти полностью разрушен. Семена по происхождению являются тестальными. Семенная кожура включает несколько слоев: экзотеста, склереиды, паренхимные клетки и эндотеста.

Экзотеста представлена несколькими слоями клеток, различающимися у разных видов. У *S. commixta* экзотеста из 2–3 слоев прямоугольных клеток, вытянутых в ширину, в некоторых местах клетки сминаются, слои могут переходить друг в друга. У *S. cashmiriana* экзотеста составлена 4 слоями мешковидных, с округлыми очертаниями, клеток. Клетки экзотесты *Sorbus* sp. Joseph Rock. из 5 рядов сильно вытянутых в ширину клеток слегка мешковидной формы. *S. roopiana* характеризуется 3–4 рядами вытянутых в ширину клеток, в некоторых местах переходящими друг в друга. У *S. decora* клетки экзотесты из 3-х слоев прямоугольных, вытянутых в ширину клеток. У *S. luristanica* в эндотесте 2–3 слоя мешковидных, сильно смятых клеток, слои плохо различимы. У *S. serotina* экзотеста из 3-х слоев клеток средних размеров приблизительно прямоугольной формы. *S. aucuparia* характеризуется мощным слоем экзотесты; она составлена 6 слоями четко прямоугольных, достаточно крупных клеток. У *S. amurensis* экзотеста из 2 слоев крупных квадратных клеток. У *S. takhtajanii* в экзотесте 3–4 слоя мешковидных, вытянутых в ширину клеток. У *S. alnifolia* экзотеста из 2–3 слоев крупных, часто переходящих друг в друга слоев мешковидных клеток.

Антиклинальные стенки клеток экзотесты у всех видов или немного приподняты, из-за этого наружные периклинальные стенки вогнутые, или не приподняты, вследствие чего наружные периклинальные стенки плоские или выпуклые. Стенки клеток экзотесты неодинаковой толщины. Они сильнее утолщены с наружной и боковых сторон. Неодинаковая высота боковых стенок экзотесты создает рисунок ее поверхности, различающийся у разных видов. У *S. commixta* рисунок поверхности экзотесты мелко ячеистый, при этом около ребра семени ячейки удлиненные. У *S. cashmiriana* поверхность экзотесты морщинисто-струйчатая, морщинки извилистые, сверху покрыты мелко-сетчатым рисунком. У *Sorbus* sp. Joseph Rock. рисунок поверхности экзотесты ячеистый, при этом наружные периклинальные стенки клеток сильно приподняты, из-за этого рисунок хорошо выражен. У *S. roopiana* поверхность семени морщинисто-струйчатая, струйки длинные, на поверхности слабо выраженная сетчатость из крупных ячеек. Клетки экзотесты *S. decora* имеют выраженную мелко-струйчатость, сверху – сеточка из ячеек неправильной формы разного размера. Поверхность семени *S. luristanica* с хорошо выраженной морщинистостью, струйки морщинок длинные, извилистые, покрыты слабо выраженной сеточкой из мелких ячеек. У *S. serotina* экзотеста сверху морщинисто-струйчатая, морщинки хорошо выражены, почти прямые, длинные, сверху – мелкая сеточка из одинаковых ячеек правильной формы. У *S. aucuparia* струйчатость и сетчатость поверхности слабо выражена, ячейки сеточки мелкие, неправильной формы. *S. amurensis* имеет слабо выраженную сеточку из клеток разного размера и неправильной формы, струйчатость слабо выражена, струйки располагаются далеко друг от друга, ровные. У *S. takhtajanii* поверхность экзотесты с хорошо выраженными ячейками неправильной формы. У *S. alnifolia* хорошо выраженные извилистые крупные морщинки и ячейки неправильной формы с извилистыми стенками.

Следующая за экзотестой – зона мезотесты, состоящая из 9–10 рядов клеток. Наружный слой мезотесты представлен 4–5 рядами крупных склереидов, различающихся у разных видов незначительно (могут располагаться рыхло или плотно, в некоторых местах сминаются). Внутренний слой мезотесты состоит из 4–6 рядов паренхимных клеток. Изученные виды *Sorbus* по форме паренхимных клеток разделяются на две группы: 1 – виды, у которых длина клеток примерно равна ширине, квадратные (*S. decora*, *S. serotina*, *S. aucuparia*, *S. amurensis*, *S. alnifolia*), 2 – остальные виды, у которых клетки прямоугольные или слегка мешковидные, вытянутые в ширину.

Эндотеста в зрелой семенной кожуре имеет вид тонкой пленки, незначительно различающейся у разных видов по толщине.

Таким образом, для использования в семенном размножении в условиях Ленинградской области можно рекомендовать виды *S. commixta*, *S. aucuparia*, *S. decora*, *Sorbus* sp. Joseph Rock. Для обсуждения спорных вопросов систематики рода *Sorbus* в качестве дополнительных таксономических признаков могут быть использованы особенности строения семени и семенной кожуры (отношение размеров эндосперма и зародыша в семени, скульптура поверхности семени, особенности клеток экзотесты), в качестве дополнения к перечисленным признакам рекомендуется использование морфометрических показателей семян.

The seed and the seed coat of *Sorbus* (Rosaceae) under the conditions of introduction in the Leningrad region

Yandovka L. F.*¹, Abdulkhakimova A. A.¹, Firsov G. A.²

¹ St. Petersburg, Herzen Russian State Pedagogical University

² St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

E-mail: yandovkaTGU@mail.ru

The structure of the seed and the seed coat have been studied in 11 species of *Sorbus*, which grow in the collection of the Botanical Garden of Peter the Great of Komarov Botanical Institute of RAS. The surface sculpture and layers of the seed coat (exotest, mesotest, endotest) were studied in detail. The signs that can be used as additional ones in discussing the disputable issues of the systematics of *Sorbus* genus (the ratio of the sizes of the endosperm and the embryo in the seed, the sculpture of the seed surface, the shape and size of the exotest cells) are revealed. Species that give the maximum number of full seeds in the conditions of the Leningrad Region have been determined for use in seed reproduction: *S. commixta*, *S. aucuparia*, *S. decora*, *Sorbus* sp. Joseph Rock.

Физиология и биохимия растений



РЕКАЛЬЦИТРАНТНЫЕ СЕМЕНА: ДРУГАЯ СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ

Азаркович М. И.

Москва, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

E-mail: m-azarkovich@ippras.ru

Семена служат сохранению видового разнообразия высших растений. Уникальность семян в том, что они одновременно являются и частью (или органом) целого растения, и носителями новой генерации, отличающейся от материнского растения. Чтобы выполнить свою физиологическую функцию, семя должно прорасти, но для этого у него есть только одна попытка – завершение прорастания необратимо.

У большинства семян при созревании одновременно с накоплением запасных продуктов происходит генетически детерминированная потеря воды, семена приобретают устойчивость к высушиванию и могут храниться долгое время, не теряя жизнеспособности. Такие семена называют ортодоксальными. В то же время есть семена, которые не высушаются при созревании и неустойчивы к обезвоживанию, их называют рекальцитрантными. Рекальцитрантные семена имеют некоторые виды древесных растений (например, из родов *Corylus*, *Acer*, *Quercus*, *Castanea*, *Aesculus*, *Salix*, *Juglans*, *Hevea*), а также ряд важных хозяйственных растений: *Cocos nucifera* L., *Coffea arabica* L., *Theobroma cacao* L., *Cola nitida* Vent., *Zizania aquatica* L. и ряд других. Рекальцитрантные семена распространены среди видов, обитающих в тропиках и субтропиках, где климатические условия позволяют семенам прорасти сразу после опадения. Рекальцитрантные семена немногочисленных видов умеренного климата (таких, как *Quercus robur* L., *Aesculus hippocastanum* L.) для выживания в зимних условиях выработали в процессе эволюции состояние глубокого покоя. Семена могут различаться по степени потери воды, которую они способны пережить. В настоящее время выделяют еще интермедиантные (промежуточные по устойчивости к высушиванию) семена.

Ортодоксальные семена изучаются более 200 лет, так как их запасные продукты – один из основных источников питания человека и сельскохозяйственных животных. Для полноценного развития проростка необходимо накопление в тканях семян большого количества запасных веществ, в процессе селекции в продовольственных целях количество запасных белков, липидов, углеводов было еще повышено. Известно, что не только белковые, но и крахмалистые, и масляные семена всегда содержат запасные белки (Sobolev, 1985, с. 5–7) причем обычно фракционный состав белков растущих и запасяющих частей семени различается. В ортодоксальных семенах в большом количестве накапливаются запасные белки, имеющие сложную четвертичную структуру, которая дает возможность дегидратации при созревании и регидратации при прорастании семян. Запасные белки синтезируются в эндоплазматическом ретикулуме и накапливаются в изолированных компартментах клетки – алейроновых зернах или белковых телах, которые в современной литературе называют белок-запасяющими вакуолями (PSV, от «Protein Storage Vacuoles») (Seeds, 2013, с. 21). Откладывающиеся в вакуолях, труднорастворимые запасные белки при созревании семян рано выводятся из метаболизма клетки, они не разрушаются собственными протеазами, при этом гидролитические ферменты тоже запасаются в алейроновых зернах. Запасные белки в вакуолях всегда откладываются вместе с фитином, запасным фосфорным соединением (Sobolev, 1985), который формирует глобид алейронового зерна. Ортодоксальные семена накапливают крахмал и липиды – тоже труднорастворимые соединения. Следует еще раз подчеркнуть, что накопление запасных веществ в ортодоксальных семенах идет на фоне растущего обезвоживания тканей, к которому семена адаптированы.

Чтобы выжить в сухом состоянии, семя должно избежать разрушения клеточных структур, как во время потери воды при созревании, так и при последующем набухании. Целый комплекс защитных механизмов инициируется в процессе созревания семян, чтобы сохранять трехмерную структуру больших макромолекул во время удаления воды. Сам процесс накопления запасных веществ в семенах организован таким образом, чтобы способствовать выживанию в условиях обезвоживания.

Кроме высокоорганизованного процесса отложения в запас труднорастворимых соединений ортодоксальные семена обладают набором синергически действующих защитных механизмов, таких как синтез защитных молекул (пролин, ди- и олигосахариды), способность координировано приостанавливать метаболизм, а также синтез и накопление малых белков теплового шока и термостабильных LEA (от Late Embryogenesis Abundant) белков. Синтез и накопление LEA белков, кодируемых LEA-генами, во время развития семян коррелирует с приобретением устойчивости к высушиванию. Сверхэкспрессия LEA белков может вызывать накопление других защитных веществ

(Seeds, 2013, с. 61). Высказывается точка зрения, что именно начальные этапы высыхания ортодоксальных семян вызывают каскад процессов и синтезов, приводящих к приобретению устойчивости к значительной потере воды (Radwan et al., 2014).

Рекальцитрантные семена неустойчивы к высыханию, они не могут храниться длительное время. С точки зрения сельскохозяйственного производства рекальцитрантность семян представляется серьезной проблемой, ведь единственным способом длительного хранения таких семян является дорогостоящая криоконсервация. В отличие от ортодоксальных семян, рекальцитрантные семена к моменту опадения с материнских растений сохраняют активный метаболизм и высокую влажность. Для тропических экосистем максимально быстрое прорастание – возможность избежать поражения патогенными грибами и других проблем длительного пребывания в теплом влажном климате. Именно поэтому сохранение активного метаболизма, отсутствие высыхания при созревании (что ускоряет последующее прорастание) является таким же эволюционным приспособлением, как генетически детерминированное высыхание и устойчивость к потере воды у ортодоксальных семян (Radwan et al., 2014). Таким образом, в жарком влажном климате рекальцитрантность семян дает виду существенные преимущества. Однако при продвижении видов с рекальцитрантными семенами на север, где сезонные изменения температуры не дают возможности реализовать преимущества быстрого прорастания, растениям с невысыхающими семенами приходится вырабатывать дополнительные защитные механизмы.

Проведенный нами анализ белков рекальцитрантных семян каштана конского (*Aesculus hippocastanum* L.) позволил выявить ряд уникальных особенностей протеома, которые отличают рекальцитрантные семена каштана от большинства ортодоксальных семян и, по-видимому, могут иметь отношение к особенностям физиологического поведения исследуемых семян (Gumilevskaya, Azarkovich, 2007). К этим особенностям можно отнести чрезвычайно низкое содержание глобулинов, преобладание водорастворимых белков, локализованных в цитоплазме и высокий уровень фракции некомпартментализованных термостабильных белков.

Исследование белковых спектров осей и семядолей семян каштана не выявило во фракции клеточных структур мажорных компонентов, которые могли бы претендовать на роль запасных белков. С помощью световой микроскопии и специфического окрашивания белка и фитина также не удалось выявить типичных белковых тел в вакуолях клеток осей и семядолей (Azarkovich, Bolyakina, 2016).

Наиболее интересной особенностью белков семян *Aesculus hippocastanum* является присутствие в них фракции термостабильных белков, т.е. белков, устойчивых к тепловой денатурации, среди которых выявляются и дегидрины. Результаты проведенного нами исследования (Gumilevskaya, Azarkovich, 2007) показали, что термостабильные белки накапливаются в период созревания семян каштана конского и присутствуют в свежесобранных семенах в значительных количествах. Они составляют более 30% растворимых белков цитозоля в осевых органах и подавляющую массу (более 80%) растворимых белков семядолей. Хотя синтез белков в клетках осевых органов и семядолей семян каштана конского идет даже в условиях холодной стратификации, включения радиоактивной метки в главные мажорные термостабильные полипептиды не происходит (Gumilevskaya, Azarkovich, 2007). Термостабильные белки сохраняются в покоящихся семенах и разрушаются при прорастании. Возможно, некоторые из термостабильных белков в семенах являются источником азотсодержащих соединений для проростка. Не исключено, что помимо этой функции, термостабильные белки могут играть какую-то иную специальную роль, связанную с их чрезвычайной термоустойчивостью, особенностями аминокислотного состава и высоким содержанием в клетке. В семенах *Aesculus hippocastanum* эти белки могут служить защитой от низкотемпературного стресса (под снегом в зимний период). Для еще одного вида средней полосы России, имеющего рекальцитрантные семена – дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), были обнаружены сходные особенности ультраструктуры и фракционного состава белков.

Отмеченные особенности белкового состава и ультраструктуры могут быть связаны с рекальцитрантным характером исследованных семян. Такие характеристики протеома, как отсутствие типичных запасных белков (и отсутствие белковых тел в клетках), накопление большого количества термостабильных белков, могут служить диагностическим признаком рекальцитрантности семян.

Заключение. Неустойчивые к высыханию рекальцитрантные семена обычны для тропических влажных мест, где можно упасть с дерева и сразу начинать расти – все условия есть. Сохранение активного метаболизма и отсутствие высыхания при созревании семян – стратегия выживания

в дождевых лесах вблизи экватора. В тропиках важно прорасти как можно скорее – семена могут поражаться патогенами или просто поедаться животными. Но при адаптации к более сложным климатическим условиям, например к зиме в средней полосе России, семенам (и целым растениям) приходится вырабатывать дополнительные приспособления для выживания. Ведь если семена начнут прорасти сразу после опадения, проростки вымерзнут в зимний период. Вот и пришлось семенам выработать состояние глубокого физиологического покоя – неспособности прорасти при благоприятных условиях. Высыхание ортодоксальных семян – тоже возможность пережить зимний период. Глубокий покой ортодоксальных семян сменяется вынужденным покоем, который прерывается при наличии благоприятных для прорастания условий (влажности, температуры, освещенности). Гораздо сложнее ситуация с рекальцитрантными семенами растений умеренного климата (таких как каштан конский, дуб черешчатый), которые вынуждены длительное время находиться под снегом во влажном состоянии. И стратегия адаптации семян, не переносящих высыхания, рекальцитрантных, – устойчивость к длительному низкотемпературному стрессу – зимним условиям. Оказалось, что рекальцитрантные семена каштана и дуба имеют совершенно другой состав белков – много альбуминов, мало глобулинов, большое количество белков, устойчивых к тепловой денатурации. Вполне может быть, именно гидрофильные термостабильные LEA белки могут не только предохранять клеточные структуры от существенной потери влаги (что является для рекальцитрантных семян смертельным), но и обеспечивают устойчивость высокооводненных семян к длительному холодному стрессу. При этом только наличия LEA белков, по-видимому, недостаточно для обеспечения устойчивости к высыханию, которая характерна для ортодоксальных семян.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ и Программы «Молекулярная и клеточная биология» Президиума РАН.

Список литературы

- Azarkovich M.I., Bolyakina Yu.P. 2016. Recalcitrant seeds of horse chestnut lack protein bodies // Russian J. Pl. Physiol. Vol. 63. P. 499–504.
- Gumilevskaya N.A., Azarkovich M.I. 2007. Physiological and biochemical characteristics of the recalcitrant seeds having dormancy: a review // Appl. Biochem. Microbiol. Vol. 43. P. 332–340.
- Radwan A., Hara M., Kleinwächter M., Selmar D. 2014. Dehydrin expression in seeds and maturation drying: a paradigm change. // Plant Biology. V. 16. P. 853–855. DOI: 10.1111/plb.12228
- Seeds. Physiology of Development, Germination and Dormancy. 2013. Third Edition. /Bewley D.J., Bradford K.J., Hillhorst H.W.M., Nonogaki H. New-York, Heidelberg, Dordrecht, London: Springer. 392 p.
- Sobolev A.M. 1985. Zapasanie belka v semenakh rastenii [Storage of proteins in plant seeds] Moscow: Nauka. 112 p. [in Russian] (Соболев А.М. Запасание белка в семенах растений. 1985. М.: Наука. 112 с.)

Recalcitrant seeds: another strategy of adaptation

Azarkovich M. I.

Moscow, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS

E-mail: m-azarkovich@ippras.ru

Orthodox seeds undergo genetically determined maturation drying; seeds became desiccation tolerant, and can be stored for a long time in the dry state. Some species, especially originated from tropics, produce so-called recalcitrant seeds. Recalcitrant seeds are shed from parent plant at high moisture content. Seeds are desiccation intolerant; they usually reveal fast germination after shedding and low longevity. The fast germination is useful in tropical ecosystems. Seeds from trees of temperate zone need deep dormancy to withstand the forthcoming winter. Proteins in recalcitrant horse chestnut (*Aesculus hippocastanum* L.) seeds have extremely low content of globulins, and high level of non-compartmentalized heat-stable proteins. The presence of a great amount of hydrophilic proteins capable of holding water is related to the recalcitrancy of seeds. It might be as well that these proteins could improve seed tolerance to long-term action of low temperature in spite of their high hydration and thus maintain embryo vitality under conditions of cold stratification or snow in winter.

ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛАТА НАТРИЯ НА ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАН И РОСТ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА, ВЫЗВАННОГО ДЕЙСТВИЕМ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ

Алигусейнова Н. Р., Абилова Г. А. *

Махачкала, Дагестанский государственный университет

*E-mail: gulyaraabilova@mail.ru

Тяжелые металлы (ТМ) в избыточных количествах вызывают сверхпродукцию активных форм кислорода (АФК) и развитие окислительного стресса, который проявляется в торможении роста и развития растений, в изменении фотосинтеза и процессов дыхания, транспорта веществ и др. (Титов и др., 2014). Для снижения повреждающего действия кадмия на растения использовали салицилат натрия (СNa), который является фитогормоном фенольной природы, оказывающим регуляторное действие на многие физиологические процессы в растениях.

Целью настоящего исследования было изучение влияния экзогенного СNa на процессы роста и состояние клеточных мембран растений пшеницы при действии различных доз CdSO₄.

Объектом исследования были 7-дневные проростки пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.) сорта «Москва». Семена пшеницы проращивались в климатической камере в 0,1 мМ растворе СNa в течение трех дней. Контрольные семена находились в дистиллированной воде. На 4-е сутки контрольные и опытные проростки пшеницы переносили в пластиковые контейнеры на фильтровальную бумагу, где они продолжали расти при постоянных условиях (освещенность 3000 лк, влажность 75%, температура 23° С и фотопериод 16 часов) при периодическом поливе растворами CdSO₄ с концентрациями 10⁻⁶-10⁻³ М. На 7-е сутки эксперимента определяли ростовые характеристики путем измерения длины и массы побега и корня. О состоянии клеточных мембран листьев пшеницы судили по изменению их проницаемости кондуктометрическим методом. Степень повреждения мембран в различных вариантах оценивали по коэффициенту повреждаемости клеток (КП) листа (Грищенкова, Лукаткин, 2005).

Для оценки влияния CdSO₄ на состояние растений пшеницы определяли параметры, характеризующие рост пшеницы – длину и массу осевых органов (корней и надземной части). Как видно из данных табл.1, низкие концентрации CdSO₄ стимулировали рост корней (при концентрации 10⁻⁶ М длина и масса корней превысила значения водного контроля на 19% и на 24%, а при концентрации 10⁻⁵ М – на 51% и 42%, соответственно). Наблюдалось также усиление роста побега, но различия по сравнению с контролем носили недостоверный характер. Таким образом, растения пшеницы сорта «Москва» положительно реагировали на присутствие в среде выращивания Cd²⁺ в низких концентрациях. Начиная с концентрации соли 10⁻⁴ М наблюдалось ингибирование роста как надземной, так и подземной части проростков.

Таблица 1. Влияние CdSO₄ на ростовые показатели 7-дневных проростков пшеницы, выросших из семян, обработанных 0.1 мМ СNa.

Концентрация CdSO ₄ (мМ)	Масса (мг)		Длина (мм)	
	без СNa	с СNa	без СNa	с СNa
	Побег			
0	85± 2.0	79± 3.5	145± 2.5	143± 1.5
10 ⁻⁶	88± 4.3	90± 4.3	144± 4.0	156± 3.6* **
10 ⁻⁵	90± 5.5	82± 3.4	162± 3.9*	152± 2.5 **
10 ⁻⁴	63± 3.0*	69± 2.6* **	117± 3.5*	131± 1.7 * **
10 ⁻³	52± 2.7 *	48± 4.1* **	84± 2.5*	79± 4.2 * **
	Корень			
0	38 ± 2.4	46 ± 2.5	100 ± 4.5	129 ± 2.7 **
10 ⁻⁶	47 ± 2.5 *	56 ± 2.0 **	119± 5.5 *	133 ± 4.2 **
10 ⁻⁵	54 ± 2.2 *	57 ± 1.8 * **	151 ± 3.9 *	140 ± 4.5 **
10 ⁻⁴	35 ± 1.7	41± 1.7	93 ± 3.0 **	92 ± 3.3 **
10 ⁻³	16 ± 1.5 *	17 ± 1.7 **	49 ± 3.6 *	46 ± 3.0 **

Примечание к табл. 1 и 2: данные представляют среднее арифметическое опытов с их стандартными ошибками; * - P<0.05 относительно дистиллированной воды, ** - P<0.05 относительно 0.1 мМ СNa.

В присутствии CNa наблюдалось увеличение длины и массы корня проростков пшеницы, а размеры побегов отличались от контрольных значений незначительно. Последующее действие CdSO₄ на растения, обработанные CNa, зависело от концентрации соли. Оптимальными концентрациями CdSO₄ для побега были 10⁻⁵ М и 10⁻⁴ М, когда длина и масса надземной части проростков превышала полученные значения на проростках, не обработанных CNa. Стимулирующее действие CNa оказывал на рост корневой системы при концентрации CdSO₄ 10⁻⁶ М, когда масса и длина корня увеличились на 19% и 12% соответственно. При концентрации 10⁻⁵-10⁻³ М CNa существенно не изменил длину и массу корня.

Неблагоприятные факторы нарушают избирательную проницаемость мембран, вызывая утечку электролитов из тканей. Для оценки степени повреждения мембран мы использовали кондуктометрический метод. Наибольший выход электролитов наблюдался при концентрации CdSO₄ 10⁻³ М (в 1.5 раза выше водного контроля). Обработка CNa не повлияла на проницаемость мембран листьев пшеницы, однако наблюдалась тенденция к снижению этого показателя в области концентраций CdSO₄ 10⁻⁶-10⁻⁴ М (табл.2). Определение величины КП показало, что наименьший выход электролитов наблюдался в варианте с концентрацией CdSO₄ 10⁻⁶ М.

Таблица 2. Влияние 0.1 мМ CNa на выход электролитов и КП из листовой ткани 7-дневных проростков пшеницы, выросших на растворах CdSO₄

Концентрация CdSO ₄ (мМ)	Выход электролитов, % от полного выхода		Коэффициент повреждения, %	
	без CNa	с CNa	без CNa	с CNa
0	17.5 ± 1.49	13.6 ± 2.29	-	-
10 ⁻⁶	17.5 ± 4.09	11.5 ± 2.81	0	-0.91
10 ⁻⁵	14.6 ± 2.34	14.2 ± 3.06	-3.52	2.17
10 ⁻⁴	20.7 ± 4.90	15.8 ± 1.47	3.88	4.00
10 ⁻³	25.4 ± 3.20*	24.1 ± 2.33* **	9.58	13.5

Таким образом, положительное влияние ионов Cd²⁺ на ростовые параметры растений пшеницы при низких концентрациях можно объяснить тем, что в этом случае CdSO₄ выступает в качестве микроэлемента, оказывая стимулирующее действие на рост по сравнению с водным бессолевым контролем. Высокие концентрации CdSO₄ стимулируют окислительный стресс, вызывая АФК. CNa в этом случае возможно выполняет функцию сигнальной молекулы, усиливающей образование АФК.

Список литературы

Гришенкова Н. Н., Лукаткин А. С. 2005. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. №1. С. 3-11.

Титов А. Ф., Казнина Н. М., Таланова В. В. 2014. Тяжелые металлы и растения // Петрозаводск: Карельский научный центр. РАН. 194 с.

Effect of sodium salicylate on the permeability of membranes and growth of wheat sprouts under the conditions of stress caused by the action of heavy metals

Aliguseynova N. R., Abilova G. A.*

Makhachkala, Dagestan State University

*E-mail: gulyaraabilova@mail.ru

Wheat seeds (*Triticum aestivum* L.) of the "Moscow" variety were treated with 0.1 mM sodium salicylate (CNa) solution, then sprouted on CdSO₄ solutions at concentrations of 10⁻⁶-10⁻³ М. On the 7th day of the experiment, the growth characteristics and permeability of the membranes were determined. It is shown that low concentrations of CdSO₄ stimulate the growth of sprouts and reduce the yield of electrolytes from wheat leaves. CNa at high concentrations serves as a signal molecule and enhances the formation of active forms of oxygen.

СПЕЦИФИКА СТАРЕНИЯ ИНТАКТНЫХ И ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ

Алиев М. Г., Алиева З. М.*

Махачкала, Дагестанский государственный университет

*E-mail: gapshima81@yandex.ru

Изучение явления старения у многих растений связано с определенными трудностями, связанными с необходимостью проведения длительных наблюдений и поддержания оптимальных условий для их культивирования. В связи с этим чаще всего это явление изучают на примере отдельных органов. При этом привлекают внимание листья и другие органы с ограниченной продолжительностью жизни (Leopold, 1968).

Для его решения проводили наблюдения над интактными и изолированными листьями айвы (*Cydonia oblonga* Mill.), ивы (*Salix alba* L.), сирени (*Syringa vulgaris* L.), хурмы (*Diospyros lotus* L.), амаранта (*Amaranthus caudatus* L.), календулы (*Calendula officinalis* L.), рудбекии (*Rudbeckia hirta* L.) и целозии (*Celosia cristata* L.). Растения заметно отличались по продолжительности жизни (ПЖ) индивидуума (древесные и травянистые формы). Сравнивали при этом ПЖ интактных листьев, а также их в изолированном состоянии после различных воздействий (освещение, засоление, предобработка кинетином) по ряду морфофизиологических показателей.

Таблица 1. Продолжительность жизни (ПЖ) листьев нижнего (1), среднего (2) и верхнего (3) ярусов при естественном освещении

Объекты	ПЖ, сут.					
	Интактные			Изолированные		
	1	2	3	1	2	3
Айва	191,6 ± 2,3	210,3 ± 3,6	204,9 ± 2,8	17,4 ± 1,0	20,1 ± 1,1	22,6 ± 0,9
Амарант	79,3 ± 1,2	123,5 ± 1,6	105,0 ± 1,2	38,3 ± 0,6	44,9 ± 0,5	47,3 ± 0,6
Ива	195,8 ± 2,4	216,7 ± 3,8	205,6 ± 1,6	14,1 ± 0,7	15,3 ± 0,8	17,4 ± 0,7
Календула	93,0 ± 1,4	125,2 ± 1,4	115,3 ± 1,3	31,3 ± 0,4	38,0 ± 0,4	39,8 ± 0,4
Рудбекия	95,2 ± 1,0	134,0 ± 1,9	121,5 ± 1,1	48,6 ± 0,6	51,8 ± 0,5	56,0 ± 0,7
Сирень	211,2 ± 3,5	223,8 ± 3,0	218,0 ± 2,0	36,6 ± 1,0	39,2 ± 1,0	42,4 ± 1,3
Целозия	82,0 ± 1,1	95,1 ± 1,5	96,6 ± 1,0	42,1 ± 0,7	48,0 ± 0,5	53,4 ± 0,7
Хурма	189,1 ± 3,0	203,0 ± 2,5	195,1 ± 1,7	15,7 ± 0,7	18,7 ± 0,7	20,1 ± 1,0

Интактные и изолированные листья по ярусам у разных растений отличаются в ПЖ. При этом она не связана со сроками жизни индивидуума, хотя деревья в этом отношении имеют некоторые преимущества над травами (табл.1). Меняется ПЖ интактных листьев и по ярусам, она преобладает у листьев среднего яруса, характеризующихся большим потенциалом жизнеспособности на побегах (Алиев, Юсуфов, 2010). ПЖ у листьев в изолированной культуре значительно ниже интактных. Это видно и на примере древесных, характеризующихся своей живучестью. Однако и у них несколько сглаживаются различия в ПЖ изолированных листьев по ярусам. У травянистых форм изолированные листья проявляют сравнительно большую жизнеспособность, хотя у индивидуумов она ниже.

Известно, что цитокинины оказывают положительное влияние на удлинение сроков жизни изолированных листьев. Поэтому изучено и действие одного из их аналогов – 6-бензиламинопурина (БАП) на изолированные листья, культивируемых в разных условиях. При сравнении с интактными в случае предобработки БАП у изолированных листьев сроки жизни заметно не удлиняются. Однако при сравнении вариантов БАП изолированных листьев с контролем (без предобработки БАП) положительное влияние отмечено (табл. 2 и 3), особенно в стрессовых условиях (засоление и темнота). Оно менее проявляется в случае культивирования листьев в темноте. Культивирование изолированных листьев при засолении среды NaCl (10 мМ) приводит к некоторому сокращению сроков их жизни. Этот эффект усиливается при сочетании засоления среды с экспозицией листьев в темноте.

Итак, ПЖ листьев в интактном и изолированном состоянии варьирует по объектам и условиям культивирования. В то же время ясна тенденция ее зависимости и от специфики объекта. Процесс старения реализуется как этап и результат развития индивидуума. Он специфичен для видов и сортов, а также разных органов и структур растений. Его наступление в принципе определяется наследственностью индивидуума, что выступает как проявление приспособления растений (Юсуфов, 1992).

Таблица 2. Продолжительность жизни (сут.) изолированных листьев при предобработке БАП (15 мг/л и экспозиция 6 ч) и культивировании в разных условиях

Объекты	Кинетин + условия культивирования			
	естественное освещение		темнота	
	вода	NaCl	Вода	NaCl
Айва	25,7 ± 0,9	24,8 ± 0,8	18,9 ± 0,6	16,5 ± 0,7
Амарант	49,7 ± 0,9	42,9 ± 0,5	20,9 ± 0,5	17,1 ± 0,5
Ива	20,6 ± 1,2	20,1 ± 1,1	13,8 ± 0,9	10,7 ± 0,9
Календула	41,8 ± 0,5	33,1 ± 0,6	19,0 ± 0,4	15,9 ± 0,6
Рудбекия	57,8 ± 0,7	48,2 ± 0,7	25,8 ± 0,6	21,0 ± 0,6
Сирень	44,5 ± 1,2	39,2 ± 1,3	26,5 ± 1,0	23,2 ± 1,1
Целозия	54,0 ± 0,7	44,8 ± 0,6	23,0 ± 0,5	18,2 ± 0,6
Хурма	30,3 ± 0,8	27,5 ± 0,8	17,1 ± 0,7	15,1 ± 0,7

Таблица 3. Продолжительность жизни изолированных листьев в разных условиях культивирования

Объекты	Средняя ПЖ, сут.		
	естественное освещение		темнота
	вода	NaCl	вода
Айва	20,1 ± 1,1	17,2 ± 1,0	15,5 ± 0,8
Амарант	44,9 ± 0,5	40,0 ± 0,4	17,9 ± 0,5
Ива	15,3 ± 0,8	14,1 ± 0,9	9,6 ± 0,6
Календула	38,0 ± 0,4	30,0 ± 0,5	17,0 ± 0,4
Рудбекия	51,8 ± 0,5	44,8 ± 0,6	23,0 ± 0,5
Сирень	39,2 ± 1,0	27,6 ± 1,3	22,9 ± 0,9
Целозия	48,0 ± 0,5	42,0 ± 0,4	20,0 ± 0,4
Хурма	18,7 ± 0,8	16,9 ± 0,6	13,8 ± 0,5

Наличие эндогенного контроля старения растений и органов не вызывает сомнения, несмотря на недостаточную изученность его онтогенетических механизмов. Специфика его проявления несколько ослабляется, особенно при стрессах в онтогенезе (табл. 2 и 3). Тем не менее и при этом листья разных растений все еще сохраняют свои различия по темпам старения и ПЖ.

Прикрепленность к субстрату в наземных условиях определяет чрезвычайную зависимость растений от внешних условий. Поэтому для них особенно важно определить экологически и потенциально (физиологически) реализуемые величины ПЖ и старения индивидуумов, органов и структур (Yusufov, 1988). При таком подходе у растений вопрос о наличии генетического контроля старения индивидуума и листьев не вызывает сомнения. Его механизмы нуждаются в дальнейшей конкретизации.

Список литературы:

Aliev M.G., Yusufov A.G. Rost, starenie i prodolzhitel'nost' zhizni intaktnykh listev drevesnykh rastenii // Lesnoe khozyaistvo. – M., 2010. – P. 34-36. [In Russian] (Алиев М.Г., Юсуфов А.Г. Рост, старение и продолжительность жизни интактных листьев древесных растений // Лесное хозяйство. – М., 2010. – С. 34-36).

Leopold A. Rost i razvitie rastenii. M.: Mir, 1968 [In Russian] (Леопольд А. Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968).

Yusufov A. G. Kultura izolirovannykh listev. M.: Nauka, 1988 [In Russian] (Юсуфов А. Г. Культура изолированных листьев. М.: Наука, 1988).

Yusufov A. G. Biologiya stareniya tsvetkovykh rastenii. Makhachkala, DGU, 1992 [In Russian] (Юсуфов А. Г. Биология старения цветковых растений. Махачкала, ДГУ, 1992).

The intact and isolated leaves aging specifics

Aliev M. G., Alieva Z. M.*

Makhachkala, Dagestan State University

*E-mail: gapshima81@yandex.ru

The rate of senescence of the intact and isolated leaves of the trees and grasses on various levels of the shoot and conditions (light, salt, BAP treatment) is investigated. Significant variation in rate of senescence and life longevity of the leaves is established. The limits of the rate variation of objects are determined by endogenic control.

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ДАГЕСТАНА *IN VITRO*

Алиева З. М.

Махачкала, Дагестанский государственный университет

E-mail: zalieva@mail.ru

В работе изучены регенерационная активность и перспективы клонального микроразмножения эндемичных, редких видов растений Республики Дагестан. Работа проводилась совместно с сотрудниками кафедры ботаники Дагестанского госуниверситета и Горного ботанического сада ДНЦ РАН. В качестве объектов исследований использованы семена, проростки и побеги *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel., *Jurinea ruprechtii* Boiss., *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss., *Astragalus karakugensis* Bunge, *A. lehmannianus* Bunge, *Matthiola caspica* (N. Busch) Grossh., *Betula raddeana* Trautv. и ряда других. Оптимизированы питательные среды для каллусообразования, формирования побегов и корней на эксплантах побегов, листьев, семядолей, точек роста.

Биотехнологические методы широко используются для повышения эффективности вегетативного размножения, сохранения генофонда, создания генетических коллекций *in vitro*, селекции на устойчивость. Метод культуры *in vitro* успешно применяется для воспроизведения и сохранения редких и эндемичных видов в разных регионах России и мира (Вечернина, 2006; Ветчинкина и др., 2012). В коллекциях Ботанических садов некоторые виды представлены именно в культуре *in vitro* (Генофонд..., 2012). Внедрение биотехнологических методов для воспроизведения редких растений крайне актуально для Дагестана, однако подобные исследования целенаправленно не проводились, и лишь в последние годы начаты на кафедре физиологии растений и теории эволюции Даггосуниверситета. В связи с этим метод культуры *in vitro* нами впервые использован для оценки регенерационной активности ряда эндемичных, редких видов растений Дагестана, занесенных в Красные Книги РД и РФ. Работы проводились совместно с сотрудниками кафедры ботаники ДГУ и Горного ботанического сада ДНЦ РАН, которым автор выражает признательность за предоставление материала для исследований.

В качестве объектов исследований использованы семена, проростки и побеги *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel., *Jurinea ruprechtii* Boiss., *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss., *Astragalus karakugensis* Bunge, *A. lehmannianus* Bunge, *Matthiola caspica* (N. Busch) Grossh., *Betula raddeana* Trautv. и ряда других. Экспланты побегов, листьев, семядолей, точек роста культивировали на питательной среде Мурасиге – Скуга (МС) с добавлением гормонов ИМК, БАП, кинетина. В связи со спецификой объектов и ограниченностью материала регенерационный потенциал эксплантов оценивался в ряде случаев в виде качественных показателей (степени выраженности признака в баллах).

Опыты показали достаточно высокую всхожесть скарифицированных семян бобовых, достигающую 40 – 60 % у астрагала Лемана, эremosпартон безлистного и копеечника дагестанского. У нонеи нисбегающей и юринии Рупрехта всхожесть составляла 10 – 20 %. У нонеи рост и развитие проростков были медленными, к 30-му дню культивирования на небольшом побеге формировался в среднем 1 лист, при этом наблюдался слабый рост корня. Низкая всхожесть семян (около 5 %) наблюдалась у скабиозы гумбетовской. Для астрагала, копеечника и скабиозы было отмечено сокращение сроков прорастания семян в условиях *in vitro* по сравнению с проращиванием в песке или на смоченной водой фильтровальной бумаге. В целом у всех объектов удалось получить стерильные проростки, из которых в дальнейшем выделяли экспланты и культивировали их на питательных средах разного гормонального состава.

Высокой выживаемостью характеризовались разные типы эксплантов у эremosпартон безлистного, джузгуна безлистного, левкоя каспийского. В варианте с ИМК у большинства объектов наблюдалось образование корней на узловых и семядольных эксплантах. Оптимальной для индукции развития почек у эксплантов побегов и точек роста астрагала Лемана была среда с 1 мг/л ИМК и БАП. В этом варианте у 20 % побегов, сформированных на узловых эксплантах, наблюдалось развитие корней. Семядоли формировали только каллус. У джузгуна и эremosпартон отмечена закладка почек и формирование микропобегов (по 3 – 4 на эксплант) в культуре эксплантов точек роста и побегов, семядольные экспланты характеризовались более низким морфогенетическим потенциалом. У нонеи нисбегающей закладка почек и рост из них побегов наблюдались на среде, содержащей ИМК (0.5 мг/л), а также ИМК и БАП (0.5 – 1 мг/л). В первом варианте у 10 % эксплантов наблюдалось укоренение, в других случаях микропобеги переносили на среду с ИМК для ризогенеза. Активный рост и высокие показатели морфогенеза в условиях *in vitro* проявили экспланты лев-

коя каспийского, семена которого имели высокую всхожесть. На разных вариантах сред в культуре его узловых эксплантов и эксплантов побегов отмечено множественное побегообразование, которое часто сопровождалось развитием корней. Формировались побеги у левкоя и в культуре семядольных эксплантов – на среде, содержащей БАП (у 50 %). Высокими были показатели каллусообразования у нонеи, они варьировали от 80 % у узловых эксплантов до 96 и 100 % – у семядольных и побеговых соответственно. У юринии Рупрехта закладка почек наблюдалась на среде с ИМК и БАП (40 % у побегов и 80 % – у точек роста) и с БАП (40 % у точек роста). В последнем случае отмечено также формирование корней.

У березы Радде на эксплантах листьев и сегментах молодых побегов с пазушными почками отмечено образование каллуса умеренной интенсивности роста и рыхлой консистенции. Отмечен рост 1 – 3 побегов из пазушных почек. Интенсивно росла каллусная ткань на раневой поверхности у эксплантов черешков, каллус имел рыхлую консистенцию и желтую окраску.

В культуре *in vitro* наблюдалась высокая выживаемость и активность ростовых процессов эксплантов пижмы Акинфиева. На среде МС с добавлением ИМК и БАП (0.5:2.5 мг/л) наблюдали высокую выживаемость, рост 80 – 100 % эксплантов и закладку почек у 50 % из них. Сформированные из них побеги микрочеренковали, получая с каждого по 3 – 4 экспланта. На среде с БАП (0.5 мг/л) отмечен рост побегов у всех эксплантов. Выживаемость и закладка почек у эксплантов нескольких последовательных поколений регенерантов была высокой (50 – 90 %). Хорошую всхожесть в культуре *in vitro* имели семена катрана бугорчатого. Экспланты узлов и листовых пластинок сформированных из них проростков характеризовались высокой выживаемостью (Alieva and et al., 2014). На среде МС с добавлением ИМК + БАП (0.5:2.5 мг/л) у всех узловых эксплантов наблюдали образование почек (в среднем 7 – 8 на эксплант) и рост из них побегов.

Таким образом, введены в культуру *in vitro* более 10 видов редких, эндемичных видов растений, подобраны питательные среды для каллусообразования, формирования побегов и корней разных типов эксплантов. В целом результаты свидетельствуют о высоком регенерационном потенциале исследованных видов, что может стать основой их воспроизведения путем микроклонального размножения. Метод культуры тканей открывает большие перспективы в повышении эффективности сохранения и воспроизведения редких видов растений Дагестана.

Список литературы

Алиева З. М., Мартемьянова В. К., Юсуфов А. Г. Специфика морфогенеза изолированных структур редких растений Дагестана *in vitro* // Фундаментальные исследования. №6. С. 58 – 62.

Ветчинкина Е. М., Ширнина И. В., Ширнин С. Ю., Молканова О. И. 2012. Сохранение редких видов растений в генетических коллекциях *in vitro* // Вестник Балтийского федерального университета им. И.Канта. Вып.7. С. 109 – 118).

Вечернина Н. А. 2006. Сохранение биологического разнообразия редких, исчезающих видов, уникальных форм и сортов растений методами биотехнологии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Барнаул. 32 с.

Генофонд растений Красной книги Российской Федерации, сохраняемый в коллекциях ботанических садов и дендрариев. 2012. отв. ред. А. С. Демидов. ФГБУ науки Главный ботанический сад РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК. 220 с.

Reproduction of rare plants of dagestan *in vitro*

Alieva Z. M.*

Makhachkala, Dagestan State University

*E-mail: zalieva@mail.ru

In the work, regenerative activity and perspectives of clonal micropropagation of endemic, rare plant species of the Republic of Dagestan were studied. The work was carried out jointly with the staff of the Department of Botany of the Dagestan State University and the Mountain Botanical Garden of the Dagestan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. As objects of research, seeds, sprouts and shoots were used *Tanacetum akinfiewii* (Alexeenko) Tzvel., *Jurinea ruprechtii* Boiss., *Hedysarum daghestanicum* Rupr. ex Boiss., *Astragalus karakugensis* Bunge, *A. lehmannianus* Bunge, *Matthiola caspica* (N. Busch) Grossh., *Betula raddeana* Trautv. and a number of others. Optimized nutrient media for callus formation, shoot formation and roots on explants shoots, leaves, cotyledons, growth points.

ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ К НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ И ИЗБЫТОЧНОМ СОДЕРЖАНИИ ЦИНКА ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ

Батова Ю. В.*, Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф.

Петрозаводск, Институт биологии ФИЦ КарНЦ РАН

*E-mail: batova@krc.karelia.ru

Важную роль в защите растений от негативного влияния различных стресс-факторов играют механизмы неспецифической устойчивости, среди которых особое место занимает антиоксидантная система. Именно благодаря ей в клетках поддерживается баланс между процессами генерации и нейтрализации активных форм кислорода (АФК). Важным элементом этой системы являются антиоксидантные ферменты, которые активно участвуют в устранении избытка АФК (ApeI, Hirt, 2004; Gill, Tuteja, 2010). К настоящему времени накоплено довольно большое количество данных, указывающих на участие ферментов-антиоксидантов в адаптации растений к действию низких температур. При этом показано, что роль отдельных ферментов в этом процессе может существенно меняться не только в зависимости от интенсивности и продолжительности низкотемпературного воздействия, но и от сопутствующих факторов внешней среды. Например, значительное влияние на жизнедеятельность растений, в том числе на функционирование антиоксидантной системы, оказывают условия минерального питания (Polesskaya et al., 2004). Однако экспериментальные данные, касающиеся изменения активности антиоксидантных ферментов в процессе низкотемпературной адаптации растений, произрастающих в условиях нарушенного режима минерального питания, в частности при избытке цинка, практически отсутствуют. В связи с этим, целью нашей работы было изучение влияния низкой положительной температуры на динамику активности ключевых антиоксидантных ферментов у растений ячменя, растущих при оптимальной или высокой концентрации цинка в корнеобитаемой среде.

В качестве объекта исследования использовали растения ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур, которые выращивали в климатической камере при температуре воздуха 22°C, его относительной влажности 60%, ФАР 100 мкмоль/м² ·с, 14-часовом фотопериоде на питательном растворе Хоглэнда–Арнона (1/2 концентрации) с оптимальным (2 мкМ, контроль) или высоким (1000 мкМ, вариант 1) содержанием цинка. Спустя 7 сут одну часть проростков обоих вариантов подвергали действию температуры 4°C (варианты 2 и 3), которая является для растений ячменя закалывающей (Титов et al., 1984), а другую часть оставляли в прежних условиях. Анализ растений проводили до начала низкотемпературного воздействия (исходный уровень), и спустя 1, 3 и 7 сут экспозиции при 4°C. Активность супероксиддисмутазы (СОД), каталазы (КАТ) и гваякол-зависимой пероксидазы (ПО), а также интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) определяли в 1 листе проростков спектрофотометрически, по описанным нами ранее методикам (Казнина и др., 2016). Повторность в пределах одного варианта опыта 3-5 кратная. В таблице представлены средние арифметические значения по двум независимым опытам и их стандартные ошибки. Достоверность различий между вариантами опытов оценивали с помощью критерия Стьюдента при $P < 0.05$.

Анализ активности ферментов, проведенный до начала низкотемпературного воздействия, показал, что в условиях избытка цинка активность СОД в листьях проростков была в 3.5 раза выше, чем при оптимальном содержании металла в корнеобитаемой среде, активность ПО и КАТ – в 6.5 и 7.5 раза выше, соответственно. При этом содержание в клетках МДА в 1.3 раза превышало значения этого показателя у растений в оптимальных условиях минерального питания (табл.). Эти данные указывают на усиление образования в клетках АФК в присутствии избытка цинка в среде, очевидно, связанного с его негативным влиянием на жизнедеятельность растений. Согласованное же увеличение в таких условиях активности ключевых антиоксидантных ферментов позволяет избежать развития сильного окислительного стресса.

При более длительной экспозиции растений при 22°C на питательном растворе с высоким содержанием цинка активность СОД и ПО увеличивалась и через 3 сут превышала исходный уровень почти в 2 раза, активность КАТ, наоборот, снижалась по отношению к исходному уровню в 1.7 раза (табл., вариант 1). Однако через 7 сут в этом варианте опыта также было отмечено снижение активности СОД, и только активность ПО сохранялась высокой. При этом содержание МДА в листьях постепенно увеличивалось и к концу эксперимента превышало исходный уровень в 1.3 раза. Обнаруженное нами снижение активности СОД и КАТ при более длительном воздействии избытка цинка,

очевидно, могло вести к ослаблению антиоксидантной защиты и явиться причиной усиления окислительного стресса у растений этого варианта опыта.

Таблица. Динамика активности антиоксидантных ферментов и содержания МДА в листьях ячменя при действии температуры 4°C в условиях оптимального и избыточного содержания цинка в корнеобитаемой среде

Вариант	Исходный уровень	Экспозиция, сут		
		1	3	7
Активность СОД, усл. ед /мг белка · мин				
Контроль	3.40±0.12	2.80±0.13	5.15±0.24*	8.84±0.23*
1	12.16±0.49	18.10±1.29*	23.20±0.71*	9.81±0.34*
2	3.40±0.12	2.78±0.15	4.08±0.22*	4.20±0.12*
3	12.16±0.49	11.94±0.58	17.43±1.23*	7.37±0.54*
Активность КАТ, мкМ Н ₂ О ₂ /мг белка · мин				
Контроль	1.80±0.14	3.80±0.15*	5.77±0.34*	11.25±0.57*
1	13.39±1.04	15.53±0.84*	7.95±0.35*	7.87±0.45*
2	1.80±0.14	2.47±0.14*	3.22±0.17*	4.27±0.20*
3	13.39±1.04	9.35±0.24*	2.73±0.15*	2.94±0.17*
Активность ПО, мкМ гваякола /мг белка · мин				
Контроль	0.36±0.04	0.77±0.04*	1.74±0.02*	4.91±0.03*
1	2.35±0.15	3.83±0.09*	4.57±0.13*	4.73±0.19*
2	0.36±0.04	0.59±0.01*	0.57±0.01*	0.90±0.03*
3	2.35±0.15	2.31±0.01	2.82±0.17	2.92±0.12
Содержание МДА, мкМ/ г сырой массы				
Контроль	2.61±0.18	2.77±0.13	2.77±0.21	3.36±0.12*
1	3.48±0.04	3.92±0.08*	4.21±0.16*	4.39±0.07*
2	2.61±0.18	2.61±0.18	2.77±0.10	2.73±0.09
3	3.48±0.04	3.62±0.03	4.14±0.02*	4.73±0.05*

* отличия от исходного уровня достоверны при $P < 0.05$

Воздействие низкой закалывающей температуры по-разному влияло на активность антиоксидантных ферментов у растений при оптимальном и высоком содержании цинка в среде выращивания. При оптимальном содержании металла уже через 1 сут действия 4°C активность КАТ и ПО повышалась в 1.4 и 1.6 раза по отношению к исходному уровню (табл., вариант 2). Спустя 3 сут было также отмечено увеличение активности СОД. К концу экспозиции (7 сут) при температуре 4°C активность СОД, КАТ и ПО превышала исходный уровень в 1.2, 2.4 и 2.5 раза, соответственно. Очевидно, активизация ключевых ферментов антиоксидантной защиты, отмеченная уже через 1 сут низкотемпературного воздействия, препятствовала развитию в клетках окислительного стресса, что позволяло поддерживать ПОЛ в этом варианте опыта на низком уровне.

В условиях избытка цинка в корнеобитаемой среде, в начальный период действия температуры 4°C (1 сут) активность СОД и ПО не изменялась, а активность КАТ несколько снижалась. При этом содержание МДА сохранялось на уровне исходных значений (табл., вариант 3). В дальнейшем (через 3 сут) активность КАТ продолжала снижаться, а активность СОД, наоборот, увеличивалась. После 7 сут действия низкой температуры понижалась и активность СОД. Отмеченное нарушение согласованности в работе указанных ферментов, могло вести к накоплению перекиси водорода в клетках, и соответственно к усилению окислительного стресса. Это подтверждает и зафиксированное спустя 3 сут воздействия температуры 4°C увеличение содержания МДА в этом варианте опыта.

Необходимо также отметить, что при температуре 4°C активность всех изученных ферментов у растений, растущих в условиях избытка цинка, была ниже, чем при 22°C, однако динамика их активности оказалась в целом сходной.

Таким образом, полученные результаты показали, что в ответ на действие низкой закалывающей температуры активность ключевых антиоксидантных ферментов в листьях проростков ячменя меняется по-разному в зависимости от содержания цинка в корнеобитаемой среде. При оптимальном содержании металла воздействие температуры 4°C вызывает активизацию всех трех изученных фер-

ментов – КАТ, ПО и СОД – что обеспечивает поддержание баланса между генерацией и нейтрализацией АФК в клетках и, очевидно, способствует успешному ходу низкотемпературной адаптации растений. В условиях избытка цинка изменения в активности указанных ферментов носят разнонаправленный характер, нарушая тем самым согласованность их действия и приводя к интенсификации ПОЛ, что в дальнейшем неизбежно должно отрицательно сказаться на способности растений к холодной адаптации и соответственно на их способности переносить без губительных последствий действие низкой температуры.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема № 0221-2017-0051).

Список литературы

Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф., Лайдинен Г. Ф. 2016. Роль отдельных компонентов антиоксидантной системы в адаптации растений *Elytrigia repens* (L.) Nevski к кадмию // Труды КарНЦ РАН. № 11. Сер. Экспериментальная биология. С. 17-26). doi:10.17076/eb365

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Шерудило Е. Г. 1984. Закономерности температурозависимого варьирования холодо- и теплоустойчивости проростков кукурузы и ячменя // С.-х. биология. № 12. С. 21-23.

Apel K., Hirt H. 2004. Reactive oxygen species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction // Annu. Rev. Plant Biol. Vol. 55. P. 373–399. doi:10.1146/annurev.arplant.55.031903.141701

Gill S.S., Tuteja N. 2010. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants // Plant Physiol. Biochem. Vol. 48. P. 909–930. doi:10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Polesskaya O. G., Kashirina E. I., Alekhina N. D. 2004. Changes in the activity of antioxidant enzymes in wheat leaves and roots as a function of nitrogen source and supply // Russian Journal of Plant Physiology. Vol. 51, N 5. P. 615–620. doi:10.1023/B:RUPP.0000040746.66725.77

The dynamics of antioxidant enzymes activity during adaptation of barley plants to low temperature at optimal and high content of zinc in the growth medium

Batova Yu. V.*, Kaznina N. M., Laidinen G. F., Titov A. F.

Petrozavodsk, Institute of Biology FRC KSC RAS

*E-mail: batova@krc.karelia.ru

In the controlled environmental conditions the dynamics of three key antioxidant enzymes activity in the leaves of barley during plants adaptation to low temperature (4 ° C) under optimal and high zinc concentration in the growth medium was studied. It was found that at optimal metal content, temperature 4 ° C causes activation of catalase, guaiacol peroxidase and superoxide dismutase, make for maintain a balance between generation and neutralization of reactive oxygen species in cells and promotes the adaptation of plants to cold. In contrast, under excess of zinc, uncoordinated changes in enzymes activity are observed, that lead increase in lipid peroxidation, thereby reducing the ability of plants to adapt to cold.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КАЛЬЦЕФИТОВ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Богданова Е.С.*, Розенцвет О.А.

Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН

*E-mail: cornales@mail.ru

Кальцефитами или кальцефилами называют растения, произрастающие преимущественно на почвах богатых соединениями кальция, а также в местах выхода чистых известняков, мела, мергелей и других карбонатных пород. Экологические особенности местообитаний кальцефитов представляют своеобразный комплекс факторов: почвы, сформированные на известковых сланцах, известняке или мергеле, имеют высокое изначальное значение pH, в совокупности с каменистостью почв, особыми температурными и световыми условиями, обуславливающий существование растений этой экологической группы (Escudero et al., 2015).

В свою очередь специфические условия позволили сохраниться большому количеству реликтовых и эндемичных видов растений, например, родов *Gypsophila* или *Thymus*. Кальцефиты делятся на две группы: облигатные – растения, произрастающие только на меловом субстрате, факультатив-

ные – обитающие как на мелу, так и на известняке (Слугинова, 2010). Типичные меловики, это травянистые многолетники и многолетние полукустарнички. Закрепляясь на поверхности мела, они формируют экологические ниши и становятся очагами для образования микроценозов, а также предотвращают эрозии на крутых склонах.

Флора, формирующаяся на карбонатных породах, преимущественно состоит из светолюбивых ксерофитов. Фотосинтетический аппарат растений адаптированных к интенсивному освещению, имеет более высокий фотосинтетический потенциал и устойчив к фотоингибированию. Пигментная система растений является основой для фотосинтетического преобразования солнечной энергии в энергию химических связей. Основными фотосинтетическими пигментами являются хлорофиллы (Хл), а каротиноиды (Кар) передают дополнительную энергию на хлорофиллы, выполняя светособирающую функцию, и отводят избыточную энергию от хлорофиллов – светозащитную функцию.

Возможность переносить засушливые условия достигается разными анатомо-морфологическими и физиологическими адаптациями, такими как накопление влаги у суккулентных растений или способность сокращать транспирацию в условиях недостатка воды. Как известно ксерофитность несуккулентных растений объясняется регулированием самого процесса поглощения воды корневой системой, балансом между поступлением и расходом воды. Листья таких растений, как правило, небольшие. Как и стебли, они покрыты толстым слоем кутикулы (воском), что способствует ограничению транспирации. Плотное сложение паренхимой ткани листьев и небольшое количество межклетников также снижает потерю воды.

Большое значение в формировании водо- и ионсвязывающей способности ткани наряду с другими функциями имеют структурные элементы, такие как компоненты клеточной стенки или биологических мембран. Структурные свойства клеточной стенки определяются присутствующими в ней полимерами, среди которых полисахариды (ПС), фенольные соединения (лигнин), белки, а биологических мембран – липиды.

Цель работы – охарактеризовать функциональные и структурные параметры представителей группы кальцефитов, произрастающих в Среднем Поволжье.

В качестве объектов исследования были выбраны растения *Adonis volgensis* Steven ex DC., *Gypsophila juzepczukii*, *Scabiosa isetensis* L., *Thymus dubjanskyi* Klokov et Shost. Растения отбирали на территории Сызранского района Самарской области и Ульяновской обл., в середине июня в первой половине дня 2015 г. Растения различались по экологическому режиму, обусловленному увлажнением так растения *G. juzepczukii* и *T. dubjanskyi* относятся к ксерофитам, *S. isetensis* – ксеромезофитам, а *A. volgensis* – мезоксерофитам. По отношению к жизненной форме растения *G. juzepczukii*, *S. isetensis*, *A. volgensis* это травянистые многолетники, а *T. dubjanskyi* представляет собой ползучий многолетний полукустарничек. Все исследованные виды относятся к гелиофитам, т.е. растениям открытых пространств, постоянно хорошо освещаемых местообитаний.

Данные таблицы показывают, что суммарное содержание Хл в исследованных растениях составляло 2.0-5.9 мг/г сухой массы, а Кар – 0.8-2.0 мг/г, что сопоставимо с растениями семиаридных мест обитания. Содержание зеленых пигментов, выделенных из листьев *G. juzepczukii* и *A. volgensis*, в 1.5-2.0 было выше, чем в листьях *S. isetensis* и *T. dubjanskyi*. Величина соотношения Хл/Кар в этих же видах растений составляла 2.6-5.8. Наиболее высокое содержание Кар отмечено в листьях *G. juzepczukii*, что привело к снижению величины соотношения между Хл/Кар до 2.6. Несмотря на то, что в листьях *S. isetensis* и *T. dubjanskyi* общее содержание зеленых пигментов и Кар было значительно ниже, чем в листьях *G. juzepczukii* и *A. volgensis*, тем не менее, величина соотношения между пигментами у исследованных видов была практически одинакова.

Таблица. Содержание фотосинтетических пигментов в кальцефитах (мг/г сухой массы)

Параметры	Виды растений			
	<i>A. volgensis</i>	<i>G. juzepczukii</i>	<i>S. isetensis</i>	<i>T. dubjanskyi</i>
Хл а	3.1±0.3	4.0±0.4	2.1±0.3	1.4±0.2
Хл б	1.1±0.3	1.3±0.3	0.8±0.2	0.6±0.2
Кар	0.8±0.2	2.0±0.3	0.5±0.2	0.5±0.1
Хл/Кар	5.2	2.6	5.8	4.0

Полисахариды клеточной стенки в зависимости от химического строения подразделяют на три класса: 1) целлюлоза; 2) связующие гликаны (раньше называли гемицеллюлозы); 3) пектиновые вещества (ПВ). Согласно другому типу классификации – по экстрагируемости различными растворами – различают водорастворимые ПС (ВРПС), ПВ и гемицеллюлозы (ГЦ А, Б). Из литературы известно, что их содержание может составлять более 80% от сухого веса растений. Разные виды растений различаются по структуре клеточной стенки, а значит составу ПС. Ее основу составляет сеть из микрофибрилл целлюлозы, пересекаемых молекулами гемицеллюлозы. В растущих частях растений эта сеть встроена в матрикс из пектиновых ПС. В уже сформировавшихся тканях клеточные стенки усилены лигнином. Суммарный выход ПС в исследованных растениях в пересчете на абсолютно-сухое вещество составил 69.8% (табл. 2). В составе ПС преобладали ГЦ (44.9-58.1% от суммы ПС), при этом максимальное содержание ГЦ А отмечали в листьях *T. dubjanskyi* (42.8%). Содержание ПВ составляло от 7.6 до 17.9%, при этом наибольшее содержание данного компонента отмечали в *S. isetensis* – 17.9%. Количество ВРПС составило от 4.6 до 10.7% суммы ПС. Высокие значения, полученные для ГЦ и ПВ, можно объяснить тем, что ГЦ способствуют формированию разветвленной сети полисахаридов клеточной стенки, а пектины формируют гелевую фазу, что предотвращает агрегацию и слипание целлюлозной.

Среди липидов были выделены фракции фосфо- (ФЛ), глико- ГЛ и нейтральных липидов (НЛ). Как правило, в высших растениях содержание ГЛ выше, чем ФЛ и НЛ. У всех исследованных растений оказалось высокая более 50% доля НЛ. Далее следуют ГЛ 20-45% и ФЛ 3.1-7.9%. Особенно высокие значения НЛ были получены для растений *A. volgensis* и *T. dubjanskyi*. Особенностью мембранных липидов видов *G. juzepczukii* и *S. isetensis* является более высокое содержание ГЛ (табл. 2).

Таблица 2. Состав и содержание полисахаридной и липидной фракции кальцефитов

Параметры	Виды растений			
	<i>A. volgensis</i>	<i>G. juzepczukii</i>	<i>S. isetensis</i>	<i>T. dubjanskyi</i>
Полисахаридные фракции, % от выхода				
ВРПС	10.7±0.7	9.6±0.6	4.6±0.6	6.2±0.2
ПВ	14.2±0.2	7.6±0.6	17.9±0.7	5.5±0.5
ГЦ А	16.6±0.5	24.7±0.7	23.4±0.4	23.9±0.9
ГЦ Б	28.3±0.2	27.8±0.8	42.8±0.7	15.3±0.3
Соотношение липидных фракций, %				
ГЛ	20.7±0.6	44.0±0.5	39.3±0.3	20.7±0.6
ФЛ	7.9±0.9	5.4±0.4	6.4±0.4	3.1±0.2
НЛ	71.5±0.5	50.5±0.5	54.3±0.3	76.2±6.0

Полученные результаты свидетельствуют о видоспецифичности содержания функциональных и структурных показателей, таких как пигменты, полисахариды и липиды в изученных видах кальцефитов Среднего Поволжья.

Список литературы

Слугинова И. С. 2010. Жизненные формы облигатных и факультативных меловиков долины реки Полной (Ростовская область) // Бюл. Бот. сада-инстит. ДВО РАН. 35. С. 135–136.

Escudero A., Palacio S., Maestre F. T., Luzuriaga A. L. 2015. Plant life on gypsum: a review of its multiple facets // Biol. Rev. Vol. 90. P. 1–18.

Ecological and physiological characteristics of representatives of calciphily plants of the Middle Volga region

Bogdanova E.S.*, Rozentsvet O.A.

Togliatti, Institute of Ecology of the Volga Basin RAS

*E-mail: cornales@mail.ru

In the work, functional and structural features in leaves of calciphytes of the Middle Volga were investigated. The objects of the study were *Adonis volgensis* Steven ex DC, *Gypsophila juzepczukii* L., *Scabiosa isetensis* L., *Thymus dubjanskyi* Klokov et Shost. The high content of chlorophylls was found in plants *G. juzepczukii* and *A. volgensis*. The hemicelluloses prevailed in the composition of polysaccharides. This was followed by pectin and water-soluble compounds. The pool of lipids is enriched with a fraction of neutral lipids.

NaCl-ЗАВИСИМЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В КЛЕТКАХ КОРНЯ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА

Богоутдинова Л. Р.^{1,2*}, Баранова Е. Н.¹, Баранова Г. Б.¹, Лазарева Е. М.³,
Смирнова Е. А.^{1,3}, Халилуев М. Р.^{1,2}

¹Москва, Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной биотехнологии

²Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА
им. К.А. Тимирязева

³Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

*E-mail: bogoutdinova_lr@rambler.ru

Одним из основных абиотических стрессов, ограничивающих производство сельскохозяйственных культур во всем мире, является засоление, обусловленное высоким содержанием растворимых ионов солей. Повышенное содержание в почве неорганических ионов оказывает сильное ингибирующее воздействие на рост и урожайность культурных растений (Kordium and Shevchenko, 2003). Осмотический компонент солевого стресса приводит к обезвоживанию тканей растений, уменьшению тургора и объема клеток, что вызывает ускоренный плазмолиз (Lu et al., 2007). При плазмолизе наблюдается нарушение микротрубочек и геометрии клеточной стенки (Pollock and Pickett-Heaps 2005). Разрушение микротрубочек гиперосмотическим стрессом являются общей чертой ответной реакции Покрытосеменных и, несмотря на быстрое накопление знаний о воздействии окружающей среды на растительный организм за последние десятилетия, механизмы ответных реакций на солевой стресс по-прежнему недостаточно изучены. Целью исследования являлось изучение влияния солевого стресса на структуры корня и микротрубочки в клетках корня томата сорта Рекордсмен и линии ЯЛФ в условиях хлоридного засоления *in vitro*.

Растительным материалом служили асептические проростки томата (*Solanum lycopersicum* L.), различающиеся по солеустойчивости: неустойчивая линия ЯЛФ, используемая в качестве отцовской формы при получении гибрида F1, и устойчивый сорт Рекордсмен. Донорные проростки получали из семян, которые подвергали поверхностной стерилизации в течение 10с в 96 % этаноле, а затем в течение 7-8 мин в 20 % водном растворе коммерческого отбеливателя АСЕ с добавлением нескольких капель детергента Tween 20 («Merck», Германия). Обработанные семена промывали дистиллированной водой и помещали в сосуды с питательной средой Мурасиге-Скуга (MS), с добавлением 3 % сахарозы и 0,7 % агара.

У проростков на этапе образования 1-го настоящего листа отсекали корневую часть в районе гипокотыля таким образом, чтобы длина фрагментов составляла 1,5-2,0 см, после чего переносили на среду для индукции ризогенеза (1/2 дозы макро- и микросолей по прописи MS, 2 % сахарозы, 0,7 % агара, 0,2 мг/л 3-индолилмасляной кислоты) без NaCl (контроль), а затем пересаживали на среду с добавлением NaCl в различных концентрациях. На 8-е сутки культивирования у полученных проростков отсекали корневую часть, фиксировали в 2,5 % растворе глутарового альдегида («Merck», Германия) на 0,1 М фосфатном буфере (pH 7,2) с добавлением 1,5 % сахарозы. Постфиксацию образцов проводили в 1 % растворе OsO4 («Sigma», США), обезвоживание в этаноле повышающейся концентрации (30, 50, 70, 96 и 100 %), окиси пропилена («Fluka», Германия), и заключение в смесь эпоксидных смол EponTM 812 и Araldite («Merck», Германия). Для выявления микротрубочек клеток корня на препаратах мацерированных клеток, а также на целых корнях было проведено иммунофлуоресцентное окрашивание антителами к α -тубулину.

В ходе цитологического исследования выявлено изменение длины клеток колумеллы и эпидермиса корней обоих генотипов. Так, при повышении концентрации NaCl в питательной среде у клеток томата линии ЯЛФ установлено двухфазное изменение длины клеток с двумя пиками увеличения показателя: у эпидермальных клеток они приходились на 25 и 150мМ NaCl, а у клеток колумеллы на 50 и 150мМ NaCl (табл. 1). Схожая тенденция отмечена у клеток колумеллы томата сорта Рекордсмен: пики повышения длины клеток наблюдались при содержании 50 и 150мМ NaCl в питательной среде (как и у линии ЯЛФ). Однако в отличие от селекционной линии ЯЛФ, у сорта Рекордсмен при 75мМ хлорида натрия обнаружено уменьшение длины клеток эпидермиса (табл. 2). Показанные изменения могут быть обусловлены как положительной адаптивной реакцией клеток на стресс (снижение оводненности тканей, приводящее к понижению осмотического потенциала клеточного сока), так и ингибированием роста клеток растяжением в ре-

зультате дезорганизации цитоскелета. Эти результаты согласуются с данными, полученными ранее на гипокотылях (Богоутдинова L.R. et al., 2016).

Таблица 1. Длина клеток эпидермиса и колумеллы (% к контролю) томата сорта Рекордсмен при воздействии различных концентраций хлорида натрия.

Вариант, содержание NaCl в среде (мМ)	Длина клеток эпидермиса по отношению к контролю, %	Длина клеток колумеллы по отношению к контролю, %
0	100	100
25	94,26	110,24
50	104,5	137,79
75	81,97	118,9
100	66,39	139,3
150	74,59	155,11
200	73,77	151,97
250	95,08	156,69

Таблица 2. Длина клеток эпидермиса и колумеллы (% к контролю) томата линии ЯЛФ при воздействии различных концентраций хлорида натрия.

Вариант, содержание NaCl в среде (мМ)	Длина клеток эпидермиса по отношению к контролю, %	Длина клеток колумеллы по отношению к контролю, %
0	100	100
25	115,7	141,6
50	66,11	175
75	95,87	98,61
100	76,67	94,44
150	102,48	130,55
200	77,69	88,88

В результате исследования был изучен цитоскелет интерфазных клеток корней двух генотипов томата при пороговой концентрации соли в питательной среде (150мМ NaCl) и в отсутствии засоления. В условиях солевого стресса пучки микротрубочек в клетках томата сорта Рекордсмен теряли свою упорядоченность, прореживались и отличались неоднородностью по плотности. У линии ЯЛФ при 150мМ NaCl также наблюдалось нарушение параллельного расположения и прореживание микротрубочек. Обнаруженные изменения цитоскелета могут приводить к нарушению клеточного деления и подавлению роста клеток растяжением.

Таким образом, показаны различия в ответных реакциях на солевой стресс эпидермальных клеток корня и клеток колумеллы, а также найдены различия в нарушениях микротрубочек между двумя исследуемыми генотипами томата в условиях *in vitro*. Установлено, что клетки эпидермиса у устойчивого сорта Рекордсмен менее чувствительны к засолению, чем у линии ЯЛФ, тогда клетки колумеллы обоих генотипов имели схожую ответную реакцию на стрессовый фактор.

Список литературы

Богоутдинова Л.Р., Баранова Г.Б., Баранова Е.Н., Халилуев М.Р. 2016. Сравнительная анатомо-морфологическая характеристика клеток эпидермиса и паренхимы коры гипокотыля у двух генотипов томата (*Solanum lycopersicum* L.) в условиях хлоридного засоления *in vitro* // Сельскохозяйственная биология. Т. 51. № 3. С. 318–326.

Kordium E.L., Shevchenko G.V. 2003. Role of cytoskeleton in gravisensitivity of a plant cell: experimental data and hypotheses // *Tsitol Genet.* Vol. 37. № 2. P. 56–68.

Lu B., Gong Z., Wang J., Zhang J., Liang J. 2007. Microtubule dynamics in relation to osmotic stress-induced ABA accumulation in *Zea mays* roots // *J. Exp. Bot.* Vol. 58. № 10. P. 2565–2572, doi:10.1093/jxb/erm107.

Pollock F.M., Pickett-Heaps J. D. 2005. Spatial determinants in morphogenesis: recovery from plasmolysis in the diatom *Ditylum* // *Cell Motility and the Cytoskeleton.* Vol. 60. № 71. P. 82. doi: 10.1002/cm.20044.

NaCl-dependent transformations in root cells of tomato genotypes differing in salt toleranceBogoutdinova L. R.^{1,2*}, Baranova E. N.², Baranova G. B.², Lazareva E. M.³, Smirnova E. A.^{1,3}, Khaliliev M. R.^{1,2}¹ Moscow, All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology² Moscow, Russian State Agrarian University - Timiryazev MAA³ Moscow, Lomonosov Moscow State University

*E-mail: bogoutdinova_lr@rambler.ru

We study the effect of sodium chloride on anatomical structure of the the root cap and epidermal cells of the root tip. Also we investigate microtubules cytoskeleton in the roots tip of two tomato genotypes, differing in resistance to salinity. Method of light microscopy and immunofluorescence staining with antibodies were used to knowledge of salinity effect of root columela and epidermis. It was found that the length of the epidermal cells increased with growing concentration, but it was independently. In a more resistant variety (Recordsman), we show the increase this index at 50 mM, and decrease in this index after at 75 mM. More NaCl-concentration increase an increase in cell length was observed. Differences in the response to the salt stress between the two tomato genotypes *in vitro* in microtubules under the influence of salt stress. As well as we shown changes in microtubules under the influence of salt stress in two tomato genotypes.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ДЫХАНИЕ СТВОЛОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ

Болондинский В. К.*, Виликайнен Л. М., Придача В. Б., Сазонова Т. А.

Петрозаводск, Институт леса КарНЦ РАН

*E-mail: bolond@krc.karelia.ru

У живых тканей древесного растения, включая ассимилирующие органы, энергетика обмена веществ и жизнедеятельности обеспечивается не только фотосинтезом, но и процессом дыхания. Помимо изучения дыхания листьев большой интерес представляет дыхание неассимилирующих органов – ствола и ветвей, поскольку его величина тесным образом связана с оттоком ассимилятов из кроны. Дыхание нефотосинтезирующих частей растений вносит значимый вклад в формирование углеродного баланса биогеоценоза, и, хотя и уступает общему дыханию почвы, может составлять для разных регионов от 13 до 42 % (Цельникер и др., 1993). В этой связи оценка доли участия различных компонентов экосистемы в баланс CO₂ представляет особый интерес для повышения точности моделей углеродного баланса древостоя. Целью данной работы было исследование влияния внешних условий на дыхание стволов и ветвей сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), березы повислой (*Betula pendula* Roth) и ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) в вегетационной динамике.

Большую часть исследований проводили в среднетаежной подзоне Карелии на территории Кончезерского лесничества в условиях зарастающей преимущественно лиственными породами вырубке (62°10'N, 33°60'E), образованной после сплошной рубки спелого сосняка черничного в 2007 г. Объектами исследования были деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 7-10 лет. Наблюдения проводили для модельных деревьев хвойных и лиственных видов, средние значения высоты и диаметра ствола которых у корневой шейки составляли соответственно 1.8 м и 3.2 см (сосна), 4.1 м и 5.1 см (береза), 4.8 м и 5.4 см (ольха). На 2-м участке эти же виды с близкими таксационными показателями произрастали под пологом сосняка черничного. Кроме того, исследование дыхания стволов березы проводили на экспериментальных участках Института леса КарНЦ РАН (61°47'N, 34°20'E) на территории Агробиологической станции (Болондинский, Виликайнен, 2015).

На вырубке исследования проводили в июле-августе 2017 года. Полевая влажность почвы в первой декаде августа, несмотря на обилие дождей в предшествующий месяц (более 90 мм осадков), была сравнительно низкой и составила: подстилка (0-10 см) – 11.7%, бурый песок (10-20 см) – 4.1%, мелкозернистый светлый песок (20-35 см) – 3.1%, крупнозернистый песок (35-50 см) – 2.5%, мелкозернистый песок (35-60 см) – 2.2%. Несмотря на то, что в горизонтах (20-60 см) влажность не превышала 3.1%, деревья не испытывали недостатка почвенной влаги, о чем свидетельствовали достаточно высокие значения водного потенциала побегов.

Измерения CO₂-газообмена выполняли по замкнутому циклу с помощью газометрической системы Li-6200 (Li-Cor, США) и камеры оригинальной конструкции (Болондинский, Виликайнен,

2015) в дневной динамике с 11 до 16 часов в малооблачные дни. Камеру устанавливали в средней и верхней частях кроны. Диаметр измеряемых побегов не превышал 16 мм. На каждой ветви или стволе производилось не менее 5 серий измерений в течение 10–15 минут, после чего камеру переустанавливали на следующий объект. Эксперименты в основном проводили в дневной динамике с 11 до 16 часов в малооблачные дни. Часть ствола или ветви дерева, на которой устанавливалась камера, во время измерений затенялась, и температура поверхности ствола была близка к температуре окружающего воздуха.

После измерения дыхания на деревьях одного вида к прибору подсоединялась ассимиляционная камера и проводилось измерение фотосинтеза. Кроме того, примерно в это же время фотосинтез определялся на экспериментальных деревьях с помощью более совершенной и точной системы Li-6400XT (Li-Cor, USA), где лист помещался в камеру с контролируруемыми внешними условиями.

Внешние факторы среды измерялись каждые 30 минут в течение полутора месяцев автономной системой непрерывной регистрации температуры (T) и относительной влажности воздуха (H) ТРВ-2 (Инженерные технологии, Россия). ФАР измерялась датчиком Li-6200. По данным T и H рассчитывался дефицит давления водяного пара в воздухе (D). Обработку результатов проводили в среде Microsoft Office Excel 2003.

Следует отметить, что ранее нами (Болондинский, Виликайнен, 2015), также как и другими исследователями (Цельникер и др., 1993; Забуга, Забуга, 2003), уже было показано, что в начальный период вегетации дыхание стволов имеет низкую интенсивность (менее $1 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$). В период с конца мая до середины июня по мере роста температуры возрастало и дыхание, но обычно при дневных температурах $16\text{--}18^\circ\text{C}$ в этот период оно не превышало $3\text{--}4 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Затем начиналось усиление дыхания, причем у березы это происходило обычно раньше, чем у других пород из-за более раннего начала экспорта ассимилятов.

Начало наших измерений на вырубке совпало с началом периода интенсивного радиального роста, когда у лиственных был полностью развернут ассимиляционный аппарат. Абсолютные величины дыхания боковых побегов первого года у сосны и стволов верхней части кроны березы и ольхи в первую декаду июля составили соответственно $5,3 \pm 1,7$; $10,2 \pm 2,3$ и $8,6 \pm 1,9 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. В период максимальной активности камбия (середина июля), которой соответствовала высокая дыхательная способность побегов, выделение CO_2 с поверхности ствола у березы и ольхи составило $12,7 \pm 1,8$ и $10,2 \pm 1,3 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. В начале августа в связи с затуханием ростовых процессов у сосны было зафиксировано темновое дыхание $3,1 \pm 0,9 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. При этом температура воздуха в этот период была близка к значениям, наблюдавшимся в середине июля, когда дыхание было почти в два раза выше. У лиственных пород выделение CO_2 с поверхности стволов еще сохранялось на достаточно высоком уровне. Сравнительно высокая корреляция температуры и дыхания ($r=0,62$) у березы наблюдалась только в период интенсивного роста побегов (11–26 июля). Для периода измерений с 6 июля до 2 августа она не превышала $0,30$. Высокая корреляция дыхания с температурой отмечена нами (Болондинский, Виликайнен, 2015) и в сентябре в период после прекращения ростовых процессов.

В ряде экспериментов показана связь дыхания ствола с ритмами оттока ассимилятов (Цельникер и др., 1993). Корреляция фотосинтеза и дыхания стволов в наших исследованиях на вырубке была очень малой. В пасмурные дни, когда фотосинтез имел низкие значения, дыхание ветвей у сосны при температуре 20°C имело почти такие же значения как в солнечную погоду. Аналогичные явления наблюдались и у других пород. В данном случае температурный фактор играл большую роль, чем величина потока ассимилятов, образующихся в процессе фотосинтеза, к точкам роста. Сравнение величин фотосинтеза и дыхания на вырубке и затененном участке показало гораздо более существенную корреляцию ($0,92$). При этом на вырубке и в тени фотосинтез сосны составлял соответственно $8,2 \pm 1,1 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ и $2,2 \pm 0,12 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$, дыхание – $6,3 \pm 0,8 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ и $0,9 \pm 0,15 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. При этом ФАР на вырубке фиксировалась на уровне $1600\text{--}1800$, а под пологом леса $60\text{--}70 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$. Высокая корреляция была обусловлена гораздо более интенсивными ростовыми процессами на вырубке по сравнению с затененной площадью. Дыхание сопряжено с процессами метаболизма в ветвях и стволе, а также с синхронизированными с ними ростовыми процессами.

Из внешних факторов среды дыхание ствола наиболее тесным образом было связано с температурой воздуха. Анализ связи выделения CO_2 из стволов и внешних факторов среды достаточно сложен, так как дыхание зависит в первую очередь от метаболических процессов, имеющих свой внутренний ритм. Одна из возможных причин очень сильной вариабельности дыхания как по кроне,

так и во времени заключается в несовпадении суточного ритма дыхания с суточным ритмом температуры. У березы повислой в период интенсивного роста, несмотря на то, что температура воздуха в первую половину июля постепенно уменьшалась, а с середины июля до начала августа росла (таблица), дыхание имело наивысшие значения в сезоне. По мере снижения температуры воздуха и затухания ростовых процессов в августе уменьшалось и дыхание. Для всего вегетационного сезона, изменение дыхания в целом совпадало с ходом температуры (таблица). Максимальные величины дыхания зарегистрированы в период интенсивных ростовых процессов при температуре 22-23°C. В более жаркие дни, когда наблюдалась депрессия фотосинтеза, дыхание у березы повислой не превышало 10 мкмоль·м⁻²·с⁻¹. По мере затухания роста при относительно стабильной температуре воздуха дыхание последовательно уменьшалось. В разные отрезки времени периода вегетации растений температурная зависимость дыхания различна. В конце периода вегетации интенсивность дыхания при примерно одинаковых температурах оказывалась значительно ниже, чем в середине сезона (таблица). Это же отмечают и другие исследователи (Negisi, 1981).

Таблица. Изменения в ходе вегетации темнового дыхания ($R_{БП}$) ветвей 1-го порядка березы повислой.

дата	Время	$R_{БП}$	σ	ΦAP	T	D
		мкмоль·м ⁻² ·с ⁻¹			°С	кПа
1.7	11:30	8,60	2,2	1644	21,9	1,46
4.7	12:00	9,00	3,1	1308	20,0	1,22
16.7	11:30	15,2	2,5	1040	20,8	1,37
22.7	12:30	12,1	3,4	773	16,3	0,74
24.7	11:30	16,5	4,7	1430	22,6	1,8
31.7	13:30	7,4	2,6	1750	21,8	1,7
5.8	15:30	3,8	1,1	360	15,1	0,35
6.8	12:30	5,7	1,5	670	10,4	0,5
14.8	12:30	3,8	1,2	720	13,2	0,44
21.8	11:30	4,3	1,2	648	14	0,47

Примечания. σ – стандартное отклонение. ΦAP – фотосинтетически активная радиация в мкмоль·квантов·м⁻²·с⁻¹, T – температура воздуха, D – дефицит водяного пара в воздухе.

Корреляция дыхания и дефицита водяного пара в воздухе (D), если взять все измерения за сезон, очень мала. Максимальные величины дыхания у березы при хорошей водообеспеченности при D 2,1-2,3 кПа скорее всего связаны с тем, что происходили интенсивные ростовые процессы, т.е. обусловлены эндогенными факторами. При невысоком уровне дыхания, когда температура воздуха умеренная, а относительная влажность высокая, зависимость дыхания от D выражена более ярко. Уменьшение интенсивности дыхания при высоких значениях D , может иметь и физическую причину. Происходит это в атмосферную засуху, то есть когда температура высока, а относительная влажность воздуха низкая. При высокой транспирации при уменьшении содержания влаги в ветвях внутренние слои древесины становятся проницаемыми для газов в радиальном направлении, и часть углекислоты может диффундировать к центру. При высоком содержании воды в древесине она становится малопроницаемой для газов, как впрочем, и камбий (Цельникер и др. 1993).

Таким образом, для каждого из периодов вегетации, характеризующихся физиологической активностью кроны и камбия, соответствует определенный диапазон изменений дыхания стволов и ветвей. В связи с тем, что у разных видов сроки интенсивного роста, начала затухания ростовых процессов, длительность перехода к периоду покоя не совпадают, наблюдались различия в величинах выделения CO₂ с поверхности стволов. Из факторов среды наибольшее влияние на процесс дыхания оказывала температура воздуха.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИЛ КарНЦ РАН (проект № 0220-2014-0010) и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Список литературы

Bolondinskij V. K., Vilikajnen L. M. 2015. Issledovanie dyhanija vetvej i stvolov karel'skoj berezy i berezy povisloj // Trudy Karelskogo nauchnogo centra RAN. Serija Jeksperimental'naja biologija. №6. S. 66–79. DOI: 10.17076/eb249 [In Russian] (Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. 2015. Исследование

дыхания ветвей и стволов карельской березы и березы повислой // Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология. №6. С. 66–79). DOI: 10.17076/eb249

Negisi K. 1977. Respiration of forest trees // Primary product. Jap. Forests. Tokyo. Vol. 16. P. 86-99.

Rost i gazoobmen CO₂ u lesnyh derev'ev. 1993. / Cel'niker Yu. L., Malkina I. S., Kovalev A. G., Chmora S. N., Mamaev V. V., Molchanov A. G. M: Nauka. 256 s. [In Russian] (Рост и газообмен CO₂ у лесных деревьев. 1993. / Цельникер Ю. Л., Малкина И. С., Ковалев А. Г., Чмора С. Н., Мамаев В. В., Молчанов А. Г. М: Наука. 256 с.).

Zabuga V. F., Zabuga G. A. 2005. Ocenka zatrat na dyhanie vetvej Pinus silvestris (Pinaceae) po ih radial'nomu rostu // Botanicheskij zhurnal. T. 90, № 12. S. 1867-1878. [In Russian] (Забуга В. Ф., Забуга Г. А. 2005. Оценка затрат на дыхание ветвей Pinus silvestris (Pinaceae) по их радиальному росту // Ботанический журнал. Т. 90, № 12. С. 1867-1878).

Influence of climatic weather conditions on the stem respiration of woody plants during the vegetative period

Bolondinskii V. K., Vilikainen L. M., Pridacha V. B., Sasonova T. A.

Petrozavodsk, Forest Research Institute FRC KSC RAS

*E-mail: bolond@krc.karelia.ru

The dynamics of CO₂ emission from stems of 7- 8-years old trees of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), birch (*Betula pendula* L.) and alder (*Alnus incana* L.) have been analyzed in relation to climatic factors. Direct and indirect effects of temperature, solar radiation, water vapour deficit in air were analyzed on different stages of the growing season. It has been shown that the stem respiration is closely related to growing, photosynthesis, and water regime of a tree. The main sources of CO₂ emissions were analyzed and factors decreasing CO₂ emission were discussed.

СОДЕРЖАНИЕ МИКРО- И МАКРОЭЛЕМЕНТОВ В СИСТЕМЕ ПОЧВА-РАСТЕНИЕ НА ПОРОДАХ КОНТРАСТНОГО СОСТАВА НА ПРИМЕРЕ *LONICERA CAERULEA*

Боярских И. Г.^{1*}, Сысо А. И.², Сиромля Т. И.²

¹Новосибирск, ¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

²Новосибирск, ²Институт почвоведения и агрохимии СО РАН

*E-mail: irina_2302@mail.ru

Проведен сравнительный анализ содержания макро- и микроэлементов в листьях и стеблях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* из природных популяций Горного Алтая, различающихся по почвенно-геохимическим условиям. Определены пределы варьирования и распределение по органам 30 микро- и макроэлементов. На ультраосновных породах Ni накапливается в листьях растений в токсичных концентрациях. Превышение допустимого уровня накопления Fe отмечено в листьях растений на основных породах, в стеблях – практически на всех участках исследования.

Lonicera caerulea L. s. l. (жимолость синяя) семейства *Caprifoliaceae* широко распространена в умеренной зоне северного полушария. С давних времен отмечались лечебные и профилактические свойства этого вида, причем в народной медицине использовались кора, ветви, листья, цветки и плоды жимолости синей. Ценность плодов обусловлена высоким содержанием витамина С и биологически активных полифенолов. Наряду с высоким содержанием биологически активных веществ в органах *L. caerulea* накапливается много микро- и макроэлементов (Boyarskikh et al., 2013). Существует взаимосвязь между накоплением в растениях определенных групп полифенолов и микроэлементов, которые часто проявляют совместный лечебный эффект. Видовая специфичность растений по элементному составу и изменчивости его количественного содержания представляет существенный интерес, как с теоретической точки зрения для познания механизма биохимических процессов жизнедеятельности растений, так и при использовании их в качестве пищевого и лекарственного сырья.

Популяции *L. caerulea* Горного Алтая характеризуются большим разнообразием условий произрастания. Различные горные породы и рудопроявления, активные тектонические процессы оказывают влияние на химизм почв, что приводит к изменению биохимического состава растений, и соответственно, его пищевой и лекарственной ценности. Целью настоящей работы было

сравнительное изучение содержания микро- и макроэлементов в органах алтайского подвида жимолости синей (*L. caerulea* subsp. *altaica*) и в почвах ненарушенных экосистем Горного Алтая в зоне геохимической аномалии на ультраосновных породах и в фоновых территориях.

Исследования проводили в Кош-Агачском р-не Республики Алтай на северной оконечности Чаган-Узунского массива (Сукорский обвал). Горные породы Сукорского обвала относятся к группе ультраосновных пород, это преимущественно перидотиты. Материал для исследований отбирали в восточной (Сукор В) и западной (Сукор З) частях цирка Сукорского обвала. Для сравнения отбирали образцы на почвах сформированных на моренных отложениях различного состава: Северо-Чуйский хр., долина р. Ак-Туру (Актру); Курайский хр., долина р. Сарыачик (Улаган); Тапдуайрский хр., долина р. Сайлюгем, (Сайлюгем). Также были отобраны пробы на мраморизованных известняках – Курайский хр., устье р. Корумбуайры (Чибитка).

Химические элементы в системе почва – растение изучались методом сопряженного отбора и анализа почвенных и растительных образцов. Листья и стебли *L. caerulea* subsp. *altaica* собирали в фазе созревания плодов. Элементный химический состав почв и растений (после сухого озоления) определяли методом атомно-эмиссионного спектрографического анализа, содержание подвижных форм элементов (экстрагент ацетатно-аммонийный буферный раствор с pH 4,8) в почвах – атомно-абсорбционным методом. Данные приведены в пересчете на абсолютно сухое вещество. Полученные результаты определения химических элементов в стандартных образцах укладывались в их аттестованные значения. Для проверки статистически значимого различия содержания микро- и макроэлементов использовали t-критерий Стьюдента. Статистический анализ полученных данных выполнен с применением пакета прикладных программ «Excel».

Для всех перидотитов характерны высокие содержания MgO и низкие содержания CaO. Особенностью Чаган-Узунского массива является повышенные содержания MnO и NiO. Минералогический состав подстилающих пород в значительной степени определяет элементный состав почв. По нашим данным, образцы почв, отобранные в западной части цирка, действительно соответствуют основной характеристике ультраосновных пород. Валовое содержание Mg в почве в 2 раза выше, чем Ca. Из микроэлементов в почвах отмечены высокие концентрации Ni, Co, Cr, в отличие от состава почв на фоновых территориях. Между валовым содержанием Ca, Mg, Ni, Sr и Cu и подвижной формой этих элементов в почвах существует тесные достоверные при $P < 0,01$ зависимости. Известно, что для нормального развития растений соотношение подвижных форм Ca/Mg должно быть не менее 1,2 (Erschbamer, 1991). Для участка Сукор З, на ультраосновных породах это отношение < 1 , что создает условия, неблагоприятные для минерального питания растений. Образцы почв, отобранные в Сукор В, отличаются по минеральному составу, это связано с тем, что восточная часть цирка представляет собой серпентинитовый меланж, с дайками основных пород – габбро (Goncharenko et al., 1991). В связи с этим в данных почвах присутствует большое количество Ca, и соотношение Ca/Mg больше 1, что не характерно для ультраосновных пород и создает более благоприятные условия для обитания растений.

Анализ содержания микро- и макроэлементов в листьях и стеблях *L. caerulea* subsp. *altaica*, произрастающей на породах контрастного состава, показал его значительное варьирование (табл.). Всего в органах *L. caerulea* subsp. *altaica* исследовано содержание и распределение по органам 30 элементов. Листья *L. caerulea* subsp. *altaica*, по сравнению со стеблями характеризовались более высоким (в 2-3 раза и выше) накоплением макроэлементов Ca, Mg, K, P и Si. В листьях наблюдалось и самое высокое содержание микроэлементов Sr, Ni, Mo, B, Ga, La и Zr. В стеблях более интенсивно накапливались Al, Cu, Mn и Zn. Распределение остальных микроэлементов по органам было либо достаточно равномерным, либо варьировало в зависимости от места произрастания. Большой диапазон изменчивости содержания в органах *L. caerulea* subsp. *altaica* микро- и макроэлементов вызван неоднородностью химического состава почв изучаемых участков. Между накоплением Ca, Mg и Ni в растениях и содержанием подвижной формы этих элементов в почве наблюдается тесная достоверная при $P < 0,01$ зависимость. В растениях на ультраосновных породах на участке Сукор З наблюдается достоверное снижение содержания Ca, K и увеличение содержания Mg, Ni по сравнению с популяциями на других участках. Накопление Ni здесь увеличивается в 6-25 раз. Согласно ранее проведенных исследований (Alexeeva-Popova, Drozdova, 2013), такие закономерности наблюдались и у других видов высших растений на ультраосновных породах Полярного Урала.

Таблица. Содержание микро- и макроэлементов в органах *L. caerulea* subsp. *altaica*, мг/кг воздушно-сухого вещества (К, Са, Mg, P, Si – г/кг)

		Сукор В	Сукор З	Чибитка	Сайлюгем	Актру	Улаган
Al	лист	127±48	74±3	145±36	82±15	136±10	103±11
	стебель	142±74	196±33	202±31	96±42	353±73	174±85
Ba	лист	31±14	64±17	143±14	139±40	83±50	184±1
	стебель	37±21	95±53	65±22	119±9	117±26	143±23
B	лист	59±15	56±9	27±7	35±12	28±6	30±13
	стебель	12±0,2	13±0,7	8±1,1	11±0,9	10±1,0	11±0,4
Ca	лист	21,4±0,6	7,8±0,2	19,9±0,2	15,8±1,4	13,0±0,9	18,6±0,6
	стебель	6,6±0,1	2,8±0,6	5,9±1,0	4,5±0,7	5,5±0,1	6,8±0,7
Co	лист	0,06±0,02	0,06±0,00	0,10±0,00	0,10±0,04	0,06±0,02	0,09±0,03
	стебель	0,06±0,00	0,06±0,00	0,06±0,00	0,06±0,02	0,06±0,01	0,06±0,02
Cr	лист	0,6±0,1	1,1±0,4	0,7±0,1	0,5±0,0	0,5±0,1	0,7±0,1
	стебель	0,4±0,13	0,6±0,07	0,3±0,07	0,3±0,13	0,5±0,09	0,4±0,06
Cu	лист	6,9±1,1	5,2±0,02	5,5±1,2	7,7±1,0	5,3±0,7	8,5±2,5
	стебель	9,7±0,5	6,9±2,6	6,6±2,1	10,1±4,3	9,8±1,9	10,2±3,4
Fe	лист	103±31	62±5	92±15	73±5	116±14	97±3
	стебель	101±54	119±24	103±13	55±21	188±37	108±47
K	лист	16,8±4,5	5,1±1,0	12,2±1,2	14,7±1,8	13,3±2,1	12,5±1,3
	стебель	8,3±1,0	4,9±0,2	6,9±0,3	7,2±0,6	6,3±0,4	6,1±0,7
Mg	лист	5,0±0,9	7,9±0,8	3,8±0,8	3,3±0,4	2,9±0,6	3,6±0,6
	стебель	1,1±0,02	1,7±0,40	0,7±0,2	0,8±0,02	1,0±0,02	0,9±0,00
Mn	лист	44±12	68±3	54±8	33±7	40±16	44±31
	стебель	84±48	126±1	68±26	55±23	144±35	100±60
Na	лист	55±15	37±5	56±12	43±6	49±4	60±4
	стебель	47±22	53±9	40±7	36±7	79±17	68±16
Ni	лист	1,6±0,5	9,9±2,9	1,1±0,6	0,7±0,1	0,4±0,1	1,7±0,8
	стебель	0,5±0,08	2,4±0,46	0,3±0,12	0,4±0,12	0,3±0,03	0,5±0,21
P	лист	1,7±0,5	3,5±0,3	1,4±0,4	2,4±0,9	1,5±0,3	3,1±1,0
	стебель	0,7±0,0	0,6±0,3	0,4±0,1	0,9±0,2	0,8±0,1	0,9±0,2
Si	лист	4,0±1,0	5,8±0,6	1,6±0,4	1,2±0,5	2,2±0,3	2,4±0,2
	стебель	0,4±0,2	0,6±0,1	0,5±0,1	0,3±0,1	1,0±0,2	0,5±0,2
Sr	лист	64±9	43±6	98±15	101±24	100±19	107±9
	стебель	34±6,9	28±12,0	33±10,0	48±4,1	71±8,4	51±3,0
Ti	лист	7,1±1,7	5,8±0,1	7,3±1,3	5,6±0,9	7,2±0,6	6,6±1,6
	стебель	6,4±3,1	8,9±0,6	7,9±0,9	5,1±2,5	16,7±3,09	10,1±4,1
V	лист	0,5±0,26	0,3±0,00	0,8±0,11	0,4±0,21	0,7±0,00	0,6±0,08
	стебель	0,4±0,15	0,4±0,07	0,4±0,09	0,3±0,09	0,7±0,15	0,5±0,09
Zn	лист	14±4,1	16±0,1	12±3,1	15±0,7	8±2,3	10±2,0
	стебель	25±6,8	35±2,8	17±4,6	27±2,3	20±3,6	24±9,2

Ростовые процессы и устойчивость растений в значительной степени определяются соотношением в них и почве элементов питания. Считается, что для нормального роста растений соотношение Са/Mg в растениях должно быть не ниже 1,9 (Etschbamer, 1991). В листьях растений на ультраосновных породах отмечается очень неблагоприятное соотношение Са/Mg<1. Высокие концентрации подвижного Mg препятствуют поглощению жизненно необходимых для растения элементов (К, Са и Sr) и вызывают нарушение минерального обмена. Соотношение К/Са характеризуется достаточно постоянной величиной и изменяется в пределах 0,5-1,2, что позволяет отнести *L. caerulea* subsp. *altaica* к растениям с кальциотрофным типом минерального обмена. Необходимым условием для нормального развития растений является соотношение Fe/Mn 1,5-2,5, минимальной величиной Fe/Mn характеризовались листья *L. caerulea* subsp. *altaica* из популяции Сукор З, что говорит о нарушении поступления Fe в листья растения. Низкое содержание железа в листьях, по всей видимости, обусловлено конкуренцией Ni с этим элементом, Высокое содер-

жание Ni в растениях на этом участке является следствием нарушения поглотительных барьеров в связи с содержанием подвижной формы Ni в почве в токсичной для растения концентрации до 18,5 мг/кг, превышающей более 4 раз ПДК (по ГН 2.1.7.2041-06).

Согласно биогеохимическим критериям оценки, максимально допустимый уровень содержания Ni в укосах растений и растительных кормах составляет 5, Fe – 100 мг/кг воздушно-сухой массы (Критерии...,1992). В популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* на ультраосновных породах наблюдается значительное превышение в листьях растений этого показателя по Ni. Согласно ранее проведенным исследованиям (Boyarskikh et al., 2013), в 40 популяциях Горного Алтая, накопления Ni в плодах *L. caerulea*, в среднем в 2 раза выше, чем в листьях (плоды являются концентраторами Ni). Это говорит о вероятности наибольшей токсичности плодов по сравнению с другими органами растений. Превышение допустимого уровня накопления Fe в листьях растений отмечено на основных породах, а в стеблях – практически на всех участках исследования.

Полученные результаты необходимо принимать во внимание при сборе и использовании растительного сырья для приготовления галеновых препаратов, поскольку в настои и отвары переходит около 50% микроэлементов содержащихся в растениях.

Список литературы

Alexeeva-Popova N.V., Drozdova I.V. 2013. Micronutrient composition of plants in the Polar Urals under contrasting geochemical conditions. Russian Journal of Ecology. V. 44. № 2. P. 100–107. (Алексеева-Попова Н.В., Дроздова И.В. 2013. Микроэлементный состав растений Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. Экология. № 2. С. 90-98) DOI: 10.7868/S0367059713020030

I.G. Boyarskikh, A.I. Syso, S.A. Hudaev. 2013. Variation of elemental composition of *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) in populations of the Altai Mountains. [In Russian with English abstract] (Боярских И.Г., Сысо А.И., Худяев С.А. 2013. Изменчивость элементного состава *Lonicera caerulea* (*Caprifoliaceae*) в популяциях Горного Алтая // Раст. ресурсы. Вып. 4. С. 571–585.)

Goncharenko A.I., Kuznetsov P.P., Gertner I.F. 1992. Strukturnaya evolyutsiya ofiolitov Chaganueunskogo massiva (Gornyy Altay) [Structural evolution of ophiolites of the Chaganuei Massif (Gorny Altai)]/ Voprosy geologii Sibiri [Questions of geology of Siberia] V. I. A.I. Goncharenko (eds). Tomsk. P. 34–48. [In Russian] (Гончаренко А.И., Кузнецов П.П., Гертнер И.Ф. 1992. Структурная эволюция офиолитов Чагануэунского массива (Горный Алтай) / Вопросы геологии Сибири. В. I / Под ред., А.И. Гончаренко. Томск: Изд-во Том. ун-та, С. 34–48.).

Kriterii otsenki ekologicheskoy obstanovki territoriy dlya vyyavleniya zon chrezvychaynoy ekologicheskoy situatsii i zon ekologicheskogo bedstviya. 1992. M. [In Russian] (Критерии оценки экологической обстановки территорий для выявления зон чрезвычайной экологической ситуации и зон экологического бедствия. М., 1992).

Erschbamer B. 1991. Das Jonenmilieu im durchwurzelten Oberboden und seine Auswirkungen auf die Verbreitung der beiden *Carex curvula* Unterarten, *Carex curvula* ssp. *curvula* *Carex curvula* ssp. *rosae* in der Dolomiten, Italien // Flora. V. 185. P. 345–355.

Content of micro- and macroelements in the soil-plant system on the rocks of contrast geochemical composition on the example of *Lonicera caerulea*

Boyarskikh I. G.^{1,*}, Syso A. I.², Siromlya T. I.²

¹Novosibirsk, Central Siberian Botanical Garden SB RAS

²Novosibirsk, Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS

*E-mail: irina_2302@mail.ru

A comparative analysis has been performed on content of macro- and microelements in leaves and stems of *Lonicera* subsp. *caerulea* from natural populations of the Altai Mountains which are distinguished by soil-geochemical characteristics. Limits of variation and distribution of 30 micro- and macroelements were established. Ni accumulated in plant leaves in toxic concentrations on ultrabasic rocks. Exceeding the permissible level of Fe accumulation was noted in plant leaves on basic rocks, as well as in stems practically at all plots of the study.

УСТОЙЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *WEIGELA* THUNB. (CAPRIFOLIACEAE) К ГИДРОТЕРМИЧЕСКОМУ СТРЕССУ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Браилко В. А.

Ялта, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

E-mail: valentine.brailko@yandex.ru

Южный берег Крыма (ЮБК) является зоной нерегулярного водообеспечения, в связи с чем вопросы засухоустойчивости для многих декоративных субтропических интродуцентов, весьма актуальны. В летний период на ЮБК наблюдается неравномерное выпадение осадков, высокая температура и низкая относительная влажность воздуха, продолжительные ветра с порывами свыше 15 м/с, что отрицательно сказывается на декоративности многих культур (Климатический атлас Крыма, 2000). Как известно, первостепенное значение в развитии декоративного садоводства и интродукции в целом имеет разработка научно обоснованного подбора культур и использования лучших сортов и садовых форм, отвечающих требованиям ландшафтной архитектуры и наиболее приспособленных к условиям нового места культивирования, в нашем случае – сухих субтропиков России.

Перспективными растениями для использования в озеленении являются виды рода *Weigela* Thunb. (Caprifoliaceae). Это типичные представители восточноазиатской флоры. В культуру впервые была введена *Weigela florida* в Европе, привезенная из Кореи и Северного Китая. В середине XIX века вейгела появилась в России, интродукционные испытания были проведены в ботаническом саду Санкт-Петербурга с введением в культуру *W. middendorifiana* (Carriere) C. Koch, обнаруженной К.Ф. Миддендорфом во время путешествия по Сибири (Маляровская, Карпун, 2012). В настоящее время в Никитском ботаническом саду успешно произрастают представители 6 видов вейгелы японо-китайского происхождения и 8 их сортов.

Вейгела особенно декоративна в период цветения. По срокам прохождения этой фазы на ЮБК вейгелу можно отнести к группе весеннецветущих кустарников, причем у *W. floribunda* (Siebold, Zucc.) K. Koch, *W. florida* (Bunge) A DC., *W. hortensis* (Siebold, Zucc.) K. Koch, *W. japonica* Thunb. и *W. coraensis* Thunb. сроки цветения примерно совпадают: начало цветения в первой декаде мая, конец – во второй декаде июня. Только *W. plaecox* (Lemoneine) Bailey выделяется ранними сроками цветения – от последней декады апреля до второй-третьей декады мая. В скверах и парках Крыма можно создать красочные пятна из красиво и обильно цветущих кустарников вейгел. Усыпанные многочисленными цветками белой, кремовой, красной и розовой окраски они создают эффектные группы (Шкарлет и др., 1999).

При этом почвенная и атмосферная засуха на ЮБК – основной фактор, лимитирующий распространение представителей рода *Weigela*. Без систематического ухода и полива они ослабевают, быстро стареют и отмирают. Вероятно, очень чувствительна к засухе корневая система, имеющая много тонких мелких нитевидных корней. Однако, именно это позволяет легко пересаживать даже старые растения вейгелы, при этом цветение не ослабевает (Маляровская, Карпун, 2012). Еще одной особенностью данной культуры является мезоморфная структура листовых пластинок, которые при недостатке влаги теряют тургор, отмечены случаи дефолиации.

Таким образом, подбор и интродукция видов и сортов рода *Weigela*, адаптационный потенциал которых соответствует условиям ЮБК, представляется актуальным. В связи с этим, целью исследования заключается в изучении реакции растений вейгелы на высокие температуры воздуха и низкую водообеспеченность периода вегетации на ЮБК.

Объектами исследований в нашей работе являлись 3 вида и 4 сорта вейгел, произрастающих в арборетуме Никитского ботанического сада: *W. floribunda*, *W. florida*, *W. hortensis*, *W. cv. Montesquieu*, *W. cv. Memoire de Mme van Houtte*, *W. cv. Kosteriana Variegata*, *W. cv. Red Prince*. Растения произрастали в составе парковых композиций, на участках с соответствующим агротехническим уходом. Изучения физиологических реакций были проведены на уровне полевых и лабораторных исследований (Лишук, 1991). О стабильности, степени регуляции процессов водообмена судили по параметрам: общей оводненности, фракционному составу воды, водному дефициту (D_{real} и D_{kr}) и водоудерживающей способностей тканей листа. Обработка результатов экспериментов производилась при помощи методов статистического анализа, с использованием программы «Microsoft Excel» и программного приложения Statistica 6.0. Для анализа независимых выборок использовали критерий Манна-Уитни.

Проведенный в вегетационной динамике анализ показателей водного режима листьев представителей родов *Weigela* при оптимальных (май-июнь) и экстремальных (в июле) гидрометеороло-

гических условиях позволил выявить ряд сходных реакций и особенности регуляции водообмена этих интродуцентов. В начале вегетации (первая половина мая) листья содержали от 62 до 75% воды, доля связанной составляла 18-26% (табл.1). Водный дефицит в указанный период у всех исследованных таксонов не превысил 8%.

Таблица. Оводненность тканей листа в вегетационной динамике
(средние значения, %, 2016-2017 гг.)

Виды, формы	Начало вегетации		Оптимальные условия вегетации				Экстремальные условия вегетации			
	2 декада мая		3 декада мая		1 декада июня		1 декада июля		3 декада июля	
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>W. floribunda</i>	68.14	24.09	58.24	25.87	64.16	28.49	52.75	38.75	50.75	41.93
<i>W. florida</i>	71.36	18.05	63.05	15.16	60.64	24.64	50.41	20.16	51.55	30.75
<i>W. hortensis</i>	69.45	20.65	69.12	20.54	65.42	25.97	54.19	31.19	49.87	34.56
<i>W. cv. Montequieu</i>	62.05	26.04	70.37	28.38	64.85	30.78	56.81	34.47	52.31	39.67
<i>W. cv. Memoire de Mme van Houtte</i>	75.23	19.10	65.45	31.09	67.34	35.04	52.08	40.11	54.46	38.05
<i>W. cv. Kosteriana Variegata</i>	63.75	22.45	65.32	30.86	59.05	28.93	50.63	36.59	48.58	40.66
<i>W. cv. Red Prince</i>	70.11	20.16	62.96	34.75	61.83	30.64	58.42	35.68	55.84	45.90

1 – общее содержание воды в тканях листьев (%). 2 – доля связанной воды от общего ее содержания (%).

Физиологически сформировавшиеся листовые пластинки в оптимальных условиях имели оводненность 58-73%. при этом доля связанной увеличилась на 2-16% (максимально у *W. cv. Montequieu*, *W. cv. Memoire de Mme van Houtte* и *W. cv. Red Prince*). Водный дефицит во второй декаде июня составил 16-28%. При этом максимальная водоудерживающая способность тканей листа выявлена для *W. floribunda* и *W. cv. Kosteriana Variegata*.

Уровень адаптивности растений определяется, прежде всего, степенью воздействия лимитирующих факторов и особенностями вегетационного периода. Поэтому оценка способности вейгел поддерживать оптимальный водный обмен в стрессовых условиях играет важную роль при интродукции новых сортов. Затяжные засухи на ЮБК в июле привели к снижению общего содержания воды на 5-13% (табл.). С течением вегетации, и особенно при гидротермическом стрессе, доля связанной воды возрастала, достигнув в конце июля 35-46%. В указанный период был определен сублетальный водный дефицит, который составил от 21% (*W. cv. Kosteriana Variegata*) до 46% (*W. floribunda*). Для определения влияния водного дефицита в условиях культивирования было проведено сравнение D_{real} и $D_{кр.}$. Обнаружено, что у *W. hortensis*, *W. florida* и *W. cv. Kosteriana Variegata* реальный водный дефицит достигал своего критического значения. Вероятнее всего, вызванный продолжительной засухой значительный уровень водного дефицита вызвал повреждения листовых пластин указанных видов, который проявится в виде усыхания края листовых пластин и хлорозов.

Стоит отметить, что водоудерживающая способность тканей листьев изученных интродуцентов при засушливых условиях возросла: за 8 часов потери воды составили 4-18% (для сравнения в июне водоотдача составила 12-31% за тот же интервал времени). Наши данные коррелируют с данными изменений параметров водного режима листьев *Weigela × wagneri* L.H. Bailey при стрессовых воздействиях повышенной температуры летнего периода в условиях влажных субтропиков – Черноморского побережья Краснодарского края (Маляровская, Белоус, 2016).

Таким образом, благодаря проведенным исследованиям определены виды и формы вейгел обладающие максимальной устойчивостью к гидротермическому стрессу ЮБК – *W. floribunda* и *W. cv. Red Prince*; минимальная устойчивость характерна для *W. hortensis* и *W. cv. Kosteriana Variegata*. Реакцией на засушливые условия является снижение общей оводненности на фоне возрастания концентрации клеточного сока, что у засухоустойчивых видов и сортов повышает водоудерживающую способность тканей листа и позволяет избегать состояния сублетального водного дефицита.

Список литературы

Климатический атлас Крыма. 2000. Приложение к научно-практическому дискуссионно-аналитическому сборнику «Вопросы развития Крыма» / Под ред. И. В. Веды. Симферополь: Таврия-Плюс, 120 с.).

Жимолостные в декоративном садоводстве Крыма. 1999 / О. Д. Шкарлет, А. И. Улейская, Е. А. Васильева. Ялта. 33 с.

Маляровская В. И., Карпун Ю. Н. 2012. Краткая историко-систематическая характеристика рода Вейгела (*Weigela Thunb.*) // Субтропическое и декоративное садоводство. Т. 47(2). Сочи: ВНИИЦиСК, 2012. С 73–77.

Лишук А. И. 1991. Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: Методические рекомендации, М.: ВАСХНИЛ, 67 с.

Маляровская В. И., Белоус О. Г. 2016. Изучение физиологических показателей вейгелы (*Weigela × wagneri* L.H. Bailey), характеризующих её устойчивость к стресс-факторам влажных субтропиков России // Садоводство и виноградарство. №. 5. С. 46–51.

Resistance of the genus *Weigela* Thunb. (Caprifoliaceae) species to the hydrothermal stress on the Southern coast of Crimea

Brailko V. A.*

Yalta, Nikita Botanical Gardens - National Scientific Center RAS

*E-mail: valentine.brailko@yandex.ru

The results of some water regime aspects studies in *Weigela floribunda*, *W. florida*, *W. hortensis*, *W. cv. Montesquieu*, *W. cv. Memoire de Mme van Houtte*, *W. cv. Kosteriana Variegata*, *W. cv. Red Prince* in optimal and stress (arid) culture conditions on the Southern coast of the Crimea are presented. The analysis of the total water content and its fractional composition, water deficit and water retention capacity in leaf tissues was made in the vegetative dynamics. Based on the carried out researches, *Weigela* species and forms characterized with maximum resistance to hydrothermal stress on the Southern coast of the Crimea have been identified - *W. floribunda* and *W. cv. Red Prince*. The minimal resistance was noticed in *W. hortensis* and *W. cv. Kosteriana Variegata*.

МУТАНТЫ *CHLORINA* – МОДЕЛЬ ДЛЯ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМОГО ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

Тютерева Е. В.¹, Иванова А. Н.^{1,2}, Brenner W.³, Дмитриева В. А.¹, Добрякова К. С.¹, Pawlowski K.⁴, Войцеховская О. В.^{1,*}

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

² Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

³ Berlin, Freie Universitaet Berlin

⁴ Stockholm, Stockholm University

*E-mail: ovoitse@binran.ru

Мутанты *chlorina* отличаются высокой эффективностью фотосинтетического аппарата: скорость переноса электрона в пределах ФС2, а также скорость ассимиляции CO₂ на единицу хлорофилла, у них на 15-20% выше, чем у растений дикого типа. Потенциально, использование сельскохозяйственных культур с таким типом организации фотосинтетического аппарата может дать высокий прирост урожая. Однако, до настоящего времени такие мутанты не рассматривались как перспективные модели для создания сортов и трансгенов с экономически значимым увеличением продуктивности. Это связано с тем, что побочные эффекты мутаций *chlorina*, в первую очередь, высокий уровень продукции активных форм кислорода в фотосинтетическом аппарате таких мутантов, сводят на нет потенциальную пользу от повышения эффективности фотосинтетической фиксации.

В данной работе проводилось выявление первичных и вторичных эффектов, ингибирующих фотосинтез, рост и развитие лишнего хлорофилла *b* мутанта ячменя *clo-f2³⁶¹³*, а также поиск механизмов, которые позволили бы повысить фотосинтетическую продуктивность и урожайность таких растений при выращивании в открытом грунте. Обнаружено, что ключевым механизмом, вызывающим повышение продукции АФК у мутанта *clo-f2³⁶¹³*, может быть хроническое перевосстановление пула пластохинона, вызванное затруднениями латеральной диффузии в гранальных мембранах. В

наших экспериментах снятие перевосстановления пластохинонового пула путем временного затенения растений *clo-f2*³⁶¹³ индуцировало биосинтез белков малой антенны, в первую очередь LHCB6, и приводило к восстановлению параметров латеральной диффузии, предположительно за счет увеличения размеров суперкомплексов на основе ФС2. Это сопровождалось нормализацией продукции АФК и возрастанием фотосинтетической фиксации CO₂ до значений выше, чем у дикого типа. Одновременно у растений *clo-f2*³⁶¹³ восстанавливалась нормальная устьичная регуляция. Кроме того, временное затенение растений восстанавливало онтогенетическую регуляцию *clo-f2*³⁶¹³. Анализ экспрессии 22000 генов у мутанта *clo-f2*³⁶¹³ и дикого типа выявил две перспективные для дальнейшей работы группы генов.

В докладе будут рассмотрены механизмы нарушения фотосинтеза и продуктивности, а также онтогенетической регуляции, у мутантов *chlorina*, и условия, при которых их потенциально высокая эффективность фотосинтетического аппарата может быть реализована.

Исследование поддержано РНФ (№14-16-00120 и №14-16-00120-П). Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) и Ресурсного центра «Развитие молекулярных и клеточных технологий» СПбГУ.

***Chlorina* mutants as models to explore economically significant increases in plant productivity**

Tyutereva E. V.¹, Ivanova A. N.^{1,2}, Brenner W.³, Dmitrieva V. A.¹,

Dobryakova K. S.¹, Pawlowski K.⁴, Voitsekhovskaja O. V.^{1,*}

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² St. Petersburg, Saint Petersburg State University

³ Berlin, Freie Universitaet Berlin

⁴ Stockholm, Stockholm University

*E-mail: ovoitse@binran.ru

The photosynthetic apparatus in *chlorina* mutants is highly effective: the rates of electron transfer within PS2, and also the rates of CO₂ assimilation per chlorophyll molecule, are by 15-20% higher in *chlorina* mutants than in wild-type plants. Potentially, crops with similar organization of the photosynthetic apparatus should be able to show an increase in yield and biomass production. However, until now, such mutants have never been considered as potential models for the generation of transgenic lines or cultivars with an economically significant increase in productivity. This is due to the side effects of *chlorina* mutations. First of all, the enhanced generation of reactive oxygen species (ROS) in the photosynthetic apparatus of such mutants, nullifies the potential benefits of higher efficiency of photosynthetic fixation. We will present our data unraveling the phenomena leading to disturbances in photosynthesis, yield and ontogenetic regulation in barley *chlorina* mutants, and discuss the conditions which would allow to benefit from the unique highly efficient organization of thylakoid membranes and high photosynthetic potential in such mutants.

The research was supported by the RSF (grants #14-16-00120 and #14-16-00120-P). The equipment of The Core Facilities Center "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia) was used.

ДЕЙСТВИЕ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОРОСТКОВ ТРИТИКАЛЕ

Гаджиева И. Х.*, Рамазанова П. Б.

Махачкала, Дагестанский государственный университет

*E-mail: i_gadjieva@rambler.ru

Изучали ответную реакцию двух сортов тритикале на действие солей (Na₂SO₄ и NaCl) различной концентрации (50, 100, 150 мМ) и дефицит влаги. Устойчивость сортов тритикале к неблагоприятным факторам оценивали по морфометрическим показателям и содержанию пролина, МДА и активности каталазы в корнях и ростках проростков. Повышение уровня засоления провоцировало усиление накопления МДА, особенно в тканях сорта Магнат на фоне более низкого содержания пролина и каталазы по сравнению с образцом Союз. Выращивание проростков в условиях дефицита влаги вызывало аналогичные изменения МДА, пролина и каталазы у обоих сортов тритикале. Наблюдаемая динамика ростовых процессов демонстрирует определенную адаптацию проростков к действию со-

лей и засухе. Большая устойчивость к действию засоления проявилась у высокорослого сорта Союз, по засухоустойчивости различия между сортами менее выражены.

В природных условиях растения подвергаются действию комплекса неблагоприятных факторов среды. Наиболее распространенными из них и ограничивающими возделывание сельскохозяйственных культур являются засоление почвы и засуха. Остроту проблеме придает глобальное потепление, следствием которого является возрастание площади засушливых территорий и почв с повышенным содержанием солей. В этой связи проблема устойчивости растений к дефициту влаги и избыточным концентрациям солей в среде приобретает особую актуальность.

Стрессовые факторы индуцируют неоднозначную реакцию не только разных видов растений, но и сортов. Характеристика физиологических и биохимических изменений у сортов в режиме действия неблагоприятных факторов важна как для конкретизации механизмов устойчивости растений, так и для районирования сортов культурных растений и селекционной работы.

Изучали изменения некоторых показателей (всхожесть, темпы роста, накопление пролина (Bates et al., 1973), перекисное окисление липидов (Мерзляк, 1978), активность каталазы (Goth L., 1991) у двух сортов (с) тритикале Магнат (низкорослый, краснозерный) и Союз (высокорослый, белозерный) в условиях засоления среды и засухи.

Семена тритикале, стерилизованные в 2,5 % растворе перманганата калия и промытые в проточной и дистиллированной воде, выращивали в пластиковых контейнерах в водной культуре на 20 % смеси Хогланда-Арнона с добавлением Na_2SO_4 или NaCl с конечной концентрацией 50, 100 и 150 мМ. Устойчивость сортов к засухе определяли путем внесения в 20 % смесь Хогланда-Арнона ПЭГ 6000 с конечной концентрацией 12 %. Контролем служили семена и проростки, культивируемые на 20 % питательной смеси. Контейнеры с семенами и проростками помещали в климатическую камеру (Sanyo MLR-352H) при температуре 24/20°C, освещении 3000 люкс /темнота (день/ночь) и относительной влажности воздуха 60 %. Опыты проводились в трехкратной биологической повторности. Результаты статистически обработаны.

Таблица 1. Влияние засоления среды на всхожесть и ростовые процессы разных сортов тритикале

Показатели Варианты	Всхо- жесть, в %	Длина							
		корни				ростки			
		5 день		10 день		5 день		10 день	
		мм	%*	мм	%	мм	%	мм	%
Контроль									
Союз	100	68±0,3	100	131±0,3	100	70±0,2	100	130±0,4	100
Магнат	100	41±0,2	100	85±0,4	100	45±0,2	100	89±0,2	100
Na_2SO_4									
Союз I	100	68±0,1	100	138±0,3	106	71±0,3	102	143±0,5	110
II	92	47±0,4	69	100±0,5	77	52±0,3	75	109±0,1	84
III	88	15±0,2	22	34±0,3	26	22±0,1	31	42±0,3	32
Магнат I	94	41±0,3	100	81±0,3	96	45±0,4	100	87±0,3	98
II	89	25±0,2	61	56±0,2	66	28±0,1	64	63±0,2	71
III	79	6±0,3	16	16±0,3	19	9±0,3	20	20±0,3	23
NaCl									
Союз I	97	65±0,3	96	131±0,4	100	70±0,3	100	130±0,2	100
II	89	41±0,4	61	108±0,1	71	45±0,4	65	92±0,3	71
III	86	15±0,1	22	42±0,3	28	19±0,2	27	27±0,3	21
Магнат I	90	35±0,3	90	95±0,3	91	40±0,4	90	82±0,1	92
II	85	21±0,3	51	63±0,2	60	23±0,3	52	58±0,4	65
III	76	5±0,3	12	16±0,3	15	7±0,1	15	16±0,2	18
ПЭГ 6000									
Союз	92	40±0,2	59	107±0,1	71	39±0,3	56	84±0,3	65
Магнат	89	21±0,2	53	68±0,3	65	22±0,3	49	52±0,1	59

Примечание: * в % к контролю

Семена обоих сортов тритикале имели в контроле 100% всхожесть. В среде с солями количество проросших семян снижалось, особенно у с. Магнат, у которого падение всхожести наблюдалось уже в 50 мМ концентрации обеих солей (NaCl – 90 %; Na_2SO_4 – 94 %). В 100 мМ растворе Na_2SO_4 число проклюнувшихся семян с. Магнат снизилось до 89 %, с. Союз – 92 %. Повышение содержания солей в среде (150 мМ), особенно NaCl , заметно снижало всхожесть семян тритикале (табл. 1). В 100 и 150 мМ растворах хлорида натрия и показатель энергии прорастания был ниже у обоих сортов.

Наличие солей в среде подавляло ростовые процессы проростков обоих сортов тритикале.

Темпы роста корней и ростков обоих сортов тритикале зависели от концентрации и ионного состава солей в среде. В 50 мМ растворе NaCl к 10 дню опыта длина наибольшего корня и надземной части проростков с. Союз составила 100%, в Na_2SO_4 – соответственно 106 и 110 % к контролю. Повышение содержания солей в среде подавляло рост тритикале. При концентрации солей 100 мМ длина наибольшего корня у с. Магнат в растворе с Na_2SO_4 составила 25 мм (61% от контроля) к 5 дню и 56 мм (66 % от контроля) к 10 дню опыта. У высокорослого с. Союз соответственно 47 (69 %) и 100 мм (77 %). При добавлении NaCl в среду в эквимоллярных концентрациях показатели роста ниже (табл. 1).

Приведенные данные показывают, кроме общего подавления ростовой активности в среде с солями, большую чувствительность проростков к NaCl . Следует также отметить факт более интенсивного прироста побегов, чем корней у тритикале обоих сортов при засолении. В целом, прирост корней и побегов при культивировании проростков в питательной смеси с солями в интервале до 5 дня был заметно медленнее, чем от 5 до 10 дня опыта. Длительное экспонирование проростков в растворах солей, особенно при дозе 50 и 100 мМ, приводило к определенной адаптации к неблагоприятным условиям. При этом различия в солеустойчивости между сортами сохранялись: с. Магнат проявлял большую чувствительность к солям.

Как известно, одним из показателей стрессового состояния растений является уровень ПОЛ. Интенсивность процессов окисления липидов определяется по содержанию малонового диальдегида (МДА), как одного из последних продуктов окисления.

Как видно из табл.2 содержание МДА в корнях и ростках тритикале в контроле отличается незначительно. На провокационном фоне количество МДА возрастает, особенно в надземной части проростков. В среде с NaCl содержание МДА в тканях проростков выше при всех концентрациях соли, чем в варианте с Na_2SO_4 . Так, в 150 мМ растворе NaCl уровень МДА в корнях с. Магнат возрос до 198 %, в ростках – до 219 % по отношению к контролю, при такой же концентрации Na_2SO_4 соответственно 171 % и 184 %. В тканях проростков с. Магнат в условиях стресса накапливается больше МДА по сравнению с сортом Союз, особенно при выращивании в условиях высоких концентраций солей. Судя по большому накоплению МДА в побегах тритикале, их рост должен сильнее подавляться повышенными концентрациями солей. Однако в приведенных данных показатели роста побегов у обоих сортов выше. Повышение уровня МДА и усиление окислительных процессов индуцирует активацию каталазы. В тканях корней и особенно побегов тритикале повышается активность фермента (табл. 2), который нейтрализует продукцию окислительных процессов, индуцируемых ПОЛ. Активность каталазы выше в тканях с. Союз и ростках тритикале, для которых характерен более интенсивный рост на фоне засоления среды.

Пролин выполняет осморегуляторную и ряд других функций, повышающих стрессоустойчивость растительного организма. Анализ содержания пролина в органах тритикале в контроле показывает его более высокий уровень в ростках (табл. 2). Проращивание проростков на средах с засолением не изменило это соотношение. Так, в 100 мМ растворе Na_2SO_4 содержание пролина в корнях с. Союз составило 127 %, в надземной части – 134 %. Уровень пролина в органах с. Магнат был ниже, при этом его количество в ростках при выращивании на растворе с хлоридом натрия (100 мМ) составило 122 %, в корнях – 114 %.

Культивирование семян и проростков на питательной среде с добавлением ПЭГ 6000 показало небольшие различия между сортами тритикале по устойчивости к дефициту влаги. Всхожесть тритикале с. Союз в варианте с 12 % ПЭГ 6000 – 92 %, с. Магнат – 89%. В условиях средней засухи темпы роста корней ниже, чем ростков у обоих сортов.

Смоделированный в опыте дефицит влаги вызывает такие же изменения в разных органах проростков тритикале, как и засоление. В тканях проростков усиливаются окислительные процессы – уровень МДА повышается, особенно в ростках и составляет у с. Союз и с. Магнат соответственно 124 и 130 % к контролю. Но одновременно значительно возрастает активность каталазы и содержание пролина, которые нивелируют отрицательный эффект МДА в клетках проростков (табл. 2).

Таблица 2. Действие засоления и дефицита влаги на накопление пролина, МДА и каталазы в корнях и надземной части 15-дневных проростков тритикале двух сортов

Показатели	Пролин, мкМ/г сыр. массы		МДА, мкМ/г сыр. массы		Каталаза, мкМ/мин*г сыр. массы	
	корни	ростки	корни	ростки	корни	ростки
Контроль						
Союз	0,78±0,007	2,08±0,004	1,06±0,002	1,00±0,009	0,28±0,004	0,34±0,003
Магнат	0,71±0,003	1,82±0,007	1,08±0,006	1,10±0,003	0,21±0,009	0,31±0,003
	в % к контролю					
Na₂SO₄						
Союз I	100	100	96	100	109	123
II	127	134	107	118	129	148
III	143	151	135	153	201	238
Магнат I	100	100	100	107	103	118
II	107	115	116	126	117	136
III	121	132	171	184	169	181
NaCl						
Союз I	114	119	100	109	111	116
II	135	141	116	132	141	158
III	151	159	147	163	219	249
Магнат I	101	108	104	112	105	115
II	114	122	127	138	124	139
III	119	129	198	219	178	194
ПЭГ 6000						
Союз	119	126	109	124	167	179
Магнат	124	129	118	130	159	165

Таким образом, большая солеустойчивость тритикале с. Союз и органоспецифичность реакции на засоление по-видимому связана с уровнем пролина и активностью каталазы – компонентов антиоксидантной системы клеток растений. Действие разных стрессовых факторов на проростки индуцирует однотипные изменения в тканях тритикале с разной степенью их выраженности.

Список литературы

- Мерзляк М. К. 1978. Использование α -тиобарбитуровой кислоты при исследовании перекисного окисления липидов в тканях растений. Биологические науки. №9. С.132–135.
- Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. 1973. Rapid determination of free proline for water stress studies // Plant Soil. V. 39. P. 205–207.
- Goth L. 1991. A simple method for determination of serum catalase activity and revision of reference range // Clinica Chimica Acta. V. 196. P. 143–152.

Effect of stress factors on physiological and biochemical parameters of triticale seedlings

Gadjieva I. C. *, Ramazanova P. B.

Makhachkala, Dagestan State University

*E-mail: i_gadjieva@rambler.ru

The response of two cultivars of triticale (*Triticosecale*) of various concentrations (50, 100, 150 mM) and moisture deficiency was studied. The resistance of triticale varieties to unfavorable factors was assessed by morphometric indices and the content of proline, MDA and catalase activity in the roots and shoots of seedlings. The growth processes and the content of the analytes depend on the concentration of salts in the medium. An increase in the level of salinization provoked an increase in the accumulation of MDA, especially in the tissues of the Magнат cultivar against the background of a lower content of proline and cat compared to the Soyuz sample. Growing seedlings in conditions of moisture deficiency caused similar changes in MDA, proline and catalase both cultivars of triticale. The observed dynamics of growth processes demonstrates a certain adaptation of seedlings to the action of salts and drought. Greater resistance to the effect of salinization was manifested in the Soyuz, for drought tolerance, the differences between cultivars are less pronounced.

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА ВЫХОДА ЭФИРНОГО МАСЛА ДВУХЛЕТНЕЙ ХВОИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (*ABIES SIBIRICA*) В СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЕ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

Герлинг Н. В.*, Тарасов С. И.

Сыктывкар, Институт биологии КНЦ УО РАН

*E-mail: Gerling@ib.komisc.ru

Эфирное масло играет важную роль в поддержании гомеостаза хвойных растений. В первую очередь - это защита вегетативных и генеративных органов от воздействия факторов абиотической и биотической природы. Во-вторых, - это «средство общения и взаимоотношения между растительными организмами» (Племенков, 2001). К факторам абиотической природы относятся температура и влажность воздуха и почвы, освещенность, загрязнения воздуха, механические повреждения и др. Под биотическими факторами понимается атака насекомых вредителей, грибов патогенов, бактерий и др. Защитные функции эфирного масла, как ответ растения на биотический стресс широко освещены в литературе (Erbilgin et al., 2006; Lippert et al., 2007 и др.). При нарушении целостности растения в результате нападения, например листогрызущего насекомого или жука короеда, в растении запускаются гены ответственные за синтез определенных компонентов эфирного масла. Так исследования Левинсона с соавторами (Lewinsohn et al., 1991), показали, что у *Abies grandis* наблюдалось 3-кратное увеличение количества ферментов синтеза монотерпенов на месте повреждения в течение 2 дней после ранения и продолжало увеличиваться до 10-ти кратного за неделю.

Одновременное воздействие комплекса факторов на растительный организм приводит к суммированию ответных реакций растения и делает невозможным выявление действия отдельного фактора. По всей видимости, в условиях отсутствия стрессового воздействия растения сохраняют стабильность компонентного состава эфирного масла, но в природе такие условия не воспроизводятся.

Цель настоящей работы заключалась в определении компонентного состава эфирного масла и его количественного изменения в течение года у двухлетней хвои пихты сибирской, произрастающей в подзоне средней тайги Республики Коми.

Сбор образцов хвои пихты сибирской второго года развития проводили с марта 2016 г. по февраль 2017 г. в ельнике чернично-сфагновом. Отбор хвои осуществлялся ежемесячно с 10 деревьев из средней части кроны. Эфирное масло выделяли из образцов хвои методом гидродистилляции. Определение количественного содержания компонентов эфирного масла проводили на газовом хроматографе «Кристалл 2000М» (Хроматэк) с пламенно-ионизационным детектором. Компонентный состав эфирного масла определяли на хромато-масс-спектрометре TRACE DSQ (Thermo). Для интерпретации масс-спектров использовали программное обеспечение Xcalibur Data System (ver. 1.4 SR1) и библиотеку масс-спектров NIST 05 (ver. 2.0. 220 тыс. соединений). Количественное содержание компонентов эфирного масла оценивали методом внутренней нормализации. Полученные в результате последовательности, описывающие изменения во времени общего выхода эфирного масла, а также групп монотерпенов, сесквитерпенов и кислород содержащих компонентов масла пихты сибирской использовали для анализа (табл. 1).

Таблица 1. Содержание фракций и общего выхода эфирного масла пихты сибирской в годовой динамике

	Месяц											
	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I
Монотерпены*	49.2	46.7	47.1	46.8	47.5	48.5	48.4	46.5	54.1	46.1	50.4	47.0
Сесквитерпены*	1.3	1.9	1.8	2.0	3.1	4.2	1.8	2.4	1.3	1.3	2.0	4.1
Кислород содержащие производные моно- и сесквитерпенов*	32.3	29.6	33.3	32.4	34.7	33.7	30.9	30.9	33.6	33.9	34.6	33.6
Общий выход масла, % от а.с.м.	4.2	9.2	3.6	7.2	4.7	6.0	7.1	10.7	14.0	4.2	5.2	2.6

Примечание: % от общего выхода.

Полученные в результате эксперимента значения процентного содержания групп компонентов и общего выхода эфирного масла представляют собой набор упорядоченных во времени случайных величин, т. е. являются типичными временными рядами. Поэтому исследование динамики выхо-

да эфирного масла проводилось методами анализа временных рядов (Time Series Analysis). Визуальный анализ полученных рядов дал основания выдвинуть две гипотезы. Первая гипотеза: динамика рядов описывается моделью вида:

$$X_t = q_t + \varphi_t + \varepsilon_t, t = 1. \dots n, (1)$$

где q_t – неслучайная (детерминированная) составляющая, которая, учитывая незначительность из-

менения основного тренда оценивалась как $\mu = n^{-1} \sum_1^n X_t$, φ_t – случайная, нерегулярная компонента, представляющая собой процесс авторегрессии первого порядка, ε_t – остатки, независимые случайные величины с нулевым средним и дисперсией σ^2 .

Вторая гипотеза: динамика выхода масла и его компонентов моделируется зависимостью вида:

$$X_t = q_t + \varepsilon_t, t = 1. \dots n. (2)$$

Таблица 2. Результаты моделирования динамики содержания компонентов эфирного масла пихты сибирской

	μ	s
Монотерпены*	48.2	2.15
Сесквитерпены*	2.3	0.96
Кислород содержащие производные моно- и сесквитерпенов*	32.8	0.98
Общий выход масла, % от а.с.м.	6.6	3.18

Примечание: % от общего выхода. μ – среднее значение; s – дисперсия.

Проверка остатков ε_t первой модели с помощью стандартных статистических тестов для временных рядов показала адекватность модели, однако коэффициент авторегрессии a_1 оказался не значим при доверительной вероятности 0.95, что, возможно, связано с ограниченной длиной выборочного ряда. В то же время проверка второй модели, подтвердила ее адекватность, а именно остатки модели являются случайными, нормально распределенными величинами. На основании этого была выбрана вторая модель расчетные значения среднего и дисперсии каждого рассматриваемого ряда согласно принятой модели приведены в табл. 2.

Таким образом, изменение содержания эфирного масла (и отдельных групп его компонентов) в хвое пихты описывается моделью вида

$$X_t = \mu + \varepsilon_t, t = 1. \dots n. (3)$$

Согласно полученной модели (3) содержание эфирного масла в хвое остается стабильным в течение года. Все отклонения общего содержания эфирного масла от постоянного значения являются случайными, сопоставить их с влиянием какого-либо конкретного фактора сложно. По всей видимости, влияние климатических факторов проявляется в быстрых изменениях содержания летучих фракций эфирного масла (монотерпенов). Потеря растением летучих органических веществ в сутки составляет не более 2% от зафиксированного CO_2 в результате фотосинтеза и соответственно не может значительно изменить средний уровень эфирного масла в растении (Vickers et al., 2007). В то же время влияние биотических факторов, таких как атака насекомых или патогенов вызывают значительные изменения, как в количественном, так и в качественном составе эфирного масла, но они наблюдаются лишь в местах повреждения. Относительно высокая дисперсия общего выхода эфирного масла, вероятно, связана с методом отбора хвои, т.к. внутривидовая изменчивость вносит дополнительный вклад в величину дисперсии.

Список литературы:

Lippert D., Chowrira S., Ralph S. G., Zhuang J. Aeschliman D., Ritland C., Ritland K., Bohlmann J. 2007. Conifer defense against insects: Proteome analysis of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) bark induced by mechanical wounding or feeding by white pine weevils (*Pissodes strobi*) // Proteomics. V. 7. 248–270 p.

Plemenkov V.V. 2001. Vvedeniye v khimiyu prirodnykh soyedineniy [Introduction to chemistry of natural compounds]. Kazan. 376 p. [In Russian] (Племенков В. В. Введение в химию природных соединений. Казань. 2001. 376 с.)

Erbilgin N., Krokene P., Christiansen E., Zeneli G., Gershenson J. 2006. Exogenous application methyl jasmonate elicits defenses in Norway spruce (*Picea*, *Abies*) and reduces host colonization by the bark beetle *Ips typographus* // Oecologia. 148. 426–436 p.

Lewinsohn E., Gijzen M., Croteau R. 1991. Defense mechanisms of conifers differences in constitutive and wound-induced monoterpene biosynthesis among species // *Plant Physiol.* 96. 44-49 p.

Vickers C. E., Gershenzon J., Lerdau M. T., Loreto F. 2009. A unified mechanism of action for volatile isoprenoids in plant abiotic stress // *Nature Chemical Biology.* Vol. 5. № 5. 283-291 p.

Annual dynamics of yield essential oil of two-year-old Siberian fir needles (*Abies sibirica*) in the middle taiga subzone of the Komi Republic

Gerling N. V. *, Tarasov S. I.

Syktuykar, Institute of Biology KSC UB RAS

*E-mail: Gerling@ib.komisc.ru

Essential oil plays an important role in support the homeostasis of conifers. Changes in the content and quantitative yield of essential oil in a plant are determined by many factors of abiotic and biotic nature. These factors have a complex effect on the plant, but are not regular. As a result, all deviations of the total content of essential oil from a constant value are also random. In the course of the study, a model of the dynamics of groups of components and the total yield of fir essential oil was obtained. According to this model, the average content of Siberian fir essential oil remains stable throughout the year.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К МОДЕЛИРОВАНИЮ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПРЕДЕЛОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *HERACLEUM SOSNOWSKYI*

Далькэ И. В. *, Чадин И. Ф., Захожий И. Г., Малышев Р. В., Маслова С. П.

Сыктывкар, Институт биологии КНЦ УО РАН

*E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Разработка теории прогнозирования биологического вторжения и управление инвазивными (чужеродными) видами относятся к приоритетным направлениям современных эколого-биологических исследований (Mack et al., 2000; Meier et al., 2014; Rušek, Richardson, 2010). Изучение инвазий позволяет определить механизм распространения живых организмов за пределами естественных ареалов, оценить скорость, направление и границы их распространения. Примером успешной инвазии с высоким уровнем социально-экономического влияния является формирование вторичного ареала борщевика Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.) (Chadin et. al., 2017). У человека это растение способно вызывать острую фототоксическую реакцию и ожоги. Целью работы является построение модели распространения растений борщевика Сосновского и определение теоретических границ ареала на основе эколого-физиологических свойств данного вида.

Для сбора материала использовали комплекс методов эколого-физиологических, экологических и инвазионных исследований в биологии. Проводили картографированию мест произрастания зарослей борщевика Сосновского ИС «РИВР» (<http://ib.komisc.ru/add/rivr>). В течение сезона вегетации отбирали особи борщевика разного возрастного состояния для проведения структурно-функционального анализа. Реакцию растений на изменение факторов среды оценивали по показателям CO₂-газообмена. Для оценки роста использовали модель, связывающую скорость роста с дыханием (R_{CO2}) и тепловыделением (q). Корреляционное моделирование пространственного распределения растений выполняли методом обобщенного линейного моделирования – GLM в среде R (<http://www.r-project.org>) и на основе алгоритма максимизации энтропии Maxent (http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent). Моделирование выполняли в границах: мин., макс. долгота: 42°, 68°; мин., макс. широта: 57°, 72°. В качестве предикторов использовали растровые слои, с пространственным разрешением 30 секунд (около 1 км²) с данными: климатические данные (21 переменная), типы землепользования, расстояние до ближайшей дороги, расстояние до ближайшего населенного пункта, характеристики почвенного покрова полученные из открытых источников. Сведения о контрактах по ликвидации зарослей борщевика Сосновского получены на Официальном сайте Единой информационной системы в сфере закупок Российской Федерации (<http://zakupki.gov.ru>).

Успех инвазии борщевика Сосновского в таежной зоне европейской части России обусловлен формированием уникальных моновидовых зарослей, их эффективным возобновлением и распростра-

нением растений на новые территории. Биологической особенностью борщевиков является их устойчивость к низким температурам, благодаря чему сохраняются всходы и растения в период весенних и осенних заморозков. Отрастание растений весной осуществляется за счет почвенного банка семян и подземных почек возобновления, которые закладываются на стеблекорне и перезимовывают. Борщевик Сосновского формирует сплошной полог с листовым индексом 6, перехватывающий более 97% светового потока. Проростки и ювенильные растения под пологом адаптированы к условиям низкой освещенности. После механического повреждения надземная часть растений быстро возобновляется благодаря достаточному числу почек возобновления (до 24 шт./м² зарослей). Выявлена высокая плотность (до 20 тыс. шт. семян/м² зарослей) ежегодно обновляемого банка семян, распространяемых преимущественно воздушными потоками (Dalke et al., 2015).

Одними из основных экологических факторов, ограничивающих рост и развитие растений, особенно в условиях сезонного климата является температура. На основе оценки реакции метаболизма растений на изменение температуры можно прогнозировать их рост в разных климатических условиях. Результаты исследований показали, что в условия подзоны средней тайги почки возобновления растений борщевика Сосновского способны к росту в широком диапазоне температур от 2 до 30 °С. Весной скорость запасаения энергии в диапазоне 5-20 °С составляла 4-7 мкВт/мг сухой массы, а с повышением температуры до 30 °С скорость запасаения энергии увеличивалась в 4 раза. Доля тепловой диссипации энергии, образуемой в дыхании, была высокой в тканях весенних почек и достигала 80%. Осенью, в период подготовки растений к перезимовке, наибольшая скорость роста отмечена при низких положительных температурах (2-5 °С). При этих температурах в тканях осенних почек возобновления рассеивалось всего 20% образуемой в дыхании энергии. С повышением температуры в осенний период доля тепловой диссипации энергии в тканях верхушечных почек увеличивалась до 70%. Таким образом, метаболическая активность молодых тканей растений борщевика Сосновского соответствовала температурному режиму почвы и воздуха, что обеспечивает адаптацию растений к низким температурам в зимний период и высокие темпы роста ранней весной. Выявлены потенциальные физиологические возможности для продвижения изучаемого вида в более северные широты.

По теплообеспеченности вегетационного периода территория республики Коми разделена на четыре агроклиматических района, границами которых служат изотермы сумм активных температур (САТ), проведенные через каждые 200 °С. Для завершения полного цикла развития сельскохозяйственные культуры требуют определенного количества тепла (биологическая САТ) и определенный температурный уровень, ниже которого развитие растений задерживается, и культура не вызревает. Анализ литературы показал, что борщевик Сосновского успешно культивировали в агроклиматических районах Республики Коми с САТ от 800 до 1550 °С. По нашим наблюдениям борщевик Сосновского формирует заросли в подзоне северной лесотундры (МО ГО «Инта», 66°01' с.ш.). Попытки выращивания борщевика Сосновского севернее на стационарах в условиях лесотундры (совхоз «Горняк», 66°41' с.ш.) и тундры (совхоз «Центральный», 67°29' с.ш.) показали, что посеvy этого растения непригодны для возделывания, как в пойме, так и на материковых участках. Причинами гибели борщевика Сосновского в тундре являются сокращение длительности безморозного периода и высокая частота осенних заморозков по сравнению с условиями тайги. Таким образом, за пределами границ холодного агроклиматического района в условиях снижения теплообеспеченности региона (САТ < 800 °С) борщевик Сосновского оказался непригодным для выращивания. Результаты моделирования пространственного распространения борщевика Сосновского в сочетании оценкой его эколого-физиологических свойств позволили установить, что границей его потенциального вторичного ареала в северном направлении является интервал между изолиниями САТ от 800 °С до 1000 °С. Согласно метеорологическим измерениям за последние 50-60 лет средняя величина САТ в тундровой зоне (Елецкая, индекс ВМО 23220) возросла на 110 °С. В условиях дальнейшего потепления граница распространения борщевика может быть сдвинута на север.

Эколого-физиологические свойства вида предсказывают, а фактические наблюдения подтверждают, что внутри потенциальных границ вторичного ареала места произрастания борщевика Сосновского приурочены, прежде всего, к открытым местообитаниям за исключением болот. Борщевик не выдерживает конкуренции с темнохвойными породами за свет. Требовательность к богатству почв и определенному режиму увлажнения ограничивает его проникновение на территории, занятые сосновыми лесами. Лесопокрытая площадь Республики Коми составляет 66% её территории, болота занимают около 8%. Эти территории недоступны для внедрения борщевика Сосновского. В зоне,

климатически благоприятной для произрастания борщевика Сосновского, этот вид занимает земли сельскохозяйственного назначения, обочины дорог, территории населенных пунктов.

В России сведения о прямых расходах на искоренение инвазий до настоящего момента не обобщались. С учетом масштабов распространения борщевика Сосновского в регионах РФ проводят многолетние программы по ликвидации его нежелательных зарослей. Для анализа эффективности проведенных мероприятий нами обработаны данные контрактов по картографированию и уничтожению борщевика Сосновского на территории Республики Коми и других регионов РФ. С 2013 по 2017 гг. в Республике Коми (МО ГО «Сыктывкар») проведены мероприятия по ликвидации зарослей борщевика Сосновского на площади 90 га. Общая стоимость контрактов на выполнение данных работ превысила 3 млн. руб. Стоимость уничтожения зарослей борщевика на площади 1 га составила около 35 тыс. руб. (медианное значение), что в два раза выше аналогичного показателя, рассчитанного для других территорий РФ. Начиная с 2016 г. для ликвидации зарослей борщевика Сосновского в Республике Коми кроме кошения стали использовать гербициды. Стоимость работ с использованием гербицидов на территории МО ГО «Сыктывкар» сильно варьировала: от 93 тыс. руб./га в 2016 г. до 15 тыс. руб./га в 2017 г. По нашим данным Республика Коми (28 тыс. руб./га) вместе с Ивановской (39 тыс. руб./га) и Мурманской (150 тыс. руб./га) областями входит в тройку регионов с наибольшими расходами на уничтожение 1 га зарослей борщевика с помощью гербицидов. Медианная стоимость аналогичных работ в РФ не превышает 15 тыс. руб./га. Выделение приоритетных участков для борьбы с нежелательными видами растений является наиболее эффективным способом борьбы в условиях ограниченного бюджета (Meier et al., 2014). По нашему мнению, следует отказаться от идеи одномоментного уничтожения всех зарослей борщевика на территории региона. Системную работу по ликвидации растений следует начинать с реализации «пилотных» проектов. На выделенной территории следует: 1) провести учет и картографирование площадей занятых борщевиком Сосновского; 2) выполнить классификацию территорий по типам хозяйственного использования; 3) установить собственников земельных участков; 4) определить приоритетные участки для уничтожения зарослей борщевика; 5) выполнить работы по уничтожению борщевика на выбранных участках; 6) создать и поддерживать буферные зоны шириной не менее 6 м на границах участков, контактирующих с необработанными зарослями борщевика.

Таким образом, были изучены эколого-физиологические свойства борщевика Сосновского, обеспечивающие успех инвазии в таежной зоне европейской части России, а также подходы по управлению численностью этого вида в различных регионах России. Выявлено соответствие метаболизма растений температурному режиму. Это обеспечивает адаптацию растений борщевика к низким температурам в зимний период и высокие темпы роста ранней весной. Распространение инвазии борщевика ограничено требованиями вида к условиям среды, наиболее важными из которых являются: сумма активных температур, освещенность, режим увлажнения и богатство почвы. Границей потенциального вторичного ареала борщевика Сосновского в северном направлении является интервал между изолиниями САТ от 800 °С до 1000 °С. В Республике Коми стоимость уничтожения зарослей борщевика составила около 35 тыс. руб./га, что в два раза выше показателя, рассчитанного для других территорий РФ.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 16-44-110694 р_а «Эколого-физиологическое моделирование географических пределов распространения инвазивных видов растений на примере борщевика Сосновского в таежной зоне европейской части России» выполняемого на основе заключенного Соглашения между Правительством Республики Коми и РФФИ на 2013-2017 гг. и частичной поддержке проекта «Фототрофные организмы как компонент живой природы и индикатор климатических изменений» (ГР АААА-А18-118012290132-0).

Список литературы

- Chadin I. F., Dalke I. V., Zakhochiy I. G., Malyshev R. V., Madi E. G., Kuzivanova O. A., Kirillov D. V., Elsakov V. V. 2017. Distribution of the invasive plant species *Heracleum sosnowskyi* Manden. in the Komi Republic (Russia) // *PhytoKeys*. Vol. 77. P. 71–80. doi.org/10.3897/phytokeys.77.11186
- Dalke I. V., Chadin I. F., Zakhochiy I. G., Malyshev R. V., Maslova S. P., Tabalenkova G. N., Golovko T. K. 2015. Traits of *Heracleum sosnowskyi* plants in monostand on invaded area // *PLoS ONE* 10(11): e0142833. doi.org/10.1371/journal.pone.0142833
- Mack R. N., Simberloff D., Lonsdale W. M., Evans H. C., Clout M., Bazzaz F. A. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences and control // *Ecological Applications*. Vol. 10. № 3. P. 689–710. doi:10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2

Meier E. S., Dullinger S., Zimmermann N. E., Baumgartner D., Gattringer A., Hülber K. 2014. Space matters when defining effective management for invasive plants // *Diversity and Distributions*. Vol. 20. № 9. P. 1029–1043. doi:10.1111/ddi.12201

Pyšek P., Richardson D. M. 2010. Invasive species, environmental change and management, and health // *Annual Review of Environment and Resources*. Vol. 35. P. 25–55. doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548

Invasion plant species distribution ecophysiological modeling. The case of *Heracleum sosnowskyi*

Dalke I. V.*¹, Chadin I. F., Zakhochiy I., Malyshev R., Maslova S. P.

Syktvykar, Institute of Biology KSC UB RAS

*E-mail: dalke@ib.komisc.ru

Summary. *Heracleum sosnowskyi* Manden. ecological and physiological traits caused its successful invasion in the taiga zone of the European part of Russia and approach to *H. sosnowskyi* management were studied. *H. sosnowskyi* plants metabolism corresponds to the temperature regime. This traits ensures its adaptation to low temperatures in winter and high growth rates in early spring. The spread of invasion is limited by the requirements of the species to environmental conditions: temperature (growing day degrees), light, moistening regime and richness of the soil. It was shown that the North boundary of the potential secondary *H. sosnowskyi* range is the interval between the isolines of the growing day degrees (GDD) from 800 °C to 1000 °C. In the Komi Republic the median cost of *H. sosnowskyi* plant population eradication was about 35 000 rubles/ha, which is twice as high as that calculated for other territories of the Russian Federation.

ОТСУТСТВИЕ ХЛОРОФИЛЛА *b* ИЗМЕНЯЕТ ВРЕМЯ ЦВЕТЕНИЯ И РЕГУЛЯЦИЮ ПЛАЗМОДЕСМ У МУТАНТОВ *CHLORINA ARABIDOPSIS THALIANA* И *HORDEUM VULGARE*

Дмитриева В. А.^{1,*}, Тютерева Е. В.¹, Иванова А. Н.^{1,2}, Добрякова К. С.¹,

Евкайкина А. И.¹, Войцеховская О. В.¹

¹*Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН*

²*Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет*

*E-mail: VDmitrieva@binran.ru

Мутанты *chlorina ch1-3 Arabidopsis thaliana* и *clo-f2 Hordeum vulgare* (ячменя) характеризуются неспособностью к биосинтезу хлорофилла *b*, так как у них неактивен необходимый для этого фермент хлорофиллид-*a*-оксигеназа (Tomitani et al., 1999). Такие мутанты имеют многочисленные нарушения, причем как на клеточном, так и на организменном уровне. Поскольку хлорофилл *b* является важным фактором сборки фотосинтетической антенны, у мутантов *ch1 Arabidopsis thaliana* и *clo-f2 Hordeum vulgare* формируется дефектная антенна, и пигмент-белковые комплексы их фотосинтетического аппарата оказываются дестабилизированными (Bossmann et al., 1999). Так как при интенсивном уровне освещенности антенна участвует в рассеивании избыточной энергии, у таких мутантов наблюдается повышенная чувствительность к окислительному стрессу. Мы показали, что при этом у них повышается уровень продукции активных форм кислорода (АФК), в особенности синглетного кислорода.

Известно, что АФК играют важную роль во многих процессах у растений, в том числе они могут выступать в качестве источника сигналов от хлоропластов. Недавно было показано, что редокс-сигналы из хлоропластов влияют на количество и пропускную способность плазмодесм (Stonebloom et al., 2012), обеспечивающих взаимодействие между клетками растений. Изменение количества плазмодесм может привести к нарушениям онтогенеза, поскольку многие факторы, участвующие в регуляции развития, транспортируются по симпласту (Urbanus et al., 2009). Например, через плазмодесмы перемещается «флориген» – белок FT (FLOWERING LOCUS T), основной фактор запуска цветения. Особое внимание нужно обратить на то, что по симпластному пути диффундируют сигналы от фитохрома PhyВ (Imaizumi, Kai, 2006). Они перемещаются из клеток мезофилла, места синтеза PhyВ, к клеткам флоэмы, где оказывают опосредованное ингибиторное воздействие на FT. PhyВ наряду с другими фитохромами является ключевым регулятором цветения большинства как

двудольных, так и однодольных растений. Тем не менее, влияние мутации *chlorina* на фитохромы до сих пор было не исследовано.

Целью данной работы стало изучение взаимосвязи между отсутствием хлорофилла *b* у мутантов *ch1-3 Arabidopsis thaliana* и *clo-f2 Hordeum vulgare* и регуляцией образования плазмодесм, а также фитохромной регуляцией цветения. В ходе выполнения работы проводилось сравнение стабильности пигмент-белковых комплексов у растений дикого типа и мутантов *chlorina*. Кроме того, проводилось сравнение уровней продукции различных активных форм кислорода, включая синглетный кислород, у растений дикого типа и мутантов. Для оценки окислительно-восстановительного статуса растений также измерялось содержание аскорбата в листьях. Чтобы изучить влияние редокс-сигналов на образование плазмодесм, была проведена оценка плотности симпластных контактов между клетками в листьях исследуемых растений, а у ячменя также в апикальных меристемах. Кроме того, были оценены уровни экспрессии фитохромов у исследуемых мутантов.

В докладе будут обсуждаться результаты исследования данных параметров, также будет представлена гипотеза, отражающая взаимосвязь между определенными показателями у исследуемых растений.

Исследование поддержано РНФ (грант № 14-16-00120-П). Анализ экспрессии фитохромов у мутантов *Arabidopsis* выполнен при поддержке РФФИ (грант №18-34-00821). Использовались оборудование ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Список литературы

Tomitani A., Okada K., Miyashita H., Matthijs H.C.P., Ohno T., Tanaka A. 1999. Chlorophyll *b* and phycobilins in the common ancestor of cyanobacteria and chloroplasts // *Nature*. Vol. 400. P. 159–162. doi:10.1038/22101.

Bossmann B. L., Grimme H., Knoetzel J. 1999. Protease-stable integration of Lhcb1 into thylakoid membranes is dependent on chlorophyll *b* in allelic *chlorina-f 2* mutants of barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Planta*. Vol. 207, № 1. P. 551–558. doi: <https://doi.org/10.1007/s004250050517>.

Stonebloom S., Brunkard J.O., Cheung A.C., Jiang K., Feldman L., Zambryski P.C. 2012. Redox states of plastids and mitochondria differentially regulate intercellular transport via plasmodesmata // *Plant Physiol*. Vol. 158. P. 190–199. doi: <https://doi.org/10.1104/pp.111.186130>.

Urbanus S.L., Folter S., Shchennikova A.V., Kaufmann K., Immink R.G.H., Angenent G.C. 2009. Localization patterns of MADS domain proteins during floral development in *Arabidopsis thaliana* // *BMC Plant Biology*. Vol. 9, № 5. doi: 10.1186/1471-2229-9-5.

Imaizumi T., Kay A. 2006. Photoperiodic control of flowering: not only by coincidence // *TRENDS in Plant Science*. Vol. 11, № 11. P. 550-558. doi: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.09.004>.

The absence of chlorophyll *b* affects flowering time and regulation of plasmodesmata in *Arabidopsis thaliana* and *Hordeum vulgare chlorina* mutants

Dmitrieva V. A.^{1,*}, Tyutereva E. V.¹, Ivanova A. N.^{1,2}, Dobryakova K. S.¹, Evkaikina A. I.¹,
Voitsekhovskaja O. V.¹

¹*Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS*

²*Saint-Petersburg, Saint-Petersburg State University*

*E-mail: VDmitrieva@binran.ru

Ch1-3 Arabidopsis thaliana and *clo-f2 Hordeum vulgare* mutants are devoid of a functional chlorophyllide-*a*-oxygenase (CAO), therefore they lack chlorophyll *b*. This causes various abnormalities, including deficient antennae of photosynthetic apparatus. It leads to an increased sensitivity to oxidative stress; we have shown that these mutants produce more singlet oxygen than the wild type plants. Reactive oxygen species (ROS), in turn, can influence plasmodesmata numbers and conductivity. A major regulator of flowering, transcription factor FT (FLOWERING LOCUS T), as well as signals from phytochrome B, another important regulator, spread from cell to cell *via* plasmodesmata. We tested the hypothesis that an increased ROS production in leaves of chlorophyll *b*-deficient *chlorina* mutants of *Arabidopsis* and barley affects regulation of flowering *via* changes in symplasmic route. The results of our study on the relationship between the lack of chlorophyll *b*, ROS production, plasmodesmata formation and expression levels of phytochromes will be presented.

The research was supported by the RFBR (grant № 18-34-00821). The equipment of The Core Facilities Center “Cell and Molecular Technologies in Plant Science” at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia) was used.

ИЗОТОПНАЯ ДИСКРИМИНАЦИЯ УГЛЕРОДА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ВЛИЯНИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Захожий И. Г.*, Головки Т. К., Далькэ И. В.

Сыктывкар, Институт биологии КНЦ УО РАН

*E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru

Атмосферный углекислый газ содержит 98.89 % изотопа ^{12}C и 1.11 % более тяжелого изотопа ^{13}C . В биомассе растений содержание тяжелого изотопа ^{13}C меньше, чем в атмосферном CO_2 . Отклонение изотопной сигнатуры $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ растений от эталонного образца (карбонат PDB - Pee Dee Belemnite) обозначают как $\delta^{13}\text{C}$ и выражают в промилле (‰). Фракционирование изотопов углерода в при фотосинтезе в сильной степени зависит от биохимического механизма связывания углерода и существенно отличается у видов с различными типами фиксации атмосферного CO_2 .

В наибольшей степени фракционирование изотопов углерода в тканях растений зависит от биохимического механизма связывания углерода и существенно отличается у растений с различными типами фиксации атмосферного CO_2 . Фиксация углекислого газа в цикле Кальвина у C3-растения осуществляется с участием рибулозобисфосфаткарбоксилазы, более эффективно связывающей CO_2 , содержащий легкий изотоп углерода, что и обуславливает низкие значения $\delta^{13}\text{C}$ в растительных тканях по сравнению с изотопным составом атмосферного CO_2 . C4-растения первоначально ассимилируют CO_2 в клетках мезофилла через карбоксилирование фосфоенолпирувата при участии фермента фосфоенолпируваткарбоксилазы. Фракционирование ^{13}C в процессе карбоксилирования фосфоенолпирувата осуществляется достаточно слабо, что служит причиной сравнительно больших значений $\delta^{13}\text{C}$ в растительных тканях C-4 видов по сравнению с C-3 видами.

В общем виде интенсивность изотопной дискриминации ^{13}C в процессе фотосинтеза у C3-растений определяется изотопными эффектами при ферментативном карбоксилировании рибулозобисфосфата и диффузии углекислого газа, отношением парциальных давлений CO_2 внутри листа и атмосфере (O'Leary, 1988). Изотопное фракционирование углерода в листьях растений рассматривается как важный интегральный показатель при изучении взаимодействия растительного организма со средой. Установлено, что $\delta^{13}\text{C}$ у C3-растений зависит от водного режима, теплообеспеченности и светового режима местообитаний. Воздействие абиотических факторов может существенно модулировать интенсивность фотосинтеза и транспирации, оказывать влияние на уровень темнового и фотодыхания, что приводит к изменению эффективности использования воды, скорости реассимиляции дыхательного CO_2 и потерь углерода в фотохимическом окислении гликолата. Эти эффекты отражаются на величине изотопной дискриминации углерода, что позволяет использовать $\delta^{13}\text{C}$ как важный индикатор состояния среды обитания живых организмов. Подходы, в основе которых лежит изучение изотопной дискриминации биогенных элементов в живых организмах и погребенном органическом веществе, находят все более широкое применение в реконструкции климатических изменений в прошлом и построении прогностических моделей будущего.

В работе представлены данные об изотопной дискриминации углерода в листьях и других органах растений *Plantago media* в местообитаниях с различными микроклиматическими и эдафическими условиями.

P. media (подорожник средний) – многолетнее, травянистое, короткочерешно-стебельное растение сем. Plantaginaceae. Представители рода *Plantago* отличаются высокой фенотипической пластичностью, что позволяет им произрастать в различных экотопах.

Исследования проведены в двух районах в пределах орографической областей Вычегодско-Мезенской равнины и южной части Тиманского кряжа. Широкий диапазон экологических условий в районах проведения работ позволил выделить контрастные по водному режиму, теплообеспеченности и поступлению фотосинтетически активной радиации экотопы в пределах небольших площадей.

Для проведения сравнительных исследований изучены растения *P. media*, произрастающие на открытых и затененных участках на Ю.Тимане и в бассейне р. Вымь. В первом случае это осыпные склоны или бровки речных долин, характеризующиеся высоким уровнем теплообеспеченности и притока прямой солнечной радиации, почва хорошо дренирована, водный режим промывной, травяно-кустарничковый ярус слабо развит. Во втором случае растения произрастали на пойменных террасах в елово-березово-пихтовом лесу или в травостое на заливных лугах, где они получали существенно меньше света в результате притенения пологом древесного и/или травяно-кустарничкового ярусов. Почва затененных участков с хорошо развитым растительным покровом характеризуется мень-

шим поверхностным стоком воды и большим влагоудержанием по сравнению с почвами открытых участков.

Инструментальное изучение параметров микроклимата показало, что в период активной вегетации (конец июня - начало июля) растения подорожника на открытых участках получали значительно больше света и тепла. В безоблачные дни уже в ранние утренние часы интенсивность ФАР на уровне растений достигала 1500-1700 мкмоль/(м²с). Максимальная освещенность затененных растений наблюдалась в полуденное время и была втрое ниже. В течение суток относительная влажность воздуха на открытых участках была на 15-20 % ниже, чем на затененных. Поверхностный слой почва (3-5 см) на открытых участках прогревался сильнее и на осыпных склонах юго-восточной ориентации в солнечные дни температура могла достигать 35-40 °С, тогда как под травостоем была практически в 1.5 раза меньше.

Адаптация растений к условиям обитания приводила к формированию фенотипов, существенно отличающихся по морфологическим и физиолого-биохимическим характеристикам. На открытых участках обитали растения меньшего габитуса, с мелкими и толстыми, густо покрытыми волосками листовыми пластинками. В затененных местообитаниях растения имели прямостоячие длинночерешковые листья с большой и тонкой листовой пластинкой.

Листья растений открытых местообитаний содержали меньше хлорофиллов и каротиноидов (в расчете на единицу сухой массы), накапливали больше полифенолов, в том числе, флавоноидов. В составе липидной фракции листьев повышалась доля ненасыщенных жирных кислот (Rozentsvet et al., 2013), что способствовало снижению текучести мембран и предотвращало разделение липидной фазы и разрушение мембранных структур. Фотосинтетический аппарат листьев проявлял устойчивость к воздействию высокой температуры и инсоляции, что выражалось в сохранении уровня максимального квантового выхода и поддержании фотохимического транспорта электронов в ЭТЦ ФС II хлоропластов. Этому способствовало вовлечение процессов, направленных на увеличение тепловой диссипации избыточно поглощенной энергии. Скорость нетто-фотосинтеза листьев в дневные часы существенно снижалась (в 3-4 раза) на фоне высокой освещенности и повышения температуры воздуха. У листьев теневого фенотипа дневная динамика фотосинтеза была слабо выражена, и они уступали листьям теневого фенотипа по интенсивности поглощения CO₂.

Эффективность использования воды при фотосинтезе (ЭИВ) является важным показателем жизнедеятельности растений. Величина ЭИВ у растений светового фенотипа в утренние часы была вдвое выше, чем у растений теневого фенотипа, в основном за счет высокой нетто-ассимиляции. В дневные и вечерние часы различия были выражены в меньшей степени. Максимальные значения ЭИВ у световых растений достигали 3 мкмоль CO₂/ммоль H₂O. Интересно отметить, что в лабораторных условиях (при умеренной температуре и хорошей влагообеспеченности) величина ЭИВ у листьев светового фенотипа была существенно выше, чем у листьев теневого фенотипа при высокой освещенности. Различия были минимальными в области ФАР менее 250 мкмоль/(м²с).

Изменение морфологических и физиолого-биохимических характеристик растений при их адаптации к условиям местообитаний нашли отражение в величине δ¹³C. Представленные в таблице данные свидетельствуют о том, что растения открытых местообитаний фиксировали в органическом веществе листьев больше ¹³C. Листья являются донором ассимилированного углерода для других частей растений. Поэтому вполне очевидно увеличение содержания ¹³C в нелистовых органах растений светового фенотипа. Следовательно, более выраженная дискриминация ¹³C в процессе фиксации CO₂ характерна для достаточного длительного периода в пределах сезона вегетации.

Выявлена гетерогенность листовых пластинок по содержанию ¹³C. Жилки листьев светового фенотипа содержали заметно больше ¹³C, чем мезофилл, заключенный между жилками. Особенно сильно это проявлялось у листьев растений, обитающих на песчаной бровке вдоль речного берега. Величина δ¹³C в мезофилле составляла -28.7 ‰, а в проводящих пучках и прилегающих к ним клетках не превышала - 27.2 ‰. По мнению (Miszalski et al., 2016) снижение изотопной дискриминации углерода может свидетельствовать о вовлечении ФЕП карбоксилазы в ассимиляцию углерода.

Итак, нами установлено, что условия местообитания оказывали существенное влияние на ассимиляцию и изотопную дискриминацию углерода в растениях *Plantago media*. Растения светового фенотипа характеризовались более высоким накоплением ¹³C. Мы связываем это с комплексным воздействием факторов среды, оказывающих наибольшее влияние на водный режим растений.

Таблица. Величина изотопной дискриминации в органах светового (1) и теневого (2) фенотипов *Plantago media* на Южном Тимане и в бассейне р.Вымь (δ¹³C, ‰ PDB)

Части растения	Южный Тиман		Бассейн реки Вымь	
	1	2	1	2
Листья	-26.9	-28.2	-28.7	-29.6
Цветонос	-27.0	-28.8	-28.4	-29.3
Плоды	-27.3	-29.8	нет данных	нет данных
Корневище	-27.5	-28.8	-28.6	-29.9
Корни	-27.5	-29.0	нет данных	нет данных

Исследования выполнены в рамках проекта «Фототрофные организмы как компонент живой природы и индикатор климатических изменений» № 18-4-4-20 Комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН.

Список литературы

- O'Leary M. H. 1988. Carbon Isotopes in Photosynthesis // *BioScience*. Vol. 38. № 5. P. 328 – 336.
- Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Nesterov V. N., Golovko T. K., Tabalenkova G. N., Dymova O. V. 2013. Polar lipid pool modification in leaves of hoary plantain (*Plantago media* L.) plants during their light adaptation under natural conditions // *Biology bulletin*. Vol. 40. № 2. P. 138 – 145.
- Miszalski Z., Skoczowski A., Silina E., Dymova O., Golovko T., Kornas A., Strzalka K. 2016. Photosynthetic activity of vascular bundles in *Plantago media* leaves // *Journal of Plant Physiology*. Vol. 204. P. 36 – 43.

Isotopic discrimination of carbon as an indicator of the influence of environmental conditions on plant life

Zakhozhiy I. G.*, Golovko T. K. ., Dalke I. V.

Syktvykar, Institute of Biology KSC UB RAS

*E-mail: zakhozhiy@ib.komisc.ru

The paper presents data on isotopic discrimination of carbon in *Plantago media* plants growing in contrast on water regime, heat supply and lighting conditions ecotopes. The changes in the morphological and physiological-biochemical characteristics under adaptation of plants to habitat conditions were reflected in $\delta^{13}\text{C}$ value. The leaves of plants in the open habitats accumulated more ^{13}C , what led to the increasing in the content of ^{13}C in the non-leaf organs. The leaf lamina heterogeneity in content ^{13}C was revealed. The leaf veins of the light phenotype of plants contained significantly more ^{13}C than the mesophyll tissues between the veins. The decrease in the level of isotopic discrimination may indicate the involvement of PEP - carboxylase in CO_2 - assimilation. We associate the increasing of ^{13}C uptake with the complex of environmental factors that have the greatest impact on the water regime of plants.

ЗАВИСИМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТЬЕВ *ARMENIACA SIBIRICA* ОТ ВЫСОТЫ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Иванов Л. А.^{1,*}, Иванова Л. А.¹, Мигалина С. В.¹, Ронжина Д. А.¹, Шинэху Т.²,
Цэрэнханд Г.³

¹Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

²Екатеринбург, Уральский федеральный университет

³Улан-Батор, Институт общей и экспериментальной биологии АНМ

*E-mail: leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Высотные градиенты являются хорошими естественными полигонами для изучения механизмов адаптации растений к условиям среды, поскольку даже в пределах небольшого по расстоянию градиента можно наблюдать значительные изменения температурного и гидротермического режима и быструю смену растительности. Известно, что с увеличением высоты изменяется гидротермический режим: понижается температура примерно на 0.5 °С на каждые 100 м высоты (Körner, 2003), и увеличивается относительная влажность. Имеется большое количество исследований динамики диапазонов распространения видов растений вдоль высотных профилей, хорошо изученных в высокогорьях с наиболее контрастными изменениями факторов. Известны также морфологические, биохимические и физиологические изменения внутри видов, связанные с высотой произрастания. Несмотря на это,

остается много вопросов относительно приспособления растений к изменению высоты произрастания, особенно в диапазоне низких высот.

Нами проведены исследования кустарника *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. в районе сомона Шармар (Сухебааторский аймак, Монголия). В данном районе *A. sibirica* произрастает в разнообразных экологических условиях (открытые степные участки, или редкостойные сосняки на склонах разной экспозиции) на границе степи и леса в диапазоне высот от 650 до 900 м. В связи с тем, что побеги абрикоса содержат токсичные вещества и не поедаются животными, этот вид является удобным объектом для изучения влияния изменения условий среды на функциональные параметры и продуктивность кустарников.

Исследования *A. sibirica* проведены в 7 кустарниковых сообществах с разной высотой над уровнем моря. В каждом сообществе у 20 кустов измеряли высоту и диаметры кроны и с каждого куста отбирали по 10 полностью развитых, неповрежденных листьев из среднего листового яруса с южной стороны кроны для определения площади, толщины и плотности листовой пластинки. Таким образом, для каждого варианта условий произрастания измерены 200 листьев. Свежесобранные листья фотографировали и определяли их площадь с помощью системы анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). У тех же листьев измеряли толщину листа с помощью цифрового микрометра (Mitutoyo, Япония). Удельную поверхностную плотность листовой пластинки (LMA, leaf mass area, мг/дм²) рассчитывали после измерения сухого веса листьев и их площади. Определение содержания фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов – проводили в 5 биологических повторностях путем экстракции 80% ацетоном определяли и измерений оптической плотности на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Зная площадь листовых высечек, рассчитывали содержание пигментов в единице площади листа, затем, используя параметр LMA, пересчитывали содержание хлорофиллов на единицу сухого веса листа. Интенсивность фотосинтеза (A_{\max} , мкмоль м⁻² с⁻¹) и транспирации (E_{\max} , ммоль м⁻² с⁻¹) измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при температуре 24 °С, освещении 1500 мкмоль м⁻² с⁻¹ и при естественной концентрации CO₂. Эффективность использования воды рассчитывали, используя максимальные значения интенсивности фотосинтеза и транспирации по формуле $WUE = A_{\max}/E_{\max}$.

Результаты анализа функциональных параметров листьев *A. sibirica* показали, что наибольшую зависимость от экологических условий произрастания проявляли параметры, связанные с водным балансом растения. Значения эффективности использования воды на 85% определялись условиями среды ($F=25.5$, $p<0.001$) и лишь 15-20% от общего варьирования этого показателя составляли различия между особями данного вида в пределах данного экотопа. Максимальная эффективность использования воды у абрикоса обнаружена в самой нижней точке (728 м) - на степном склоне с редкостойным сосновым лесом, абрикосом и караганой (*S. microphylla*). В этих же условиях отмечена наибольшая фотосинтетическая активность листьев и низкие значения транспирации. Минимальные значения эффективности использования воды вследствие высоких транспирационных потерь отмечены в самой высокой точке (882 м) – на вершине горного склона в разреженном абрикоснике в степи. Фотосинтетическая способность кустов *A. sibirica* в меньшей степени зависела от экологических условий ($F=3.9$, $p<0.01$), что свидетельствует о существовании специальных механизмов регуляции фотосинтетической функции, необходимых для (адаптации) поддержания конкурентноспособности растений данного вида.

Наряду с изменением эффективности использования воды с высотой произрастания также обнаружены изменения продукционных показателей кустов. С увеличением высоты произрастания уменьшалась средняя высота кустов абрикоса со 173 см в самой нижней точке до 132 см в самой высокой точке. Изменение высоты кустов положительно коррелировало с толщиной листовой пластинки и содержанием фотосинтетических пигментов в листе ($R^2=0.58$, $p<0.05$). С увеличением высоты над уровнем моря увеличивалось содержание хлорофиллов в единице площади и массы листа ($R^2=0.83$, $p<0.01$), прежде всего, за счет увеличения содержания хлорофилла *b* с 1.4 до 3.6 мг/г. При этом снижалось соотношение хлорофиллов *a/b* с 2.5 до 1.2 ($R^2=0.74$, $p<0.05$) и увеличивалось отношение хлорофиллы/каротиноиды с 3.5 до 7.5 ($R^2=0.88$, $p<0.01$). Полученная зависимость означает, что с увеличением высоты уменьшается доля каротиноидов и увеличивается доля хлорофилла *b*. Изменение соотношения форм пигментов означает, что с увеличением высоты произрастания изменяются функциональные свойства хлоропластов, связанные с составом фотосинтетических единиц, в светособирающий комплекс которых входят каротиноиды и хлорофилл *b*. Поскольку считается, что

хлорофилл *b* находится в светособирающих пигмент-белковых комплексах фотосистемы II (Björkman, 1981), то изменение соотношения хлорофиллов *a/b* может быть связано с изменением ее функционирования. Каротиноиды в мембранах тилакоидов также, в основном, связаны со светособирающими пигмент-белковыми комплексами фотосистем I и II (Demmig-Adams, 1996). Полученные данные свидетельствуют о том, что адаптация пигментного аппарата абрикоса к изменению высоты произрастания происходит путем трансформации светособирающего комплекса. Это позволяет растениям поддерживать уровень фотосинтеза на оптимальном уровне вне зависимости от условий местообитания. Таким образом, наши исследования показали, что высотный фактор влияет на состояние пигментного аппарата абрикоса и эффективность использования воды, и в целом, оказывает влияние на функциональное состояние растений и их продуктивность. На наш взгляд, состояние пигментного комплекса растений, а именно соотношение форм пигментов, может быть индикатором адаптации фотосинтетической функции *Armeniaca sibirica* к экотопическим условиям. Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 17-29-05019).

Список литературы

Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities / Encyclopedia of plant physiology: physiological plant ecology I. O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (eds.). Springer-Verlag, New York. P. 57-107.

Demmig-Adams B., Gilmore A.M., Adams W.W., III. 1996. In Vivo Function of Carotenoids in Higher Plants // FASEB J. V. 10. P. 403–412.

Korner C. 2003. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer-Verlag, Berlin. p. 345.

Dependence of leaf physiological traits of *Armeniaca sibirica* from altitude

Ivanov L. A.^{1,*}, Ivanova L. A.¹, Migalina S. V.¹, Ronzhina D. A.¹, Shinehuu T.², Tserenkhand G.³

¹*Yekaterinburg, Botanical Garden UB RAS*

²*Ekaterinburg, Ural Federal University*

³*Ulan-Bator, Institute of General and Experimental Biology MAS*

*E-mail: leonid.ivanov@botgard.uran.ru

Altitudinal changes in leaf parameters of *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. in Shamar somon (Mongolia) were studied. We sampled these leaf traits in 7 sites, differed in altitude from 650 to 900 m above sea level. It was shown that the variation in values of water use efficiency was determined by 85% by the environmental conditions and only by 15-20% by the differences between individuals within the given ecotope. Chlorophyll content and the ratio of chlorophyll/carotenoid linearly increased but the ratio of chlorophylls *a/b* decreased with the increasing altitude. We concluded that the functional state of the pigment complex of plants, namely the ratio of the pigment forms, could be taken as an indicator of the photosynthetic function adaptation for shrub *Armeniaca sibirica* to ecotopic conditions.

СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СПОСОБНОСТИ *CARAGANA BUNGEI* В КРИОАРИДНОМ КЛИМАТЕ МОНГОЛИИ

Иванова Л. А. *, Мигалина С. В., Юдина П. К., Ронжина Д. А., Иванов Л. А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

*E-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

Ограничения фотосинтеза в листьях растений обычно рассматриваются с точки зрения двух факторов: скорость диффузии через устьица и активность процессов карбоксилирования внутри хлоропластов (Flexas et al., 2012). Большая часть ограничений, представленных в мезофилле, в большинстве исследований не учитывается. В то же время, внутренняя анатомическая структура листа представляет собой целую систему физических барьеров на пути диффузии CO₂ к местам карбоксилирования – сложная сеть межклеточных пространств, клеточные стенки, плазмалемма, цитозоль, оболочка и строма хлоропласта. Однако, до сих пор остается не ясным, какие именно параметры мезофилла являются наиболее значимыми для регуляции поглощения CO₂ листом.

Ограничивающее действие параметров может зависеть от свойств вида и может изменяться в зависимости от условий произрастания. Для выявления механизмов регуляции фотосинтеза недоста-

точно проводить измерения одного или двух параметров, а необходимо исследование всей системы ограничений фотосинтеза по универсальному плану. Эффективным способом оценки структуры мезофилла листа как системы ограничений поглощения CO_2 может быть трехмерная реконструкция микроструктуры листа на основе реальных параметров клеток мезофилла в сочетании с измерением показателей биохимии и газообмена.

Нами разработана трехмерная структурно-функциональная модель газообмена листа для пустынно-степного кустарника *Caragana bungei* Ledeb. Этот вид обычно произрастает в пустынных степях, однако в связи с аридизацией климата и увеличивающимся антропогенным воздействием в последние годы проникает в нетипичные для этого вида условия разреженных лиственных лесов (Gunin et al., 2015). Созданная модель позволила выявить изменение системы внутрилистных ограничений фотосинтеза в контрастных условиях произрастания – в разнотравно-злаково-карагановой степи и лиственном лесу на горных склонах Хангая в Монголии. Детальный анализ внутренней структуры листа осуществлен с помощью метода мезоструктуры фотосинтетического аппарата (Mokronosov, 1981), который был дополнен проекционным методом определения трехмерных характеристик клеток сложной формы и применением современных методов компьютерного анализа изображений и трехмерной реконструкции с помощью специализированного программного обеспечения SIAMS Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург) (Ivanova et al., 2006). Непосредственно в полевых условиях были измерены показатели газообмена на интактных листьях кустарников с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) и содержание фотосинтетических пигментов (Ivanov et al., 2016). Пигменты экстрагировали 80% ацетоном, их количество определяли на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Также были определены максимальная карбоксилазная активность рибулозо-бисфосфаткарбоксилазы /оксигеназы (РБФк/о), световой и углекислотный компенсационные пункты (СКП, УКП), квантовый выход фотосинтеза (φ) и уровень темного дыхания (R_d) (Ivanov et al., 2016). В каждом местообитании все параметры изучены в пяти биологических повторностях.

Результаты показали, что лесные и степные особи караганы не различались по максимальной интенсивности фотосинтеза (A_{max}) не смотря на существенную разницу в условиях освещения и гидротермического режима. Интенсивность транспирации при максимальном уровне фотосинтеза не менялась, что означало стабильность устьичного контроля в регуляции фотосинтетической способности растений в степи и в лесу. При этом суммарное содержание хлорофиллов $a+b$ на единицу площади листа было одинаковым, и ассимиляционная активность единицы хлорофилла также значимо не различалась (табл.). Анализ световых и углекислотных зависимостей фотосинтеза показал отсутствие различий в условиях леса и степи по биохимическим и кинетическим показателям таким, как квантовый выход фотосинтеза, световой и углекислотный компенсационные пункты. Карбоксилирующая способность фермента РБФк/о в расчете на единицу площади листа также не менялась в лесу по сравнению со степными условиями. Однако, существенные различия между лесными и степными особями обнаружены в структурных показателях листьев. В лесу листья были тоньше, обладали меньшей плотностью и отличались меньшими размерами фотосинтезирующих клеток и меньшим их количеством в единице площади. Количество хлоропластов в клетке у лесных растений также было ниже. Таким образом, нами было выдвинуто предположение, что структурные изменения мезофилла при смене условий произрастания привели к изменению системы внутрилистных диффузионных ограничений, что позволило поддерживать фотосинтетическую способность листьев на том же уровне.

Стандартный анатомический анализ соотношения тканей на поперечных срезах листьев показал, что композиция тканей в листе не различалась в условиях леса и степи. Доля хлоренхимы (с межклетниками) была одинаковой и составляла около 70% от объема листа. Вместе с тем, компьютерная реконструкция мезофилла выявила существенные изменения трехмерной структуры хлоренхимы в зависимости от условий произрастания (табл.). В результате детального анализа трехмерной структуры мезофилла и измерениям газообмена листа, мы определили скорость потока CO_2 через наиболее важные элементы мезофилла – межклеточные воздушные пространства, поверхность мезофилла, поверхность хлоропластов. Далее, используя значения плотности диффузионного потока CO_2 , известные значения констант диффузии CO_2 в разных диффузионных средах (воздух, вода, липидный слой) и структурные характеристики физических барьеров на пути диффузии CO_2 (межклеточные пространства, поверхность клетки (клеточная стенка + цитоплазматическая мембрана), цитозоль, оболочка хлоропласта, строма), мы определили значения концентрации CO_2 на разных участках пути

углекислого газа из подустьичных полостей до мест карбоксилирования в хлоропластах. Кроме того, мы рассчитали компоненты мезофильного сопротивления.

Результаты анализа показали, что лесные и степные особи различались по скорости диффузии CO_2 в межклеточных пространствах мезофилла. Обычно считается, что сопротивление межклетников диффузии CO_2 очень мало. Нами показано, что не смотря на небольшую долю сопротивления межклетников в общем листовом сопротивлении, диффузия CO_2 в воздушных межклеточных пространствах в листьях караганы была одним из механизмов регуляции фотосинтетической способности листа. В типичных для данного вида условиях степи диффузионное сопротивление межклетников составляло 12% от общего мезофильного сопротивления. В условиях лиственного леса доля межклетников в объеме мезофилла увеличивалась, уменьшалась «искривленность» межклеточных пространств, о чем свидетельствует уменьшение поверхностно-объемного отношения межклетников, и увеличивался средний размер межклетника (табл.). Эти изменения привели почти к двухкратному снижению сопротивления межклетников с 0.27 до 0.15 с/см и сокращению доли сопротивления межклетников до 6% от общего сопротивления мезофилла. Изменение размеров и формы межклетников привело также к изменению градиента концентрации внутри межклеточного пространства. Градиент концентрации CO_2 в межклеточном пространстве тем круче, чем больше толщина мезофилла, сложнее форма межклетников и меньше доля межклетников в мезофилле, а также чем больше активность фотосинтетических процессов внутри клеток мезофилла. В условиях леса снижался градиент концентрации между подустьичными полостями и внутри мезофилла (табл.).

Для лесных особей *C. bungei* показано снижение плотности клеточной упаковки палисадной и губчатой ткани вследствие уменьшения размеров клеток мезофилла, что привело к существенному сокращению площади межклеточных контактов. В результате, не смотря на вдвое меньшие значения A_{mes}/A , листья караганы в лесу имели такую же площадь свободной поверхности мезофилла фотосинтетических тканей, обращенной в межклеточные воздушные пространства. В результате увеличения доли свободной поверхности клеток в листьях караганы в условиях леса возросла скорость переноса CO_2 через поверхность мезофилла (табл.), что компенсировало уменьшение общей поверхности мезофилла. В условиях леса в 1.5 раза возрастало сопротивление карбоксилирования в результате снижения числа хлоропластов в клетке и в единице площади листа. Однако, снижение диффузионных ограничений в межклетниках и жидкой фазе мезофилла компенсировало увеличение биохимических ограничений.

Таблица. Результаты анализа трехмерной реконструкции структуры мезофилла изученных видов и расчетные функциональные параметры, влияющие на крутизну градиента концентрации CO_2 . p – уровень значимости различий, *p<0.05, **p<0.01, ***p<0.001, нз – нет значимых различий

Символ	Значение параметра	Степь	Лес	p
Tchl	Толщина хлоренхимы, мкм	196	162	***
RV_{chl}	Относительный объем хлоренхимы (с межклетниками) в листе, %	70.0	70.1	нз
RV_{ias}	Относительный объем межклетников в мезофилле, %	55	70	**
A_{mes}/A	Отношение общей поверхности клеток мезофилла к площади листа, $\text{см}^2 \text{см}^{-2}$	23	14	*
S_{free}	«свободная» поверхность мезофилла, обращенная в межклеточные пространства, $\text{см}^2 \text{см}^{-2}$	12.7	10.1	нз
S/V_{ias}	Отношение поверхности межклетников к их объему, мкм^{-1}	0.117	0.089	*
D_{ias}	Средний диаметр межклетника, мкм	17.1	22.5	*
dC_{ias}	Градиент концентрации CO_2 в межклеточном пространстве, $\text{мкмоль CO}_2 \text{моль}^{-1}$ воздуха	21.2	12.3	**
J_{ias}	Плотность потока CO_2 через единицу площади поперечного сечения воздушных межклеточных пространств, $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$	63.3	51.1	*
TR_{mes}	Скорость переноса CO_2 через единицу поверхности мезофилла, $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$	2.76	3.55	*
TR_{chl}	Скорость переноса CO_2 через единицу поверхности хлоропластов, $\text{мкмоль м}^{-2} \text{с}^{-1}$	1.86	2.00	нз

Таким образом, изучение системы структурных, функциональных и биохимических показателей караганы позволило диагностировать механизмы успешного развития пустынно-степного кустарника в нетипичных для него условиях листовенничного леса. Сходство биохимических и кинетических характеристик лесных особей со степными говорит о том, что акклимация к условиям листовенничного леса у караганы идет на уровне тканево-клеточной организации мезофилла. Трансформация системы внутрилистных диффузионных ограничений при изменении условий произрастания позволяет поддерживать свойственный для данного вида уровень фотосинтетической способности листа.

Работа поддержана РФФИ № 17-29-05019.

Список литературы

Flexas J, Scoffoni C, Gago J, Sack L. 2013. Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: an introduction to their measurement and coordination // *Journal of Experimental Botany*. Vol. 64. P. 3965–3981.

Gunin P.D., Bazha S.N., Danzhalova E.V., Drobyshev Yu I., Ivanov L.A., Ivanova L.A., Kazantseva T.I., Migalina S.V., Miklyaeva I.M., Ronzhina D.A., Ariunbold E., Khadbaatar S., Tsooj Sh, Tserenkhand G. 2015. Regional Features of Desertification Processes of Ecosystems on the Border of the Baikal Basin and Central Asian Internal Drainage Basin. *Arid Ecosystems*. Vol.5. No. 3. P. 524-527.

Ivanov L. A., Ivanova L. A., Migalina S. V., Yudina P. K., Drobyshev Yu. I., Tserenkhand G., Tsoog S., Gunin P. D. 2016. Photosynthesis Adaptation of the Desert-Steppe Shrub *Caragana bungei* to Larch Forest Conditions at Mountainous Slopes in Mongolian Khangai // *Arid Ecosystems*. Vol. 6. No. 3. P. 195–205.

Ivanova L.A., Petrov M.S., Kadushnikov R.M. 2006. Determination of mesophyll diffusion resistance in *Chamaerion angustifolium* by the method of three-dimensional reconstruction of the leaf cell packing // *Russian Journal of Plant physiology*. Vol. 53. No. 3. pp. 354–363.

Mokronosov A.T. 1981. *Ontogeneticheskii aspekt fotosinteza (Developmental aspect of photosynthesis)*. Moscow, Russia: Nauka.

Structural mechanisms of photosynthetic capacity regulation of *Caragana bungei* in cryo-arid climate of Mongolia

Ivanova L. A.*, Migalina S. V., Yudina P. K., Ronzhina D. A., Ivanov L. A.
Yekaterinburg, Botanical Garden UB RAS

*E-mail: Larissa.Ivanova@botgard.uran.ru

We developed a structural-functional model of leaf mesophyll and photosynthesis for *Caragana bungei* Ledeb. This shrub is one of abundant species in desert-steppe of Mongolia but currently it was found the expansion of this species to larch forests due to increasing aridity and anthropogenic influence. We studied leaf parameters, gas exchange, photosynthetic pigments content, mesophyll structure in contrasting habitats of the mountain slope at Mongolian Khangai - herb-grass-shrub steppe and larch forest. Three-dimensional reconstruction of leaf mesophyll showed clear differences in a system of diffusional constrains for photosynthesis between steppe and forest individuals. The transformation of this system in changing environment allowed this species to maintain the required level of photosynthetic capacity.

ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ЛИСТЯХ *TRITICUM AESTIVUM* ПРИ ХОЛОДОВОМ ЗАКАЛИВАНИИ

Игнатенко А. А.*, Репкина Н. С., Таланова В. В., Тигов А. Ф.
Петрозаводск, Институт биологии КарНЦ РАН

*E-mail: angelina911@ya.ru

Воздействие низких температур на растения вызывает усиление генерации в клетках активных форм кислорода (АФК), что приводит к развитию перекисного окисления липидов (ПОЛ), нарушению структуры клеточных макромолекул, мембран и последующей гибели клеток (Креславский и др., 2012). Для защиты от избыточного накопления АФК в клетках функционирует антиоксидантная система, включающая ферменты и низкомолекулярные протекторные соединения (Sevillano et al., 2008). В связи с этим, целью нашей работы явилось исследование влияния низкой закаливающей температуры на активность антиоксидантных ферментов в листьях пшеницы (*Triticum aestivum* L.).

Опыты проводили с проростками озимой пшеницы сорта Московская 39, которые в течение 7 сут выращивали на питательном растворе с добавлением микроэлементов в камере искусственного климата. В последующие 7 сут проростки подвергали действию низкой закалывающей температуры 4°C. Все измерения проводили на первом листе пшеницы. О холодоустойчивости проростков судили по температуре, вызывающей гибель 50% палисадных клеток (LT_{50}) листа после тестирующего 5-мин промораживания (Балагурова и др., 1982). Уровень ПОЛ определяли по содержанию малонового диальдегида (МДА) (Stewart, Bewley, 1980). Активность антиоксидантных ферментов оценивали спектрофотометрически, а накопление перекиси водорода по методу Bellincampi с соавт. (Bellincampi et al., 2000).

В результате проведенного исследования установлено, что устойчивость пшеницы к промораживанию начинает повышаться уже через 1 ч от начала действия температуры 4°C, а затем она продолжает монотонно возрастать, достигая максимума через 7 сут (табл.).

Под влиянием температуры 4°C в листьях пшеницы в течение первых 2 сут наблюдалось увеличение содержания МДА (табл.). В дальнейшем (3–7 сут) его уровень снижался (табл.), что может свидетельствовать об уменьшении уровня окислительного стресса в клетках растений. Наряду с этим, в листьях пшеницы через 1 сут действия температуры 4°C наблюдалось повышение содержания перекиси водорода, которое в дальнейшем (через 7 сут) снижалось.

Изучение влияния температуры 4°C на активность ключевых антиоксидантных ферментов – супероксиддисмутазы (СОД), каталазы (КАТ), гваяколзависимой пероксидазы (ГПО) показало следующее. Через 1 ч от начала действия температуры 4°C в листьях проростков отмечено повышение активности СОД (табл.). В дальнейшем ее активность продолжала возрастать и достигала максимума на 3–7-е сут (табл.). Одновременно с этим через 1 сут действия холода выявлено накопление транскриптов гена *TaMnSOD*, кодирующего одну из изоформ СОД.

Низкотемпературное воздействие вызывало также активизацию в листьях пшеницы еще одного из ключевых антиоксидантных ферментов – КАТ, локализованной в пероксисомах и глиоксисомах и участвующей в утилизации перекиси водорода. Ее активность повышалась в течение первых 2-х сут, а в дальнейшем снижалась (табл.), что, вероятно, связано с уменьшением содержания перекиси водорода. Наряду с этим в течение 3 сут происходило увеличение уровня мРНК гена *TaCAT*, который в дальнейшем снижался.

Помимо этого нами была проанализирована динамика активности ГПО, которая присутствует в клеточных стенках и вакуолях. Воздействие на растения температуры 4°C вызывало повышение ее активности в первый и последующие часы охлаждения (табл.).

Таблица. Влияние температуры 4°C на устойчивость, содержание МДА и активность антиоксидантных ферментов в листьях пшеницы

Показатель	Экспозиция, ч				
	0	1	48	72	168
Устойчивость, °C	-5.6±0.03	-6.0±0.09*	-7.4±0.07*	-7.9±0.08*	-8.6±0.05*
Содержание МДА, мкмоль /г сырого веса	11.5±0.2	13.7±0.6*	18.4±0.7*	15.2±0.8*	15.1±0.5*
Активность СОД, усл. ед./мг белка	1.7±0.05	2.0±0.08*	2.4±0.1*	2.6±0.1*	2.7±0.1*
Активность КАТ, мкмоль H ₂ O ₂ /мг белка мин	84.9±2.5	90.9±2.9	97.8±3.6*	81.1±2.3	71.6±2.0*
Активность ГПО, мкмоль ТГ/мг белка мин**	0.7±0.04	0.8±0.03*	1.0±0.03*	1.1±0.04*	1.2±0.03*

*Отличия от исходного уровня достоверны при $p \leq 0,05$. **ТГ – тетрагваякол.

*Statistically significant differences were set at $p \leq 0,05$. **TG – tetraguaiacol.

Таким образом, в ответ на действие низкой закалывающей температуры в клетках растений пшеницы происходит активизация ключевых антиоксидантных ферментов: повышается активность СОД, катализирующей дисмутацию супероксидного радикала до пероксида водорода, а также активизируются ферменты, участвующие в его утилизации – КАТ и ГПО. При этом на начальном этапе низкотемпературной адаптации в утилизации АФК принимают участие все изученные ферменты, а на заключительном – главную роль в их нейтрализации играют СОД и ГПО. Повышение активности

антиоксидантных ферментов способствует снижению ПОЛ, сохранению целостности мембран и, таким образом, участвует в создании благоприятных условий для формирования повышенной холодоустойчивости.

Список литературы

Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Хилков Н. И. 1982. Метод определения устойчивости растительных тканей к промораживанию. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. 6 с.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов Вл. В. 2012. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. Т. 59. С. 163–178).

Bellincampi D., Dipperro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. 2000. Extracellular H₂O₂ induced by oligogalacturonides is not involved in the inhibition of the Auxin-Regulated *ro1B* gene expression in tobacco leaf explants // Plant Physiology. Vol. 122. P. 1379–1385.

Sevillano L., Sanchez-Ballesta M. T., Romojaro F., Flores F. B. 2008. Physiological, hormonal and molecular mechanisms regulating chilling injury in horticultural species. Postharvest technologies applied to reduce its impact // J Sci Food Agric. Vol. 89. P. 555–573. doi: 10.1002/jsfa.3468.

Stewart R. R. C., Bewley J. D. 1980. Lipid peroxidation associated with accelerated aging of soybean axes // Plant Physiology. Vol. 65. P. 245–248.

Dynamic of antioxidant enzymes activity in *Triticum aestivum* leaves at cold hardening

Ignatenko A. A.*, Repkina N. S., Talanova V. V., Titov A. F.

Petrozavodsk, Institute of Biology FRC KSC RAS

*E-mail: angelina911@ya.ru

It was studied the antioxidant enzymes activity in wheat leaves at hardening temperature of 4°C. It was shown an increase of seedlings tolerance during all process of hardening. The low temperature led to a slight increase in the malonicdialdehyde and hydrogen peroxide content, which further reduced. It was shown the antioxidant enzymes activation: superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and guaiacol-dependent peroxidase (POD) at cold hardening. SOD, CAT and POD are involved in the initial phase of adaptation to low-temperature and further SOD and POD are participated in utilization of reactive oxygen species, because of the activity of this enzymes continued to increase, while the activity of CAT decreased.

ОЦЕНКА СПОСОБНОСТИ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ К НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ОПТИМАЛЬНОГО И ИЗБЫТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА

Казнина Н. М.*, Батова Ю. В., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф.

Петрозаводск, Институт биологии ФИЦ КНЦ РАН

*E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

Яровой ячмень – скороспелая и пластичная культура с большим разнообразием форм и хорошим адаптивным потенциалом в отношении различных неблагоприятных факторов внешней среды, включая низкие температуры. Вместе с тем растения этого вида отличаются повышенной требовательностью к плодородию почвы. Поэтому низкое или, наоборот, высокое содержание элементов минерального питания может негативно сказаться на их росте и продуктивности.

В последние десятилетия во многих странах мира на территориях, занятых под выращивание сельскохозяйственных культур, заметно увеличилась концентрация цинка в почве. Это связано как с активным развитием промышленного производства и увеличением выбросов загрязняющих веществ в окружающую среду, так и с бесконтрольным внесением минеральных удобрений и химических средств защиты растений от болезней и вредителей, содержащих в своем составе цинк. В результате содержание металла на отдельных участках может в десятки и даже сотни раз превышать фоновые значения. В целом ряде исследований показано, что избыток цинка отрицательно влияет на все физиологические процессы растений, хотя многие виды, в том числе и ячмень, способны произрастать при довольно высоких концентрациях этого металла. Но сохраняется ли у них при этом способность адаптироваться к другим видам неблагоприятных воздействий, например, к понижению температуры,

что довольно часто наблюдается во многих регионах в период активной вегетации растений, практически неизвестно. В этой связи задачей нашего исследования явилось изучение влияния низкой положительной температуры на ряд основных физиологических процессов у растений ячменя, произрастающих при оптимальной и высокой концентрациях цинка в корнеобитаемой среде.

Для этого растения ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с. Нур выращивали в камере искусственного климата при температуре 22°C, относительной влажности воздуха 60–70%, ФАР 100 мкмоль/(м²·с), 14-часовом фотопериоде, на питательном растворе Хогланда-Арнона с оптимальным (вариант 22°C + Zn 2 мкМ) или избыточным (вариант 22°C + Zn 1000 мкМ) содержанием цинка. Спустя 7 сут (исходный уровень) одну часть растений обоих вариантов переносили в климатическую камеру с температурой 4°C, которая является для ячменя закалывающей (Титов и др., 1984), тогда как другая их часть оставалась в прежних условиях. Через 3 сут изучали влияние низкой температуры на рост (длина корня, высота побега, их сырая и сухая биомассы) и показатели, характеризующие фотосинтетический аппарат (площадь листовой пластинки, содержание фотосинтетических пигментов, потенциальная квантовая эффективность ФС II, устьичная проводимость и интенсивность фотосинтеза) и водный обмен (интенсивность транспирации и оводненность тканей побега). Содержание пигментов определяли спектрофотометрически, экстрагируя 80%-ным ацетоном. Потенциальный квантовый выход фотохимической активности ФС II (F_v/F_m) измеряли после 20-минутной темновой адаптации листьев с помощью флуориметра MINI-PAM. Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость анализировали газометрически с помощью портативной системы для исследования CO₂-газообмена и водяных паров. Все измерения проводили на 1-м листе. Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 6 до 12 растений, аналитическая повторность 3–4-кратная. Весь опыт повторяли дважды. В работе обсуждаются различия, достоверные при уровне значимости менее 0.05.

Результаты проведенных исследований показали, что проростки ячменя, произрастающие в течение 7 сут в присутствии цинка в концентрации 1000 мкМ при температуре 22°C, характеризуются по сравнению с растениями, находящимися при концентрации металла 2 мкМ, более низкими значениями всех изученных нами показателей роста, фотосинтетического аппарата (ФСА) и водного обмена (табл. 1–3). Однако в дальнейшем ингибирующий эффект металла в отношении некоторых из них несколько ослабевал, при этом растения продолжали расти и накапливать сухую биомассу, сохраняя практически неизменными (по крайней мере в течение последующих 3 сут) скорость фотосинтеза и оводненность тканей побега, что свидетельствует об их адаптации к высокой концентрации цинка. Воздействие на 7-дневные проростки температуры 4°C приводило к полной остановке роста побега, причем независимо от концентрации цинка в корнеобитаемой среде (табл. 1). Однако при этом в условиях оптимального содержания металла сухая надземная биомасса побега несколько увеличивалась за 3 сут низкотемпературного воздействия, тогда как при его избытке это не происходило.

Таблица 1. Влияние температуры 4°C на рост побегов растений ячменя с. Нур при оптимальном (2 мкМ) и избыточном (1000 мкМ) содержании цинка

Вариант	Продолжительность воздействия		% к исходному уровню
	0 (исходный уровень)	3 сут	
Высота побега, см			
22°C + Zn 2	18.77±0.39	21.41±0.53	114*
22°C + Zn 1000	16.78±0.47	18.21±0.52	109*
4°C + Zn 2	18.77±0.39	18.81±0.35	100
4°C + Zn 1000	16.78±0.47	17.03±0.52	101
Сухая биомасса побега, мкг			
22°C + Zn 2	18.31±0.91	24.76±1.39	135*
22°C + Zn 1000	17.96±0.83	22.13±1.19	123*
4°C + Zn 2	18.31±0.91	20.86±0.77	114*
4°C + Zn 1000	17.96±0.83	19.68±1.37	109

Примечание: здесь и в табл. 2 и 3 * означает наличие достоверных различий по отношению к исходному уровню при $p < 0.05$.

Известно, что накопление сухой биомассы растением во многом зависит от эффективной работы ФСА. В наших исследованиях воздействие температуры 4°C приводило к замедлению скорости фотосинтеза у проростков ячменя (табл. 2), что коррелировалось с уменьшением количества хлорофиллов, а также с частичным закрытием устьиц, о чем свидетельствует снижение устьичной проводимости. При этом в условиях избытка цинка негативный эффект низкой температуры на изученные показатели был более сильным, чем при его оптимальном содержании. Кроме того, при высокой концентрации металла величина F_v/F_m после 3-суточного охлаждения проростков понижалась до 0.77, свидетельствуя о появлении некоторых нарушений и/или отклонений в работе ФСА, тогда как при оптимальном содержании цинка значение данного показателя не опускалось ниже 0.79, что говорит об отсутствии изменений в ФС II.

Таблица 2. Влияние температуры 4°C на ФСА растений ячменя с. Нур при оптимальном (2 мкМ) и избыточном (1000 мкМ) содержании цинка

Вариант	Экспозиция		% к исходному уровню
	0 (исходный уровень)	3 сут	
Содержание хлорофиллов ($a+b$), мг/г сырой массы			
22°C + Zn 2	2.03±0.07	1.93±0.01	95
22°C + Zn 1000	1.57±0.02	1.11±0.03	70*
4°C + Zn 2	2.03±0.07	1.59±0.03	79*
4°C + Zn 1000	1.57±0.02	1.14±0.04	73*
Устьичная проводимость, ммоль H ₂ O/(м ² ·с)			
22°C + Zn 2	68.28±0.82	59.06±2.65	86*
22°C + Zn 1000	37.84±2.30	17.96±0.82	48*
4°C + Zn 2	68.28±0.82	19.97±2.14	29*
4°C + Zn 1000	37.84±2.30	10.73±1.43	28*
F_v/F_m			
22°C + Zn 2	0.797±0.001	0.797±0.001	100
22°C + Zn 1000	0.791±0.002	0.792±0.001	100
4°C + Zn 2	0.797±0.001	0.793±0.001	99*
4°C + Zn 1000	0.791±0.002	0.768±0.002	97*
Поглощение CO ₂ , мкмоль/(м ² ·с)			
22°C + Zn 2	6.60±0.13	7.08±0.16	107*
22°C + Zn 1000	3.57±0.15	3.65±0.19	102
4°C + Zn 2	6.60±0.13	3.79±0.13	57*
4°C + Zn 1000	3.57±0.15	1.86±0.17	52*

Таблица 3. Влияние температуры 4°C на водный обмен растений ячменя с. Нур при оптимальном (2 мкМ) и избыточном (1000 мкМ) содержании цинка

Вариант	Экспозиция		% к исходному уровню
	0 (исходный уровень)	3 сут	
Интенсивность транспирации, ммоль H ₂ O/(м ² ·с)			
22°C + Zn 2	0.85±0.01	0.78±0.03	92
22°C + Zn 1000	0.45±0.01	0.24±0.01	53*
4°C + Zn 2	0.85±0.01	0.29±0.02	34*
4°C + Zn 1000	0.45±0.01	0.12±0.03	27*
Оводненность тканей листа, %			
22°C + Zn 2	90.81±0.19	91.24±0.15	100
22°C + Zn 1000	90.40±0.27	90.50±0.35	100
4°C + Zn 2	90.81±0.19	90.54±0.29	100
4°C + Zn 1000	90.40±0.27	88.92±0.27	98*

В ответ на действие температуры 4°C у проростков ячменя резко замедлялась (по сравнению с исходным уровнем) скорость транспирации, что также было выражено в большей степени в условиях избытка цинка в корнеобитаемой среде (табл. 3). Подобная реакция растений на стрессовое воздей-

ствие обеспечивает сохранение содержания воды в тканях растений, препятствуя их обезвоживанию, что и наблюдалось у проростков ячменя при 2 мкМ цинка. В отличие от этого при высокой концентрации металла оводненность тканей побега снижалась, указывая на нарушения в водном обмене растений.

Хорошо известно, что реакция растений на действие низких неповреждающих температур сопровождается широким спектром структурных и функциональных изменений, которые в большинстве случаев носят адаптивный характер (Трунова, 2007). Среди них: замедление роста, уменьшение содержания зеленых пигментов, снижение скорости фотосинтеза и транспирации, что наблюдалось и в наших опытах, причем как при оптимальной, так и при высокой концентрации цинка в корнеобитаемой среде. Однако в присутствии избытка металла эти изменения были выражены гораздо сильнее, что, по-видимому, во многом было связано с нарушениями в ФСА и водном обмене растений. Таким образом, избыток цинка во внешней среде приводит к снижению способности ярового ячменя к низкотемпературной адаптации, что, в случае усиления холодового воздействия, может вести не только к серьезным нарушениям физиологических процессов, но и, что особенно важно, к снижению у растений шансов на выживание.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема №0221-2017-0051).

Список литературы

Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Шерудило Е. Г. 1984. Закономерности температурозависимого варьирования холодо- и теплоустойчивости проростков кукурузы и ячменя // С.-х.биология. № 12. С. 21–23.

Трунова Т. И. 2007. Растение и низкотемпературный стресс. М.: Наука. 54 с.

Spring barley ability assessment to low-temperature adaptation in the optimal and excess zinc content

Kaznina N. M.*, Batova Yu. V., Laidinen G. F., Titov A. F.

Petrozavodsk, Institute of Biology FRC KSC RAS

*E-mail: kaznina@krc.karelia.ru

The effect of a low temperature (4°C) on the basic physiological processes of spring barley plants (v. Nur), growing at the optimal (2 µM) and high (1000 µM) zinc concentrations was studied under the controlled environment conditions. It is shown that this temperature induce a reduction of the shoot growth, the photosynthetic pigments content, the rate of photosynthesis and transpiration in despite of the metal content. However, in conditions of excess zinc, these changes are more pronounced than with its optimal content, in part because of disturbances in the photosynthetic apparatus and water metabolism. It is concluded that the excess of zinc leads to a decrease in the ability of spring barley to low-temperature adaptation, which, in the case of increased cold exposure, can lead not only to serious violations of basic physiological processes, but also to a decrease in the chances of plants survival.

ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ОКОЛОЦВЕТНИКА *TULIPA GESNERIANA* В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

Кашин А. С.^{1*}, Беляченко А. А.², Петрова Н. А.¹, Шилова И. В.¹,

Пархоменко А. С.¹, Крицкая Т. А.¹

г. Саратов, ¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,

²Саратовский государственный технический университет им. Ю.А. Гагарина

*E-mail: kashinas2@yandex.ru

Исследование проводили в 2015–2017 гг. в 42 природных популяциях *Tulipa gesneriana* L. [= *T. schrenkii* Regel (Мордак, 1990), *T. suaveolens* Roth (Everett, 2013)] из Астраханской, Волгоградской, Оренбургской, Самарской, Саратовской, Ростовской областей, Краснодарского края, Республик Калмыкия и Крым.

Определение цвета лепестков венчика *T. gesneriana* проводили по цифровым фотографиям (фотоаппарат Nikon D3300) цветков при помощи программы Adobe Photoshop CS9. Для каждой популяции проанализированы фотографии с разрешением не менее 300 точек на дюйм 30 цветков, отра-

жающих количественное соотношение вариантов окраски. Автоматическая настройка камеры на резкость произведена по лепесткам венчика. Для каждой фотографии цветка отбиралась случайная (независимо от расположения в пределах цветового пятна лепестков), неповторная (одна и та же цветовая точка никогда не анализировалась дважды) выборка из 10 пикселей, которые анализировались в соответствии с цветовой моделью Lab (Цветовая модель ..., 2017). Данная модель позволяет отдельно анализировать световую (L) и хроматическую (a , b) составляющие цвета. Константа a отражает хроматическую составляющую в красно-зеленой части спектра, а b – в сине-желтой. При этом наличие в цветовой модели отдельного параметра, описывающего яркость цвета (L), позволяло анализировать фотографии, полученные при разных условиях: освещенность, угол съемки, настройки фототехники, наличие «бликов» в пределах цветового пятна лепестков.

Результаты анализировались в программе Statistica 6.0 методом однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) с целью выявления значимых различий в окраске околоцветника отдельных растений. В дальнейшем для каждой популяции был вычислен показатель среднего цвета. Выявление связи между окраской околоцветника и географическим положением популяции проведено методом корреляционного анализа с вычислением линейного (Пирсона) и рангового (Спирмена) коэффициентов корреляции в парах признаков: хроматическая составляющая a – широта местности, хроматическая составляющая b – широта местности, хроматическая составляющая a – степень континентальности климата K и хроматическая составляющая b – степень континентальности климата K . Все статистические расчеты проводились при уровне значимости $p \leq 0,05$. Степень континентальности климата оценена в соответствии с представлениями Н.Н. Иванова (Климатические ..., 1989) согласно упрощенной формуле $K = 100A/0.33\varphi$ (%), где A – годовая амплитуда температуры воздуха, °C, φ – географическая широта (Пряхина, Ормели, 2017).

Картографические материалы подготовлены в программе ArcMap 10.3. В категорию «желтая окраска» отнесены растения, хроматические составляющие цвета околоцветника которых находятся в пределах a : $-18 \div 22$; b : $84 \div 127$; в категорию «красная окраска» – растения с хроматическими характеристиками околоцветника a : $-121 \div 127$; b : $100 \div 127$. При иных комбинациях значений хроматических составляющих цвета, а также в случае пестролепестности, растения относились к категории «прочие».

Анализ данных по окраске листочков околоцветника тюльпанов в 42 популяции выявил обратную зависимость между степенями выраженности хроматических компонент a (интенсивность красного цвета) и b (интенсивность желтого цвета). При этом в большинстве популяций преобладали тюльпаны с жёлтой окраской листочков околоцветника, причём изменчивость интенсивности жёлтого цвета между популяциями была незначительной. Популяции с преобладанием цветов с красной и розовой окраской листочков околоцветника образовали более «рыхлую» группу.

Оценка степени континентальности климата и средний цвет лепестков венчика в соответствующих популяциях приведены в таблице 1.

Таблица 1. Средние хроматические составляющие окраски околоцветника в различных популяциях тюльпана Геснера

№ п/п	Название популяции	Год исследования	Широта местности, градусы	Степень континентальности климата, %	Средние показатели окраски	
					интенсивность красного цвета	интенсивность желтого цвета
1	2	3	4	5	6	7
Саратовская обл.						
1	Ахмат, Красноармейский р-н	2017	51,06992	185	14	35
2	Возрождение, Хвалынский р-н	2017	52,64050	192	28	37
3	Чернавка, Вольский р-н	2017	52,28618	190	-4	78
4	Елшанка, Саратовский р-н	2017	52,58369	191	-4	71
5	Иваново поле, Фёдоровский р-н	2017	50,99456	186	7	53
6	Каменка, Красноармейский р-н	2017	50,68414	178	-11	76
7	Лиманный, Ровенский р-н	2017	50,71128	198	20	56

8	Красноармейское, Энгельский р-н	2017	51,18691	163	1	67
9	Трудовик, Питерский р-н	2017	50,67670	188	2	68
10	Тюлонёв, Алгайский р-н	2017	50,12810	201	25	34
11	Куриловка, Новоузенский р-н	2017	50,70997	199	12	36
12	Песчаный Мар, Дергачёвский р-н	2017	50,76599	196	41	41
13	Дергачи, Дергачёвский р-н	2017	51,24100	166	0	69
14	Натальин Яр, Перелобский р-н	2017	51,76080	187	3	71
15	Бригадировка, Перелобский р-н	2017	51,81430	188	1	65
16	Максютово, Пугачёвский р-н	2017	51,84572	189	0	69
17	Ивантеевка, Ивантеевский р-н	2017	52,26872	164	2	64
18	Солянский, Пугачёвский р-н	2017	52,03747	160	-2	71
19	Б. Кушум, Балаковский р-н	2017	51,77339	175	2	68
		2015	51,65002	188	-6	73
20	Ключи, Балашовский р-н	2016	51,66076	168	-1	64
		2017	51,66076	166	-3	80
		2015	51,48933	182	13	56
21	Новоряженка, Ершовский р-н	2016	51,48933	188	-3	57
22	Юпитер, Ивантеевский р-н	2017	52,17100	195	6	72
Волгоградская обл.						
23	В. Балыклей, Быковский р-н	2015	49,56962	164	40	42
		2016	49,56962	170	41	43
24	Орехово, Даниловский р-н	2017	50,50875	175	-1	45
25	Веселый, Котельниковский р-н	2017	47,80037	160	57	33
		2015	48,78429	153	28	41
26	Ленинск, Ленинский р-н	2016	48,78429	159	15	53
27	Орешкин, Михайловский р-н	2017	50,13443	177	44	13
28	Гончары, Даниловский р-н	2017	49,76391	172	1	57
		2015	50,18482	182	1	60
29	Коршуновка, Палласовский р-н	2016	50,18482	184	-3	65
		2017	50,18482	201	-7	73
		2015	49,22758	201	55	34
30	Эльтоц, Палласовский р-н	2016	49,22758	199	57	32
		2017	49,22758	198	59	41
31	Тингуга, Светлоярский р-н	2017	48,28901	197	58	51
Самарская обл						
32	Кошкин, Большечерниговский р-н	2017	51,81720	175	-14	70
Оренбургская обл.						
33	Кунакбай, Переволоцкий р-н	2017	52,33744	194	-13	75
Астраханская обл.						
34	Н.Баскунчак, Ахтубинский р-н	2017	48,15412	199	31	47
Республика Калмыкия						
35	Приютное, Приютненский р-н	2017	46,14329	203	59	41
Ростовская обл						
36	Хуторской, Зимовниковский р-н	2017	46,89667	155	48	35
37	Ремонтное, Ремонтненский р-н	2017	46,80916	180	21	55
Краснодарский край						
38	Маркотх, Новоросийск	2017	44,72611	97	70	18
Республика Крым						
39	Курортное, Ленинский р-н	2017	45,45028	112	59	51
40	Узунлар, Ленинский р-н	2017	45,06005	108	45	52
41	Тихая Бухта, Коктебель	2017	44,97333	104	62	32
42	Ставри-кая, Ялта	2017	44,49861	98	-5	69

Проведённый корреляционный анализ выявил сильную отрицательную связь между широтой местности и хроматической составляющей *a* (интенсивность красного цвета) ($r = -0.78$) и среднюю положительную связь между широтой местности и хроматической составляющей *b* (интенсивность желтого цвета) ($r = 0.58$). Между степенью континентальности климата и хроматическими составляющими корреляционная связь выражена в меньшей степени, но также достоверно значима при $p \leq 0,05$. При этом между степенью континентальности и хроматической составляющей *a* выявлена отрицательная ($r = -0.34$), а между степенью континентальности климата и хроматической составляющей *b* - положительная ($r = 0.38$) связь (таблица 2).

Таблица 2. Корреляционная матрица хроматических составляющих цвета лепестков *T. gesneriana*, широты местности и степени континентальности климата для различных ценопопуляций (все коэффициенты рассчитаны при уровне значимости $p \leq 0,05$).

Параметр	Хроматическая составляющая <i>a</i>	Хроматическая составляющая <i>b</i>
Широта местности	-0.78	0.58
Степень континентальности климата	-0.34	0.38

Показано неслучайное географическое распределение окраски околоцветника *T. gesneriana*, состоящее в том, что в южных частях ареала преобладают растения с красной окраской околоцветника, в северной – с желтой. Точнее, в пределах европейской части ареала вида имеет место географический градиент увеличения доли жёлтоцветковых растений и уменьшения доли красноцветковых растений в направлении с юго-запада на северо-восток. Ряд исключений связан, на наш взгляд, с локальными климатическими особенностями некоторых территорий и абсолютной высотой местности, вносящей вклад в ее температурный режим. Кроме того, отмечена тенденция к повышению степени цветового полиморфизма в центральных частях ареала, тогда как популяции, находящиеся на его границах, как правило, мономорфны.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 16-04-00142.

Список литературы

- Климатические ресурсы и их прикладное использование. 1989. М.: Изд-во МГУ. 159 с.
 Мордак Е. В. 1990. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? // Новости сист. высш. раст. № 27. С. 27–32.
 Пряхина С. И., Ормели Е. И. 2017. Расчет индексов континентальности для Среднего и Нижнего Поволжья // Известия Саратовского ун-та. Новая серия. Серия Науки о Земле. Т. 17, вып. 1. С. 17–19. doi: 10.18500/1819-7663-2017-17-1-17-19
 Цветовая модель Lab. Режим доступа <http://www.spectrophotometry.ru>. (Accessed 10.08.2017).
 Everett D. The genus *Tulipa*. Tulips of the world. Kew: Kew publishing, Royal Botanic Gardens, 2013. 380 p.

Geographic variation of coloration of *Tulipa gesneriana* perianth in European part of species range

Kashin A.S.^{1*}, Belyachenko A. A.², Petrova N. A.¹, Shilova I. V.¹, Parchomenko A. S.¹, Kritskaya T. A.¹

¹ Saratov, ¹ Saratov State University

² Saratov, Saratov State Technical University

*E-mail: kashinas2@yandex.ru

42 natural populations of *Tulipa gesneriana* L. in the European part of the species range were subject to the research in 2016-2017. The analysis reveals a strong negative correlation between the latitude which a population lies in and the chromatic component *a* (intensity of the red color) as well as an average positive correlation between the latitude and the chromatic component *b* (intensity of the yellow color). Plants with red-colored perianth dominate in the southern part of the area, while plants with yellow-colored perianth are prevalent in the northern part of the area. Furthermore, there is a gradual increase in the proportion of yellow-colored plants and, therefore, a gradual decrease in the proportion of red-colored plants from the south-west to the north-east. The study shows that central populations are more prone to color polymorphism whereas marginal populations are generally monomorphic.

ВЛИЯНИЕ ФОСФОРОРГАНИЧЕСКОГО И КРЕМНИЙОРГАНИЧЕСКОГО РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА НЕКОТОРЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ

Кириллова И. Г.*, Адамов С. В., Гоманкова И. А., Самохвалов М. С.

Орел, Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева

*E-mail: kafbotany17@mail.ru

Как известно, течение физиологических процессов растения находится под контролем трех систем регуляции: фитогормональной, электрофизиологической и трофической. В настоящее время синтезировано много регуляторов роста растений, таких как: brassinosterоиды, фосфорорганические соединения, кремнийорганические соединения и т. д., однако, действие многих из них остается мало изученным. К фосфорорганическим соединениям относится меламинавая соль бис(оксиметил) фосфиновой кислоты, т.е. мелафен, синтезированный в Институте органической и физической химии им. А.Э. Арбузова (г. Казань). Кремнийорганический стимулятор роста растений «Энергия М», представляет собой комплексные композиции кремнеатрановых структур с синтетическими фитогормонами – аналогами природных ауксинов, в которых кремний находится в биологически активной форме. Данные препараты используются в концентрациях, безопасных для человека, животных и пчел. Широкое их использование позволяет отказаться от применения генетически модифицированных сельскохозяйственных культур. Вместе с тем, следует отметить, что кремний до сих пор остается одним из наименее изученных питательных элементов. В литературе имеются данные, что кремнийорганические регуляторы роста влияют на водный обмен растений, рост, антиоксидантную систему и т.д. (Самсонова и др., 2013; Самсонова и др., 2014).

В данной работе проведено сравнительное изучение влияния фосфорорганического регулятора роста мелафена и кремнийорганического регулятора «Энергия М» на морфофизиологические показатели растения картофеля. Исследования проводили с растениями картофеля сорта Удача, которые выращивали в условиях вегетационного домика, в почвенной культуре и в полевых условиях. Обработку регулятором роста мелафеном и кремнийорганическим регулятором роста «Энергия М» проводили путем замачивания посадочных клубней в водных растворах следующих концентраций: мелафена – 10^{-6} %, «Энергия М» – 10^{-3} % (почвенная культура), а также путем опрыскивания надземных органов картофеля в фазу всходов (полевой опыт). Определяли ростовые показатели (сырую и сухую массу органов, площадь листовой поверхности, удельную плотность листьев), содержание сахарозы – резорциновым методом, фотосинтетический показатель – чистую продуктивность фотосинтеза (ЧПФ) (по Ничипоровичу А. А.). Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента.

Как показали исследования, обработка картофеля регуляторами роста изменила ростовые показатели растения (табл. 1). Так, показано, что опрыскивание растений картофеля регулятором роста мелафеном увеличило сырую и сухую массу листьев, стеблей, клубней (табл. 1). Что касается кремнийорганического регулятора роста «Энергия М», то отмечено его большее влияние на увеличение массы подземных органов картофеля (клубней, корней и столонов). Так, масса клубней в кусте увеличилась на 46 % по сравнению с контролем в варианте с мелафеном, и на 15% – в варианте с кремнийорганическим регулятором роста соответственно. Сырая масса корней и столонов в варианте с кремнийорганическим регулятором роста «Энергия М» повысилась на 52% по сравнению с контролем. Общая сухая биомасса растений картофеля также возросла в вариантах с обработкой регуляторами роста. Большой эффект оказало опрыскивание надземных органов картофеля регулятором роста мелафеном (табл. 1). Увеличение составило 31%, против 13% в варианте с кремнийорганическим регулятором роста «Энергия М».

Высокая скорость роста листьев и стеблей растения картофеля в варианте с мелафеном сочетается с высокой активностью фотосинтетического аппарата (табл. 2). Так, показано, что обработка растений картофеля фосфорорганическим регулятором - мелафеном увеличила площадь листовой поверхности, удельную плотность листьев и интегральный показатель фотосинтеза – чистую продуктивность фотосинтеза. Увеличение составило 2 раза. Наши данные согласуются и с другими исследованиями. Показано, что мелафен, будучи донором неорганического фосфата, способствует интенсификации фотосинтетической деятельности, вызывая мелафен-индуцированное тирозиновое фосфорилирование белков темновой стадии фотосинтеза (Алексеева О.М., 2009). Что касается кремнийсодержащего регулятора роста, то также отмечен положительный эффект в отношении изученных показателей (площади листьев, ЧПФ). Есть сведения, что кремний увеличивает потребление бора растением (Самсонова и др., 2013), последний участвует в транспорте ассимилятов.

Таблица 1. Влияние регулятора роста мелафена и кремнийорганического регулятора роста «Энергия М» на ростовые показатели растения картофеля (полевой опыт, после цветения)

Вариант	Сырая масса, г				Сухая масса, г				общая масса растения, г
	масса листьев, г	масса стеблей, г	масса клубней, г	масса корней и столонов, г	масса листьев, г	масса стеблей, г	масса клубней, г	масса корней и столонов, г	
Контроль	215±13	302±18	388±23	95±6	20.4±1	23.4±	58.6±4	15.3±1	117.8±8
Мелафен, 10 ⁻⁶ %	403±24	510±36	567±34	95 ±6	30.6±2	26.7±2	87.3±4	13.5±1	154.5±9
Энергия М, 10 ⁻³ %	258±17	367±22	445±31	143 ±9	24.1±1	22.7±1	68.7±5	17.5±1	133.0±8

При определении концентрации сахарозы – основной транспортной формы продуктов фотосинтеза – максимальное значение данного показателя отмечено при обработке клубней картофеля перед посадкой регулятором роста мелафеном (табл. 3), что согласуется с данными по фотосинтетической деятельности растения картофеля (максимальные значения отмечены в варианте с мелафеном). Кремнийорганический регулятор роста несколько понизил концентрацию сахарозы в листьях, что косвенно указывает на усиление оттока ассимилятов в аттрагирующие зоны растения.

Таблица 2. Влияние регулятора роста мелафена и кремнийорганического регулятора роста «Энергия М» на фотосинтетические показатели растения картофеля (полевой опыт, после цветения)

Вариант	Площадь листовой поверхности, м ²	Удельная плотность листьев, г/дм ²	Чистая продуктивность фотосинтеза, г сухой массы/ (м ² / сутки)
Контроль	0.68±0.04	3.2±0.2	2.7±0.1
Мелафен, 10 ⁻⁶ %	0.96±0.06	4.2±0.3	5.7 ±0.3
Энергия М, 10 ⁻³ %	0.82 ±0.05	3.2±0.2	3.2±0.2

Таблица 3. Влияние регулятора роста мелафена и кремнийорганического регулятора роста «Энергия М» на концентрацию сахарозы в листьях растения картофеля (почвенная культура, фаза бутонизации – начала цветения)

Вариант	Концентрация сахарозы, мг/г сухой массы
Контроль	33 ±2
Мелафен, 10 ⁻⁶ %	48 ± 4
Энергия М, 10 ⁻³ %	27 ±1

Таким образом, показано, что фосфорорганический регулятор роста мелафен и кремнийсодержащий регулятор роста «Энергия М» в изучаемых концентрациях изменяют ростовые показатели растения картофеля в сторону повышения, стимулируют фотосинтетическую деятельность растений, влияют на транспортные процессы, и как следствие, на конечную продуктивность растения картофеля. Большой эффект оказал регулятор роста – мелафен.

Список литературы

Алексеева О. М. 2009. Исследование взаимодействия мелафена с фосфолипидными мембранами / О.М. Алексеева, А.В. Кривандин, О.В. Шаталова, В.А. Рыков, С.Г. Фаттахов, Е.Б. Бурлакова, А.И. Коновалов // Докл. РАН. Т.427. №6. С.837–839.

Самсонова Н. Е., Капустина М. В., Зайцева З. Ф. 2013. Влияние соединений кремния и минеральных удобрений на урожайность яровых зерновых культур и содержание в них антиоксидантных ферментов // Агрехимия. № 10. С. 66-74.

Самсонова Н. Е., Зайцева З. Ф., Капустина М. В., Антонова Н. А. 2014. Влияние соединений кремния и сложного NPK-удобрения на водный режим листьев и урожайность яровой пшеницы// Агрехимия. №9. С. 58-66).

The influence of phosphororganic and siliconorganic growth regulators on some morphophysiological performance indicators of potato plant

Kirillova I. G.*, Adamov S. V., Gomankova I. A., Samokhvalov M. V.

Orel, Turgenev Orel State University

*E-mail: kafbotany17@mail.ru

In the vegetative and field conditions, the effect of the organophosphate growth regulator melafen (10⁻⁶%) and the silicone regulator "Energy M" (10⁻³%) on growth parameters (wet and dry weight of organs, leaf area, specific leaf density), content of sucrose, the net productivity of photosynthesis of a potato plant. It is shown, that spraying of potato plants with the growth regulator melafen increased the moist and dry mass of leaves, stems, tubers. The growth regulator "Energia M" had a greater influence on the increase in the mass of the underground organs of potato (tubers, roots and stolons). The studied growth regulators increased the area of the leaf surface, the net productivity of photosynthesis. A greater effect was exerted by the growth regulator - melafen.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ *HORDEUM VULGARE* К ТОКСИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ АЛЮМИНИЯ

Кононенко Н. В.^{1,*}, Баранова Е. Н.¹, Чабан И. А.¹, Широких И. Г.³,

Щуплецова О. Н.³, Смирнова Е. А.^{1,2}

¹Москва, ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии

²Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³Киров, Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого

*E-mail: nilava@mail.ru

Одной из актуальных проблем физиологии растений является защита от абиотического стресса, оказывающего повреждающее действие при токсическом действии алюминия. Известно, что под действием высоких концентраций алюминия появляются геномные, хромосомные и хроматидные мутации, которые являются показателями определения токсичности ионов алюминия на проростки ячменя (Амосова, 2005). Одним из перспективных путей создания сортов, толерантных к ионам алюминия, является клеточная селекция, которая позволяет строго контролировать чувствительность изолированных тканей к селективным факторам. Этот метод дает возможность проводить отбор по показателям адаптивной способности генотипов к неблагоприятным факторам среды, в том числе, и к алюминию (Баранова и др., 2015). Решающее значение имеет разработка критериев оценки токсичности алюминия, позволяющих проводить сравнительный анализ исходных сортов и полученных экспериментальных линий (Shirokikh et al., 2014).

Целью настоящего исследования было выявление на клеточном и субклеточном уровнях критериев наиболее чувствительных к токсическому действию алюминия для использования их в качестве мишеней стрессового воздействия.

Объектами исследования были растения ячменя сортов Купец, Белогорский и 2-х линий, полученных методом клеточной селекции (999-93 и 917-01).

В качестве возможных показателей реакции клеток на токсическое действие алюминия использовали митотический индекс (МИ) и распределение клеток корневой меристемы по фазам клеточного цикла.

Использовали светооптический и цитофотометрический методы. Способ выращивания родительских форм (в присутствии или в отсутствии алюминия) оказывал влияние на устойчивость семенного потомства к алюминию. По сравнению с контролем, МИ снижался в большей степени у проростков ячменя, обработанных высокими концентрациями алюминия, выросших из семян растений, произраставших на почвах без алюминия. У проростков ячменя, получивших высокую концентрацию алюминия, родительские формы которых выращивались на почве с алюминием, МИ снижался в меньшей степени. Наименее устойчивой в обоих случаях оказалась линия 999-93.

С помощью цитофотометрического анализа определили влияние высокой концентрации алюминия на процесс прохождения клеточного цикла клетками корневой меристемы проростков семенного потомства сортов и селекционных линий ячменя. При распределении клеток по фазам клеточного цикла у растений ячменя, выросших из семенного потомства растений, произраставших на почве с алюминием, произошло снижение количества клеток у сортов Купец и Белогорский в постсинтетиче-

ской фазе в 2.2-5.9 раз и увеличение их в фазе синтеза по сравнению с контролем, в то время как у селекционных линий 917-01 и 999-93 было увеличение количества клеток в 1.3-1.9 раз и снижение их в фазе синтеза. Для проростков, полученных из семенного потомства, выросшего на почвах без алюминия, и получивших затем высокую концентрацию алюминия характерно увеличение клеток в пост-синтетической фазе в 1.7 раз для сортов Белогорский и Купец, для линии 999-93 – в 1.4, а для линии 917-01 – снижение в 1.2 раза. Известно, что клетки, находясь в постсинтетической фазе, являются более чувствительными к стрессу по сравнению с клетками в пресинтетической фазе и увеличение их количества свидетельствует о стрессовом воздействии. Таким образом, из представленных образцов устойчивостью к алюминию обладали проростки сортов Белогорский, Купец, селекционной линии 917-01, менее устойчивыми оказались проростки селекционной линии 999-93.

Список литературы

Амосова Н. В., Сынзыныс Б. И. 2005. О комбинированном действии алюминия и железа на проростки ячменя и пшеницы // Сельскохозяйственная биология. №1. С.46-49).

Баранова Е. Н., Чабан И. А., Кононенко Н. В., Шуплецова О. Н., Широких И. Г., Поляков В. Ю. 2015. Морфофункциональная характеристика каллусов ячменя, толерантных к токсическому действию алюминия // Биологические мембраны: Журнал мембранной и клеточной биологии. Т. 32. № 4. С. 274-286. DOI: 10.7868/S0233475515030032)

Shirokikh I. G., Kononenko N. V., Shupletsova O. N., Baranova E. N. 2014. Effect of aluminium on morphogenesis in callus culture of barley // In materials "Phytobiotechnology Prospects for Improving the Quality of Life in the North". Yakutsk. P.82-84.

Resistance of different genotypes of *Hordeum vulgare* to toxic effects of aluminium

Kononenko N. V.^{1*}, Baranova E. N.¹, Chaban I. A.¹, Shirokikh I. G.³, Shupletsova O. N.³, Smirnova E. A.^{1,2}

¹Moscow, All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology

²Moscow, Lomonosov Moscow State University

³Kirov, Rudnitsky Research Institute of Agricultural of North-East

*E-mail: nilava@mail.ru

Resistance of different barley genotypes to toxic effect of aluminum was studied on the seedlings of the varieties Belogorsky, Kupets and breeding lines 917-01, 999-93. Growing conditions of parental forms (in the presence or absence of aluminium) had an impact on the resistance of seed progeny to aluminum. The mitotic index decreased less in barley sprouts, growing at high concentration of aluminum, the parent forms of which were grown on aluminium-containing soil. Cytophotometric analysis of cell cycle phases of the root cells of seed progeny varieties and breeding lines of barley showed that barley seedling varieties Belogorsky, Kupets and line 917-01 were resistant to high concentrations of aluminum, while barley line 999-93 was less resistant.

МЕХАНИЗМЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ЗЛАКОВ

Котева Н. К.^{1*}, Вознесенская Е. В.¹, Эдвардс Дж.²

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

²Пуллман, Вашингтонский государственный университет

*E-mail: nkoteva@binran.ru

Почти 10% земной поверхности занимают засоленные почвы, что причиняет серьезные проблемы мировому сельскому хозяйству (Shabala, 2013). Одним из решений проблемы увеличения урожая является освоение площадей, считающихся непригодными для агротехнической практики, за счет программ по увеличению солеустойчивости сельскохозяйственных культур. Однако солеустойчивость является генетически и физиологически комплексным явлением; ее мультигенная природа является причиной неудач при селекции и генетическом манипулировании (Roy, Chakraborty, 2014). Для внедрения признаков солеустойчивости критичным считается понимание физиологических механизмов солеустойчивости, специфичных для разных генетических линий растений (Roy, Chakraborty, 2014).

Рис является одной из ключевых культур, урожай которой должны быть повышены, по крайней мере, на 60% (FAO, 2009), чтобы обеспечить пищей растущее население земли (прогноз - 9,3 миллиарда к 2050 году, www.unpopulation.org). Однако, миллионы гектаров земель в регионах, при-

годных для выращивания риса, имеют повышенное содержание соли (в Азии, Африке, Южной Америке, России, в частности, в Калмыкии). На настоящий момент не существует достаточно солеустойчивых сортов культивируемых видов риса (*Oryza sativa* и *Oryza glaberrima*). Высокое содержание соли в почве значительно подавляет и крайне негативно влияет на развитие растений риса на всех стадиях: от прорастания до созревания. Имеется необходимость в поиске признаков, связанных с солеустойчивостью, у дикорастущих видов рода *Oryza* и в разных филогенетических линиях злаков. Среди злаков выявлено около 200 галофитных видов, при этом солеустойчивость возникала независимо в разных линиях почти 70 раз (Bromham, Bennett, 2014). Около 30 видов злаков характеризуются эффективной системой экскреции соли, причем один из них - *Oryza* (= *Porteresia*) *coarctata*, галофитный рис, который является основной моделью для изучения биологии солеустойчивости у риса, и, на настоящий момент, единственным потенциальным источником генов, связанных с солеустойчивостью (Sengupta, Majumder, 2009).

В настоящем исследовании механизмы устойчивости к засолению были проанализированы у трех видов злаков (*Oryza coarctata*, *Spartina anglica*, *Urochondra setulosa*), способных выводить излишки соли с помощью специализированных секреторных структур. Были изучены анатомия листа и ультраструктура солевыводящих железок, особенности газообмена, экспрессия основных фотосинтетических ферментов и содержание пигментов, содержание воды, осмолярность, накопление осмолитов (пролина и глицин-бетаина) и экспрессия бетаиновой альдегид-дегидрогеназы, участвующей в синтезе глицин-бетаина. Сравнение проводилось между растениями, выращиваемыми без соли и при поливе 200 mM NaCl и 200 mM KCl.

Показано, что несмотря на различия в типе фотосинтеза (*S. anglica* и *U. setulosa* C₄ виды, а *O. coarctata* – C₃), все три изученных вида имеют высокую устойчивость и даже индукцию фотосинтеза при выращивании с NaCl. Устьичная проводимость снижается под воздействием соли, что приводит к снижению потери воды в результате транспирации и увеличению эффективности использования воды. При этом экспрессия основных фотосинтетических ферментов (PPDK, PEPС, NAD-ME, PEP-СК, Rubisco) и фермента фотореспираторного цикла, глициндекарбоксилазы, значительно не изменяется при засолении. Солевыводящие железки расположены на обеих сторонах листа у *S. anglica* и *U. setulosa*, и только на адаксиальной – у *O. coarctata*. Изученные виды значительно отличаются по анатомии и ультраструктуре железок: они двуклеточные у *S. anglica* и *U. setulosa*, и одноклеточные - у *O. coarctata*. При этом железки *U. setulosa* лишены лабиринтов клеточной стенки в апикальной части секреторной клетки в отличие от железок двух других видов. В отличие от ранее опубликованных данных (Sengupta, Majumder, 2009), для *O. coarctata* доказано, что многочисленные волоски на адаксиальной поверхности листа не являются секреторными и не накапливают соль.

Показано, что три изученных вида накапливают осмолиты в условиях засоления, однако их состав значительно различается. Основным осмолитом *O. coarctata* является пролин при полном отсутствии синтеза глицин-бетаина. *U. setulosa* характеризуется небольшим содержанием пролина, которое несколько повышается в условиях засоления, однако основным осмолитом является глицин-бетаин. У *S. anglica* синтезируются оба осмолита, с повышением содержания в ответ на засоление. У *O. coarctata* отсутствует экспрессия бетаиновой альдегид-дегидрогеназы; у *U. setulosa* и *S. anglica* отмечается повышение ее экспрессии в условиях засоления.

Таким образом, у всех трех изученных видов, принадлежащих к разным линиям злаков, устойчивость к засолению выражается в поддержании функции фотосинтеза и водного баланса. Стабилизация солеустойчивости основывается на схожих принципиальных механизмах (увеличение эффективности использования воды, накопление осмолитов и развитие системы экскреции соли) при варьировании путей их реализации.

Работа поддержана грантом РФФИ 16-16-00089.

Список литературы

- Bromham L., Bennett T.H. 2014. Salt tolerance evolves more frequently in C₄ grass lineages // Journal of Evolutionary Biology. Vol. 27. P. 653-659. doi: 10.1111/jeb.12320
- Roy S., Chakraborty U. 2014. Salt tolerance mechanisms in Salt Tolerant Grasses (STGs) and their prospects in cereal crop improvement // Botanical Studies. Vol. 55. P. 31. doi: 10.1186/1999-3110-55-31
- Sengupta S., Majumder A.L. 2009. Insight into the salt tolerance factors of a wild halophytic rice, *Porteresia coarctata*: a physiological and proteomic approach // Planta. Vol. 229. P. 911-929. doi: 10.1007/s00425-008-0878-y

Shabala S. 2013. Learning from halophytes: physiological basis and strategies to improve abiotic stress tolerance in crops // *Annals of Botany*. Vol. 112. P. 1209-1221. doi: 10.1093/aob/mct205

Salt tolerance mechanisms in grasses

Koteyeva N. K.^{1,*} Voznesenskaya E. V.¹, Edwards G. E.²

¹ *St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS*

² *Pullman, Washington State University*

*E-mail: nkoteyeva@binran.ru

Salt tolerance mechanisms were analyzed in three grasses (*Oryza coarctata*, *Spartina anglica*, *Urochondra setulosa*) with salt excretion. The leaf anatomy and ultrastructure of salt glands, pattern of salt excretion, features of gas exchange, accumulation of key photosynthetic enzymes and pigments, leaf water content, Na⁺ and K⁺ accumulation, and osmolality along with levels of some osmolytes and betaine aldehyde dehydrogenase expression, were compared in the three species grown without salt, with 200 mM NaCl, and with 200 mM KCl. In summary, in three species from different grass lineages, salt tolerance was evolved using similar principle reactions (increase of WUE, accumulation of osmolytes and establishment of salt excreting system) with variable mechanisms of their realization.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ПЛОДОВ MALOIDEAE (ROSACEAE) К ГОРНЫМ УСЛОВИЯМ

Кумахова Т. Х.^{1,*}, Воронков А. С.^{2,3}, Иванова Т. В.², Кузнецова Э. И.²

¹ *Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева*

² *Москва, Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН*

³ *Орехово-Зуево, Государственный гуманитарно-технологический университет*

*E-mail: tkumachova@yandex.ru

В ходе эволюции покрытосеменные растения выработали многочисленные механизмы адаптации к различным факторам окружающей среды, которые обеспечивают их благополучное распространение во многих климатических зонах. К настоящему времени в изучении физиолого-биохимических механизмов адаптации растений к макроэкологическим условиям произрастания достигнут определенный успех. Однако, адаптивные возможности растений к условиям высотной поясности, где наряду с макроклиматическими, создаются и специфические микроклиматические условия, изучены недостаточно. Между тем, эти сведения имеют важное значение при разработке методологических подходов для сохранения биоразнообразия, интродукции и адаптивного сельского хозяйства (Кумахова, 2003).

К числу перспективных культурных растений для исследования адаптационных признаков, одним из которых может быть изменение в составе липидов жирных кислот, можно отнести представителей подсемейства *Maloideae* (*Rosaceae*) айву продолговатую, или обыкновенную (*Cydonia oblonga* Mill.) и мушмулу германскую (*Mespilus germanica* L.).

Айва – светолюбивое и жароустойчивое растение, принадлежит роду айва (*Cydonia* Mill.) подсемейства яблоневые (*Maloideae*, или *Pomoideae*) семейства розоцветные (*Rosaceae*). Она обладает высокой экологической пластичностью к условиям произрастания, особенно почвенным, может произрастать на песчаных, аллювиальных, черноземных и других типах почв. Продолжительность жизни айвы порой достигает до 50–60 лет. (Камелин, 2006).

Мушмула германская (*M. germanica*) – листопадный кустарник или небольшое деревце (1,5–6 м высоты), принадлежит монотипному роду Мушмула (*Mespilus* L.) подсемейства Яблоневые (*Maloideae*) семейства Розоцветные (*Rosaceae*). Известны два экотипа дикорастущей мушмулы германской: ксерофильный, приуроченный к открытым местообитаниям, и мезофильный, лесной (Камелин, 2006).

Целью данной работы было изучение состава жирных кислот (ЖК) суммарных липидов плодов некоторых представителей подсемейства *Maloideae* (*Rosaceae*), произрастающих в горах Северного Кавказа, как адаптационного маркера к условиям высотной поясности.

Материалы и методы. Для определения состава ЖК липидов наружные (покровные) ткани (эпидерма и гиподерма) и паренхимную часть перикарпия (*C. oblonga* или *M. germanica*) фиксировали по отдельности в кипящем изопропанол (предварительно смыв поверхностные воска хлороформом), содержащем 0,001 % ионола, и гомогенизировали. Абсолютное содержание и состав ЖК суммарных

липидов в полученных гомогенатах определяли, как описано ранее (Sidorov, 2012). Идентификацию и определение количественного содержания метиловых эфиров ЖК (МЭЖК) выполняли с помощью ГЖХ-МС на приборе Agilent 7890A GC (США). Для оценки уровня ненасыщенности ЖК в липидах клеток наружной зоны и паренхимной части перикарпия рассчитывали индекс ненасыщенности (ИН) (Ivanova, 2016).

Таблица 1. Состав ЖК липидов наружных слоев плодов *Cydonia oblonga* и *Mespilus germanica* на разных высотах над уровнем моря (масса в % от суммы МЭЖК)

ЖК	500 м		700 м	
	<i>C. oblonga</i>	<i>M. germanica</i>	<i>C. oblonga</i>	<i>M. germanica</i>
	$C_{12:0}$	0.4	0.3	1.0
$C_{13:0}$	следы	-	-	0.1
$C_{14:0}$	1.2	2.4	0.9	1.5
$C_{15:0}$	0.4	0.7	0.2	0.7
$C_{16:0}$	27.4	38.5	18.1	38.2
$\Delta 7-C_{16:1}$	0.6	0.3	0.3	0.7
$\Delta 9-C_{16:1}$	0.5	0.6	0.3	0.5
$\Delta 11-C_{16:1}$	0.4	-	0.1	-
$\Delta 10-C_{17:1}$	0.5	-	0.1	-
$\Delta 9,12-C_{17:2}$	0.8	-	0.4	-
$C_{18:0}$	4.5	21.1	3.0	15.1
$\Delta 7-C_{18:1}$	5.3	0.1	1.8	0.3
$\Delta 9-C_{18:1}$	11.3	15.6	5.4	11.3
$\Delta 11-C_{18:1}$	1.4	1.1	1.6	1.0
$\Delta 13-C_{18:1}$	0.9	-	0.8	-
$\Delta 9,12-C_{18:2}$	41.9	4.2	63.0	23.0
$C_{19:0}$	0.1	0.2	0.2	0.2
$\Delta 9,12,15-C_{18:3}$	1.5	0.1	2.1	0.9
$C_{20:0}$	0.6	6.2	0.5	3.6
$\Delta 11-C_{20:1}$	0.1	0.1		0.2
$C_{21:0}$	-	следы	-	0.1
$C_{22:0}$	0.2	6.1	0.2	1.9
$C_{24:0}$	следы	2.4	-	0.4
ИН	1.109	0.265	1.435	0.627

Результаты и обсуждение. По данным анализа жирнокислотного состава, в липидах клеток наружной зоны перикарпия *C. oblonga* с высот 500 и 700 м содержалось 22 и 19 индивидуальных вида C_{12} - C_{24} -ЖК соответственно, главными из которых были пальмитиновая ($C_{16:0}$), олеиновая ($C_{18:1}$) и линолевая ($C_{18:2}$) кислоты. В липидах наружной зоны плодов *M. germanica* со всех высот содержалось 19 индивидуальных вида C_{12} - C_{24} -ЖК, главными из которых были пальмитиновая ($C_{16:0}$), стеариновая ($C_{18:0}$), олеиновая ($C_{18:1}$), линолевая ($C_{18:2}$) кислоты (табл. 1, 2).

Из анализа полученных материалов видно, что наружные слои перикарпия обоих видов отличаются большим видовым разнообразием ЖК, чем их паренхимная часть. Так наружные слои *C. oblonga* и *M. germanica* с обеих высот содержат 22 и 19 индивидуальных жирных кислоты, соответственно (табл. 1), в то время как в паренхимной части плодов их насчитывается 17 у айвы и 15 у мушмулы (табл. 2). С увеличением высоты произрастания в наружных слоях перикарпия *C. oblonga* происходит снижение количества индивидуальных ЖК с 22 до 19, а у *M. germanica*, напротив, на более высокой точке произрастания растений нами было обнаружено увеличение разнообразия ЖК состава с 18 до 19 индивидуальных видов ЖК. Таким образом у двух представителей подсемейства *Maloideae* мы наблюдаем изменения ЖК состава с повышением высоты произрастания, которые носят диаметрально противоположный характер.

ЖК – жирные кислоты, ИН – индекс ненасыщенности, МЭЖК – метиловые эфиры жирных кислот.

Таблица 2. Состав ЖК липидов паренхимы плодов *Cydonia oblonga* и *Mespilus germanica* на разных высотах над уровнем моря (масса в % от суммы МЭЖК)

ЖК	500 м		700 м	
	<i>C. oblonga</i>	<i>M. germanica</i>	<i>C. oblonga</i>	<i>M. germanica</i>
C _{12:0}	0.3	0.2	0.4	0.1
C _{13:0}	следы	-	следы	-
C _{14:0}	1.0	1.1	0.9	2.0
C _{15:0}	0.6	0.3	0.5	0.5
C _{16:0}	24.3	27.7	24.5	24.2
Δ7-C _{16:1}	0.7	0.2	0.5	0.1
Δ9-C _{16:1}	0.2	0.5	0.1	0.1
Δ9,12-C _{17:2}	0.2	-	0.3	-
C _{18:0}	3.4	12.7	2.6	24.0
Δ7-C _{18:1}	-	-	-	0.3
Δ9-C _{18:1}	4.3	3.0	4.0	5.4
Δ11-C _{18:1}	1.6	0.6	1.3	0.6
Δ9,12-C _{18:2}	57.9	41.7	60.4	29.9
C _{19:0}	0.3	0.2	0.2	0.1
Δ9,12,15-C _{18:3}	4.6	10.6	3.7	11.9
C _{20:0}	0.6	0.9	0.4	0.8
C _{21:0}	следы	-	0.1	-
C _{22:0}	следы	0.3	0.1	-
ИН	1.368	1.195	1.384	1.02

Важным является тот факт, что ИН ЖК наружных слоев *C. oblonga* на обеих высотах значительно выше чем у *M. germanica* (1.109 и 1.405 у айвы против 0.266 и 0.627 у мушмулы на высотах 500 и 700 м, соответственно), в то время как в паренхимной части плода данное превышение не столь выражено (1.368 и 1.384 у айвы против 1.195 и 1.02 – мушмулы на высотах 500 и 700 м, соответственно) (табл. 1, 2).

Для *C. oblonga* и *M. germanica* характерно увеличение ИН с высотой произрастания, и у обоих исследуемых видов *Maloideae* эта закономерность четче проявляется в наружных слоях плодов. В результате можно заключить, что *C. oblonga* и *M. germanica* успешно адаптируются к горным условиям, вероятно, выбирая различные приспособительные стратегии.

По нашему мнению, полученные данные физиолого-биохимических исследований могут представлять интерес для изучения механизмов адаптации и диапазона её потенциала. Однако, полученные материалы в полной мере не позволяют говорить о механизмах и конкретных приспособительных стратегиях *Maloideae* в целом, поэтому в дальнейшем мы планируем расширить число представителей подсемейства и углубить наши исследования в этом направлении.

Список литературы

- Камелин Р. В. Розоцветные (Rosaceae). Барнаул: АГУ, 2006. 100 с.
- Кумахова Т. Х. 2003. Некоторые особенности анатомии плодов *Malus domestica* (Rosaceae) в зависимости от высоты культивирования в горах // Ботанический журнал. Т. 88 (6). С. 75–84.
- Ivanova T. V., Maiorova O. V., Orlova Y. V., Kuznetsova E. I., Khalilova L. A., Myasoedov N. A., Balnokin Y. V., Tsydendambaev V. D. 2016. Cell ultrastructure and fatty acid composition of lipids in vegetative organs of *Chenopodium album* L. under salt stress conditions // Russian Journal of Plant Physiology. V. 63 (6). P. 763–775.
- Sidorov R. A., Zhukov A. V., Vereshchagin A. G., Tsydendambaev V. D. 2012. Occurrence of fatty acid lower-alkyl esters in euonymus fruits // Russian Journal of Plant Physiology. V. 59 (3). P. 326–332.

Physiological and biochemical adaptations of fruits *Maloideae* (Rosaceae) to mountain conditions

Kumakhova T. Kh. ^{1*}, Voronkov A. S. ^{2,3}, Ivanova T. V. ², Kuznetsova E. I. ²

¹Moscow, Russian State Agrarian University – Timiryazev MAA

²Moscow, Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS

³Orekhovo-Zuevo, State University of Humanities and Technology

*E-mail: tkumakhova@yandex.ru

Studies of the adaptive capacity of the fruits of representatives of the family *Maloideae* (*Rosaceae*) - *Cydonia oblonga* Mill. and *Mespilus germanica*, growing in the foothill (500 m) and leshoz (700 m) zones of the North Caucasus. As an adaptive marker, the composition of fatty acids (FA) of total lipids of fruits was studied. In the course of the study, some features of the change in the composition of the FA with an increase in the height of growth in *C. oblonga* and *M. germanica* were revealed, which probably indicates a high degree of attachment of *Maloideae* (*Rosaceae*) to the mountain growth conditions.

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОРТООБРАЗЦОВ SECALE CEREALE ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ

Куркиев К.У.¹, Таймазова Н.С.^{2,*}

¹Дербент, Дагестанская опытная станция ФИЦ ВИГРР им. Н. И. Вавилова

²Махачкала, Дагестанский государственный аграрный университет

*E-mail: narisat@bk.ru

На сегодняшний день основной проблемой земледелия становится засоление почв. Как указывал А.А. Жученко (Жученко, 2009) засоление снижает урожайность (до 80%), поскольку является значимым стрессовым фактором, ухудшающим свойства растительных организмов и угнетающим их функции.

Как указывал ещё Т.Ж. Фловес (2003) при приспособлении организмов к постоянно меняющимся условиям внешней среды значительную роль играет модификационная и генотипическая изменчивость. Их взаимное функционирование дает возможность растениям максимально приспособляться, сохраняя филогенетическую гибкость популяции. Поэтому важно изучать приспособленность сортов к различным условиям существования.

Данная работа посвящена исследованию влияния засоленности почв на морфологические признаки и продуктивность колоса ржи. Материалом исследования служили 9 сортобразцов *Secale cereale*, обладавших комплексом селекционно-значимых признаков, а также имевших различное эколого-географическое происхождение и много лет изучавшихся на Дагестанской опытной станции.

Опыты провели на орошаемых почвах следующих типов: 1) лугово-каштановые, слабосолончаковые средне- и тяжелосуглинистые. Засоленность в верхнем слое (до 50 см) слабая, в нижнем слое (50-75 см) средняя; 2) лугово-каштановые сильносолончаковые среднесолонцеватые среднесуглинистые. Засоленность сильная. Верхний слой хлоридно-сульфатное засоление. Нижний слой – сульфатно-хлоридное.

Одним из признаков колоса *Secale* является длина. Данный признак, а также число колосков в колосе влияют на урожайность, поэтому их изучение носит важный характер.

Среднее значение длины колоса у сортобразцов *Secale cereale* на незасоленном участке оказалось достоверно выше, чем на засоленном (14.5 против 8.6 см) (табл.). В целом действие стресса уменьшило признак на 41%.

Общее число колосков в колосе при выращивании без засоления также достоверно выше, чем на засолении (44.8 против 28.8 шт.). В общем уменьшение признака составило 35.7%. По числу недоразвитых колосков наблюдается обратная картина: на незасоленном участке недоразвитых колосков значительно меньше (в 5.5 раз), чем на засоленном (0.7 против 4.7 шт.).

Средняя плотность колоса контрольном участке была ниже, чем на засолении (31.2 против 33.8). Это, видимо, связано с тем, что этот стрессовый фактор в большей степени влияет на линейные размеры, в данном случае длина колоса, чем на количество колосков.

По числу неозерненных 1-х и 2-х цветков среднее значение на незасоленном участке оказалось ниже, чем на засоленном (10.7 против 21.1), при изменении признака 97.9%. Число зерен в 3-4-х цветках на незасоленном участке составило 6.3 шт, на засоленном мы вообще не наблюдали это изменение (6.3 против 0). Общее число зерен в колосе на незасоленном участке - 67 шт, против 21.4 на засоленном, изменение признака составило 68.1%. Масса зерна с колоса значительно выше на незасоленном участке (2.5 против 0.5), изменение признака составило 81.5%.

Таким образом, по результатам экспериментальных данных можно сказать, что при засолении почвы у сортобразцов *Secale cereale* наблюдается статистически достоверное снижение длины колоса, общего числа колосков, числа недоразвитых колосков, числа неозерненных цвет-

ков, числа зерен в 3-4 цветках, общего числа зерен в колосе и массы зерна с колоса, и увеличение плотности колоса, числа недоразвитых колосков в колосе и незерненных 1-2 цветков.

Таблица. Сравнительная характеристика сортообразцов *Secale cereale* по признакам колоса в различных условиях

Статистические показатели	Длина колоса, см	Общее число колосков, шт	Число недоразвитых колосков, шт	Плотность колоса, шт	Число незерненных 1-2-х цветков, шт	Число зерен в 3-4-х цветках, шт	Общее число зерен в колосе, шт	Масса зерна с колоса, г
незасоленный участок								
Количество образцов	9	9	9	9	9	9	9	9
Среднее	14.5	44.8	0.7	31.2	10.7	6.3	67.0	2.5
Стандартная ошибка	0.46	1.58	0.34	0.92	0.68	0.41	2.46	0.09
Стандартное отклонение	1.39	4.73	1.03	2.76	2.03	1.23	7.38	0.26
Дисперсия выборки	1.92	22.35	1.07	7.62	4.14	1.51	54.47	0.07
Минимум	11.90	35.60	0.00	26.80	7.80	4.11	53.40	2.10
Максимум	16.38	50.40	3.00	33.93	13.40	8.00	76.20	2.90
засоленный участок								
Количество образцов	9	9	9	9	9	9	9	9
Среднее	8.6	28.8	4.7	33.8	21.1	0.0	21.4	0.5
Стандартная ошибка	0.18	0.60	0.41	0.85	0.95	0.00	1.36	0.03
Стандартное отклонение	0.53	1.80	1.23	2.55	2.86	0.00	4.09	0.10
Дисперсия выборки	0.28	3.26	1.50	6.50	8.16	0.00	16.75	0.01
Минимум	7.76	27.00	3.25	30.79	17.50	0.00	17.75	0.35
Максимум	9.52	32.30	6.25	39.45	26.25	0.00	30.75	0.68
Уменьшение признака. %	41.0	35.7	553.1	8.6	97.9	0.0	68.1	81.5
t-крит при t-крит 0.05= 2.01	12.02	9.49	-7.47	-2.15	-8.93	15.41	16.22	21.39

В общем можно отметить, что статистические показатели признаков колоса на засоленном участке значительно ниже, чем на незасоленном.

Список литературы

- Жученко А. А. 2009. Т. 1. Адаптивная стратегия устойчивого развития сельского хозяйства России в XXI столетии. Теория и практика.– М. 358 с.
 Flovers T. J. 2004. Improving crop salt tolerance – J. Exp. Bot., 55: 307-319.

Structural changes of secale cereale varieties in salt stress

Kurkiev K.U., Taymazova N.S.*

Derbent, Dagestan experimental station FRC Vavilov AIPGR

Makhachkala, Dagestan State Agrarian University

*E-mail: narisat@bk.ru

In the course of this work, we studied the effect of soil salinity on the morphology and productivity of the ear of *Secale cereale*. In the experiment, nine samples of *Secale cereale*, of various ecological origin, possessing a complex of selection-significant traits were used.

When the soil is salinized in *Secale cereale* varieties, a statistically significant decrease in the length of the ear, the total number of spikelets, the number of undeveloped spikelets, the number of ungrained flowers, the number of grains in 3-4 flowers, the total number of grains in the ear and the mass of grain from the ear, number of undeveloped spikelets in the ear and unheated 1-2 flowers.

In general, it can be noted that the statistical indicators of the signs of the ear on the saline site are much lower than in the non-saline area.

ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ЦИНКА НА РОСТ И СЕМЕННУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ

Лайдинен Г. Ф. *, Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф.

Петрозаводск, Институт биологии ФИЦ КНЦ РАН

*E-mail: laidinen@krc.karelia.ru

Цинк является одним из жизненно необходимых для нормального роста и развития растений элементом, поэтому его недостаток приводит к нарушению различных физиологических процессов и снижению их продуктивности (Singh et al., 2005; Tahir et al., 2009). В настоящее время около 30% почв, используемых в мире для выращивания культурных растений, характеризуются низким содержанием цинка (Alloway, 2004). Однако экспериментальных данных, касающихся реакции растений на дефицит цинка в почве относительно немного, а сведений о воздействии этого фактора на формирование семенной продуктивности, даже у широко распространенных сельскохозяйственных культур, практически нет. В связи с этим цель нашей работы состояла в изучении влияния недостатка цинка на рост и семенную продуктивность одной из наиболее важных зерновых культур – ярового ячменя.

В качестве объекта исследования использовали ячмень (*Hordeum vulgare* L.) сорта Нур. Растения выращивали в условиях вегетационного опыта в сосудах с песком. Их полив осуществляли питательным раствором Хогланда-Арнона с оптимальным (2.0 мкМ) содержанием Zn^{2+} (контроль) или без добавления Zn^{2+} (опыт). Анализ проводили по достижении растениями обоих вариантов фазы 3-х листьев и фазы созревания семян. О влиянии недостатка цинка на рост растений судили по изменению (по отношению к контролю) длины корня, высоты главного побега, площади самого молодого полностью сформированного листа, а также биомассы подземных и надземных органов. Действие цинка на семенную продуктивность оценивали по изменению длины и биомассы колоса главного и боковых побегов, количеству колосков (цветков) и зерновок в колосе, урожаю зерна и массе 1000 зерновок (Левина, 1981).

Проведенные исследования показали, что недостаток цинка оказывает негативное влияние на рост растений ячменя уже на ранних фазах развития (табл. 1). Так, в фазе 3-х листьев значительно уменьшались (по сравнению с контролем) длина корня, биомасса подземных органов и размеры листовой пластинки. При этом такие показатели, как высота главного побега и биомасса надземных органов, не отличались от контроля.

В фазу созревания семян недостаток цинка приводил к снижению биомассы надземных органов (на 22% по отношению к контролю). В тоже время опытные растения не отличались от контрольных по биомассе корневой системы, высоте главного побега и размеру флагового листа, а также по количеству побегов. Негативное влияние недостатка цинка оказывал и на элементы семенной продуктивности ячменя (табл. 2). Так, у опытных растений на главном побеге несколько уменьшались длина и биомасса колоса (на 15 и 13% по отношению к контролю, соответственно), а также количество зерновок в колосе (на 9%). Более сильным оказался отрицательный эффект недостатка цинка в отношении семенной продуктивности боковых побегов. В частности, количество зерновок в колосе и его биомасса у них снижались на 41 и 48% по сравнению с контролем, соответственно. Все это отразилось на величине урожая зерна, который у растений опытного варианта оказался на 27% ниже, чем в контроле.

Таблица 1. Влияние недостатка цинка на рост растений ячменя

Показатель	Фаза 3-х листьев		Фаза созревания семян	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Длина корня, см	32.58±0.96	9.83±0.64*	–	–
Сухая биомасса подземных органов, мг/растение	51.1±3.4	41.6±1.8*	311.8±35.0	282.6±30.3
Высота главного побега, см	32.40±1.07	30.68±0.57	89.17±2.63	85.68±3.14
Площадь листа, см ²	7.64±0.39	6.53±0.17*	5.44±0.67	4.82±0.44
Общее количество побегов, шт./растение	1.0±0	1.0±0	2.07±0.06	2.21±0.09
Сухая биомасса надземных органов, мг/растение	102.3±6.7	97.9±4.5	2800±260	2180±130*

Примечание: здесь и в табл. 2 – * различия по отношению к контролю достоверны при $P < 0.05$.

Причем, основной причиной такого снижения явилось значительное уменьшение урожая зерна (на 58%) с боковых побегов. Однако масса зерновок, сформировавшихся как на главном, так и на боковых побегах, сохранялась при этом на уровне контроля.

Таблица 2. Влияние недостатка цинка на семенную продуктивность растений ячменя

Показатели	Главный побег		Боковой побег	
	контроль	опыт	контроль	опыт
Длина колоса, см	6.82±0.17	5.81±0.16*	—	—
Сухая биомасса колоса, г	1.00±0.05	0.87±0.04*	0.50±0.10	0.26±0.01*
Количество колосков, шт./колос	18.03±0.55	16.62±0.51	13.43±1.66	10.49±0.86
Количество зерновок, шт./колос	17.87±0.54	16.19±0.58*	11.96±1.45	7.09±0.95*
Масса 1000 зерен, г	48.43±0.90	47.11±1.14	30.63±2.97	28.03±3.75
Урожай зерна, г/побег	0.86±0.04	0.75±0.04	0.38±0.10	0.16±0.01*

Таким образом, проведенное исследование показало, что недостаток цинка уже на ранних этапах развития (фаза 3-х листьев) оказывает негативное влияние преимущественно на рост корня и размеры листьев растений ячменя. На поздних фазах развития (фаза созревания семян) дефицит элемента приводит к снижению биомассы надземных органов, уменьшению количества зерновок в колосе (что в большей степени характерно для боковых побегов), и в итоге – к существенному снижению общего урожая зерна. Тем не менее, в условиях недостатка цинка растения не только проходят полный жизненный цикл, но и образуют полноценные семена, что свидетельствует об устойчивости ячменя к данному виду стрессового воздействия.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (тема НИР №0221-2017-0051).

Список литературы

Левина Р. Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений (Обзор проблемы). Москва: Наука, 96 с.

Alloway B. J. 2004. Zinc in soils and crop nutrition. Brussels: IZA publications. Int. Zinc Association. 116 p. <http://www.zinc-crops.org>

Singh B., Natesan S. K. A., Singh B. K., Usha K. 2005. Improving zinc efficiency of cereal under zinc deficiency // *Curr. Sci.* Vol. 88. P. 36–44.

Tahir M., Fizar N., Nadeem M. A., Khalid F., Ali M. 2009. Effect of different chelated Zn sources on the growth and yield of maize (*Zea mays* L.) // *Soil Environ.* Vol. 28. P. 179–183.

Effect of deficiency zinc on the growth and seed production of barley plants

Laidinen G. F.*, Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F.

Petrozavodsk, Institute of Biology FRC KSC RAS

*E-mail: laidinen@krc.karelia.ru

The effect of deficiency zinc on the growth and seed production of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) was studied in a pot experiment. It was shown that in early phase of development (3 leaves) zinc decreased length root, under-ground biomass and sizes of young leaves, in comparison with the control plants. In late phase (seed ripening) of development zinc considerable decreased above-ground biomass and seed production of barley plants. However, decrease of total grain yield per plant was related to a decrease in number of grains and yield of grains in ear of side shoots of barley. The mass of 1000 grains from the main and side shoots did not differ from the control. In conditions deficiency of zinc the plants not only completed the full life cycle, but also formed qualitative seeds, which indicates about a fairly high tolerance of barley to this type of stress.

ИССЛЕДОВАНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТЕНИЯ *HETEROPAPPUS ALTAICUS* (ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ)

Мазур Л. В.

Улан-Удэ, Бурятский государственный университет

E-mail: mila.mazur@list.ru

Приведены результаты фитохимического изучения гетеропаппуса алтайского. Установлено, что в подземных и надземных органах растений *Heteropappus altaicus* присутствуют следующие группы биологически активных веществ (БАВ): флавоноиды, конденсированные дубильные вещества, аскорбиновая кислота, алкалоиды, сапонины и кумарины. Определено содержание основных 7 микроэлементов (Mn, Zn, Cu, Co, Ni, Cr, Fe). *Heteropappus altaicus* в большей мере содержит такие жизненно важные для организма человека элементы, как Fe, Mn, Zn, Cu.

Род *Heteropappus* Less., семейство *Asteraceae* (*Compositae*) Dumort. включает около 20 видов. В Западном Забайкалье этот род представлен двумя видами – *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr. и *Heteropappus biennis* (Ledeb.) Tamamsch. ex Grub. и подвидом – *Heteropappus altaicus* subsp. *apressifolius* Koroljuk (Pykhalova, 2001).

Heteropappus altaicus (Willd.) Novopokr. – многолетнее травянистое растение высотой 10-50 см. Стебли обычно в числе многих, оттопырено-ветвистые, с укороченными веточками в пазухах листьев, покрытые вверх направленными прилегающими тонкими волосками. Листья сидячие, линейные, на верхушке тупые или коротко заостренные, с обеих сторон опушены прилегающими тонкими волосками и многочисленными блестящими железками. Самые верхние листочки – постепенно уменьшающиеся. Цветки собраны в многочисленные корзинки, с язычками до 3,5 см в диаметре, связаны в щитовидно-метельчатое соцветие. Язычковые цветки бледно-синие или сиреневые, 2-2,5 мм шириной. Трубочатые цветки – желтые. Корзинка обильно опушена прижатыми волосками. Листочки обертки 2-3-рядные, отличаются от верхних листьев, наружный ряд коротко заостренный, травянистый, внутренние длиннозаостренные, переходящие в длинный носик. Плоды – семянки обильно опушены железистыми и простыми волосками. Цветет в июле-августе, плодоносит в августе-сентябре.

В природных условиях гетеропаппус алтайский встречается на территории Западной и Восточной Сибири, Приморья, Приамурья, Сахалина, Монголии и Китая (Флора Сибири, 1997). В Республике Бурятия *Heteropappus altaicus* широко распространен по степным лугам, сухим степям, щебнистым и каменистым склонам невысоких гор, опушечным разнотравным лугам (Определитель растений Бурятии, 2001).

Настои и отвары, приготовленные из травы *Heteropappus altaicus* в тибетской и монгольской медицине, используются в качестве противовоспалительного и жаропонижающего средства, в сборе при кори и натуральной оспе. В народной медицине – отхаркивающее и ранозаживляющее средство. Проявляет антибактериальную и протистоцидную активность. Соцветия используются в тибетской медицине при острых респираторных заболеваниях, болезнях желудка, в том числе язве (Лекарственные растения Сибири, 1991).

Лечебные свойства растений обусловлены наличием в них биологически активных веществ (БАВ). В корнях *Heteropappus altaicus* обнаружены сапонины, в надземной части – терпеноиды, сапонины, алкалоиды, кумарины, в цветках – сапонины, алкалоиды и флавоноиды (Растительные ресурсы СССР..., 1993).

Наряду с веществами вторичного метаболизма на суммарный терапевтический эффект при лечении заболеваний человека и животных оказывает влияние и микроэлементный состав лекарственных растений.

На основании анализа литературных данных можно заключить, что для *Heteropappus altaicus* отсутствуют сведения об углубленном исследовании БАВ и элементного состава и существует необходимость в проведении расширенного химического изучения этого растения.

В связи с этим целью данной работы является исследование содержания БАВ и жизненно необходимых микроэлементов (Mn, Zn, Cu, Co, Ni, Cr, Fe) в надземных и подземных органах гетеропаппуса алтайского.

Растительное сырье *Heteropappus altaicus* заготавливали в фазу массового цветения в 2015-2016 гг. на остепненных участках в подножье хр. Хабар-Дабан.

Растительный материал высушивали до воздушно-сухого состояния, измельчали до размера частиц 1-2 мм. Наличие биологически активных веществ определяли по общепринятым методикам (Химический анализ лекарственных растений, 1983). Количественный анализ проводили с использованием следующих методов: алкалоиды – гравиметрия, дубильные вещества – перманганатометриче-

ское титрование, флавоноиды (в пересчете на кверцетин) – спектрофотометрия, аскорбиновая кислота – фотоколориметрия (Химический анализ лекарственных растений, 1983; Методы биохимического анализа растений, 1987). Содержание микроэлементов определяли атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре «AAAnalyst 400 PerkinElmer».

Фитохимический анализ показал, что в надземной и подземной части гетеропаппуса алтайского содержатся следующие группы БАВ: аскорбиновая кислота, конденсированные дубильные вещества, флавоноиды, алкалоиды, кумарины и сапонины. Содержание биологически активных веществ по органам изучаемого растения приведено в табл. 1.

Таблица 1. Содержание биологически активных веществ в надземных и подземных органах гетеропаппуса алтайского, %

Исследуемая часть растения	Алкалоиды	Флавоноиды	Дубильные вещества	Аскорбиновая кислота, мг %
Цветки	0.07 ± 0.01	1.82 ± 0.08	5.92 ± 0.12	1.88 ± 0.06
Стебли и листья	0.18 ± 0.03	0.88 ± 0.04	4.53 ± 0.20	0.73 ± 0.04
Корневище с корнями	следы	0.08 ± 0.02	0.06 ± 0.02	0.15 ± 0.03

Данные, приведенные в таблице 1, показывают, что накопление биологически активных веществ по органам растения происходит неодинаково. Флавоноиды, дубильные вещества и аскорбиновая кислота концентрируются в цветках. Содержание алкалоидов незначительно и в большей мере они накапливаются в стеблях и листьях, а в корневище и корнях обнаруживаются только следы алкалоидов. Полученные результаты по накоплению БАВ по органам растений, собранных на остепненных участках в подножье хр. Хабар-Дабан согласуются с ранее полученными данными по содержанию физиологически активных веществ *Heteropappus altaicus*, произрастающего в сосняке разреженном разнотравном (Мазур, 2015).

Повышенное содержание биологически активных веществ в надземных органах гетеропаппуса алтайского подтверждает использование в лечебных целях только надземной части растения (цветков, стеблей и листьев).

Большой интерес представляет изучение взаимозависимости между накоплением в растениях биологически активных веществ и содержанием микроэлементов. Установлено, что эти элементы находятся в растениях в наиболее доступной и усвояемой форме, характерной для живой природы.

Содержание основных 7 микроэлементов по органам растения гетеропаппуса алтайского приведено в табл. 2.

Как видно из таблицы 2, уровни накопления микроэлементов в разных частях гетеропаппуса алтайского различны. *Heteropappus altaicus* в большей мере содержит такие жизненно важные для организма человека элементы, как Fe, Mn, Zn, Cu. Для растения наблюдается уменьшение концентрации цинка и никеля от корней к стеблям и листьями и далее к цветкам. Концентрация марганца и меди повышается от подземных органов к стеблям и листьям и понижается в цветках. Содержание кобальта и хрома увеличивается в ряду: корни → стебли и листья → цветки. Железо в большей мере накапливается в корнях и цветках и в меньшей мере в стеблях и листьях.

Таблица 2. Содержание микроэлементов в надземных и подземных органах гетеропаппуса алтайского, мг/кг

Исследуемая часть растения	Mn	Zn	Cu	Ni	Co	Cr	Fe
Цветки	31.76 ±2.30	15.89 ±0.73	7.78 ±0.30	0.34 ±0.02	0.46 ±0.01	1.38 ±0.11	51.21 ±1.31
Стебли и листья	48.11 ±2.34	23.82 ±1.12	8.57 ±0.44	0.42 ±0.03	0.44 ±0.02	1.28 ±0.07	34.96 ±1.83
Корневище с корнями	11.17 ±0.45	31.14 ±1.65	3.58 ±0.25	0.46 ±0.02	0.24 ±0.01	0.93 ±0.06	60.43 ±1.84

Полученные нами результаты по содержанию основных 7 микроэлементов и БАВ в надземных и подземных органах *Heteropappus altaicus* показывают, что данное растение является перспек-

тивным лекарственным растением Западного Забайкалья и требует комплексного исследования с целью дальнейшего применения в медицинской практике.

Список литературы

Методы биохимического анализа растений / под ред. А.И. Ермакова. 1987. Л.: Аропромиздат. 430 с.

Химический анализ лекарственных растений / под ред. Н.И. Гринкевич, Л.Н. Сафронич. 1983. М.: Высшая школа. 176 с.

Флора Сибири. Т.13: Asteraceae (Compositae) / Сост. И.М. Красноборов, М.И. Ломоносов, Н.Н. Тупицина и др.: в 14 т. Новосибирск: Наука. 1997. 472 с.

Мазур Л.В. Фитохимический состав растений семейства Asteraceae Dumort. Западного Забайкалья // Вестник Бурятского государственного университета. 2015. Вып. 4(1). Биология, география. С.101-104.

Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. 1991. Новосибирск: Наука. 431 с.

Определитель растений Бурятии / под ред. О.А. Аненхонова. 2001. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН. 672 с.

Растительные ресурсы СССР. Цветковые растения, их химический состав, использование: Семейство Asteraceae / Рос. АН, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова. 1993. СПб: Наука. 349 с.

Research of chemical composition of plant *Heteropappus altaicus* (The Western transbaikalia)

Mazur L. V.*

Ulan-Ude, Buryat State University

*E-mail: mila.mazur@list.ru

The article presents the results of phytochemical study of *Heteropappus altaicus*. Established in underground and aboveground organs of plants *Heteropappus altaicus* are alkaloids, flavonoids, condensed tannins, ascorbic acid, saponins and coumarins. The content of the main 7 microelements (Mn, Zn, Cu, Co, Ni, Cr, Fe). *Heteropappus altaicus* more contains are vital for the human body elements as Fe, Mn, Zn, Cu.

ВЛИЯНИЕ СПЕЦИФИКИ ЗАСОЛЕНИЯ СРЕДЫ НА ИЗОЛИРОВАННЫЕ СТРУКТУРЫ ВИНОГРАДА

Мамедова К. К.

Махачкала, Дагестанский государственный университет

E-mail: kalimat.mamedova@mail.ru

Изучено влияние специфики засоления среды на одревесневшие черенки корнесобственных сортов винограда – Хатми, Агадаи, Гюляби розовый и Нарма. Были выявлены различия среди сортов по накоплению биомассы побегов и корней в зависимости от специфики засоления (NaCl и Na₂SO₄). Так же наблюдалось снижение выживаемости и биомассы новообразовавшихся вегетативных структур (побеги и корни) на одревесневших черенках при повышении уровня засоления (1 и 10 мМ). Полученные результаты свидетельствуют о необходимости лабораторной оценки сортов на устойчивость к засолению среды и возможности дополнения и корректировки полевых исследований в этой области.

С ежегодным возрастанием территорий, подвергающихся вторичному засолению и постоянным сокращением площади плодородных пахотных земель, актуальным является изучение корнесобственных сортов винограда и его вегетативных структур на устойчивость к засолению среды различного типа (хлоридного и сульфатного).

Общим для действия засоления при нарастании его напряженности на организм растения является ухудшение его биометрических показателей (ростовые и весовые признаки), снижение продуктивности и в завышенных концентрациях гибель растения.

Объектами наших исследований служили одревесневшие черенки корнесобственных эндемичных сортов винограда Хатми, Агадаи, Нарма и Гюляби розовый. Экспериментальной имитацией неблагоприятных условий служило культивирование черенков в растворах NaCl и Na₂SO₄ 1 и 10мМ. В предыдущих экспериментах данные сорта винограда проявили различия по устойчивости к разным типам засоления. В связи с чем изучалась реакция черенков винограда при их культивировании в растворах солей хлорида и сульфата натрия с одинаковой нагрузкой в концентрациях (табл.).

Таблица. Биомасса побегов и корней черенков винограда, культивируемых в растворах солей NaCl и Na₂SO₄

Сорта и варианты, мМ		Выживаемость, %	Сырая биомасса			
			Побегов		Корней	
			мг	% к контр	мг	% к контр
Агадаи	H ₂ O	100	1156.3±124.23	100	225.0±32.55	100
	NaCl 1	100	1176.3±121.69	102	294.8±31.55	131
	NaCl 10	100	1158.9±122.12	101	275.3±27.63	122
	Na ₂ SO ₄ 1	96	1392.8±151.72	120	268.1±27.36	119
	Na ₂ SO ₄ 10	90	736.2±82.10	64	187.2±15.69	83
Хатми	H ₂ O	100	1830.3±203.31	100	367.3±41.39	100
	NaCl 1	100	1577.4±176.36	86	349.2±38.68	95
	NaCl 10	100	1666.7±186.59	89	386.6±19.88	105
	Na ₂ SO ₄ 1	100	1313.6±136.84	72	190.5±12.63	52
	Na ₂ SO ₄ 10	96	1348.7±126.61	74	278.1±15.0	76
Нарма	H ₂ O	100	872.4±93.80	100	208.4±21.21	100
	NaCl 1	100	622.4±70.03	71	172.7±13.52	83
	NaCl 10	88	627.4±36.34	72	132.5±12.94	63
	Na ₂ SO ₄ 1	100	565.3±58.92	65	215.4±18.30	60
	Na ₂ SO ₄ 10	96	429.5±36.45	49	66.8±4.01	32
Гюляби розовый	H ₂ O	100	1874.5±171.13	100	447.1±44.28	100
	NaCl 1	100	1904.0±179.35	102	525.8±46.52	111
	NaCl 10	100	2008.4±168.93	107	504.6±48.04	113
	Na ₂ SO ₄ 1	100	1562.7±135.86	83	376.0±30.80	71
	Na ₂ SO ₄ 10	96	1385.5±144.77	74	392.2±36.18	87

Накопление биомассы в растворах солей Na₂SO₄ у сорта Агадаи происходило неодинаково, так, в слабой концентрации (1мМ) наблюдалось повышение биомассы побегов и корней относительно контроля, а уже при увеличении концентрации (10мМ) происходило заметное снижение веса. В растворах хлорида натрия у сортов Хатми и Гюляби розовый увеличение биомассы корней напротив происходило в концентрации 10мМ, в меньшей степени это характерно и для растворов Na₂SO₄. Наименьшее накопление веса в контрольном варианте, относительно других сортов, было характерно для сорта Нарма, также по накоплению сырой биомассы в растворах хлорида и сульфата натрия он был отмечен как наиболее чувствительный. Максимальные значения биомассы побегов и корней в вариантах сульфатного и хлоридного засоления наблюдались у сорта Гюляби розовый. Показатель выживаемости снижался у всех сортов по варианту культивирования - Na₂SO₄ 10 мМ.

По полученным данным можно заметить, что, несмотря на одинаковый уровень засоления, к растворам солей Na₂SO₄ сорта проявили большую чувствительность, как по выживаемости черенков, так и по накоплению биомассы, чем к растворам NaCl. При этом у сорта Агадаи выживаемость снижается по обеим концентрациям сульфата натрия, у всех остальных сортов снижение выживаемости происходит в более высокой концентрации (10мМ) Na₂SO₄.

Influence of the specificity salinization of the environment on the isolated structures of grapevine

Mamedova K. K.*

Makhachkala. Dagestan State University

*E-mail: kalimat.mamedova@mail.ru

The influence of salinity specificity on lignified cuttings of the root-growing varieties of grapes - Hatmi. Agadai. Gyulyaby pink and Narma - has been studied. Differences among varieties on the accumulation of shoot and root biomass were revealed depending on the specificity of salinity (NaCl and Na₂SO₄). There was also a decrease in the survival and biomass of newly formed vegetative structures (shoots and roots) on lignified cuttings with an increase in salinity (1 and 10 mM). The obtained results testify to the necessity of laboratory assessment of varieties for resistance to salinization of the environment and the possibility of supplementing and correcting field studies in this field.

ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПАРАМЕТРОВ ИНДУКЦИИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА КАК ТЕСТ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ РАСТЕНИЙ

Маммаев А. Т.*, Магомедова М. Х., Алиева М. Ю.

Махачкала, Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

*E-mail: epoha09@mail.ru

Изучение физиологических и молекулярных механизмов устойчивости растений к повреждающему действию абиотических факторов является одной из фундаментальных проблем биологии. Ее решение имеет принципиальное значение для понимания стратегии выживания растений при интродукции, воздействии экстремальных факторов внешней среды (ЭФВС), в том числе в условиях интенсивного засоления и разработки технологии защиты растений от повреждающего действия ЭФВС. Актуальность данной проблемы определяется тем, что около 25% почв земного шара в той или иной мере засолены, и ежегодно на 1 - 2% сокращается площадь орошаемых земель на планете. Площади засоленных территорий прогрессивно возрастают в связи с аридизацией почвы, вызываемой природными причинами, в частности потеплением климата, а также техногенным давлением человека на окружающую среду. Засоление территорий приводит к снижению продуктивности агро- и биоценозов и падению биоразнообразия и, как следствие этого, к значительным экономическим потерям. Использование засоленных территорий для аграрного производства, а также освоение горных территорий под сельскохозяйственные культуры – важная сельскохозяйственная и биологическая проблема. Ее решение предполагает изучение механизмов адаптации растений к воздействию ЭФВС.

Нами с помощью методов анализа индукции флуоресценции хлорофилл содержащих органов растений в микро и миллисекундном интервале времени проводились исследования по анализу изменений в фотосинтезе при действии факторов среды. Исследования проводились в целях разработки основ применения оптических параметров для мониторинга изменения в системе почва-растение под действием факторов окружающей среды. Современные методы регистрации флуоресценции надежно характеризуют влияние любых экстремальных факторов на физиологическое состояние растений на самых ранних этапах воздействия, когда еще квантовый выход фотосинтеза поддерживается растением на нормальном физиологическом уровне.

Параметры флуоресценции хлорофилла *a* листьев измеряли с помощью флуориметра MINI-RAM (Pulse Amplitude Modulation) (Yeinz Walz, Германия). Перед измерением побеги и листья адаптировались к темноте в течение 10 мин. В ходе экспериментов регистрировали следующие параметры флуоресценции: F_0 – интенсивность флуоресценции хлорофилла в адаптированных к темноте (15 мин) образцах при действии зондирующих импульсов возбуждающего света интенсивностью $0.15 \text{ мкмоль} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ ФАР, длительностью 3 мкс и модуляционной частотой 600 Гц; F_m – интенсивность флуоресценции хлорофилла во время действия 0,8 с насыщающей вспышки света, восстанавливающей первичные хинонные акцепторы QA до QA. Источник насыщающих световых импульсов и постоянного актиничного освещения - галогенная лампа 8 В/20 Вт (Bellaphot. Osram). Y – максимальный квантовый выход фотосинтеза. Флуоресценцию регистрировали с помощью трехслойного полупроводникового фотодиода (PIN-фотодиод) при длине волны более 700 нм, после прохождения через длинноволновые светофильтры (RG 9. Schott) и (Balzers DT Cyan, special, $\lambda_{\text{пропускания}} = 650 \text{ нм}$).

Соотношение F_v/F_m нашло широкое распространение в качестве показателя функционального состояния фотосинтетической системы интактных зелёных тканей. Чувствительность F_v/F_m к ингибированию световой фазы фотосинтеза делает этот показатель эффективным средством мониторинга стрессорных воздействий окружающей среды на растение. Величина F_v/F_m может быть легко измерена. Благодаря высокой чувствительности, скорости реакции и неинвазивности, определению параметра F_v/F_m часто отдается предпочтение при исследованиях самых разнообразных световых реакций фотосинтеза растений. Любые внешние воздействия, влияющие на процесс электронного транспорта в ЭТЦ тилакоидов, отражаются на величине F_v , что позволяет использовать этот параметр в качестве физиологического показателя, отражающего воздействия экологических и экспериментальных факторов на растения.

В лаборатории экологической биофизики ПИБР ДНЦ РАН по световым кривым обнаружена прямая корреляционная зависимость квантового выхода флуоресценции (F) и обратная корреляция квантового выхода фотосинтеза (Y) от уровня засоленности почвы (плотного остатка). Установлено, что высокое содержание соли в почве, являясь стресс-фактором для растений, вызывает потери световой энергии в виде флуоресценции, снижая интенсивность фотосинтеза. Обнаружено, что содержание Хла, Хлб и каротиноидов обратно коррелирует с содержанием гумуса и азота в почвах. Наименьшая концентрация гумуса и азота в почве стимулирует растения на увеличение содержания

фотосинтетических пигментов, что позволяет растению уменьшить нагрузку на фотосинтетический аппарат, т.е. снизить интенсивность самого фотосинтеза на единицу пигмента.

Проведены сравнительные исследования фотосинтетических характеристик и пигментного состава световых и теневых листьев древесных растений (Клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и Ясени обыкновенного (*Fraxinus excelsior*)), произрастающих в условиях урбанизированной среды (г. Махачкала) на территориях с высокой степенью транспортной нагрузки. Отмечено достоверное снижение уровня фотосинтетической активности исследуемых групп растений при сочетанном воздействии интенсивной инсоляции и высокой транспортной нагрузки.

В результате комплексных биохимических и биофизических исследований установлено, что с увеличением высотной зональности у древесных растений повышается содержание и соотношение фотосинтетических пигментов. В условиях высокой инсоляции у горных растений отмечено повышенное содержание пролина (прооксиданта), обратно коррелирующего с накоплением малонового диальдегида. Зафиксировано увеличение эффективности использования световой энергии, уменьшение доли избыточной флуоресценции за счет увеличения интенсивности электронного транспорта, уменьшение размера светособирающих комплексов и площади фотосинтетических мембран. На основании анализа многолетних исследований сделан вывод о том, что зафиксированные у высокогорных растений изменения как на уровне морфологических и структурных параметров, так и основных физиологических функций являются следствием адаптационных изменений к высотному градиенту.

Адаптация растений к новым местам обитания достигается путем изменения количественного соотношения пигментов, карбоксилирующих ферментов, комплекса электрон-транспортной цепи и других физиологических параметров растений. Впервые изучались флуоресцентные параметры и количественные характеристики фотосинтетического пигментного комплекса листьев *Betula pendula* Roth. и *Betula litwinowii* Doluch, а также разных сортов вишни (*Cerasus vulgaris*, 10 сортов), произрастающих на высотах 100, 1100 и 1800 м над уровнем моря. Показано, что с увеличением высоты произрастания уменьшаются квантовые выходы флуоресценций (F и Fm) у берез, растущих в парковой зоне города (20 м.н.м) относительно этих же видов, растущих на Гунибском плато (1800 м.н.м). Выявлено: увеличение содержания каротиноидов по высотному профилю (связано с защитной функцией); уменьшение общего содержания хлорофиллов *a* и *b*, что связано с высокой инсоляцией, температурным ограничением биосинтеза, а также процессами фотовыцветания пигментов; увеличение соотношения хлорофилла *a/b* у городских берез.

Следует отметить, что природные условия, часто являясь активаторами и ингибиторами биоэнергетических процессов, протекающих в тилакоидах растительных клеток, оказывают выраженное влияние на эффективности первичных процессов фотосинтеза, нарушения которых отражаются в изменении флуоресценции хлорофилла *a* и появляются задолго до видимых изменений физиологического состояния растений.

Изменение структурных, физиолого-биохимических и биофизических реакций исследуемых растений связано как с видовыми и сортовыми особенностями растений, так и с высотным градиентом и являются следствием действия совокупности абиотических факторов – экстремальных факторов внешней среды.

Проведенные исследования могут иметь приоритетную ценность для разработки концептуальных основ применения биофизических параметров для экологического мониторинга, горного садоводства и моделирования экологического риска загрязнения биосферных экосистем. На основе полученного исследовательского материала может осуществляться оценка и прогноз степени изменения окружающей среды, разрабатываться управленческие критерии для осуществления природоохранной деятельности, продвижению в горные регионы новых, высокопродуктивных сортов и видов растений.

The use of parameters of induction of chlorophyll fluorescence as a test for the assessment of ecological plasticity of plants

Mammaev A. T. *, Panaskina E. V., Magomedova M. H., Aliyev, M. A.
Makhachkala, Precaspian Institute of Biological Resources DSC RAS

*E-mail: epoha09@mail.ru

The biomonitoring is an integral part of environmental monitoring - monitoring of the state of the environment in the physical and biological indices. The biomonitoring tasks include regularly scheduled evaluation of environmental quality with the help of specially selected for this purpose of living objects, allowing you to assess the biological consequences of human-induced changes in the environment. The results of the study of the state of plants by fluorescent reaction to the effects of environmental factors.

ЗИМНЯЯ ВЕГЕТАЦИЯ *OSTRYA CARPINIFOLIA* НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КАВКАЗА РФ

Маслов Д. А.

Сочи, Сочинский национальный парк

E-mail: dmit-maslov@yandex.ru

На Черноморском побережье Кавказа РФ хмелеграб обыкновенный (*Ostrya carpinifolia* Scop.) встречается к юго-востоку от Джубги. Вид произрастает от побережья Черного моря, до субальпийского пояса, но практически везде стремится занять наиболее прогреваемые биотопы с известковыми почвами, в каждом из которых его численность колеблется от нескольких единиц, до нескольких сотен деревьев.

Как указывал И. Ф. Шмальгаузен (Шмальгаузен, 1884), хмелеграб является листопадным кустарником или деревом, что подтверждается наблюдениями автора в 2012 – 2017 гг.

Обычно листопад у хмелеграба начинается во второй половине сентября, начале октября. Но он не равномерно проходит в местах произрастания вида.

Так 1-2 ноября 2012 г. нами было обследовано место произрастания хмелеграба обыкновенного в квартале 77 Головинского участкового лесничества Сочинского национального парка (далее - СНП), на правом берегу р. Чимит, в месте ее впадения в р. Чемитоквадже. Место произрастания хмелеграба закрыто от поступления теплых воздушных масс с моря склоном северо-восточной экспозиции (Маслов, 2013). На деревьях наблюдался процесс листопада, но было много листьев и без признаков увядания, либо изменения окраски. До середины ноября того же года на ветвях все еще отмечались зеленые листья, с начальными признаками пожелтения.

В первой декаде ноября 2013 г. там также наблюдалось наличие некоторого количества вегетирующих листьев с признаками пожелтения. Расстояние до моря по руслу реки Чемитоквадже составляет около 4.5 км.

В первой декаде декабря 2012 г. на правом берегу р. Западный Дагомыс, кварталы 8, 16, 25 Дагомысского участкового лесничества СНП, нами также были отмечены хмелеграбы, с жизнеспособными вегетирующими листьями. Больше всего вегетирующих листьев наблюдалось на водяных побегах в комлевой части взрослых и молодых растений. Расстояние от места произрастания хмелеграбов до моря, по руслу реки Западный Дагомыс составляет около 15 км. В зимний период возможно кратковременное выпадение снега.

В Веселовском участковом лесничестве СНП нами отмечены хмелеграбы, сохранившие в зимний период зеленые листья. Так в кварталах 56 и 58, во время полевых работ 20 января 2015 г. как на молодых, так и на взрослых растениях было обнаружено некоторое количество вегетирующих листьев. В Веселовском участковом лесничестве хмелеграбы растут на склонах южной, северо-западной, а также северо-восточной экспозиций. Расстояние до моря от 2.5 до 3.0 км. Деревья, растущие на склоне южной экспозиции, непосредственно обращены к морю. Но самое интересное то, что на деревьях, произрастающих на склоне северо-восточной экспозиции отмечено, больше вегетирующих листьев, чем на склонах северо-западной и даже южной экспозиций.

Повторное наблюдение за зимней вегетацией хмелеграба, проведенное 13 февраля 2015 г. показало, что у всех растений южной и северо-западной экспозиций листья погибли, хотя и не облетели, а вот на склоне северо-восточной экспозиции небольшое количество листьев сохранилось лишь на одном дереве. На этом же дереве началось распускание листьев, которые уже на 5 – 7 мм отросли из-под кроющих чешуек. На склоне южной экспозиции листья лишь на 2 – 3 мм вышли из-под кроющих чешуек. Почка деревьев, произрастающих на склоне северо-западной экспозиции, лишь увеличились в размерах.

Кажущееся противоречие наблюдаемой зимнезеленой вегетации хмелеграба на склоне северо-восточной экспозиции объясняется защищенностью этого биотопа от холодных воздушных масс с остывшего за зиму моря и различием микроклиматических особенностей биотопов произрастания хмелеграба, когда на обращенном к морю склоне южной экспозиции холоднее и ветренее, чем на защищенном северо-восточном склоне.

Мы попытались проанализировать, имеется ли зависимость между вегетацией хмелеграба обыкновенного в осенне-зимний период 2012 – 2017 гг. и среднемесячной температурой воздуха в интересующий нас период на территории Сочинского национального парка.

В первой декаде ноября 2012 г. преобладало влияние циклонической деятельности. Сильные осадки наблюдались 7 и 10 ноября. Во второй и третьей декаде преобладало влияние антициклона,

что определило погоду преимущественно без осадков. Среднемесячная температура воздуха оказалась 13.4 °С градуса, что на 2 °С выше многолетнего среднемесячного значения, а количество выпавших осадков оказалось близким к климатической норме.

По данным Е.А. Рыбак (Рыбак, 2013; Рыбак, 2014), в декабре 2012 г. среднемесячная температура воздуха оказалась выше климатической нормы на 1 градус, и равнялась 9 °С. Количество осадков 55 % от нормы.

В ноябре 2013 г. на территории региона погода была теплой и сухой, средняя температура воздуха составила 13.2 °С, что на 1.8 °С больше нормы. Как видно, среднемесячная температура воздуха в интересующий нас период времени за 2012 - 2013 гг. была выше многолетнего среднемесячного значения.

Среднемесячная температура в январе 2015 г. составила 6.8 °С, что на 0.3 градуса оказалась выше многолетнего среднемесячного значения, а в феврале температура оказалась выше на 2.0 °С соответствующего значения среднемесячной температуры за многолетний период (<http://www.pogodaiklimat.ru>).

Возможно, продолжительная вегетация хмелеграба в 2015 г. действительно связана с теплой погодой. Косвенным подтверждением тому являются зеленые листья и на других древесных породах. Например, на водяных побегах одного из грабов (*Carpinus betulus*. L), а также частично зеленые прошлогодние листья дуба грузинского (*Quercus iberica* Stev.) в Веселовском и обнаруженные в конце февраля в Дагомысском участковых лесничествах СНП, с одновременным появлением молодых листочков на деревьях.

В декабре 2015 – январе 2016 гг. в Веселовском участковом лесничестве снова зафиксирована вегетация хмелеграба обыкновенного, продлившаяся как минимум до конца первой декады января.

Все опять повторилось в декабре 2016 г. – январе 2017 г. На этот раз круглогодичная вегетация наблюдалась до 27 января, после чего наступили кратковременные отрицательные температуры до – 4.3 °С, прервавшие вегетацию.

Однако следует обратить внимание не только на климатические факторы в современный период времени, возможно, способствующие наличию жизнеспособных листьев хмелеграба обыкновенного в зимний период, но и изучить историю существования *Ostrya carpinifolia* Scop. и рода *Ostrya* в прошлые геологические эпохи. Возможно, среди них были вечнозеленые представители.

В любом случае, можно говорить о том, что на Черноморском побережье России, в одном из локалитетов, зафиксирована круглогодичная вегетация хмелеграба. Данный случай на наш взгляд уникален, поскольку описывается впервые и говорит о том, что хмелеграб обыкновенный может быть зимнезеленым видом, что дает существенные дополнения в изучение биологии вида.

Выражаю благодарность доктору биологических наук Б. С. Туниеву за консультации при подготовке настоящей работы.

Список литературы

Маслов Д.А. 2013. О новых находках хмелеграба обыкновенного (*Ostrya carpinifolia* Scop.) на территории Сочинского национального парка. // Сборник научных трудов. Сочи, С. 159-163).

Погода и Климат – прогнозы погоды, новости погоды, климатические данные – <http://www.pogodaiklimat.ru> (Accessed 22.01.2018).

Рыбак Е.А. 2013 Отчет о научно-исследовательской работе научного отдела Сочинского национального парка за 2012 г. Т. 2, Сочи, С. 343-356.

Рыбак Е.А. 2014 Отчет о научно-исследовательской работе научного отдела Сочинского национального парка за 2013 г. Т. 2, Сочи, С. 354-413.

Шмальгаузен И.Ф. Материалы третичной флоры юго-западной России.: Типография И.Н. Кушнерова и Ко, Киев, 148 с.

Winter vegetation of *Ostrya carpinifolia* on the Black Sea coast of the Caucasus of the Russian Federation

Maslov D. A.

Sochi, Sochi National Park

E-mail: dmit-maslov@yandex.ru

On the Black sea coast of the Caucasus *Ostrya carpinifolia* meets from the sea to the subalpine zone. The species is considered a deciduous plant.

However, 2012 marks the winter vegetation individual trees in some populations. In Veselovsky district forestry of the Sochi national Park, this phenomenon is observed annually. In 2015, single green leaves were on the trees until February 13. During the observation period, the average monthly air temperatures exceeded the long-term indicators. Vegetation ceased only after the onset of negative temperatures and precipitation in the form of snow.

It is also possible to show signs of winter vegetation *Ostrya carpinifolia* in the former warmer geological era.

For the first time recorded year-round vegetation *Ostrya carpinifolia* on the Black sea coast of Russia.

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПАРАМЕТРАМИ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА И ИЗОТОПНОЙ ДИСКРИМИНАЦИЕЙ УГЛЕРОДА В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗ

Мигалина С. В.*, Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

*E-mail: Fterry@mail.ru

В настоящее время хорошо известно, что свет, температура, водообеспеченность и другие факторы среды оказывают воздействие на водный и углеродный баланс растений, что отражается на изменении соотношения изотопов углерода в растительных тканях (Farquhar et al, 1989). В этой связи анализ изменения изотопного состава может успешно использоваться для изучения связи функциональных параметров растений с климатом.

Известно, что соотношение изотопов углерода является функцией соотношения концентраций углекислого газа в листе и окружающем воздухе C_i/C_a (Farquhar et al., 1989) Увеличение дискриминации изотопа ^{13}C по отношению к изотопу ^{12}C (сдвиг значений $\delta^{13}C$ в более отрицательную сторону) означает увеличение внутрилиственной концентрации CO_2 . При этом на концентрацию CO_2 в межклеточном пространстве влияет приток CO_2 через устьица. Эта зависимость хорошо описана. С другой стороны, концентрация CO_2 в межклеточном пространстве внутри листа напрямую зависит от оттока углекислоты из межклеточников внутрь клеток, который определяется активностью реакций карбоксилирования и скоростью диффузионных процессов через поверхность мезофилла. Главную роль в этом процессе играет сложная организация мезофилла, которая до сих пор мало используется для анализа фотосинтеза вследствие методических трудностей, связанных со сложной формой и нерегулярным расположением клеток и межклеточных пространств в листе. Диффузионная составляющая этого процесса и ее связь с изотопным соотношением до сих пор остается неизученной. Кроме того, параметры структуры мезофилла могут изменяться в зависимости от условий среды или зависеть от вида растения, являясь результатом эволюционной дивергенции. Для выявления реальных причин и закономерностей изменения параметров листа очень информативными являются исследования растений близкородственных видов растений в разных экологических условиях.

Целью данной работы было изучение изотопного состава $\delta^{13}C$ и структуры мезофилла листа двух видов берез. Выбранные в качестве объектов исследования *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. являются филогенетически близкими видами, произрастают в широком диапазоне климатических условий и имеют протяженный совместный ареал. Исследования проводили в разных географических районах Урала и Западной Сибири. Климатические условия районов исследования характеризовали на основе средних многолетних значений температуры воздуха (T), количества осадков (P) (Matsuura K., Willmott C.J., 2007), а также коэффициента увлажнения (K). На основе средних за год значений температуры воздуха и количества осадков оценивали условия года. Состав изотопов углерода в листьях определяли с помощью CHN-анализатора NA 2500; CE Instruments, Италия), соединенного с изотопным масс-спектрометром (Delta Plus; Finnigan, MAT GmbH, Германия). Детальный анализ внутренней структуры листа проводили с помощью уникального метода «мезоструктуры фотосинтетического аппарата» (Мокроносков, 1978), который был усовершенствован методикой определения трехмерных характеристик клеток сложной формы (Иванова, Пьянков, 2002) и современными методами компьютерного анализа изображений и трехмерной реконструкции (Ivanova et al, 2006). Определяли размеры клеток мезофилла и их количество в единице листовой поверхности. На основе этих показателей рассчитывалось отношение поверхности клеток мезофилла к их объему. Соотношение изотопов углерода, выраженное в промилях, рассчитывали как

$$\delta^{13}C (\text{‰}) = (R_{\text{пробы}}/R_{\text{стандарта}} - 1) * 1000,$$

где R – молярное соотношение тяжелых и легких изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$).

В качестве стандарта для углерода использовали минерализованный образец органического вещества Bee Dee Belemnite.

Анализ изменения изотопного состава углерода в листьях берез из разных ботанико-географических зон показал, что разброс значений составил от $-30,1\%$ до $-26,2\%$ у *Betula pendula* и от $-30,0\%$ до $-26,1\%$ – у *B. pubescens*. Степень варьирования при этом не превышала 3-4% (табл.).

Обнаружена связь между изотопным составом углерода в листьях берез и климатом. $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно коррелировало с количеством осадков ($r = -0.7$, $n = 36$; $P < 0.0001$), с коэффициентом увлажнения ($r = -0.6$, $n = 36$; $P < 0.0001$) и имело положительную связь с температурой воздуха ($r = 0.6$, $n = 36$; $P < 0.0001$). *B. pendula* отличалась наличием сильной связи соотношения изотопов углерода с количеством осадков, температурой и коэффициентом увлажнения, в то время как для *B. pubescens* характерны более слабые корреляции данного параметра с климатом. Результаты однофакторного ANOVA подтверждают существенное влияние климата района произрастания на изменение $\delta^{13}\text{C}$: $F_P(5;30) = 9.67$; $P < 0.0001$; $F_T(6;29) = 8.23$; $P < 0.0001$; $F_K(2;33) = 9.76$; $P = 0.0005$. Кроме того, у *B. pendula*, в отличие от *B. pubescens*, изотопный состав углерода в значительной степени зависел от погодных условий вегетационного сезона.

Таблица. Варьирование параметров листа берез

Параметры листа	<i>Betula pendula</i>	<i>Betula pubescens</i>
$\delta^{13}\text{C}$, ‰	4,3	3,3
Объем клетки палисадного мезофилла	17,9	21,8
Объем клетки губчатого мезофилла	14,6	15,7
Число хлоропластов в клетке палисадного мезофилла	9,3	8,4
Число хлоропластов в клетке губчатого мезофилла	10,5	9,4
Число клеток мезофилла в единице поверхности листа	20,9	20,5

Примечание – В таблице приведены коэффициенты вариации (%). $\delta^{13}\text{C}$ (‰) – соотношение изотопов углерода $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$.

Значения параметров клеток мезофилла у двух видов берез варьировали в пределах 8,4-21,8% (табл.). Нами найдены корреляции между изотопным составом углерода и параметрами мезофилла берез. Оба вида имели отрицательную связь дискриминации углерода с размерами клеток, причем у *B. pendula* эта связь была более сильной ($r = -0.78$, $n = 17$; $P = 0.0002$), чем у *B. pubescens* ($r = -0.47$, $n = 19$; $P = 0.04$). $\delta^{13}\text{C}$ отрицательно коррелировало также с числом хлоропластов в клетке (*B. pendula*: $r = -0.76$; $n = 17$, $P = 0.0003$; *B. pubescens*: $r = -0.47$; $n = 19$; $P = 0.04$). Для двух видов берез установлена положительная корреляция $\delta^{13}\text{C}$ с соотношением поверхности и объема клеток мезофилла, регулирующим скорость диффузии CO_2 . При этом для *B. pendula* также характерны более сильные зависимости между этими параметрами (*B. pendula*: $r = 0.84$; $n = 17$; $P < 0.0001$, *B. pubescens*: $r = 0.44$, $n = 19$; $P = 0.05$).

Снижение $\delta^{13}\text{C}$ в листьях *B. pendula* и *B. pubescens* означает увеличение внутрилиственной концентрации CO_2 . Это может быть вызвано увеличением притока CO_2 из внешней среды внутрь листа через устьица или снижением скорости карбоксилирования. Известно, что около 70% азота в листьях приходится на ферменты карбоксилирования. Анализ изменения содержания азота в изученных образцах показал отсутствие связи между содержанием азота в листе и дискриминацией. Полученные результаты указывают на то, что изменение значений $\delta^{13}\text{C}$ у обоих видов берез связано не столько с карбоксилированием, сколько с диффузионными процессами. Найденные нами корреляции между $\delta^{13}\text{C}$ и параметрами фотосинтетических клеток подтверждают наличие тесной связи изотопного состава углерода с диффузионной проводимостью листа для CO_2 .

Различия между исследованными видами берез в изменении $\delta^{13}\text{C}$, на наш взгляд, связаны с их экологическими особенностями. *B. pubescens* предпочитает более влажные местообитания, по сравнению с *B. pendula*, следовательно, изотопный состав углерода этого вида в меньшей степени зависит от устьичной регуляции поглощения CO_2 .

Список литературы

Ivanova L., Pyankov V. 2002. Vliyaniye ekologicheskikh faktorov na strukturnye pokazateli mesofilla lista [The influence of environmental factors on the structural parameters of leaf mesophyll] // Bot. J. Vol.

87, №12. P. 17-28. [In Russian] (Иванова Л.А., Пьянков В.И. 2002. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журн. Т. 87, №12. С. 17-28.

Ivanova L., Petrov M., Kadushnikov R. 2006. Determination of mesophyll diffusion resistance in *Chamaerion angustifolium* by the method of three-dimensional reconstruction of the leaf cell packing // Russ. J. Plant Physiol. Vol. 53, № 3. P. 316–324. [In Russian with English abstract] (Иванова Л.А., Петров М.С., Кадушников Р.М. 2006. Определение диффузионного сопротивления мезофилла *Chamaerion angustifolium* методом трехмерной реконструкции клеточной упаковки листа // Физиол. раст. Т. 53, № 2. С. 354-363. doi: 10.1134/S1021443706030058.

Farquhar G., Ehleringer J. Hubick K. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. Vol. 40. P.503-537.

Matsuura K., Willmott C.J. 2007. Terrestrial air temperature: 1900-2006 Gridded Monthly Time Series. Terrestrial Precipitation: 1900-2006 Gridded Monthly Time Series Ver. 1.01. URL. [http:// climate. geog.udel.edu/climate](http://climate.geog.udel.edu/climate).

Mokronosov A.T. 1978. Mezostruktura i funktsionalnaya aktivnost fotosinteticheskogo apparata [Mesostructure and functional activity of photosynthetic apparatus] // Mezostruktura i funktsionalnaya aktivnost fotosinteticheskogo apparata [Mesostructure and functional activity of photosynthetic apparatus] / A. T. Mokronosov (ed.). Sverdlovsk: Izdatelstvo UrGU. P. 5–31. [In Russian] (Мокронос А.Т. 1978. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата / под ред. А.Т.Мокроносова. Свердловск, Изд-во УрГУ. С. 5-31.

The relationships between mesophyll cells parameters and foliar $\delta^{13}\text{C}$ of birches

Migalina S. V.*, Ivanova L. A., Ronzhina D. A., Ivanov L. A.

Yekaterinburg, Botanical Garden UB RAS

*E-mail: Fterry@mail.ru

Foliar carbon isotope composition has been studied in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. populations from different geographical points in the Urals and Western Siberia. Studied birch species are phylogenetically closely related species, grow together over vast areas in a wide range of climatic conditions. $\delta^{13/12}\text{C}$ values in leaves of both birch species varied from -26-27 to -30‰. A relationship between carbon isotope composition in birch leaves and climate was found. Other hand correlations between $\delta^{13}\text{C}$ and mesophyll structural parameters were observed. Both species had negative correlation of $\delta^{13}\text{C}$ with cell volume and chloroplast number in cell, and positive relation of $\delta^{13}\text{C}$ with the ratio of the surface area to the volume of mesophyll cells. Obtained results show that there is close relationship between carbon isotope composition in birch leaves and mesophyll diffusion conductance for CO_2 .

МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЙСТВИЯ СОЛЕЙ КАДМИЯ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ СОРТА "МИРОНОВСКАЯ 808"

Муртузова А.В.*

Махачкала, Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

*E-mail: vlasova.sashaasv@yandex.ru

Среди поллютантов, оказывающих негативное влияние на человека, ТМ занимают второе место, уступая только пестицидам и опережая двуокись углерода и серы. Одним из наиболее токсичных для живых организмов среди ТМ считается кадмий. Как показывают исследования, на протяжении последних десятилетий содержание его в окружающей среде – в воздухе, воде и почве неуклонно повышается. Основная причина – хозяйственная деятельность человека, связанная с развитием промышленности (химическая, электротехническая, металлургическая - выплавка полиметаллических руд), в результате которой кадмий проникает в почву со сточными водами этих предприятий. Другой не менее важный источник загрязнения среды - минеральные удобрения (высокие дозы фосфорных удобрений), интенсивно вносимые в почву и гербициды. Кадмий, активно поглощаясь корнями растений, может перемещаться в надземные органы, плоды и семена, аккумулируясь в растении, и, сохраняя токсические свойства в течение продолжительного времени (Лайдинен и др., 2011). Посколь-

ку способность к накоплению кадмия отличается не только между видами, но и между сортами, мы решили исследовать влияние различных концентраций солей кадмия на морфологические, биофизические и биохимические показатели изогенных линий пшеницы сорта «Мироновская 808».

Изучение всхожести семян изогенных линий показало, что на третьи сутки после посева процент проросших семян, по сравнению с контрольным вариантом, под влиянием солей кадмия уменьшался, тем сильнее, чем выше была концентрация металла в субстрате. Но при концентрации растворов кадмия 10^{-5} М, 10^{-6} М ингибирование прорастания семян носило временный характер, и на пятые-седьмые сутки всхожесть приближалась к контрольным значениям. При использовании более высоких концентраций кадмия (10^{-4} М) количество проросших семян изогенных линий Rht 13 и Rht 17 оставалось на уровне 70% от контроля. Самой устойчивой к кадмию оказалась изогенная линия Rht 9, причем при концентрациях металла (10^{-5} и 10^{-6} М) количество проросших семян соответствовало контрольным. При увеличении концентрации Cd (10^{-4}) количество проросших семян не на много (3%) отличалось от контрольных. Те же закономерности можно наблюдать у семян, проклюнувшихся на 5 сутки: самой устойчивой при всех концентрациях была изогенная линия Rht 9, затем линия Rht 17 и, наконец, Rht 13. Обнаруженная в наших опытах задержка начала прорастания семян может быть связана с воздействием кадмия на митотическую активность клеток и растяжение клеток зародыша. По данным ряда авторов, ионы металлов могут взаимодействовать с аминокислотами, поступающими из запасующих тканей семени в процессе роста зародыша. Аминокислоты нейтрализуют действие ионов металла и, только после того, как избыток кадмия будет переведен в нетоксичную форму, у корня и стебля появляется возможность задействовать эти аминокислоты для ростовых процессов. Исследования показали, что семена пшеницы изогенных линий обладают высокой металлоустойчивостью и способны прорасти в присутствии довольно высоких концентрациях кадмия в корнеобитаемой среде.

Наблюдение показали, что ингибирующее действие металла в отношении таких ростовых параметров, как длина корня, высота побега и накопление подземной и надземной биомассы при концентрации Cd 10^{-6} М уменьшается в процессе онтогенеза злаков. Наиболее ярко это проявилось в отношении роста корня. Такие же зависимости фиксировали у всех трех линий. При исследовании минимальной концентрации солей кадмия наблюдалось слабое замедление ростовых процессов.

Применение более высоких, концентраций соли кадмия приводило к торможению всех ростовых процессов, уже на фазе проростков. Очевидно, что уже на ранних этапах развития растений клетки утрачивали способность к делению, однако, рост корня и побега продолжался в этот период, видимо, за счет растяжения клеток. Дальнейшее увеличение концентрации приводило к гибели растений всех изогенных линий.

Изучение влияния различных концентраций кадмия на размеры (длину, ширину и площадь) листовых пластинок проростков показало, что уменьшение этих параметров в исследуемых концентрациях (относительно контроля) происходило одинаково у листьев разных ярусов, то есть независимо от фазы развития растений, что мы связываем с особенностями морфогенеза однодольных растений, у которых примордии первых трех листьев сформированы уже в зародыше на первом этапе органогенеза, в результате степень ингибирования кадмием начального роста листовых пластинок первых двух листьев оказалась одинаковой.

При максимальной исследуемой концентрации (10^{-4} М) происходит нарушение процесса листообразования (Nazar al., 2012): листовые пластинки первого листа были свернуты в трубочку, а второго не формировались вообще.

Сравнение отношения биомассы побега к биомассе корня пшеницы при концентрации 10^{-6} М показало, что отношение биомассы побега к биомассе корня увеличивалось (накопление биомассы корней угнеталось в гораздо большей степени, чем побегов), а в фазе вторых листьев оставалось на уровне контрольных значений, что свидетельствует о снижении ингибирующего действия кадмия в отношении накопления подземной биомассы в эти фазы развития злаковых. При использовании более высокой концентрации кадмия (10^{-4} М), рост корня и побега в фазе проростков практически полностью прекращается.

В растительной клетке большие концентрации кадмия приводят к окислительному стрессу, связанному с усилением генерации активных форм кислорода (АФК), которые, в свою очередь, индуцируют денатурацию белков, повреждение нуклеиновых кислот и интенсификацию процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ), ведущую к накоплению малонового диальдегида (МДА). Нами

показано, что на пятые сутки в проростках концентрация МДА превышает контрольные значения во всех трех изучаемых линиях, а на десятый и пятнадцатый дни у линий Rht 9 и Rht 17 экспериментальные показатели были меньше контроля, что можно связать с включением адаптационных протекторных механизмов и усилением барьерной функции в ходе онтогенеза.

В ответ на усиление генерации АФК наблюдается активация антиоксидантной защитной системы (АОС), состоящей из антиоксидантных ферментов (пероксидазы, каталазы, глутатионпероксидазы, супероксиддисмутазы, ферментов аскорбат-глутатионового цикла и др.) и низкомолекулярных метаболитов (аскорбиновой кислоты, α -токоферола, глутатиона, каротиноидов, протектора полифункционального действия – пролина и др.). Исследование количественного содержания пролина показало, что как в побегах, так и в корнях, на десятые и пятнадцатые сутки происходило значительное увеличение содержания пролина относительно контрольных данных, что коррелирует со снижением накопления продуктов ПОЛ в клетках. Возможно, на данном этапе развития именно пролин является основным, наиболее важным защитным механизмом растений.

Снижение ингибирующего воздействия кадмия в отношении ряда ростовых показателей в процессе развития связано с постепенным уменьшением концентрации токсичных ионов в клетках в результате работы различных механизмов детоксикации металлов. Наиболее известными среди них являются: иммобилизация кадмия клеточными стенками корней, связывание органическими кислотами, аминокислотами, фитохелатинами в цитоплазме, образование особых белков металлотиионов, компартментация и накопление их в вакуолях клеток (Rodríguez-Serrano et al., 2009).

Таким образом, в результате проведенных нами экспериментов показано, что семена изогенных линий пшеницы сорта «Мироновская 808» - обладают высокой устойчивостью к кадмию, благодаря которой они способны даже при достаточно высоких концентрациях кадмия в корнеобитаемой среде сохранять почти 100%-ную всхожесть. Наиболее устойчивы семена изогенной линии Rht 9. Ингибирующее действие кадмия, применяемого в концентрациях 10^{-5} - 10^{-6} М на рост растений незначительно. Увеличение концентрации ионов металла (10^{-4}) ведет к торможению роста, по всем основным ростовым показателям, что в наибольшей степени отражается на длине корня и накоплении его биомассы. Более того, при росте семян в среде с концентрацией металла (10^{-4} М) зафиксирована полная остановка роста на фазе проростков пшеницы (10 суток) и дальнейшая их гибели (15 суток). Устойчивость семян к токсическому действию кадмия может быть связана с тем, что металл проникает в семена только на последней стадии их набухания.

Отмечено, накопление значительной концентрации МДА относительно контрольных показателей в побегах изогенной линии Rht 13, что свидетельствует о высокой степени окислительных процессов, которые к десятым суткам подавляются полифункциональным протектором пролином. Изучение влияния кадмия на рост изогенных линий пшеницы, находящихся в фазе проростков, показало, что с увеличением концентрации кадмия в субстрате все изученные ростовые параметры по отношению к контролю уменьшались. Степень ингибирования ростовых процессов зависела от концентрации металла и носила прямо пропорциональную зависимость.

Статистически достоверное снижение всех ростовых показателей происходило в присутствии всех исследуемых концентраций кадмия. В большей степени у растений ингибировались рост корня и накопление подземной биомассы, в меньшей - рост побега, размеры листовой пластинки, накопление надземной массы. Очевидно, это связано с тем, что корень является первым барьером на пути поступления кадмия из почвы в растение и, уже на ранних этапах развития он выполняет важнейшую функцию по аккумуляции и выведению металла.

Исследуя влияние солей кадмия на проростки пшеницы разных линий мы работали в основном с биометрическими параметрами этих растений. Так как биометрические показатели являются результатом изменений на молекулярном уровне, было исследовано действие металла на процессы фотосинтеза. Наиболее чувствительна к ионам металлов ФС II, активность которой оценивается на основании анализа кинетики флуоресценции хлорофилла.

Были сняты характеристические кривые NPQ, qP и qN отражающие ту часть нефотохимического тушения, которая связана с рассеиванием энергии возбуждения антенного хлорофилла в виде тепла. Как было показано, этот показатель хорошо характеризует избыточно поглощенную световую энергию.

В контрольных образцах Rht 9 происходило резкое увеличение qN , что может быть результатом угнетения активности цикла Кальвина, а также нарушения утилизации фотосинтетической энергии. Зафиксированное уменьшение же qP в опытном образце мы связываем с нарушениями в цепи транспорта электронов, также происходило резкое падение тока электронов параллельно со снижением тепловой диссипации на фоне падения эффективности фотосинтеза почти в два раза от контрольной. У линии Rht 13 поток электронов не стабилен, более того, он дважды падает практически до 0.

Происходили немонотонные изменения (эффекты Каутского). Первая волна, или быстрая индукция флуоресценции (БИФ), характеризует реакции первичного электронного транспорта; более медленные изменения, или медленная индукция флуоресценции (МИФ), отражает протекание энзиматических реакций.

После длительной темновой адаптации ферменты цикла Кальвина частично инактивированы. Их световая активация наблюдается в течение первых минут освещения. Во время этого периода конечным акцептором электронов служит O_2 вместо CO_2 . Кислородозависимый (реакция Меллера, аскорбат-пероксидазный цикл) поток электронов, так же как и циклический перенос электронов в ФС I, создает большой протонный градиент, который может использоваться для синтеза АТФ только после фотоактивации цикла Кальвина. Это приводит к сильному энергетическому нефотохимическому тушению флуоресценции в первые минуты освещения листа (характеризующемуся низкими значениями Fm^*), которое несколько снижается после возобновления фиксации CO_2 и потребления АТФ.

Используя кривые индукции флуоресценции, были разделены различные типы флуоресценции, приводящие к снижению квантового выхода ФС II. Быстрое восстановление, происходящее в первые 30-60 секунд, отражает перераспределение энергии связанное с нефотохимическим тушением флуоресценции, происходящим параллельно со снижением ΔpH тилакоидных мембран (энергетическое тушение). Более медленные процессы нефотохимического тушения, протекающие в первые 10-30 минут связаны с перераспределением энергии возбуждения в пользу ФС II. Исходя из анализа формы, кинетики индукционной кривой (её медленной - восстановительной фазы), можем говорить о восстановлении различных компонентов нефотохимического тушения флуоресценции, степени фотоингибирования, электронном транспорте между стромой (или цитоплазмой) и переносчиками электронов в тилакоидных мембранах.

Список литературы

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Способность к накоплению кадмия у *Bromopsis inermis* и *Setaria viridis* (Poaceae) // Раст. ресурсы. 2011. В. 3. – С. 64–72.

Nazar R., Iqbal N., Masood A., Khan M. I. R., Syeed S., Khan N.A. Cadmium toxicity in plants and role of mineral nutrients in its alleviation // Amer. J. Plant Sci., 2012. v. 3. p. 1476–1489.

Rodríguez-Serrano M., Romero-Puertas M. C., Pazmino D. M., Testillano P. S., Risueno M. C., Del Río L. A. Cellular response of pea plants to cadmium toxicity: cross talk between reactive oxygen species, nitric oxide, and calcium. // Plant Physiol., 2009. v.150, 229–243 p.108.

The studying effects of salts of cadmium on morphological and biochemical rates of isogenic lines of wheat "Mironovskaya 808"

Murtuzova A. V.

Makhachkala, Precaspian Institute of Biological Resources DSC RAS

E-mail: vlasova.sashaasv@yandex.ru

It is shown that all concentrations of cadmium salts give rise to inhibition of growth, accumulation of biomass and slowing of germination. The root system was subjected to the greatest inhibition in all indices. Increasing the concentration of cadmium ions in the nutrient medium of germination leads to inhibition of growth in all basic growth parameters, root length and accumulation of its biomass. In the process of development of annual cereals, the inhibitory effect of cadmium used in concentrations of 10^{-5} - 10^{-6} M on plant growth is weakened. Higher concentrations, cadmium (10^{-4} M) lead to a complete halt in the growth of cereals in the seedling phase and their subsequent death. Notably, the accumulation of a significant concentration of MDA relative to the control indicators, which indicates a high degree of oxidative processes, which by the tenth day are suppressed by the multifunctional proton protector.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ Na, Cl и K В ТКАНЯХ ОРГАНОВ ГАЛОФИТА *SUAEDA ALTISSIMA* В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ

Орлова Ю. В.*, Майорова О. В., Халилова Л. А., Балнокин Ю. В.
Москва, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

*E-mail: orl-jul@mail.ru

Большинство галофитов характеризуется интенсивным ростом при высоком содержании Cl⁻ и Na⁺ в надземных органах. В условиях засоления важной особенностью этих растений является быстрый транспорт, поглощенных неорганических ионов, и их градиентное распределение в системе почва-корень-побег. Накопление ионов в клетках позволяет создавать высокое осмотическое давление вакуолярного сока, внося значительный вклад в снижение водного потенциала и поглощению воды даже в отсутствие транспирации (Балнокин с соавт. 2004). Накопление Cl⁻ и Na⁺ до высокого уровня в побегах галофитов предполагает большие нетто-потоки этих ионов в восходящем направлении, а также дифференциальное распределение в тканях надземных органов в соответствии с потребностью растения поддерживать осмотические градиенты и избегать накопления Cl⁻ и Na⁺ в активно метаболизирующих частях растения и генеративных органах. В растениях транспорт ионов может происходить классическим путем через симпласт клетки с участием ионных каналов и транспортеров, а также по апопласту клеток. По апопласту клеток эпидермы и коры боковых корней ионы могут быстро доставляться в надземные органы минуя эндодермальный барьер. Известно, что барьерные свойства эндодермы при росте растений на засоленном субстрате становятся более выраженными (Krishnamurthy et al., 2009). Мы предположили, что у *S. altissima* в боковых корнях транспорт Cl⁻ и Na⁺ в аксиальном направлении осуществляется не только по ксилеме, т.е. путем, контролируемым эндодермой, но и по апопласту тканей, лежащих снаружи от эндодермы, т.е. по апопласту эпидермы и коры. При этом ионы Cl⁻ и Na⁺ из апопласта эпидермы и коры боковых корней, по-видимому, могут беспрепятственно проникать в ксилему главного корня, поскольку рост боковых корней осуществляется из перицикла главного корня, который расположен с внутренней стороны от эндодермы и транспортироваться дальше в надземные органы.

Растения *Suaeda altissima* (L.) Pall. выращивали в условиях водной культуры в питательном растворе Робинсона и Даунтона (1985), в который был добавлен NaCl в конечных концентрациях 3, 100, 250, 500 или 750 мМ. Из сухого растительного материала (корень, корневая шейка, стебель, лист) растений, выращенных при разных концентрациях NaCl в питательном растворе, получали водные экстракты и измеряли содержание Cl⁻, Na⁺ и K⁺ с помощью пламенного фотометра. Распределение ионов по тканям органов изучали с помощью рентгеновского микроанализа, совмещенного со сканирующей электронной микроскопией (СЭМ). Для каждого варианта эксперимента было проанализировано не менее чем 3 поперечных среза, взятых из разных растений, и не менее чем три локальные зоны на срезе для каждой ткани.

Было исследовано содержание Na⁺, K⁺ и Cl⁻ в вегетативных органах *S. altissima* (корень, стебель, лист), а также в корневой шейке (переходная зона между главным корнем и стеблем) при концентрациях NaCl в питательном растворе: 3, 250, 500 и 750 мМ. С повышением наружной концентрации соли в этом диапазоне содержание ионов Na⁺ и Cl⁻ во всех органах и корневой шейке возрастало, содержание K⁺ в побеге снижалось, а в корнях возрастало. Самое высокое содержание Na⁺ (600-800 ммоль кг⁻¹ в расчете на сырой вес) наблюдалось в листьях и стеблях при 750 мМ NaCl. Несколько меньше накапливалось Na⁺ в корневой шейке и существенно меньше в корнях. *S. altissima* аккумулировала также ионы Cl⁻. Содержание Cl⁻ превышало содержание Na⁺ в корнях и корневой шейке при всех концентрациях NaCl в питательной среде. Самое высокое содержание Cl⁻ было обнаружено в корневой шейке (около 700 ммоль кг⁻¹ при 750 мМ NaCl), немного меньше в стеблях и листьях. Меньше всего ионов Cl⁻ накапливалось в корнях (340 ммоль кг⁻¹ при 750 мМ NaCl).

Исследование поперечных срезов органов с помощью сканирующего электронного микроскопа, совмещенного с рентгеноспектральным микроанализатором, позволило выявить распределение элементов Na, Cl и K в тканях органов *S. altissima*. Все три элемента неравномерно распределены по тканям корня, корневой шейки, стебля и листа *S. altissima*, особенно отчетливо это наблюдалось при высокой концентрации NaCl в питательном растворе (750 мМ). Элементное картирование поперечного среза бокового корня с типичным первичным анатомическим строением, показало, что содержание Na, Cl и K в коре и эпидерме выше, чем в центральном цилиндре. При этом натрий обнаруживался в большей степени в клеточных стенках, чем в вакуолях, несмотря на высокий уровень засоления питательной среды (750 мМ NaCl). Хлора и калия, наоборот, было больше в протопластах и меньше в клеточных стенках. В стеле корня натрий содержался преимущественно в стенках кси-

лемных сосудов, а хлор и калий, обнаружались как в стенках, так и просветах сосудов. Корень и стебель разделены переходной зоной – гипокотилем, на протяжении которого осуществляется изменение проводящей системы от корневого к стеблевому строению. Картирование элементов проводили в базальной части гипокотыля. В отечественной литературе для топографического обозначения этой зоны используют термин «корневая шейка», а в англоязычной – «коллет». На поперечном срезе бо́льшая центральная часть корневой шейки занята механическими клетками либриформа и сосудами вторичной ксилемы. Na, Cl и K, находились в сильно утолщенных клеточных стенках волокон либриформа, а также в стенках и просветах сосудов ксилемы. При этом засоление вызывало накопление Na и Cl в этих тканях. Также много Na и Cl присутствовало в наружных слоях перидермы (вторичная покровная ткань, состоящей из феллогена, феллемы и феллодермы). Особенно много в перидерме содержалось Cl. В самом центре корневой шейки расположены сосуды первичной ксилемы, однако при переходе корня к стеблю на этом месте появлялись паренхимные клетки сердцевины, и объем, занимаемый этой тканью постепенно увеличивался. При этом высокое содержание Cl и Na при засолении было характерно для этих клеток. Содержание калия также было более высоким в перидерме и сердцевине, чем в области, содержащей проводящие элементы. Способность клеток перидермы и сердцевинны накапливать K особенно хорошо видна в отсутствие NaCl в питательном растворе. Калий в этих условиях накапливался вместо натрия. Крупными хорошо вакуолизированными паренхимными клетками сердцевинны представлена значительная часть объема стебля *S. altissima*. Затем по периферии стебля расположены проводящие пучки, над которыми находятся первичная кора и эпидерма. При засолении и в контроле больше всего Na, Cl и K находилось в клетках сердцевинны, несколько меньше в покровных тканях и коре, и меньше всего в проводящих пучках. Сердцевина особенно много накапливала хлора. Игольчатой формы листья *S. altissima* имели типичное коронарно-сведоидное анатомическое строение. При 750 мМ NaCl, самое высокое содержание Na было найдено в водоносной паренхиме и хлоренхимной обкладке. Меньше всего натрия содержалось в проводящих пучках. У растений, выращенных при низких значениях NaCl в питательном растворе, натрия больше всего было в хлоренхимной обкладке и наружных тканях листа (мезофилл + эпидерма). Содержание Cl в водоносной паренхиме растений, выращенных, как при высокой, так и при низкой концентрациях NaCl, существенно превышало таковое в других тканях. Меньше всего Cl было обнаружено в мезофилле и эпидерме. Распределение K по тканям листа было таким же, как распределение Cl. Исключение составила хлоренхимная обкладка, обнаружившая при 750 мМ NaCl наименьшее содержание калия.

Изучение распределения и содержания ионов в системе корень-побег показало, что в целом клетки всех органов *S. altissima*, сохраняя жизнеспособность в условиях сильного засоления, аккумулялировали Na^+ и Cl в количествах близких к содержанию этих ионов в органах ряда соленакапливающих галофитов (эугаллофитов) [Балнокин и др., 2005], что позволяет отнести *S. altissima* к этой группе растений. Засоление приводило к снижению содержания K^+ в надземных органах до более низкого уровня, чем в корнях. Содержание K^+ в корнях в отсутствие засоления было наименьшим (приблизительно 70 ммоль кг^{-1}) и возрастало по мере увеличения концентрации NaCl в питательном растворе, достигая более $200 \text{ ммоль кг}^{-1}$. Изучение распределения элементов в тканях корня с помощью рентгеновского микроанализа показало, что K и Cl в большей степени присутствовали в протопластах клеток коры, эпидермы и клеток центрального цилиндра при всех условиях опыта, однако Na преимущественно был локализован в апопласте клеток. Данные по анализу содержания ионов и их распределению по тканям и клеткам указывают на повышение содержание калия в корне по мере увеличения концентрации NaCl. Способность растений сохранять K^+ в клетке может быть важным механизмом солеустойчивости (Балнокин, 2012). Высокое отношение K/Na в клетках корня *S. altissima* свидетельствует о их способности эффективно поддерживать клеточный гомеостаз в условиях засоления. Высокие концентрации Na^+ в наружной среде приводят к деполяризации плазмалеммы, что способствует утечке K^+ из клеток через активированные деполяризацией каналы. По-видимому, H^+ -АТФаза плазмалеммы клеток коры и эпидермы корня *S. altissima* эффективно восстанавливает электрохимический потенциал на мембране. Это предотвращает потерю K^+ клеткой, а также способствует эффективной работе Na^+/H^+ антипортера. Выведение Na^+ с помощью антипортера из клетки снижает его токсические концентрации в цитоплазме и способствует поступлению этого иона в апопласт клеток коры и эпидермы. Дальнейший транспорт Na^+ в надземные органы, по-видимому, осуществляется по апопласту, минуя эндодермальную барьер корня.

Относительно высокое содержание Na^+ и Cl в некоторых тканях, таких, например, как сердцевина стебля, водоносная паренхима листа, могут указывать на защитную функцию этих тканей. Депонирование Na^+ и Cl в их клетках в условиях засоления может снижать содержание этих ионов в

тканях, несущих большую метаболическую нагрузку, и этим предотвращать токсическое действие этих ионов. Полученные данные указывают на избирательность систем, осуществляющих загрузку ионов в ксилему корня, и более выраженный эндодермальный барьер для ионов Na^+ , чем для ионов Cl^- и K^+ , а также свидетельствуют в пользу существенного вклада в транспорт Na^+ и Cl^- в надземные органы клеточных стенок эпидермы и коры корня. Эти данные свидетельствуют также в пользу того, что в стебле происходит ионная разгрузка ксилемы в клетки сердцевинны. Преодолевшие эндодермальный барьер ионы Na^+ , Cl^- и K^+ также движутся с транспирационным током в надземные органы, Cl^- и K^+ преимущественно по сосудам ксилемы, Na^+ по стенкам ксилемных сосудов и клеточным стенкам паренхимы центрального цилиндра. Транспорт Cl^- и K^+ в корне в надземные органы происходит не только по апопласту, но и по симпласту, о чем свидетельствует локализация Cl^- и K^+ в протопластах разных тканей корня и надземных органов. Ионы натрия, продемонстрировали высокое «сродство» к клеточным стенкам и стенкам ксилемных сосудов у всех исследованных органов. Однако, они были найдены в протопластах фотосинтезирующих тканей листа, хлоренхимной обкладки, мезофилла. *S. altissima* относится к С4 растениям и Na^+ в этих тканях, по-видимому, выполняет роль противоиона для аспартата.

Наличие обходного апопластного пути для ионов в корневой системе *S. altissima* предполагает транспорт Cl^- и Na^+ в осевом направлении по апопласту коры и эпидермы боковых корней с последующей их загрузкой в ксилему главного корня, что снижает долю участия плазматических мембран эндодермы и паренхимных клеток центрального цилиндра боковых корней в регуляции восходящих потоков этих ионов.

Список литературы

Балнокин Ю. В., Куркова Е. Б., Мясоедов Н. А., Луньков Р. В., Шамсутдинов Н. З., Егорова Е. А., Бухов Н. Г. (2004) Структурно-функциональное состояние тилакоидов у галофита *Suaeda altissima* L. в норме и при нарушении водно-солевого режима под действием экстремально высоких концентраций NaCl // Физиология растений. Т.51. С. 905-912.

Krishnamurthy P., Ranathunge K., Franke R., Prakash H.S., Schreiber L., Mathew M.K. (2009) The role of root apoplastic transport barriers in salt tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) // Planta. Vol. 230. P.119-34.

Балнокин Ю. В., Котов А. А., Мясоедов Н. А., Хайлова Г. Ф., Куркова Е. Б., Луньков Р. В., Котова Л. М. (2005) Участие дальнего транспорта Na^+ в формировании градиента водного потенциала в системе среда-корень-лист у галофита *Suaeda altissima*. // Физиология растений. Т. 52. С.549-557.

Балнокин Ю. В. Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений. М.: Наука, 2012. 99 с.

Distribution of Na, Cl and K in tissues of halophyte organs *Suaeda altissima* under salinity conditions

Orlova Y. V.*, Majorova O.V., Khalilova L. A., Balnokin Y. V.

Moscow, Timiryasev Plant Physiology Institute RAS

*E-mail: orl-jul@mail.ru

The differential distribution of Na, Cl, and K elements in the tissues of organs of *S. altissima* under salinity stress obtained using X-ray methods has been demonstrated. Sodium is the most detectable in the cell walls of the cortex and stele cells. Chlorine and potassium, on the contrary, were larger in protoplasts and less in cell walls. The presence of a bypass apoplastic pathway for ions in the root system of *S. altissima* is discussed.

АЛЬТЕРНАТИВНАЯ ОКСИДАЗА 2 *CHLAMYDOMONAS REINHARDTII*:

РЕГУЛЯЦИЯ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ

Остроухова М. В.*, Залуцкая Ж. М., Ермилова Е. В.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

*E-mail: m15894@mail.ru

У эукариотических микроорганизмов, растений и грибов кроме чувствительного к действию цианида дыхательного пути, включающего цитохромы, есть также нечувствительный к действию цианида альтернативный путь. Альтернативный путь состоит из единственного компонента: локализованной во внутренней мембране митохондрий альтернативной оксидазы (АОХ), которая у зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* Dang представлена двумя белками АОХ1 и АОХ2. Наши предыдущие исследования (Zalutskaya et al., 2015; 2016) указывают на то, что АОХ может представ-

леть собой один из ключевых компонентов адаптации *C. reinhardtii* к стрессовым условиям.

На протяжении длительного времени существовало мнение о том, что экспрессия генов подсемейства *AOX2* носит конститутивный характер. Однако, по нашим данным у *C. reinhardtii* транскрипция *AOX2* индуцируется в условиях гипоксии (Ostroukhova et al., 2017). Адаптация к условиям гипо- и аноксии имеет для фотосинтезирующих организмов особое значение, так как в течение ночи из-за прекращения функционирования фотосинтетического аппарата и активного дыхания концентрация кислорода в среде постепенно снижается, что особенно важно для водных и почвенных фотосинтезирующих микроорганизмов, к которым относится и *C. reinhardtii*.

Ключевым регулятором транскрипции нескольких десятков генов *C. reinhardtii* в условиях гипо/аноксии является транскрипционный фактор CRR1. Промотор гена *AOX2* содержит потенциальный мотив для связывания CRR1. Методом экспрессии искусственных микроРНК нами был получен штамм (*amiRNACRR1-101*) со сниженным уровнем регулятора CRR1. В ходе исследований установлено, что ген *AOX2* находится под контролем регулятора CRR1 в условиях аноксии. Кроме того, показано, что при удалении серы из среды («световая аноксия») индукция *AOX2* также контролировалась транскрипционным фактором CRR1.

Известно, что в клетках *C. reinhardtii* транскрипция нескольких генов, индуцированная в ответ на отсутствие кислорода в среде, также активируется в условиях отсутствия меди. Ген *AOX2* также положительно регулируется дефицитом меди на уровне транскрипции с участием CRR1. Вместе с тем, сохранение некоторого увеличения *AOX2*-транскриптов в трансформанте *amiRNACRR1-101* в среде без меди позволяет предположить наличие дополнительного (CRR1-независимого) механизма регуляции гена *AOX2*.

Таким образом, нами впервые показана индукция гена, кодирующего альтернативную оксидазу из подсемейства *AOX2*, в условиях гипоксии и дефицита меди; контроль транскрипции находится под контролем транскрипционного фактора CRR1. Полученные данные позволяют нам пересмотреть существующую ранее парадигму о белках семейства *AOX2* как конститутивно синтезируемых и не вовлеченных в ответы на действие стрессоров. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант №16-04-00233а).

Список литературы

Ostroukhova M., Zalutskaya Z., Ermilova E. 2017. New insights into *AOX2* transcriptional regulation in *Chlamydomonas reinhardtii* // European Journal of Protistology. Vol. 58. P. 1–8. 10.1016/j.ejop.2016.11.005

Zalutskaya Z., Lapina T., Ermilova E., 2015. The *Chlamydomonas reinhardtii* alternative oxidase 1 is regulated by heat stress // Plant Physiology and Biochemistry. Vol. 97. P. 229–234. 10.1016/j.plaphy.2015.10.014

Zalutskaya Z., Ostroukhova M., Ermilova E. 2016. The *Chlamydomonas* alternative oxidase 1 is regulated by cadmium stress: New insights into control of expression // Environmental and Experimental Botany. Vol. 130. P. 133-140. 10.1016/j.envexpbot.2016.05.015

The alternative oxidase 2 of *Chlamydomonas reinhardtii*: regulation under stress conditions

Ostroukhova M.*, Zalutskaya Z., Ermilova E.

Saint-Petersburg, Saint-Petersburg State University

*E-mail: m15894@mail.ru

The alternative oxidase (AOX) mediates cyanide-resistant respiration, which bypasses proton-pumping complexes III and IV of the cytochrome pathway to directly transfer electrons from reduced ubiquinone to molecular oxygen. In *Chlamydomonas reinhardtii* AOX is a monomeric protein that is encoded by two genes of discrete subfamilies, *AOX1* and *AOX2*. Like other photosynthetic organisms *C. reinhardtii* cells frequently experience periods of hypoxia. To examine *AOX2* transcriptional regulation, real-time PCR analysis and artificial microRNA method were employed. The *C. reinhardtii* *AOX2* gene is up-regulated by oxygen or copper deprivation. Together, our results imply that the *AOX2* gene is a stress-inducible and is regulated by the copper response regulator 1 (CRR1), probably together with yet-unknown regulatory factor(s). This work was supported by RFBR (research grant №16-04-00233a).

РАДИАЛЬНЫЙ ТРАНСПОРТ ВОДЫ В КОРНЕ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

Панфилова О. Ф.*, Пильщикова Н. В.

Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева

*E-mail: panfilova.of@yandex.ru

Характерной особенностью всех живых организмов является непрерывная циркуляция внутренней водной среды. Это обеспечивает взаимосвязь между отдельными клетками, тканями и органами, трофическую и гуморальную регуляцию, поддержание гомеостаза и функционирование организма как единого целого. Моторная роль контрактильных систем кровообращения у животных хорошо изучена и не вызывает сомнения. Природа транспорта воды у растений изучена несравненно слабее. Одним из актуальных вопросов является природа корневого давления, понимание его роли в общем водообмене растения. Наибольшим признанием пользуется осмотическая гипотеза, согласно которой корневое давление возникает вследствие осмотического насасывания воды раствором, находящимся в сосудах ксилемы. Живым клеткам по радиусу корня отводится пассивная роль. Д.А. Сабинин дополнил эту гипотезу представлением о роли дыхания в поддержании осмотического давления в сосудах путем секреции ионов. Между тем уже давно отмечались факты, находящиеся в противоречии с осмотической гипотезой. В связи с этим представляют несомненный интерес выводы Дж. Ч. Боса о сходстве пульсирующих механизмов у растений и животных и нагнетанию воды корнем благодаря перистальтической волновой пульсации клеток (Пильщикова, Панфилова, 2017).

На кафедре физиологии растений РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева более 70 лет продолжают исследования феномена корневого давления, начатые под руководством Н.А. Максимова в 40-х годах. Было установлено, что нагнетание воды корнем, проявляющееся в плаче и гуттации, тесно связано с энергетическим обменом корня. Полученные данные свидетельствуют о том, что энергия тратится на сам механизм поступления воды. Осмотическое давление (ОД) пасоки играет в процессе нагнетания воды вспомогательную роль, обеспечивая удержание воды в сосудах и снижая сопротивление активному нагнетанию воды.

В доказательство осмотической гипотезы обычно приводят ход изменений скорости экссудации при переносе корней из воды в раствор: в начале она резко снижается, а затем постепенно увеличивается. Такое увеличение объясняют повышением ОД пасоки. Однако, при увеличении концентрации наружного раствора активное давление возрастает быстрее, чем осмотическое давление пасоки. Выравнивание концентрации пасоки с наружным раствором происходило лишь через 1-5 дней в зависимости от силы воздействия. Что касается активного давления, измеренного мембранным манометром, то оно, наоборот, уже после 3-х часового воздействия на растения значительно превышает ОД наружного раствора. В отсутствие осмотического градиента именно активное давление создает движущую силу, необходимую для нагнетания воды в сосуды (Можаева, Пильщикова, 1972).

Активное давление зависит от структурной целостности и избирательной проницаемости мембран. Химические агенты, нарушающие структуру мембран и снижающие водоудерживающую способность клеток, такие, как $Pb(NO_3)_2$, осаждающий белки мембран, пипольфен и этилендиаминтетраацетат, вытесняющие Ca^{2+} из мембран, приводят к снижению активного давления и соответственно ослабляют экссудацию. ОД пасоки при этих воздействиях возрастает. Наоборот, хлористый кальций, стабилизирующий клеточные мембраны, повышает активное давление и экссудацию. Активное давление связано с функционированием сократительных белков, присутствующих в клетках корня. Установлено, что активное давление и экссудация, подобно деятельности сердца животных, увеличивается или снижается под влиянием камфоры в зависимости от ее концентрации. Из корней *Cucurbita pepo* L. и *Helianthus annuus* L. были выделены сократительные белки и показано, что ацетилхолин, медиатор нервного возбуждения, повышает активное давление. Воздействие тубокурарином, антагонистом ацетилхолина, вызывающим расслабление мышц, а также блокирование сократительных белков цитохалазином, разрушающим микрофиламенты, и колхицином, разрушающим микротрубочки, приводит к снижению активного давления и замедлению экссудации при одновременном повышении осмотического давления пасоки. Эти результаты позволяют сделать вывод, что корневое давление обеспечивается при участии сократительных белков (Можаева, Пильщикова, Зайцева, 1975).

Современные методы исследования позволили более определенно говорить о возможной роли сократительных белков в транспорте воды. Активно изучается цитоскелет растений, который является важнейшей поляризующей структурой, осуществляющей пространственную ориентацию и координацию процессов жизнедеятельности. Установлено, что отдельные элементы цитоскелета могут

соединяться специальными белками не только между собой, но и с мембранами органелл клетки. Признание мультимодульности белков контактных сайтов создает основу для понимания природы диффузного единства мембранной системы эндоплазматического ретикулума, совмещенной с его многофункциональностью, в том числе и с ролью транспортно-распределительного внутри – и межклеточного конвейера.

Результатами иммунохимического анализа показано наличие актина, миозина и центрина внутри цитоплазматического кольца плазмодесм. Обнаружение сократительных белков в цитоплазматическом кольце стало основанием для разработки сфинктерной модели функционирования плазмодесм, предполагающей контроль сфинктером их пропускной способности. Действие блокаторов подвижности актомиозинового скелета (цитохалазин D, латринсулин B) и ингибиторов АТФ-азы указывает на влияние цитоскелета на состояние плазмодесм и межклеточный транспорт воды. Измерения электрического сопротивления плазмодесм подтвердили, что их функционирование можно описать как пульсацию в режиме быстрого перехода от закрытого состояния к открытому. Изменение содержания кальция и электрических характеристик могут быть посредниками в реакциях сокращения плазмодесм в ответ на понижение температуры. Охлаждение приводит к повышению уровня внутрицитоплазматического Ca^{2+} и сокращению актомиозиновых и центриновых фибрилл. Одновременно резко возрастает электрическое сопротивление плазмодесм. Длительность этих реакций исчисляется секундами. Находящееся в противофазе к сокращению плазмодесм их электрическое сопротивление увеличивается в десятки, а иногда и в сотни раз в течение 5 с. Вклад водной проводимости плазмодесм между растительными клетками зависит как от самой ее величины, так и от частоты встречаемости этих межклеточных структур. Показано их значительно большая встречаемость в клеточных стенках, расположенных по радиусу корня (Singh S., 2016).

Вместе с тем имеющиеся данные говорят о том, что закрывание плазмодесм в меньшей степени влияет на кинетику транспорта воды между соседними клетками, чем модуляция активности аквапоринов – интегральных белков, образующих в растительных мембранах водные каналы. Большое количество и разнообразие аквапоринов свидетельствуют не только об их широком распространении в растительном мире, но и об их ведущей роли в транспорте воды, поддержании водного гомеостаза на протяжении онтогенеза в меняющихся условиях среды. В последние годы в зарубежной литературе появилось ряд обзоров, свидетельствующих о полифункциональности аквапоринов. Они также образуют специфические селективные каналы для незаряженных растворенных веществ, включающих глицерин, мочевины, аммиак, двуокись углерода, перекись водорода, кремний. При этом топографически транспорт воды и растворов идет по разным каналам.

В настоящее время пристальное внимание уделяется не только новообразованию аквапоринов, но и посттрансляционной регуляции, участию эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи в транспорте и интеграции белков в мембрану, связи количества и активности аквапоринов с гидравлической проводимостью корня. Аквапорины не только повышают гидравлическую проводимость мембраны, но также дают возможность регулировать водные потоки как внутри клеток, так и между клетками. Эта регуляция осуществляется путем изменения числа водных каналов в мембране и их активности. Долю водного транспорта с участием аквапоринов под метаболическим контролем разные исследователи оценивают в 20-80% (Singh S., 2016).

Анализ современных данных по распределению и активности аквапоринов позволяет предположить, что трансклеточный поток воды осуществляется в коровой паренхиме за счет плазмалеммных аквапоринов, минуя вакуоль, и без участия аквапоринов тонопласта. Во всех тканях корня экспрессируются гены аквапоринов плазматической мембраны *PIP2;4*, *PIP2;6*, причем в эпидермисе и экзодерме отмечена еще и активная экспрессия гена *PIP1;1*. В эндодерме благодаря интенсивно экспрессируемым аквапоринам *PIP2;5* на наружной поверхности плазмалеммы пропускных клеток может осуществляться направленное передвижение воды из центрального цилиндра в стелу. Учитывая, что транспорт воды через аквапорины возможен как внутрь клеток, так и наружу, такой путь воды вполне возможен. Изменение направления градиента водного потенциала на уровне эндодермы, так называемый «эндодермальный скачок», необходимо считать положительным явлением. Возникающая в результате его высокая оводненность клеток стели благоприятствует протеканию здесь синтетических процессов и формированию в перицикле боковых корней. Рост боковых корней сопровождается новообразованием тонопластных аквапоринов, *PIP1*, обеспечивающих растяжение клеток. Хотя «эндодермальный скачок» непосредственно не участвует в процессе нагнетания воды, но выполняет регуляторную роль в распределении воды между надземной частью растения и образовавшимися в перицикле корнями. Далее путь воды к ксилемной паренхиме происходит при участии аквапоринов плазмалеммы и тонопласта. Очень интенсивная экспрессия гена *PIP1* в ксилемной паренхиме связана

с быстрым трансклеточным транспортом воды, что позволяет этим клеткам контролировать движение воды в сосуды ксилемы. Таким образом, аквапорины обеспечивают транспорт и перераспределение воды по радиусу корня благодаря локальному увеличению мембранной проницаемости за счет экспрессии и тонкой регуляции их активности (Обручева, Синькевич, 2010; Пильщикова, Панфилова, 2017).

Детально изучается участие аквапоринов в самых разнообразных процессах жизнедеятельности растений, в том числе в предотвращении эмболии сосудов, устьичных движениях и транспорте CO₂, то есть в регуляции не только водообмена, но и фотосинтетической деятельности растения. Общепризнанным является участие аквапоринов в ответе растений на стрессовые воздействия, так как на начальном этапе стресс-реакции, когда механизмы специализированной адаптации еще не сформированы, принципиальным моментом выживания растений является поддержание их водного статуса. Противоречивость данных об изменении пропускной способности аквапоринов и их голи в гидравлической проводимости при дефиците воды может быть связано с разным относительным вкладом апопластного и трансклеточного путей транспорта воды, а также с тем, что поддержание водного гомеостаза может достигаться как за счет ограничения потери воды, так и увеличения способности поглощать воду.

Список литературы

Можаева Л.В., Пильщикова Н.В. 1972. О природе процесса нагнетания воды корнями растений // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 3. С. 3-15.

Можаева Л.В., Пильщикова Н.В., Зайцева Н.В. 1975. Изучение сократительных свойств клеток корня в связи с ритмичностью плача растений // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 1. С. 3-12.

Обручева Н.В., Синькевич И. А. 2010. Аквапорины и рост клеток // Физиология растений. Т. 57. № 2. С. 163-174.

(Пильщикова Н.В., Панфилова О.Ф. 2017. Развитие идей Н.Н. Худякова в современных представлениях о транспорте воды в растении // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. № 2. С. 44-59.

Singh S. 2016. Guttation: Mechanism, Momentum and Modulation // The Botanical Review. June 2016. Vol. 82. Issue 2. P. 149-182

Radial transport of water in root: physiological nature and structural organization

Panfilova O. F.*, Pilshchikova N. V.

Moscow, Russian State Agrarian University – Timiryazev MAA

*E-mail: panfilova.of@yandex.ru

Long-term studies showed the energy dependence of the root pressure, the leading role of active water injection into the vessels in the adaptation of the root system to the increased concentration of the external solution, the pulse rhythm of the root pressure and the role of contractile proteins involved in its formation. The article presents modern views on the involvement of the cytoskeleton and aquaporins in transport of water. Discusses the role of endodermal jump and the importance of root pressure in the integral water cycle of plant.

ХОЛОДОВОЕ ЗАКАЛИВАНИЕ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЯКУТИИ

Петров К. А.*, Перк А. А.

Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

*E-mail: aaperk@mail.ru

У многолетних травянистых и древесных растений, произрастающих в экстремальных природно-климатических условиях Якутии, в осенне-зимний период происходит поэтапное повышение криоустойчивости. Какие же внешние факторы и физиологические механизмы обеспечивают переход растений из вегетирующего в закаленное морозостойкое состояние? В природе этот процесс протекает осенью на фоне укорачивающейся длины дня и снижения температуры воздуха, что оказывает влияние на две последовательные фазы закаливания растений: низкими положительными (I фаза) и начальными отрицательными температурами (II фаза).

Началом осеннего сезона в Якутии считается устойчивый переход температуры воздуха через 15 °С (табл.). Переход температуры воздуха через 10 °С совпадает примерно с наступлением осенних заморозков, когда I фаза закаливания проходит на свету при низких положительных температурах (+10° С днем и +2°–4 °С ночью). Переход среднесуточной температуры воздуха через 5 °С (окончание роста и развития осенневегетирующих травянистых растений, глубокий физиологический покой кустарников и деревьев) наблюдается в середине сентября, а через 0 °С – в конце сентября – начале октября.

Как следует из данных таблицы, продолжительность периода с осенними низкими положительными температурами воздуха от 10° до 0° С в Ц-Я составляет 17-24, Я-И – 30-36 и Кол – 15-23 дня. В период первой фазы холодого закаливания (в конце лета и осенью) в Якутии складываются самые благоприятные погодные условия для повышения термоустойчивости осенневегетирующих травянистых, кустарниковых и древесных растений.

Преобладающими метеорологическими элементами является наличие большого числа ясных солнечных дней, необходимых для фотосинтеза, и прохладных ночей, задерживающих расходование углеводов на дыхание. В этот период выпадает около 10-15% годового количества осадков, в конце сезона – преимущественно в виде снега. Продолжительность периода со слабыми (до -5° С) и умеренными морозами (до -10–-15° С), подходящими для прохождения второй фазы закаливания длится 25-30 дней. Именно в это время у растений постепенно формируется свойство переносить первые отрицательные температуры.

Таблица. Особенности холодого закаливания растений в условиях Якутии

Флористические районы	Годы	Даты перехода среднесуточной температуры воздуха через:					Продолжительность I фазы закаливания, дни
		15 °С (начало осени)	10 °С (начало холодого закаливания)	5 °С (окончание вегетации)	0 °С (окончание I фазы закаливания)	-5 °С (окончание осени, II фаза закаливания)	
Центрально-Якутский	2015	17.08	01.09	15.09	25.09	13.10	24
	2016	15.08	07.09	21.09	24.09	09.10	17
	2017	17.08	13.09	18.09	30.09	15.10	17
Яно-Индигирский	2015	19.07	15.08	01.09	19.09	23.09	34
	2016	06.07	17.08	19.09	23.09	27.09	36
	2017	13.07	17.08	07.09	16.09	02.10	30
Колымский	2014	10.08	11.08	18.09	26.09	11.10	15
	2015	27.07	01.08	14.09	24.09	03.10	23
	2016	06.08	02.08	10.09	25.09	17.10	23

Известно, что на разных этапах онтогенеза способность травянистых растений к закаливанию неодинакова: она тем меньше, чем ближе растение к репродуктивной фазе. Длительное изучение особенностей роста, развития и питательной ценности осенневегетирующих травянистых растений, произрастающих в природно-климатических и географических условиях Якутии, многими поколениями исследователей, свидетельствует об их высокой способности к холодому закаливанию по следующим причинам (Петров и др., 2015; Петров, 2016).

Во-первых, злаково-осоковые избыточно-увлажненные и заболоченные аласные луга, аркто-филево-пушицевые и хвощовые фитоценозы Центрально-Якутского (Ц-Я), Яно-Индигирского (Я-И), Колымского (Кол) и других флористических районов Якутии почти ежегодно подвергаются длительному заливаннию паводковыми водами. В этих условиях вегетация растений начинается поздно, они часто не успевают пройти весь цикл роста и развития, и, уходя под снег, сохраняют значительную свою часть (до 20-50%) в зеленом замороженном состоянии. По данному показателю особо выделяются три вида хвощовых, например, у хвощей речного (*Equisetum fluviatile* L.) на долю зеленой части приходится около 20%, пестрого и камышкового (*E. variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr и *E. scirpoides* Michx.) – 100% (Petrov et al., 2010). Схожее состояние наблюдается у некоторых злаков, гидروفитных осок и большинства пушиц.

Во-вторых, злаковые и осоковые растения, произрастающие на аласных лугах Якутии, обладают высокой возобновляемостью при нанесении им тех или иных механических повреждений (стравливание травоядными животными, хозяйственное скашивание и т.д.). Поэтому новые побеги, вырастающие из прикорневых почек поврежденных растений, также не успевают пройти все этапы онтогенеза и подвергаются холодовому закаливанию.

При преобладающих в условиях Якутии сильных морозах уже в конце осени происходит криоконсервация зеленой массы травянистых растений в виде так называемого нажировочного корма (криокорма), интенсивно используемого зимой растительноядными животными. Это связано с тем, что в условиях криолитозоны в начале зимнего сезона сведены к минимуму такие неблагоприятные явления как выпревание и выпирание растений, связанные с отсутствием возвратных потеплений, широко распространенных в регионах с мягким климатом. С началом осеннего похолодания одновременно с ростом количества хлорофиллов у многолетних злаков и хвоей Якутии наблюдается значительное увеличение содержания каротиноидов и других пигменты виолаксантинового цикла, выполняющих защитные функции (Petrov et al., 2010). В свою очередь, продление функционирования фотосинтеза растений до момента их консервирования естественным холодом сопровождается повышением уровня незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (линолевой и α -линоленовой), регулирующих функциональную активность клеточных мембран при низких температурах (Petrov et al., 2012, 2016). Они также являются биохимическими предшественниками физиологически активных и играющих важную роль в метаболизме животных и человека длинноцепочечных омега-3 (эйкозапентаеновой и докозагексаеновой) и омега-6 (арахидоновой) ПНЖК. Осенневегетирующие растения, замороженные на корню естественным холодом (криокорм), с их высоким содержанием питательных и биологически активных веществ составляют ту кормовую базу, которая обеспечивает перезимовку местных травоядных животных в условиях экстремально низких зимних температур Якутии. На основе обобщения полученных экспериментальных данных нами была разработана общая теория механизмов устойчивости растений и животных к длительной гипотермии в условиях криолитозоны Якутии (Петров, 2016).

Список литературы

Петров К. А. 2016. Криорезистентность растений: эколого-физиологические и биохимические аспекты. Новосибирск: Издательство Сибирского отделения РАН. 276 с.

Петров К., Осипова В., Перк А. 2015. Криорезистентность и формирование кормовой ценности растений Якутии. Lambert Academic Publishing. 172 с.

Petrov K. A., Dudareva L. V., Nokhsorov, V. V., Perk A. A., Chepalov V. A., Sophronova V. E., Voinikov V. K., Zulfugarov I. S., Lee C-H. 2016. The role of plant fatty acids in regulation of the adaptation of organisms to the cold climate in cryolithic zone of Yakutia // J. Life Science. Vol. 26, № 5. P. 519–530.

Petrov K. A., Perk A. A., Chepalov V. A. 2012. Linoleic and other fatty acids, cryoresistance, and fodder value of Yakutian plants. // Linoleic acids. Sources, biochemical properties and health effects / Ed. I. Onakpoya. N.Y.: Nova Science Publishers. P. 83–96.

Petrov K. A., Sofronova V. E., Chepalov V. A., Perk A. A., Maksimov T. K. 2010. Seasonal changes in the content of photosynthetic pigments in perennial grasses of cryolithic zone // Russ. J. Plant Physiol. Vol. 57, № 2. P. 181–188.

Cold hardening of plants in the conditions of Yakutia

Petrov K. A.*, Perk A. A.

Yakutsk, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS

*E-mail: aaperk@mail.ru

The peculiarities of the natural and climatic conditions of Yakutia and their influence on the physiological mechanisms ensuring the transition of perennial herbaceous and woody plants from vegetative to hardened frost-resistant conditions are discussed. An important role of pigment and lipid composition in the formation of a unique level of winter hardiness of plants of the cryolithozone, as well as the food base of herbivores (frozen with natural cold plants - cryofood) is noted. On the basis of generalization of the experimental data obtained, a general theory of the mechanisms of plant and animal resistance to prolonged hypothermia in the conditions of the Yakutia cryolithozone has been developed.

ИЗУЧЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ И ФЛУОРЕСЦЕНТНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВИШЕН РАЗНЫХ СОРТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ

Пиняскина Е. В.

Махачкала, Прикаспийский институт биологических ресурсов ДНЦ РАН

E-mail: elpin1@yandex.ru

Уникальное расположение республики в восточной части Кавказа - на стыке Европы и Азии - делает Дагестан уникальной моделью с разнообразными эколого-географическими и климатическими условиями, с разнообразным почвенным и растительным покровом, локализованным на сравнительно небольшой территории. Благодаря орографическому делению и выраженной вертикальной зональности (от Прикаспийской низменности -28 метров ниже уровня Мирового океана, до горных вершин - более 4000 метров над уровнем моря), здесь представлены целые комплексы абиотических факторов. Поэтому Дагестан является великолепной экспериментальной площадкой для исследования действия как абиотических, так и биотических факторов на организмы.

Целью исследований было комплексное изучение у растений, произрастающих на разной высоте, флуоресцентных и биохимических показателей, адаптационных изменений, раскрывающих адаптивные механизмы и природу устойчивости растений к высотным стресс-факторам.

Наряду с общими для большинства горных районов факторами среды – повышенным фоном ультрафиолетовой радиации и освещенности, низкими атмосферным давлением и концентрацией углекислого газа – для изучаемого района высокогорного Дагестана характерна высокая влажность, в зимнее время – обильный снежный покров, а в летнее – туманы. Сумма температур, будучи главным условием развития растений в верхней части гор, по сравнению с предгорьем снижается более чем в два раза, уменьшается продолжительность вегетационного периода. Совокупность указанных выше абиотических факторов являются предпосылкой для структурных и физиолого-биохимических приспособительных реакций исследуемых растений региона, оказывая влияние на формирование и их жизнедеятельность. В качестве критериев приспособляемости древесных растений к условиям обитания важны процессы фотосинтеза. Нарушения в первичных процессах фотосинтеза непосредственно отражаются в изменении флуоресценции хлорофилла *a* и появляются задолго до видимых ухудшений физиологического состояния растений. Измерение и анализ излучаемой молекулами антенного хлорофилла *a* флуоресценции превращается в мощный источник информации о моментном физиологическом состоянии растений, позволяющий проследить конкретные изменения в различных участках фотосинтетического аппарата и выяснить механизм действия данного стресса на исследуемый объект (Adams, Demmig-Adams, 2004). В связи с этим фотосинтетические характеристики могут рассматриваться как показатель общего состояния растительного организма, а флуоресцентные исследования хлорофилла являются максимально информативным для экологического мониторинга, начиная с отдельных растений и заканчивая состоянием экосистем (Goltsev et al., 2012).

Для изучения особенностей первичных процессов фотосинтеза у *Cerasus vulgaris* Mill. разных сортов, произрастающих на разных высотах, проведены комплексные исследования флуоресцентных показателей фотосинтеза листьев растений, пигментного состава, сравнительной активности процессов перекисного окисления. Физиологически значимые данные получали на основе анализа таких кинетических параметров, как фоновая флуоресценция (F_0), максимальная флуоресценция (F_m) и эффективность фотохимического превращения поглощенной световой энергии (F_v/F_m).

Исследовали динамику изменения фотосинтетической активности растений по флуоресцентным характеристикам листовых пластинок «равнинных» (100 м) и «высотных» *Cerasus* (Цудахар 1100 м и Гуниб 1800 м) в июле-августе по вертикальной зональности.

Полученные нами данные показали изменение максимальной флуоресценции (F_m) по сортам *Cerasus*. Так, зафиксировано увеличение максимальной флуоресценции (F_m) у Гунибских деревьев относительно Цудахарских и Ленинкентских деревьев кроме сорта *Облачинская*. Значения фоновой флуоресценции (F_0) у горных деревьев практически совпадали, а у равнинных образцов были ниже на 9 %. Фоновая флуоресценция F_0 испускается входящими в состав антенного комплекса ФС II молекулами хлорофилла (Rubin, Krendeleva, 2004) и отражает постоянную составляющую флуоресценции, независимую от фотохимических реакций (Rubin, Krendeleva, 2004; Yakovleva et al., 2012). Зафиксированное понижение уровня сигнала F_0 у равнинных образцов *Облачинская* и *Шубинка* связано с активацией реакций темновой фазы фотосинтеза (фотохимическое тушение), увеличение фоновой флуоресценции у сорта *Склянки розовой* (Ленинкент) может быть связано с повреждением фотосинтези-

рующих систем. Рост максимальной флуоресценции (F_m) у сортов *Шубинка* (Ленингент) и *Склянки розовой* (Цудахар) указывает на увеличение безизлучательных потерь (тепловой диссипации) в светособирающей антенне ФС2 (нефотохимическое тушение). Уровень флуоресценции отражает изменения эффективности альтернативных путей использования энергии поглощенных квантов света (электронного транспорта и тепловой диссипации), т.к. флуоресценция хлорофилла является конкурентным процессом по отношению к другим путям реализации энергии.

Необходимо отметить, что при невысоких значениях флуоресцентных выходов (F_0 и F_m) равнинных деревьев сорта *Шубинка*, уровень эффективности использования световой энергии (F_v/F_m) не превышает те же сорта *Cerasus*, растущих в Цудахаре и Гунибе, у *Склянки розовой* показатели квантовых выходов и фотосинтеза значительно различаются у Ленингентских образцов от Гунибских и Цудахарских (15% и 12%, соответственно). Эффективность фотохимического превращения поглощенной световой энергии в ФС2 ($Y = F_v/F_m$) составляла у всех опытных образцов (кроме *Склянки розовой*) $0,81 \pm 0,02$, что свидетельствует о высокой потенциальной фотосинтетической активности исследованных растений, приближаясь к теоретической (Rubin, Krendeleva, 2004). Низкие значения F_0 и F_m у равнинных деревьев свидетельствуют об усилении фотохимических реакций перераспределения зарядов между антенными комплексами и ФС II и могут рассматриваться как фотопротекторные реакции.

Поскольку фоновая флуоресценция - показатель лабильный, то может изменяться при воздействии неблагоприятных факторов – высокие или низкие температуры, избыточное освещение, и др. (Yakovleva et al., 2012), температура в городе в период исследований составляла +32- +38°C.

Уровень квантового выхода наиболее высок у сорта *Облачинская* Гунибских и Цудахарских образцов, оставаясь на низком уровне у Ленингентских. У сорта *Шубинка* по всем опытным площадкам кинетические кривые имели сходный характер с максимальными значениями ниже таковых у Сортов *Облачинская* и *Склянка розовая*. Наблюдаемый скачок флуоресценции обусловлен восстановлением Q_A (акцептора хинонной природы) в комплексах ФСII, которые не способны осуществлять электронный транспорт между Q_A и Q_B , так называемых Q_B - невосстанавливающих ФСII. Эти комплексы не связаны функционально с пулом переносчиков электронов, поэтому фотоиндуцированное окисление Q_A там происходит быстрее, чем в Q_B восстанавливающих комплексах ФСII. Поскольку общий характер индукционных кривых схож, интересно было проверить у крайних образцов скорость восстановления транспорта электронов по ЭТЦ. Показано, что у обоих сортов *Cerasus* скорость восстановительных процессов одинакова, увеличение интенсивности электронного транспорта прямо пропорционально высотному градиенту, т.е. в результате адаптации к высокой инсоляции горных растений идет увеличение эффективности использования световой энергии, уменьшение доли избыточной флуоресценции за счет увеличения интенсивности электронного транспорта.

Изменение интенсивности фотосинтеза по высотному профилю коррелирует с изменением суммарного содержания хлорофиллов *a* и *b*. Сравнение содержания фотосинтетических пигментов в листьях *Cerasus*, собранных с опытных площадок выявило изменение соотношений в пигментном составе: увеличение общего количества пигментов у Цудахарских образцов, невысокие количественные значения у Ленингентских и уменьшение общего содержания хлорофиллов у Гунибских с увеличением в них каротиноидов. Повышение доли каротиноидов в пигментном комплексе *Cerasus* у горных образцов связано с защитной функцией - предотвращением фотоповреждений, вероятность которых в горах возрастает вследствие сильной инсоляции, повышенных доз озона и ультрафиолета. Очевидно, что на верхних пробных площадях одновременно с уменьшением содержания зеленых пигментов и размеров светособирающих комплексов снижается функциональная активность хлоропластов. По-видимому, наиболее уязвимым местом тилакоидов хлоропластов при воздействии различных экстремальных факторов внешней среды являются центры биосинтеза пигментов и звенья электрон-транспортной цепи на уровне РЦ ФС II (реакционных центров фотосистемы II).

Одним из широко используемых характеристик фотосинтетического аппарата является показатель соотношения хлорофиллов и каротиноидов (Хл/Кар). Содержание каротиноидов у «горных» вишен почти в 2 раза выше, чем у городских, поскольку выполняют протекторную функцию - на большой высоте интенсивный фон УФ-радиации и высокая инсоляция индуцируют образование активных форм кислорода, что негативно влияет на функциональную активность хлоропластов. Кроме того, каротиноиды могут выступать в роли дополнительных светособирающих пигментов и защищать хлорофиллы и белки ФС и реакционных центров (РЦ) от фотодеструкции (Rubin, Krendeleva,

2004; Yakovleva et al., 2012). В результате адаптации к инсоляции наблюдается уменьшение доли избыточного света за счет увеличения интенсивности электронного транспорта и тепловой диссипации.

К числу важнейших относится система антиоксидантной защиты, участвующая в протекции против окислительных повреждений. Известно, что активация процесса перекисного окисления липидов мембран (ПОЛ), протекающего в норме на определенном стационарном уровне и необходимого в целом для жизнедеятельности, является одной из наиболее ранних реакций на действие стрессора. Мы исследовали количественное накопление продукта ПОЛ – малонового диальдегида у горных образцов *Cerasus*.

Показано, что у всех Гунибских сортов *Cerasus* наблюдается увеличение накопления продуктов ПОЛ относительно Цудахарских. В ответ на усиление генерации активных форм кислорода наблюдается активация антиоксидантной защитной системы (АОС), состоящей из антиоксидантных ферментов (пероксидазы, каталазы, глутатионпероксидазы, супероксиддисмутазы, ферментов аскорбат-глутатионового цикла и др.) и низкомолекулярных метаболитов (аскорбиновой кислоты, α -токоферола, глутатиона, каротиноидов, протектора полифункционального действия – пролина и др.). Исследование количественного содержания пролина показало, значительное увеличение содержания пролина у Цудахарских образцов относительно Гунибских, что коррелирует с данными по накоплению МДА в листьях. Видимо, пролин является одним из основных, полифункциональных протекторов горных растений.

В результате комплексных биохимических и биофизических исследований показано, что с увеличением высотной зональности у древесных растений повышается содержание и соотношение фотосинтетических пигментов, повышение содержания пролина обратно коррелирует с накоплением малонового диальдегида. Модификация биохимических показателей индуцирует изменения биофизических реакций растений - уменьшение размера светособирающих комплексов и площади фотосинтетических мембран. В результате адаптации к высокой инсоляции горных растений зафиксировано увеличение эффективности использования световой энергии, уменьшение доли избыточной флуоресценции за счет увеличения интенсивности электронного транспорта.

Список литературы

Adams W., Demmig-Adams B. 2004. Chlorophyll fluorescence as a tool to monitor plant response to the environment. *Papageogiou G, Govindjee (eds) Chlorophyll a fluorescence: a signature of photosynthesis I Advances in photosynthesis and respiration*. (19): 583-604.

Goltsev V., Zaharieva I., Chernev P., Kouzmanova M., Kalaji H., Yordanov I., Vrasteva K., Alexandrov V., Tefanov S., Allakhverdiev S., Strasser R. 2012. Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: Analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. *Biochim. Biophys. Acta*. (1817): 1490-1498.

Rubin A.B., Krendeleva T.E. 2004. Regulation of the primary photosynthesis processes. *Biophysics*. 49. (2): 223-237.

Yakovleva O.V., Kukarskikh G.P., Krendeleva T.E., Rubin A.B., Talipova E.V. 2005. Parameters of chlorophyll fluorescence in leaves of herbaceous plants in different environmental conditions *Biophysics*. Т. 50. № 6. С. 959-965.

Study of biochemistry and fluorescent indices of photosynthetic activity of cherry various varieties depending on vertical zonality

Pinyaskina E. V.

Makhachkala, Precaspian Institute of Biological Resources DSC RAS

E-mail: elpin1@yandex.ru

Summary As a result of complex biochemical and biophysical studies, it was shown that the content and the ratio of photosynthetic pigments increase with increasing zoning in woody plants, the increase in proline content back correlates with the accumulation of malonic dialdehyde. Modification of biochemical indices induces changes in biophysical reactions of plants - a decrease in the size of light-harvesting complexes and the area of photosynthetic membranes. As a result of adaptation to high insolation of mountain plants, an increase in the efficiency of using light energy was recorded, a decrease in the proportion of excess fluorescence due to an increase in the intensity of electronic transport. Based on the analysis of the studies, it was concluded that the changes recorded in alpine plants, both at the level of morphological and structural parameters, and the basic physiological functions, are a consequence of adaptive changes to a high-altitude gradient.

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА УГЛЕРОДНЫЙ И ВОДНЫЙ ОБМЕН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Придача В. Б.*, Новичонок Е. В., Сазонова Т. А.

Петрозаводск, Институт леса КарНЦ РАН

*E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

Леса являются самыми распространенными наземными экосистемами нашей планеты, обеспечивающими местообитаниями более половины известных видов растений и животных, а леса России составляют 22% всех мировых лесных ресурсов, в том числе более половины бореальных лесов планеты (Lukina et al., 2015). В настоящее время на большей части таежных территорий трансформация лесных сообществ определяется рубками леса. Диапазон возможных экологических последствий антропогенной динамики лесного покрова очень широк – от изменения микроклиматических условий до трансформации флористических и фаунистических комплексов (Forests and their multipurpose use ..., 2015). К настоящему времени большая часть таежных лесов европейской части России находится на самых различных стадиях антропогенных сукцессий – от молодняков на вырубках коренных лесов до древостоев в возрасте 100 и более лет, сформировавшихся на местах неоднократных рубок в прошлом. Разнообразие производного лесного покрова значительно выше, чем исходного вследствие широкомасштабных смен первобытной тайги лиственными и хвойно-лиственными сообществами и существенного изменения лесорастительных условий после рубок монодоминантных хвойных лесов. Вместе с тем, до настоящего времени нет четкого понимания роли функциональной пластичности отдельных видов в сукцессионных процессах и при адаптации растений к факторам среды (Valladares, Niinemets, 2008; Gratani, 2014). При этом видовое разнообразие лесов таежной зоны, различия в фенологических и экофизиологических особенностях видов и их реакции на градиент действия факторов среды в суточной и сезонной динамике создают сложную структуру функционального взаимодействия. Оценка межвидовой функциональной пластичности по отношению к факторам среды, способности растений адаптироваться к их изменению, необходима для прогнозирования динамики лесных сообществ, для понимания способности растений участвовать в сукцессионных процессах и поддержания структуры сообщества после нарушений лесного покрова, вызванных как естественными причинами вследствие формирования лесных «окоп», так и антропогенными воздействиями (вырубки). В этой связи в данной работе особое внимание было уделено количественной оценке ряда эколого-физиологических характеристик $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена лиственных и хвойных древесных растений в условиях антропогенной трансформации соснового древостоя.

Пробные площади были заложены в сосняке черничном свежем и на 8-летней вырубке ($62^\circ 10' \text{N}$, $33^\circ 60' \text{E}$, южная Карелия), зарастающей преимущественно лиственными породами. Объектами исследования были выбраны деревья березы повислой (*Betula pendula* Roth), ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench), осины обыкновенной (*Populus tremula* L.) и сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) 8-10 лет, произрастающие на вырубке и в пологе сосняка черничного свежего. Измерения устьичной проводимости (g_s , моль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$), скорости фотосинтеза (A , мкмоль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$) и транспирации (E , мкмоль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$) проводили в июле 2016 г. в течение светового дня с 10 до 16 ч. на неотделенных листьях в средней части кроны с помощью портативной фотосинтетической системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США). Наблюдения у всех растений проводили на сформировавшихся листьях по единой методике в стандартной листовой камере с источником света Li-Cor 6400-02B LED (Li-Cor Inc.) при освещенности 1600 мкмоль $\text{m}^{-2} \text{c}^{-1}$, концентрации CO_2 400 мкмоль моль $^{-1}$, температуре воздуха 23°C и интенсивности потока воздуха 400 мкмоль c^{-1} . Фотосинтетическую эффективность использования воды (WUE) вычисляли по отношению скоростей фотосинтеза (A) и транспирации (E). Измерения водного потенциала ($\square\square\square$ МПа) отделенного облиственного побега выполняли с помощью камеры давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания) одновременно с измерением газообмена. Измерения всех экофизиологических параметров проводили в 3-кратной биологической повторности. Оценку степени пластичности физиологических показателей листа (хвои) березы, осины, ольхи и сосны проводили с использованием критерия RDPI (relative distance plasticity index), который может варьировать от 0 (отсутствие пластичности) до 1 (максимальная пластичность), что позволяет сравнивать пластичность как разных структурно-функциональных характеристик листа, так и разных видов растений (Valladares et al., 2006). Метеорологические параметры регистрировали с помощью системы Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc.) и автономной системы непрерывной регистрации температуры и относительной влажности TPВ-2 (Инженерные технологии, Россия).

Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли при 5%-ном уровне значимости.

Сопоставление микроклиматических условий на вырубке и в пологе леса за период исследования выявило их значимые различия ($p < 0.05$). Так, среднесуточные и среднедневные значения температуры воздуха были выше в условиях вырубки и составили 21.01 ± 0.37 и $26.90 \pm 0.66^\circ\text{C}$ против 18.55 ± 0.19 и $21.48 \pm 0.38^\circ\text{C}$ в условиях полога леса. Среднесуточные и среднедневные значения относительной влажности воздуха, напротив, были выше в пологе леса и составили 88.84 ± 0.61 и $79.58 \pm 1.27\%$ против 77.69 ± 1.16 и $59.47 \pm 1.95\%$ в условиях вырубки. Более высокие среднедневные значения интенсивности ФАР были отмечены на вырубке по сравнению с пологом леса – 1600 ± 40 и 230 ± 20 мкмоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$ соответственно. Концентрация CO_2 в воздухе в среднем за период наблюдения составила на вырубке и в сосняке 370 ± 0.52 и 378 ± 0.78 мкмоль моль $^{-1}$ соответственно. При этом более высокое варьирование значений температуры и относительной влажности воздуха было отмечено в условиях вырубки (22–30%) по сравнению с пологом леса (12–18%).

Сравнительный анализ влияния условий среды на показатели $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений выявил их значимые различия ($p < 0.05$) для всех видов. Исключение составил водный потенциал побега сосны, значения которого у деревьев на вырубке и в пологе леса были близкими ($p > 0.05$). При этом сопоставление межвидовой динамики исследуемых показателей растений в условиях вырубки и сосняка черничного в большинстве случаев показало однонаправленную реакцию разных видов на изменение условий среды. Так, значения g_s , A и E , WUE как у хвойного, так и у лиственных видов уменьшались в условиях сосняка черничного по сравнению с вырубкой. Снижение g_s листа (хвой) осины, ольхи, березы и сосны составило 39, 45, 72 и 89% соответственно. Депрессия A листа (хвой) осины, ольхи, березы и сосны в условиях полога леса составила 40, 50, 58 и 87% соответственно. Уменьшение E листа (хвой) осины, ольхи, березы и сосны составило 22, 24, 56 и 86% соответственно. Убыль WUE листа (хвой) осины, ольхи, березы и сосны составила 23, 36, 7 и 10% соответственно. Содержание CO_2 в межклетниках (C_i) оказалось более стабильным показателем у разных видов и в зависимости от внешних условий изменялось на 2–10%. Для \square облиственных (охвоенных) побегов в условиях полога леса по сравнению с вырубкой было установлено снижение значений у ольхи и осины, и, напротив, увеличение показателя у березы на 10, 7 и 2% соответственно. У деревьев сосны в зависимости от внешних условий значимых различий значений \square установлено не было ($p > 0.05$). Для всех исследуемых видов растений в целом следует отметить наибольшую изменчивость значений показателей g_s и \square , коэффициенты вариации которых составили 10–30 и 10–20% соответственно. Изменчивость остальных показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа растений в разных условиях среды была невысокой и составила 5–10%. Отмеченное нами для разных видов снижение значений большинства показателей обусловлено, вероятно, меньшей влагообеспеченностью корнеобитаемого слоя почвы сосняка черничного (10%) по сравнению с вырубкой (15%). Этот факт подтверждают и более низкие значения \square растений в условиях полога леса. Очевидно снижение g_s , A и E является адаптивной реакцией для предотвращения увеличения водного дефицита.

Проведенная оценка показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена листа хвойного и лиственных растений в разных условиях среды показала высокий уровень пластичности для g_s , A и E сосны, значения которых составили 0.80, 0.77 и 0.75 соответственно. У березы, ольхи и осины степень пластичности g_s , A и E была меньше в 1.5–3 раза по сравнению с сосной. При этом у всех исследуемых видов были отмечены низкие значения показателя RDPI для WUE и \square . Степень пластичности показателя C_i для ольхи, осины, березы и сосны была минимальной и составила 0.05, 0.04, 0.02 и 0.01 соответственно. Одинаково низкие значения степени пластичности показателей водного обмена хвойного и лиственных растений обусловлены, вероятно, общей стратегией поддержания оводненности тканей на постоянном уровне. В целом, для хвойного растения установлена более высокая степень пластичности исследуемых показателей по сравнению с лиственными видами. Средние значения критерия RDPI для комплекса физиологических показателей, характеризующих $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмен листа (хвой) сосны, березы, ольхи и осины составили 0.41, 0.25, 0.19 и 0.15 соответственно.

Таким образом, проведенное исследование показателей $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -обмена древесных растений в разных условиях среды показало более высокую интенсивность обменных процессов лиственных видов по сравнению с хвойным растением как на вырубке, так и в условиях сосняка черничного свежего. Вместе с тем наибольшая степень пластичности g_s , A и E отмечена у хвойного растения, что свидетельствует о более высоком адаптационном потенциале этого вида по сравнению с лиственными растениями.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Список литературы

Forests and their multipurpose use in the north-west of the boreal zone of European Russia. 2015 / A. N. Gromtsev (ed.). Petrozavodsk: KarRC RAS. 190 p. [In Russian with English abstract] (Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России / Под ред. А. Н. Громцева. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 190 с.).

Gratani L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors // *Advances in botany*. Vol. 2014. P. 1-17. doi:10.1155/2014/208747

Lukina N. V., Isaev A. S., Kryshen' A. M., Onuchin A. A., Sirin A. A., Gagarin Yu. N., Bartalev S. A. 2015. Research priorities in forest science – the basis of sustainable forest management // *Russian Journal of Forest Science*. No. 4. P. 243–254. [In Russian with English abstract] (Лукина Н.В., Исаев А.С., Крышень А.М., Онучин А.А., Сирин А.А., Гагарин Ю.Н., Барталев С.А. Приоритетные направления развития лесной науки как основы устойчивого управления лесами // *Лесоведение*. № 4. С. 243–254.).

Valladares F., Niinemets Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* Vol. 39. P. 237–57. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506

Valladares F., Sanchez-Gomez D., Zavala M. A. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications // *Journal of ecology*. Vol. 94. P. 1103–1116. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x

Effects of environmental factors on carbon and water exchange of woody plants in the boreal zone

Pridacha V. B.*, Novichonok E. V., Sazonova T. A.

Petrozavodsk, Forest Research Institute FRC KSC RAS

*E-mail: pridacha@krc.karelia.ru

The study of cutting effect (62°10'N, 33°60'E, southern Karelia) on the parameters of the CO₂/H₂O exchange in *Betula pendula* Roth, *Populus tremula* L., *Alnus incana* (L.) Moench and *Pinus sylvestris* L. showed a unidirectional reaction of different species under environmental change. The stomatal conductance (g_s), the rates of photosynthesis (A) and transpiration (E), the photosynthetic efficiency of water use (WUE) in both coniferous and deciduous species decreased in a fresh bilberry pine stand as compared to cutting. The greatest level of plasticity of g_s , A and E is noted in the coniferous plant, which indicates its higher adaptive potential compared to deciduous plants. Equally low values of the plasticity level of water exchange parameters in both coniferous and deciduous plants were probably due to the overall strategy of maintaining the water content in the tissues at a constant level.

ТЕМПЕРАТУРА ПОВЕРХНОСТИ РАСТЕНИЙ И КОНДЕНСАЦИЯ АТМОСФЕРНОЙ ВЛАГИ

Прохоров А. А.

Петрозаводск, Ботанический сад Петрозаводского государственного университета

E-mail: alpro@onego.ru

В предыдущих работах были приведены доказательства охлаждения поверхности растений ниже точки росы в широком диапазоне климатических условий (Прохоров, 2015; Карпун и др., 2015), что подтвердило выдвинутую ранее гипотезу (Прохоров, 2013), состоящую в том, что растения активно конденсируют атмосферную влагу на своей поверхности за счет снижения температуры поверхности (TL) побегов и листьев ниже точки росы (TD) при температуре воздуха $T_A > TD$, т. е. при отсутствии тумана.

При этих условиях T_A вблизи поверхности растений уменьшается, а относительная влажность воздуха (РНА) возрастает. Допустим, что растение располагает системой механизмов, поддерживающих РНА около поверхности растений близкой к 100% за счет снижения TL в определенные интервалы времени. В качестве датчика влажности воздуха растения могут использовать устьица, гидатоды и иные анатомические приспособления, регулирующие поверхностный газо- и водообмен за счет колебаний осмотического давления. Для охлаждения поверхности могут использоваться активные и пассивные физиологические и физические механизмы, например: тепловое

излучение растений; транспирация (Lange, Lange, 1963); испарение низкомолекулярных летучих вторичных метаболитов. Светоотражающий восковый налет и аналогичные адаптации, препятствуют нагреву поверхности растений и способствуют их быстрому охлаждению после захода солнца или при затенении.

Проведено исследование многосуточных изменений температуры поверхности растения с целью определения значимости конденсации воды на поверхности растений и взаимосвязь этого явления с климатическими факторами окружающей среды.

В качестве объекта исследований использовался образец *Vitis vinifera* L., культивируемый в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета с 2013 года. Исследования проводились с 9:00:00 24.08.2017 до 9:30:00 05.09.2017. С помощью метеостанции Vantage Pro2 Plus (DAVIS Instruments), установленной непосредственно рядом с объектом исследований на высоте 4 метра над уровнем почвы, каждые 30 минут фиксировались: температура воздуха (T_A , °C); относительная влажность воздуха (RHA , %); точка росы (TD , °C); уровень солнечной радиации (HSR). Данные о температуре поверхности листа (TL^* , °C), температуре (TA^* , °C) и влажности воздуха (RHA^* , %), точке росы (TD^* , °C), влажности поверхности листа (RHL^* , %) и отклонения температуры поверхности листа от точки росы ($\Delta TL-D^*$, °C), непосредственно около растения на высоте 70 см от почвы, получены с помощью пирометра Testo 835-N1. Измерения осуществлялись каждые 10 минут. Из 288 часов периода наблюдений, TL^* была ниже TD^* на протяжении 138 часов, обычно с 19:00 до 10:00. Разница между TA^* и TL^* колебалась в интервале 1,5 – 8°C.

Вблизи кроны растения RHA^* изменялась в диапазоне 45-100%, сопряженно с изменениями RHA в диапазоне 60 – 95% на высоте 4 метра. Аналогично TA изменялась в диапазоне 6 - 20°C, а TA^* в диапазоне 4 - 25°C. Максимумам TA соответствовали минимумы RHA . При этом на протяжении 30 часов в ночное время условия благоприятствовали выпадению тумана, а за счет снижения TL^* по сравнению с TA^* , продолжительность конденсации воды на листьях растения увеличилась более чем на 100 часов.

Рассчитанное значение влажности поверхности листьев RHL^* на протяжении 254 часов было выше RHA^* , что должно было препятствовать испарению влаги. Максимальная разница RHL^* и RHA^* составляла от 10 до 35% и наблюдалась в дневное время на протяжении 123 часов.

Максимальное охлаждение поверхности листьев, по сравнению с TA^* наблюдалось при максимуме солнечной радиации. В этих же условиях наблюдалось кратковременное снижение TL^* ниже TD^* . Подобное явление наблюдалось ранее в питомнике в Уч-Дере на молодых саженцах хвойных (Прохоров, 2015), которые демонстрируют крайне интенсивное охлаждение кроны растений ($TL \leq TD < TA$) в полдень при прямом солнечном освещении и достаточно высокой температуре воздуха (Таблица). Температура поверхности освещенных сухих листьев превышала 34°C. Измерение температуры в кроне растений осуществлялось с южной стороны в полдень на высоте 1 - 1,5 метра.

Таблица. Результаты измерений температуры поверхности растений (TL), точки росы (TD), температуры (TA) и относительной влажности (HA) воздуха в питомнике СБСК (Прохоров, 2015)

Название растения	T_L , °C	T_D , °C	T_A , °C	H_A , %
<i>Thuja occidentalis</i> 'Lutea LTA'	12,4 – 12, 6	20,2	32	50%
<i>Thuja occidentalis</i> 'Salaspils'	19,0 – 20,0	20,2	32	50%
<i>Cupressus sempervirens</i> 'Russian Riviera'	19,3 – 20,6	20,2	32	50%
<i>Chamaecyparis pisifera</i> 'Plumosa Albopicta'	15,4 – 18,6	20,2	32	50%

Известно, что температура транспирирующего листа растений по сравнению с температурой нетранспирирующих листьев оказывается существенно (до 16°C) ниже (Lange, Lange, 1963). Сопряженность наблюдаемых максимумов освещенности и минимумов температуры поверхности листа, подтверждают эти выводы.

С другой стороны, в условиях климатической камеры с регулируемой освещенностью, температурой и влажностью, TL *Agave americana* L. на 3 – 5°C ниже TA , а TL *Dracaena draco* L. на 1 – 4°C ниже TA с максимумом при максимуме освещенности, что несколько странно для САМ-

растений, транспирирующих в ночное время. Возможно, что охлаждение поверхности листа, связанное со световой фазой фотосинтеза, вызвано не только транспирацией.

Судя по полученным данным, растения располагают системой механизмов, длительное время поддерживающих относительную влажность воздуха около поверхности растений близкой к 100% за счет снижения температуры поверхности. В таких условиях конденсация влаги может происходить практически непрерывно, что показано на примере практически всех представителей родов *Liriope* Lour. и *Ophiopogon* Ker.-Gawl., в отношении которых в Субтропическом ботаническом саду Кубани (СБСК) проводились исследования по их пригодности для создания вечнозеленых газонных покрытий в тенистых местах урбанизированных экосистем (Карпун и др., 2015).

Список литературы.

Karpun Y., Konnov N., Kuvaitsev M., Prokhorov A. 2015. Active condensation of the atmospheric moisture as a self-irrigation mechanism for the ground-covering plants // Hortus bot. Vol. 10. P. 11-17. doi: 10.15393/j4.art.2015.2802 [In Russian with English abstract] (Карпун Ю. Н., Коннов Н. А., Кувайцев М. В. и Прохоров А. А. 2015. Активная конденсация атмосферной влаги как механизм самоорошения почвопокровных растений // Hortus bot. Т.10. С. 11-17. doi: 10.15393/j4.art.2015.2802).

Lange O. L., Lange R. 1963. Untersuchungen über Blattemperaturen, Transpiration und Hitzeresistenz an Pflanzen mediterraner Standorte (Costabrava, Spanien) // Flora. 153. P. 387–425.

Prokhorov A. 2013. Active condensation of water by plants // Principy èkologii. Vol. 2. № 3. P. 72–76. doi: 10.15393/j1.art.2013.2921 [In Russian with English abstract] (Прохоров А.А. 2013. Активная конденсация воды растениями // Принципы экологии. № 3. С. 72–76. doi: 10.15393/ j1.art.2013.2921).

Prokhorov A. 2015. Dewpoint - unstudied factor in ecology, physiology and plant introduction // Hortus bot. Vol. 10. P. 4-10. doi: 10.15393/j4.art.2015.2801 [In Russian with English abstract] (Прохоров А. А. 2015. Точка росы - неизученный фактор в экологии, физиологии и интродукции растений // Hortus bot. Т. 10. С. 4-10. doi: 10.15393/j4.art.2015.2801).

The surface temperature of plants and the condensation of atmospheric moisture

Prokhorov A. A.

Petrozavodsk, Botanic Garden of Petrozavodsk State University

E-mail: alpro@onego.ru

Changes in the temperature of the surface of the plant were studied to determine the significance of water condensation on the surface of plants and the relationship between this phenomenon and climatic environmental factors. For 30 hours at night, conditions favored the precipitation of fog, and due to a decrease in the temperature of the surface of the leaves, below the dew point, the duration of water condensation on the leaves of the plant increased by more than 100 hours, with an experiment duration of 288 hours. The maximum cooling of the leaf surface was observed at a maximum of solar radiation. According to the data obtained, plants have a system of mechanisms that maintain the relative humidity of air near the plant surface for a long time close to 100% due to a decrease in the surface temperature of leaves and shoots.

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У *SOLANUM TUBEROSUM* ПОД ВЛИЯНИЕМ СТРУКТУРНОГО МОДИФИКАТОРА МИКРОТРУБОЧЕК КОЛХИЦИНА

Пузина Т. И. *, Макеева И. Ю., Власова Н. С.

Орел, Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева

*E-mail: tipuzina@gmail.com

Исследование свойств и функций элементов цитоскелета относится к перспективным направлениям современной клеточной биологии. При этом наиболее интенсивно исследуется роль цитоскелета в клетках животных организмов. Имеется много данных, касающихся участия цитоскелета в важных внутриклеточных процессах: делении, движении, сигнальных каскадах и др. В настоящее время многие исследователи для изучения функциональной роли тубулинового цитоскелета широко используют фармакологический метод, а именно, ингибиторы и стимуляторы полимеризации и деполимеризации тубулиновых и актиновых белков. Показано, что алкалоид

трополонового ряда колхицин, связываясь с гетеродимером тубулина, приводит к падению концентрации свободного тубулина, предотвращая его полимеризацию и вызывая быструю разборку микротрубочек. Использование данного метода позволяет выявить влияние элементов цитоскелета на интенсивность и векторность физиолого-биохимических процессов в растительном организме. В частности, показано, что микротрубочки участвуют в регуляции водного обмена, дыхания, влияют на белоксинтезирующий аппарат (Абдрахимова и др., 2003; Веспер и др., 2008). В литературе не найдено сведений об участии цитоскелета в фотосинтетической активности растений.

Цель работы состояла в исследовании действия деструктурирующего агента микротрубочек колхицина на фотосинтетическую деятельность и ростовые показатели *Solanum tuberosum*.

Объектом исследования являлись растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Удача селекции ВНИИ КХ (Коренёво). Растения выращивали в почвенной культуре в условиях вегетационного домика на базе агробиостанции. Для почвенной культуры использовали серую лесную среднесуглинистую почву. В сосуде с 10 кг почвы выращивали одно растение и поддерживали влажность почвы на уровне 60% от полной влагоемкости.

Деструкцию микротрубочек создавали путем опрыскивания растений 1 мМ раствором колхицина («Fluka», Швейцария) через 15 суток после появления всходов. Контрольные растения обрабатывали водой. Содержание пигментов определяли в 80%-ном ацетоне на фотометре КФК-3-01 (ЗОМЗ, Россия). Фотохимическую активность изолированных хлоропластов определяли по количеству восстановленного на свету феррицианида калия (Гавриленко, Жигалова, 2003). Содержание фосфора и магния в листьях определяли на полуавтоматическом мультикюветном спектрофотометре Clima MC-15 (Испания) с реактивами фирмы BioSystems (Испания).

Анализировали средние пробы листьев 7-го яруса срединной формации, а также клубни в конце вегетации растений. В таблицах представлены средние арифметические из 10 биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность 5-кратная. Достоверность результатов оценивали при помощи критерия Стьюдента.

Определение содержания пигментов в листьях картофеля выявило увеличение количества суммы хлорофиллов $a+b$ и каротиноидов более чем на 20% в ответ на деструкцию тубулинового цитоскелета (табл. 1). Увеличение уровня каротиноидов возможно связано с их антиоксидантной функцией на действие фармакологического стресса, вызванного колхицином. Интересно отметить, что повышение содержания хлорофиллов происходило при неизменном количестве магния.

Таблица 1. Содержание пигментов и магния в листьях при деструкции тубулинового цитоскелета

Вариант	Хлорофилл ($a+b$), мг/г сырой массы	Магний, мкМ/г сырой массы	Каротиноиды, мг/г сырой массы
Контроль	0.624±0.031	33.15±2.16	0.100±0.005
Колхицин	0.795±0.039	33.50±2.01	0.123±0.007

Исследование фотохимической активности хлоропластов показало значительное различие в скорости транспорта электронов, сопряженного с нециклическим фотофосфорилированием, индуцированные колхицином (табл. 2). В данных условиях восстановление феррицианида калия шло гораздо медленнее (почти на 40% по сравнению с контролем). Ослабление транспорта электронов в электронно-транспортной цепи хлоропластов при разборке микротрубочек сопровождалось повышением содержания фосфора в листьях, что может свидетельствовать о нарушении процесса нециклического фотофосфорилирования. В наших предыдущих исследованиях показано, что деполимеризация актинового цитоскелета цитохалазином Б значительно снижала данный процесс (Пузина и др., 2011). Уменьшение скорости нециклического транспорта электронов на мембранах хлоропластов в варианте с колхицином происходило на фоне снижения содержания индолилуксусной кислоты и зеатина, которое было выявлено нами ранее (Пузина и др., 2016). Положительная роль ауксинов и цитокининов в регуляции реакции Хилла является хорошо известным фактом. Возможно, снижение ФХА хлоропластов под действием колхицина связано и с нарушением цитоскелет-мембранного комплекса.

Таблица 2. Действие деструкции микротрубочек на фотохимическую активность хлоропластов и содержание фосфора

Вариант	Фотохимическая активность, мМ феррицианида / (мг хлорофилла ч)	Фосфор, мкМ/г сырой массы
Контроль	0.608±0.042	12.1±0.7
Колхицин	0.383±0.026	18.8±1.1

Деполимеризация микротрубочек колхицином не повлияла на высоту доминирующего побега куста картофеля (табл. 3). Это происходило на фоне неизменного содержания гиббереллинов в листьях, что было показано нами ранее (Пузина и др., 2016). Обработка растений колхицином отрицательно сказалась на их продуктивности. Так, масса клубней в кусте уменьшилась на 24%. Возможно, данный эффект связан как с нарушением световых реакций фотосинтеза, так и изменениями в гормональном статусе растений. По-видимому, уменьшение количества ауксинов нарушает отток ассимилятов в формирующиеся клубни.

Таблица 3. Влияние деструкции микротрубочек на высоту и продуктивность растений

Вариант	Высота побега, см	Масса клубней, г
Контроль	68.8±4.8	381.5±4.4
Колхицин	66.3±4.6	290.1±5.9

Таким образом, в результате проведенного исследования выявлено, что деструктор тубулинового цитоскелета колхицин индуцирует изменения в световой фазе фотосинтеза и процессе клубнеобразования.

Список литературы

Веспер М. В., Бочкарева М. А., Хохлова Л. П. 2008. Цитоскелет и водный обмен растений // Ученые записки Казанского университета. Т.150. Кн.2. С. 22-42.

Абдрахимова Й. Р., Абдрахимов Ф. А., Абдрахманова А. Ф., Хохлова Л. П. 2003. Влияние антимикротрубочковых агентов на дыхание и ультраструктурную организацию клеток листьев пшеницы // Физиология растений. Т.50. №5. С.653-660.

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. 2003. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия. 256 с.

Пузина Т. И., Ланцев В. Л., Власова Н. С. 2011. Индуцированные цитохалазином и колхицином изменения в энергетическом обмене и перекисном окислении липидов мембран у *Solanum tuberosum* // Ученые записки Орловского государственного университета. Серия: естественные, технические и медицинские науки. №5 (43). С.228-231.

Пузина Т. И., Власова Н. С., Макеева И. Ю., Ланцев В. Л. 2016. Гормональный статус и активность гормональной системы картофеля при действии ингибитора микротрубочек колхицина // Цитология. Т. 58, №7. С. 555-561.

Physiological and biochemical changes in *Solanum tuberosum* under the influence of the structural modifier of microtubules colchicine

Puzina T. I.*, Makeeva I. Yu., Vlasova N. S.

Orel, Turgenev Orel State University

*E-mail: tipuzina@gmail.com

The effect of the destructor of microtubules of colchicine (1 mM) was studied, the pigment content, the Hill reaction, and the growth parameters of potato plants. An increase in the content of chlorophyll and carotenoids, a decrease in the photochemical activity of chloroplasts, and accumulation of phosphorus are shown. There were no changes in the growth activity of the height of shoots of plants. Destruction of microtubules led to a decrease in plant productivity. The relationship between changes caused by the destructuring agent of microtubules and changes in the hormonal metabolism of potato plants is discussed.

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ФИТОХРОМНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ И СТАБИЛЬНОСТИ
ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У *ARABIDOPSIS THALIANA*
И *HORDEUM VULGARE***

Рабаданова К. К.^{1,2,*}, Добрякова К. С.¹, Дмитриева В. А.¹, Домашкина В. В.^{1,2},
Тютерева Е. В.¹, Войцеховская О. В.¹

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

² Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

*E-mail: CRabadanova@binran.ru

Цветение является важнейшим этапом онтогенеза растений. Контроль времени перехода к цветению осуществляется с участием сложных механизмов регуляции на разных уровнях организации. У мутантов *Arabidopsis thaliana chl*, не синтезирующих хлорофилл *b* вследствие нок-аутной мутации в гене хлорофиллид-а-оксигеназы *AtCAO*, а также у аналогичных мутантов ячменя *chlorina f2 3613* с делецией в гене *HvCAO*, наблюдается существенная задержка начала цветения. Тем не менее, до сих пор неизвестно, каким образом отсутствие хлорофилла *b* связано с регуляцией цветения. Хлорофилл *b* выступает регулятором фотосинтетической антенны и обеспечивает стабилизацию фотосинтетического аппарата (Tanaka and Tanaka, 2011; Sakuraba et al., 2010). Наши данные показали, что у мутантов, неспособных к синтезу хлорофилла *b*, задерживается флоральная трансформация меристем, а кроме того повышены уровни продукции АФК, изменён окислительно-восстановительный статус, и нарушена регуляция образования плазмодесм (Dmitrieva et al., 2017). Фитохромы - ключевые регуляторы цветения большинства как двудольных, так и однодольных растений. Однако, в целом влияние мутации *chlorina* на фитохромы никогда не исследовалось ранее.

В данной работе методом ПЦР в режиме реального времени исследовали уровни экспрессии генов, кодирующих основные фитохромы *PhyA* и *PhyB*, у мутантов *Arabidopsis thaliana chl* и *flu* (Meskauskiene et al., 2001) с повышенной продукцией синглетного кислорода в хлоропластах, а также у мутанта *Arabidopsis thaliana chl*, комплементированного кДНК гена *PhCAO* из цианобактерии *Prochlorothrix hollandica* (Hirashima et al., 2006). Изучались растения на стадии проростков, выращиваемые на постоянном свете либо в режиме «короткого дня», а также взрослые растения, выращиваемые в режиме «короткого дня». Кроме того, было проведено исследование экспрессии генов ячменя *HvPhyA*, *HvPhyB*, *HvPhyC* и *HvFT*, кодирующих регуляторы онтогенеза – фитохромы, и основной индуктор цветения - белок «флориген» Flowering locus T, у растений мутанта *chlorina f2 3613* и родительского сорта *Donaria*, на стадиях трех недель после прорастания семян, пяти недель (непосредственно перед цветением) и 14 недель. В рамках доклада будут представлены полученные результаты. Они предоставят первую информацию о взаимосвязи фитохромной регуляции цветения и стабильности фотосинтетического аппарата у модельных двудольных и однодольных растений.

Исследования поддержаны РФФИ (грант №18-34-00821). Использовалось оборудование ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Список литературы

Tanaka R., Tanaka A. 2011. Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes // *Biochim Biophys Acta*. V. 1807. P. 968–976.

Sakuraba Y., Yokono M., Akimoto S., Tanaka R., Tanaka A. 2010. Deregulated chlorophyll b synthesis reduces the energy transfer rate between photosynthetic pigments and induces photodamage in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol*. V. 51. P. 1055–1065.

Dmitrieva V.A., Ivanova A.N., Tyutereva E.V., Evkaikina A.I., Klimova E.A., Voitsekhovskaja O.V. 2017. Chlorophyllide-a-Oxygenase (CAO) deficiency affects the levels of singlet oxygen and formation of plasmodesmata in leaves and shoot apical meristems of barley // *Plant Signaling Behavior*. V. 12. e1300732.

Meskauskiene R., Nater M., Goslings D., Kessler F., op den Camp R., Apel K. 2001. FLU: A negative regulator of chlorophyll biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* // *PNAS*. Vol. 98. P.12826–12831.

Hirashima M., Satoh S., Tanaka R., Tanaka A. 2006. Pigment shuffling in antenna systems achieved by expressing prokaryotic chlorophyllide a oxygenase in *Arabidopsis* // *J Biol Chem*. V. 281. P. 15385–15393.

Interaction between phytochrome regulation of flowering and stability of photosynthetic apparatus in *Arabidopsis thaliana* and *Hordeum vulgare*

Rabadanova C. K.^{1,2,*}, Dobryakova K. S.¹, Domashkina V. V.^{1,2}, Dmitrieva V. A.¹, Tyutereva E. V.¹,
Voitsekhovskaja O. V.¹

¹ St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² St. Petersburg, Saint Petersburg State University

*E-mail: CRabadanova@binran.ru

Flowering is the most important stage of ontogenesis in plants. The transition to flowering is under control of a number of mechanisms which exert their action at different levels and timepoints. *Arabidopsis thaliana* knock-out mutants *chl* lacking chlorophyll *b* due to a deletion in the *AtCAO* gene encoding chlorophyllide-a-oxygenase, as well as similar barley mutants *chlorina f2 3613* carrying a deletion in the *HvCAO* gene, exhibit a profound delay in the onset of flowering. However, it is not known how the lack of chlorophyll *b* can influence the regulation of flowering. Here, using qRT-PCT, the expression of the genes encoding main phytochromes *PhyA* and *PhyB* was analyzed in *Arabidopsis thaliana chl* and *flu* mutants with enhanced production of singlet oxygen in chloroplasts, as well as in the *chl* mutant complemented with the cDNA of the *PhCAO* gene encoding CAO from a cyanophyte *Prochlorothrix hollandica*. We also studied the expression levels of the genes encoding barley phytochromes *HvPhyA*, *HvPhyB*, *HvPhyC*, as well as of *HvFT* encoding the main inducer of flowering, the “florigen”, in the mutant *chlorina f2 3613* and the parental cultivar Donaria. The results will be presented, which give the first hints into the interaction of phytochrome system of flowering control and the stability of photosynthetic apparatus in the model dicot and monocot plants.

ИССЛЕДОВАНИЕ ИНДУКЦИИ АВТОФАГИИ ПРИ СТРЕССЕ: РОЛЬ КАЛИЯ В РЕГУЛЯЦИИ TOR-КИНАЗЫ У *ARABIDOPSIS THALIANA*

Рабаданова К. К.^{1,2,*}, Тютерева Е. В.¹, Демидчик В. В.^{1,3}, Войцеховская О. В.¹

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

² Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

³ Минск, Белорусский государственный университет

*E-mail: CRabadanova@binran.ru

Автофагия является необходимой составляющей стрессового ответа и условием адаптации к неблагоприятным факторам на клеточном уровне. Одним из событий, предшествующих развитию автофагии в ответ на солевой и окислительный стресс, является выход из клеток ионов калия (Demidchik et al, 2017). Однако механизм данной взаимосвязи до конца не выяснен.

С другой стороны, известен способ снижения интенсивности автофагических процессов через ветвь TOR-сигнального пути. В данном механизме задействованы белки-субстраты TOR-киназы, которые при низкой её активности образуют комплекс ATG1-ATG13, что служит начальным этапом автофагии (Reumann et al., 2010).

TOR-киназа – один из важнейших консервативных “переключателей” клеточного метаболизма у эукариот. Активность TOR-киназы необходима для поддержания анаболических процессов и, таким образом, соотношение процессов синтеза и деградации в клетке зависит от активности TOR-киназы. В настоящее время сигналинг TOR широко изучается, в том числе, у растений. За последние 5 лет была установлена его зависимость от глюкозы (Li et al, 2016), а также связь с обеспеченностью растений азотом и серой (Dong et al, 2017); кроме того, была показана активация TOR в клетках корней под действием ауксина (Li et al, 2016). Хорошо изучена взаимосвязь TOR с другим регулятором метаболизма – протеинкиназой SnRK, участвующей в запуске автофагии при утечке калия у животных (Soto-Burgos and Bassham, 2017).

В случае, если обеспеченность клетки калием важна для поддержания активности TOR-киназы, то есть, для баланса анаболических и катаболических процессов, то это может прояснить механизм запуска автофагии в ответ на снижение уровня калия в клетках при солевом и окислительном стрессах. В виду этого, представляет интерес проследить влияние этих видов стресса на активность TOR при изменении цитоплазматической концентрации ионов калия. Зависимость ферментативной активности TOR от концентрации K^+ в клетках и в среде выращивания послужила предметом исследования в данной работе.

Исследования проводились на корнях проростков *Arabidopsis thaliana*, у которых наиболее подвержены стрессовым воздействиям клетки ризодермы, как непосредственно контактирующие с

внешней средой. Именно в этих клетках экспрессируются калиевые каналы GORK, опосредующие утечку калия. В них же, с помощью эпифлуоресцентной микроскопии, наблюдался повышенный уровень образования автофагосом при погружении корней в 25 мМ раствор NaCl. Такие изменения отсутствовали, если выход ионов K^+ блокировался раствором тетраэтиламмония (ТЭА⁺). Основываясь на этих данных, мы предположили, что недостаток калия может иметь непосредственное влияние на активность TOR. Для того, чтобы проверить это, были поставлены эксперименты, в которых использовались линии *A. thaliana* со сверхэкспрессией белка S6K – прямого субстрата TOR-киназы – меченого тэгом FLAG (семена были любезно предоставлены Dr. Jen Sheen, Гарвард, США). Растения выращивались на питательной среде с низким содержанием калия (0.01 мМ K^+) и на среде, содержащей все макроэлементы в достаточной концентрации (2 мМ K^+). Кроме того, проростки, выращенные на питательной среде стандартного состава, для индукции утечки K^+ , на 30 минут помещались в растворы: 25 мМ NaCl, 0.3 H_2O_2 , и в смесь, генерирующую гидроксильные радикалы (0.3 мМ аскорбат + 0.3 мМ $CuSO_4$ + 0.3 мМ H_2O_2). После воздействия стрессоров корни растений замораживали и из полученного материала выделяли растворимые белки. Применяя методы электрофореза и иммуноблоттинга, сравнивали общее содержание в корневых экстрактах белка S6K и относительное содержание его фосфорилированной формы, таким образом определяя изменение активности TOR. В докладе будут представлены результаты проведенных исследований.

Исследования поддержаны РНФ (грант №15-14-30008, руководитель В.В. Демидчик). Использовалось оборудование ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Список литературы

Demidchik V., Tyutereva E. V., Voitsekhovskaja O. V. 2017. The role of ion disequilibrium in induction of root cell death and autophagy by environmental stresses // *Functional Plant Biology*. Vol. 45, № 2. P. 28–46.

Dong Y., Silbermann M., Speiser A., Forieri I., Linster E., Poschet G., Samami A. A., Wanatabe M., Sticht C., Teleman A.A., Deragon J. M., Saito K., Hell R., Wirtz M. 2017. Sulfur availability regulates plant growth via glucose-TOR signaling // *Nature communications*. Vol. 8, № 1. 1174.

Li X., Cai W., Liu Y., Li H., Fu L., Liu Z., Xud L., Liud H., Xua T., Xiong Y. 2017. Differential TOR activation and cell proliferation in *Arabidopsis* root and shoot apices // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 114, № 10. P. 2765–2770.

Reumann S., Voitsekhovskaja O., Lillo C. 2010. From signal transduction to autophagy of plant cell organelles: lessons from yeast and mammals and plant-specific features // *Protoplasma*. Vol. 247. P. 233–256.

Soto-Burgos J., Bassham D. C. 2017. SnRK1 activates autophagy via the TOR signaling pathway in *Arabidopsis thaliana* // *PloS one*. Vol. 12, № 8. e0182591.

Autophagy induction by stress: the role of potassium in regulation of TOR-kinase in *Arabidopsis thaliana*

Rabadanova C. K.^{1,2,*}, Tyutereva E. V.¹, Demidchik V. V.^{1,3}, Voitsekhovskaja O. V.¹

¹ Saint Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² St. Petersburg, Saint Petersburg State University

³ Minsk, Belarusian State University

*E-mail: CRabadanova@binran.ru

Autophagy is an adaptive mechanism induced during the cellular response to stress. Activation of autophagy includes several stages, one of them being potassium leakage from the cytosol. However, this mechanism is not yet fully understood. The protein kinase TOR integrates energy-, nutrient- and stress signals in eukaryotic cells. Moreover, in coordination with SnRK, TOR regulates the balance between biosynthesis and degradation, including autophagy, in mammalian cells. In plants, a number of TOR-activating signals have been characterized which include glucose, nitrogen, sulfur and, for roots, auxin. Although K^+ efflux precedes autophagy, the direct relation between K^+ ions and TOR-kinase has not been studied thus far. We have analyzed the role of K^+ leakage in the upregulation of autophagy via inhibition of TOR, and investigated how potassium starvation acts on TOR activity.

ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ

Рамазанова П. Б.*, Гаджиева И.Х.

Махачкала, Дагестанский государственный университет

*E-mail: ramazanova_p@mail.ru

В работе представлены результаты изучения влияния солей никеля, меди и кобальта на рост, накопление биомассы и физиологические показатели проростков пшеницы.

Одной из важнейших проблем экологической физиологии растений является изучение ответной реакции растений на ионы тяжелых металлов, которые при повышенных концентрациях оказывают токсическое действие на самые разнообразные физиологические процессы. Данная проблема имеет не только очевидное практическое значение, которое связано со все возрастающим загрязнением окружающей среды тяжелыми металлами, но также имеет и важное фундаментальное значение, которое связано с исследованием механизмов адаптации и устойчивости растений к тяжелым металлам (Серегин, 2009; Абдуллина, 2006).

В связи с этим цель настоящей работы заключалась в выяснении вопроса, как влияют различные концентрации 10^{-3} - 10^{-5} Моль/л NiSO_4 , CuSO_4 , и CoCl_2 на процессы прорастания семян и роста проростков пшеницы с. Харьковская. Семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге в вегетационной камере ($23/21^\circ\text{C}$ день/ночь; относительная влажность 70%; постоянная аэрация раствора). Контрольные образцы были выращены на дистиллированной воде. На седьмые сутки эксперимента оценивали действие солей ТМ на рост растений по следующим биометрическим показателям: длина главного корня и надземной части, сырая биомасса подземных и надземных органов. Экстракцию и определение количества свободного пролина проводили в листьях проростков пшеницы (Bates et al., 1973), содержание пигментов пластид (Гавриленко и др., 1975), выявление изменения накопления катионов в листьях и корнях пшеницы по вариантам культивирования (Балнокин, 2000).

Воздействие токсических веществ одна из причин проявления эффекта стресса у растений. Важнейшим ответом на действие различных стресс-факторов, в том числе тяжелыми металлами (ТМ) является замедление прорастания семян и роста проростков, особенно корней. Всхожесть семян при действии сублетальных концентраций ТМ были несколько подавлены (на 10-15% относительно контроля). При этом особенно токсичным оказался CuSO_4 . Спустя 7 суток экспозиции проростков пшеницы на растворах содержащих ионы ТМ в концентрации 10^{-3} М отмечено значительное подавление роста как надземной части, так и корней. Так, в растворах 10^{-3} М NiSO_4 длина побега составила 8% к контролю, тогда как 10^{-5} М – 78% соответственно. Сохраняется такая же тенденция снижения ростовых процессов и надземной части и корней в вариантах высоких концентраций солей кобальта и меди (табл. 1).

Таблица 1. Жизнеспособность проростков пшеницы на 7 сутки культивирования по вариантам

Вариант, М	Длина, мм		Сырая биомасса, мг		КП	ИТ	Числ. кор
	Надземной части	корня	надземной части	кося			
Контроль	106,6±6,05	82,6±5,5	55,5±4,4	82,6±6,1	0,67	100	5
Ni - 10^{-3}	8,5±0,9	43,3±5,3	35,4±2,3	33,0±1,1	1,07	52	5
Ni - 10^{-4}	79,4± 4,8	58,9±7,7	41,1±5,5	49,0± 3,2	0,84	71	5
Ni - 10^{-5}	83,3± 4,6	80,7± 7,	39,6±2,8	57,3± 5,5	0,69	98	5
Co - 10^{-3}	30,4±7,6	10,7±3,1	48,1±5,01	34,4± 3,3	1,39	13	5
Co - 10^{-4}	4,4±11,03	29,4±7,4	53±4,08	18,1± 0,8	2,94	36	5
Co - 10^{-5}	68,05±14,7	46±11,2	54,2±5,10	15,3± 0,5	3,54	56	5
Cu - 10^{-3}	-	-	-	-	-	-	-
Cu - 10^{-4}	58,2±4,9	12,8±1,7	35,8±3,7	17,0± 0,2	2,1	15	5
Cu - 10^{-5}	90,8±8,9	74,6±4,7	48,0±4,3	22,1± 0,3	2,2	90	5

Так, вариантах 10^{-3} М Со, Си пророст биомассы надземной части составил 48 мг и 0 (не проросли), против 54 мг и 48 мг в 10^{-5} М соответственно.

Для характеристики устойчивости растений к ТМ и степени их токсичности был вычислен индекс толерантности (ИТ). Наибольшей чувствительным оказался процесс корнеобразование, нежели рост надземной части. Наиболее токсичными из вариантов оказались растворы 10^{-3} и 10^{-4} М CuSO_4 , ИТ составил 15%, ИТ в растворах NiSO_4 , и CoCl_2 составил -52; 71 и 13;36 соответственно. По данным прироста биомассы, ИТ и КП (коэффициента полярности) ТМ можно расположить в следующий убывающий ряд токсичности $\text{Cu} > \text{Ni} > \text{Co}$.

Содержание металлов определяли в осевых органах пшеницы спустя 7 суток выращивания. В контроле содержание ТМ в тканях проростков было очень низким, очевидно указывая на исходное содержание ТМ в семенах. При выращивании растений пшеницы на растворах с солями содержание всех изученных ТМ многократно превышало значения контрольных растений. Различия в концентрации ТМ в органах пшеницы коррелировало с их содержанием в среде культивирования. Самое малое накопление металлов в корнях пшеницы отмечено при 10^{-5} М ионов Ni^{2+} - 0,28 мг/г сухой биомассы, максимальное – при 10^{-4} М ионов Co^{2+} (в 276 раз больше контроля). В надземной части наименьшая аккумуляция ионов ТМ зафиксирована на фоне 10^{-5} М ионов Ni^{2+} , что составила 0,22 мг/г сухой биомассы, максимальная – на фоне ионов 10^{-4} М ионов Co^{2+} (в 31 раза выше контроля).

Значительно снижалось содержание хлорофилла в проростках пшеницы экспонируемых в растворах ТМ на 5 сут, особенно в вариантах с высокими концентрациями солей. При этом в контроле содержание хлорофилла даже несколько повышается по срокам культивирования. Так на 5 сутки в проростках пшеницы содержание Хл. а и б составило 0,470 и 0,211 мг/г сырой биомассы, тогда как на 10 сутки – 0,672 и 0,259 мг/г соответственно.

На 10 сутки культивирования наблюдалось некоторое повышение содержания хлорофилла в вариантах медью и никелем. Снижение содержания хлорофилла на 5 сут. культивирования отмечено и вариантах с никелем. Так в вариантах (10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} М) содержание его составило 71, 93, 149 % к контролю. Воздействие ТМ на проростки пшеницы снижало общее содержание хлорофилла, что свидетельствует о нарушении процессов синтеза пигментов (табл.2).

В устойчивости растений к стрессам играет роль накопление свободного пролина в клетках. Его уровень в вегетативных органах растений рассматривают как активную реакцию тканей на неблагоприятные условия окружающей среды.

Изучение динамики свободного пролина в проростках пшеницы показало, что аминокислота наиболее интенсивно накапливается на 10 сутки особенно с увеличением концентрации раствора солей (табл.2). Содержание ее в тканях проростков пшеницы в растворах NiSO_4 , CuSO_4 (10^{-3} М) составило на 5 сутки соответственно 98 и 62 % к контролю, а на 10 сутки культивирования в три и более раз выше 216 и 409 % соответственно. Аналогичная картина наблюдается в растворах CoCl_2 . Так, в растворах 10^{-3} и 10^{-4} М CoCl_2 содержание пролина относительно контроля на 5 сутки культивирования составило 117 и 247 % на сырую биомассу.

Таблица 2. Содержание пролина, хлорофилла и ионов ТМ (% к контролю) в проростках пшеницы по вариантам

Варианты, М	Пролин		Хлорофилл		Катионы	
	5 сут	10 сут	5 сут	10 сут	Листья	Корни
Контроль(вода)	100	100	100	100	100	100
Ni 10^{-3}	98	216	71	114	771	1000
Ni 10^{-4}	365	62	93	186	103	126
Ni 10^{-5}	114	69	149	115	63	65
Cu 10^{-3}	62	409	59	82	377	846
Cu 10^{-4}	250	92	84	125	342	538
Cu 10^{-5}	343	86	86	212	170	179

Накопление свободного пролина неодинаково в разных вариантах опыта и менялось в них в зависимости от концентрации растворов солей и сроков. Так, в растворах (10^{-3} , 10^{-4} , 10^{-5} М) Ni-SO_4 и CoCl_2 его уровень на 5 сутки составил относительно контроля 98, 365, 114 и 62, 250, 343 %, тогда как на 10 сутки происходит значительное повышение в вариантах высоких концентрациях (10^{-3} М) -216 и 409 %, а в вариантах 10^{-4} , 10^{-5} М содержание пролина снижалось. Несмотря на высокий уровень содержания пролина в тканях проростков пшеницы жизнеспособность их была снижена, особенно в высоких концентрациях солей ТМ. В растворах же низких концентраций отмечено некоторое снижение содержания пролина на 10 сутки, при этом проростки сохраняли достаточную жизнеспособность (табл.2). Отмечена положительная связь между содержанием пролина и концентрацией ТМ, а также продолжительностью культивирования в растворах солей. Все выше сказанное свидетельствует о возможности использования морфологических и физиолого-биохимических параметров для оценки влияния солей тяжелых металлов на жизнеспособность растений пшеницы.

Список литературы:

Абдуллина О.А. 2006. Общность и поливариантность морфо-физиологических и биохимических параметров при адаптации растений к изменяющимся условиям минерального питания: автореф. дисс.... кандидата биологических наук. Тольятти. 20 с.

Серегин И.В., Кожевникова А.Д. 2009. Усиление накопления и рост ингибирующего действия никеля и свинца на проростки амаранта в присутствии кальция // Физиология растений, Т. 56, Вып. 1. С. 92–96

Influence of salts of heavy metals on the morpho-physiological parameters of wheat seedlings

Ramazanova P.B., Gadzhieva I.Kh..

Makhachkala, Dagestan State University

e-mail: ramazanova_p@mail.ru

The paper presents the results of studying the influence of nickel, copper and cobalt salts on growth, biomass accumulation and physiological characteristics of wheat seedlings.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ГАЛОФИТОВ

Розенцвет О. А. *, Нестеров В. Н., Богданова Е. С.

Тольятти, Институт экологии Волжского бассейна РАН

*E-mail: olgarozen55@mail.ru

Одним из факторов, оказывающим негативное влияние на многие физиологические функции растений, является засоление почвенного субстрата (Flowers, Colmer, 2008). Растения галофиты обладают высокой адаптационной способностью к действию солей. Они выработали несколько способов защиты ФА от засоления, которые реализуются на уровне целого растения, растительной ткани и клеточно-молекулярном уровне (Розенцвет и др., 2017). Так, суккулентность обычно рассматривается как один из основных факторов, вызывающих устойчивость растений к солям. Физиологический смысл суккулентности заключается в разбавлении солей, накопленных в растениях и снижения их токсичности для клетки, что позволяет растению справляться с высокими концентрациями солей. Среди других адаптивных характеристик, таких как уменьшение листовой поверхности, более высокой пластичности клеточных стенок, уменьшение количества устьиц на единицу поверхности, суккулентность представляет собой одну из наиболее эффективных приспособительных функций в галофитах (Grigore, Toma, 2005). Однако суккулентность характерна только для галофитов, способных накапливать соли в клетках надземной части растений – эугалофитов. Криногалофиты имеют другой тип анатомической адаптации на уровне листа – специализированные солевыведительные системы, такие как солевые железы, трихомы и пузырьки. Этот вид приспособлений позволяет транспортировать ионы из клеток мезофилла на поверхность листьев. Солеустойчивость гликогалофитов связана с их способностью ограничивать поступление ионов в клетки растений за счет низкой проницаемости мембран в клетках корней (Flowers, Colmer, 2008; Rozentsvet et al., 2017). Они лишены способности изолировать соли в вакуолях, что характерно для эугалофитов, и не имеют солевыведительных систем.

Целью настоящего исследования было изучение особенностей функциональной активности и структурных параметров растений с разной стратегией по отношению к накоплению солей.

Объекты исследования: эугалофиты – *Salicornia perennans* Willd., *Suaeda salsa*, *Halocnemum strobilaceum* (сем. *Chenopodiaceae*), криногалофит – *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze (сем. *Plumbaginaceae*), и гликогалофит – *Artemisia santonica* L. (сем. *Asteraceae*). Внешне изученные виды растений различались размерами и формой листьев: крупные (*L. gmelinii*), мелкие (*S. salsa*, *H. strobilaceum*, *A. santonica*), сросшиеся со стеблем (*S. perennans*). Работу проводили в прибрежной полосе озера Эльтон (49°07'с.ш., 46°50'в.д.) в течение нескольких лет в условиях высокой солнечной инсоляции (1000-2000 мкмоль м⁻²с⁻¹) и температуры воздуха день/ночь 30-42/25-30°C. Засоленность почвы в данном регионе обусловлена сильно минерализованными (15-30 г/л) грунтовыми водами, залегающими на глубинах 0-3 м.

Функциональные параметры оценивали по средним показателям скорости CO₂ газообмена в листьях и количеству пигментов. Скорость фотосинтеза эугалофитных растений *S. perennans* при световом насыщении может достигать порядка 37 мкмоль CO₂ м⁻²с⁻¹. В отличие от *S. perennans* растения *L. gmelinii* формируют достаточно большую листовую поверхность, но скорость фотосинтеза низкая и процесс быстро выходит на плато насыщения световой кривой. У гликогалофита *A. santonica* - наблюдается снижение квантовой эффективности фотосинтеза по сравнению с эугалофитами и относительно более высокие значения темнового дыхания.

Массовая доля хлорофилла (Хл) в исследованных видах галофитов увеличивалась в ряду эу-, крино-, гликогалофиты. Отношение Хл *a/b* составляло величину 1.3–2.8, а Хл/Кар – 4.9–6.0. Доля Хл в светособирающем комплексе (ССК) у эугалофитов была ниже по сравнению с другими представителями галофитов.

Состояние устьичного аппарата у растений с разным типом поглощения солей различалось, главным образом, по числу устьиц на единицу площади листа. Так, число устьиц в листьях среднего яруса эугалофитов было в 1,5–2 раза больше, чем у крино- и гликогалофитов.

По числу клеток палисадной ткани и общему числу клеток в палисадной и губчатой паренхиме наблюдалась закономерность противоположная параметрам устьичного аппарата. Листья крино- и гликогалофитов характеризовались существенно большим числом клеток меньшего объема и площади поверхности. Причем в растениях *S. perennans* отмечено наибольшее число устьиц при отсутствии губчатой ткани.

Наибольшее число хлоропластов в клетках палисада исследованных галофитов выявлено у *S. perennans* – 125 шт., что вдвое выше, чем средние значения этого показателя для большинства растений (60–80 шт. на клетку) (Мокронос, Гавриленко, 1992). У других видов эугалофитов число хлоропластов было ниже, чем у *S. perennans*, но укладывалось в общепринятый интервал варьирования данного показателя – 54–64 шт. У крино- и гликогалофитов число хлоропластов палисада было более, чем в 5 раз ниже по сравнению с *S. perennans*, и в 1,5 раза по сравнению с *H. strobilaceum*, *S. salsa*. В губчатой паренхиме число хлоропластов обычно меньше – 15–40 шт. Этот показатель у исследованных видов варьировал в интервале 24 – 28 шт., и различия между видами были несущественными.

Структура хлоропластов у галофитов была типичной для растений: пластиды имели правильную линзовидную форму, хорошо развитую тилакоидную систему и мелкозернистую строму. Однако как объем хлоропласта, так и площадь его поверхности, у суккулентных галофитов были больше по сравнению с ксерофитными растениями в 1,5-3 раза (Rozentsvet et al., 2016). Хлоропласты имели замкнутые и сплюснутые мембранные диски, которые упакованы в грани и соединены одинарными, удлинёнными тилакоидами. Все тилакоиды образуют единую систему, которая также сплюснута и удлинена в виде единого тилакоида.

Размеры хлоропласта и содержание в нем фотосинтетических пигментов положительно коррелировали с содержанием глицеролипидов, входящих в состав мембран хлоропластов. Их суммарное количество уменьшалось в такой же последовательности, как и число хлоропластов в клетках палисадной и губчатой паренхимы. Доля липидов, содержащих один и два (моно-МГДГ и дигалактоилиацилглицерин -ДГДГ) моносахаридных остатка составляла более 70% и достигала 85% у обоих видов эугалофитов. Для большинства видов характерно преобладание МГДГ в общем пуле глицеролипидов, за которым следуют ДГДГ, СХДГ и ФГ. Исключением стали липиды мембран *H. strobilaceum*, в которых наблюдали равные количества МГДГ и ДГДГ. Доля ненасыщенных жирных кислот составляла более 60%. Выявлена тенденция снижения относительного содержания линоленовой кислоты (С 18:3) вместе со снижением галофильности растений. Одновременно обнаружено увеличение содержания линолевой (С18:2) и олефиновой кислот (С 18:1), что говорит о различиях в ак-

тивности десатураз, ответственных за образование двойных связей в молекуле ЖК исследованных галофитов.

Таким образом, выявлены различия на уровне анатомии и мезоструктуры листа, ультраструктуры хлоропласта и биохимического состава структурных компонентов мембран у галофитов, произрастающих в естественных условиях. Характерными признаками эугалофитов с суккулентным типом листьев является более крупные клетки с большим числом хлоропластов и содержанием мембранных глицеролипидов и ненасыщенной ЖК С 18:3, но меньшими размерами пигментного аппарата и ССК. Для этих растений характерна и более высокая скорость газообмена. Растения ксерофитного типа, которые включают как эугалофит *H. strobilaceum*, так и крино- и гликогалофиты, характеризуются меньшими значениями указанных характеристик. Следовательно, особенности структуры ФА галофитов тесно связаны с его функциональными показателями и определяются как стратегией по отношению к накоплению солей, так и по отношению к способу регулирования водного режима.

Список литературы

Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. 2017. Структурные и физиолого-биохимические аспекты солеустойчивости галофитов // Физиол. растений. Т. 64. № 4. С. 251–265.

Flowers T. J., Colmer T. D. Salinity tolerance in halophytes // New Phytol. 2008. V. 179. P. 945–963.

Grigore M.-N., Toma C. 2014. Integrative ecological notes on halophytes from “Valea Ilenei” (Lași) nature reserve // Memoirs Sci. Sect. Roman Acad. V. XXXVII. P. 18–36.

Rozentsvet O. A., Bogdanova E. S., Ivanova L. A., Ivanov L. A., Tabalenkova G. N., Zakhochiy I. G., Nesterov V. N. 2016. Structural and functional organisation of the photosynthetic apparatus in halophytes with different strategies of salt tolerance // Photosynthetica. V. 54. № 3. P. 405–413.

Rozentsvet O. A., Kosobryukhov A. A., Zakhochiy I. G., Tabalenkova G. N., Nesterov V. N., Bogdanova E. S. 2017. Photosynthetic parameters and redox homeostasis of *Artemisia santonica* L. under conditions of Elton region // Plant Physiol. Biochem. Vol. 118. P. 385–393.

Structural and functional aspects of halophyte salt tolerance

Rozentsvet O. A. *, Nesterov V. N., Bogdanova E. S.

Togliatti, Institute of Ecology of The Volga River Basin RAS

*E-mail: olgarozen55@mail.ru

Structural and functional parameters in leaves of halophytes under environment conditions of Elton lake (the southeast region of the European part of Russia) were measured. The halophytes represented three strategies of salt tolerance: euhalophyte crynohalophyte, and glycohalophyte. The characteristic features of eugaloфytes with a succulent leaf type are larger cells with, large number of chloroplasts, a content of membrane glycerolipids and an unsaturated LC of 18: 3, as well as smaller in pigment's size. For these plants is characterized by a higher rate of gas exchange. Plants of the xerophytic type are characterized by lower values of these characteristics.

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ АРИДНОСТИ КЛИМАТА

Ронжина Д. А. *, Иванова Л. А., Иванов Л. А.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

*E-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

Изучение пигментного комплекса и фотосинтетической активности листьев у растений в контрастных климатических условиях позволяет выявить механизмы адаптации фотосинтетического аппарата к действию факторов среды. Мало изученными в этом отношении являются растения заболоченных территорий, которые могут успешно произрастать как в лесной, так и степной зонах, поскольку постоянная доступность воды сглаживает зональные климатические различия. Увеличение аридности климата в степной зоне, по сравнению с лесной, сопряжено с воздействием целого комплекса неблагоприятных для растений факторов среды – увеличение инсоляции и температуры, снижение влажности воздуха и почвы. Ранее для растений гумидного климата было показано, что у надводных листьев гелофитов (воздушно-водных растений), завершающих рост в воздушной среде, формируется фотосинтетический аппарат, сходный по структуре и функциональной активности с листьями наземных растений этого климатического района произрастания (Nekrasova et al., 1998). Це-

лью нашей работы было изучить содержание пигментов и фотосинтетическую активность листьев интразональных видов гелофитов (воздушно-водных растений).

Исследования были проведены на пяти видах гелофитов (*Alisma plantago-aquatica* L., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phalaris arundinacea* L., *Typha angustifolia* L.) в двух географических районах – в условиях лесной зоны на Среднем Урале (окрестности г. Екатеринбург) и степной зоны на Южном Урале (Оренбургский заповедник, участок «Ащисайская степь»). В районе исследований на Среднем Урале инсоляция на горизонтальной поверхности была 2.88 (кВт*ч)/(м²*день), среднегодовая температура – 2.1⁰С, среднегодовое количество осадков – 494 мм, индекс аридности – 41. Данные об инсоляции взяты за период 1983–2005 гг. из базы данных NASA (Surface..., 2008). Среднегодовые температура и осадки вычислены за период 1980-2010 г. с использованием данных из Climate Data Archives (Matsuura, Willmott, 2012a, b). На Южном Урале инсоляция на горизонтальной поверхности и среднегодовая температура были выше на 24 и 29 % соответственно, а среднегодовое количество осадков и значение индекса аридности в 2 раза меньше, чем на Среднем Урале.

В обоих районах исследования для изучения были выбраны растения, произрастающие на берегу небольших пресных водоемов с водопокрытым грунтом (около 3-5 см). У растений были определены удельная поверхностная плотность листа (УППЛ), содержание пигментов и интенсивность газообмена. В соответствии с общепринятыми представлениями все показатели измеряли в 5 биологических повторностях. Для определения УППЛ листья фотографировали, высушивали и взвешивали. Площадь отдельного листа определяли с помощью системы цифрового анализа изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Россия). УППЛ рассчитывали, как отношение сухого веса листа к его площади. Скорость поглощения CO₂ и транспирации измеряли с помощью системы газоанализа Li-6400xt (Li-COR, США) при освещенности 2000 мкмоль/(м²*с), содержании CO₂ 380 ppm, влажности 35 % и температуре 25 ⁰С. Эффективность использования воды определяли делением скорости фиксации CO₂ на скорость транспирации. Для измерения содержания пигментов проводили их экстракцию 80 % ацетоном и измеряли оптическую плотность экстрактов на спектрофотометре Odyssey DR/2500 (HACH, США). Фотосинтетическую активность хлорофилла (A_{chl}, мкмоль CO₂/(г хлорофилла*мин)) рассчитывали делением скорости поглощения CO₂ на содержание пигментов в 1 г сухого веса.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа показали, что УППЛ и содержание пигментов в расчете на единицу как сырого, так и сухого веса листа не зависели от места произрастания и были видоспецифичными (77-92 %) (табл.).

Таблица. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа УППЛ, содержания пигментов и параметров функциональной активности листьев в зависимости от вида (*A. plantago-aquatica*, *E. palustris*, *C. acuta*, *P. arundinacea* и *T. angustifolia*; *df* = 4), места произрастания (Средний Урал, Южный Урал; *df* = 1) и взаимодействия этих факторов (*df* = 4)

Показатели	Факторы		
	Вид	Место произрастания	Вид × Место произрастания
УППЛ, мг/дм ²	713*** (92 %)	3 ^{нд} (0.1 %)	54*** (7 %)
Содержание Хл, мг/г сыр. веса	143*** (84 %)	0.5 ^{нд} (0.1 %)	17*** (6 %)
Содержание Кар, мг/г сыр. веса	122*** (80 %)	0.02 ^{нд} (0 %)	21*** (13 %)
Содержание Хл, мг/г сух. веса	149*** (87 %)	31*** (4 %)	5** (3 %)
Содержание Кар, мг/г сух. веса	148*** (77 %)	57*** (7 %)	20*** (5 %)
A, мкмоль CO ₂ /(г сух. веса*с)	99*** (37 %)	543*** (51 %)	20*** (8 %)
WUE, мкмоль CO ₂ /ммоль H ₂ O	10*** (16 %)	143*** (61 %)	4** (7 %)
A _{chl} , мкмоль/(г хлорофилла*мин)	29*** (22 %)	282*** (54 %)	22*** (17 %)

Примечание. Представлены значения *F*-критерия и его достоверность (^{нд} – не достоверно, ** *p* ≤ 0.01, *** *p* ≤ 0.001). В скобках указана доля дисперсии фактора в общей дисперсии признака. Показатели: УППЛ – удельная поверхностная плотность листа, Хл – хлорофилл, Кар – каротиноиды, A – скорость поглощения CO₂, WUE – эффективность использования воды, A_{chl} – фотосинтетическая активность хлорофилла.

При увеличении аридности климата у двух видов – *A. plantago-aquatica* и *P. arundinacea* – содержание хлорофиллов в 1 г сырого веса листа возрастало на 19 и 28 % соответственно, а в 1 г сухого

веса, напротив, уменьшалось на 19 и 13 % соответственно. Значение этих показателей у *C. acuta* и *T. angustifolia* в разных условиях произрастания не различались. У афильного вида *E. palustris* содержание хлорофиллов на 1 г сырого и 1 г сухого веса на Южном Урале уменьшалось в 1.5 и 1.4 раза соответственно. Содержание каротиноидов в расчете как на сырой, так и на сухой вес листа коррелировало с содержанием хлорофиллов в единице веса листа ($r=0.97, p<0.001$ и $r=0.98, p<0.001$ соответственно). Изменение хлорофиллов и каротиноидов в 1 г сухого веса было связано с варьированием УППЛ ($r=-0.65, p<0.05$ и $r=-0.71, p<0.05$ соответственно). Эти корреляции продемонстрировали, что изменение количества пигментов у воздушно-водных растений обусловлено изменением структуры листа. Ранее для растений гумидного климата также было показано, что у надводных листьев гелофитов структурная перестройка фототрофных тканей сопровождалась закономерными изменениями распределения пигментов в единице массы и площади листа (Ronzhina et al., 2004).

Показатели функциональной активности листа такие как, скорость фотосинтеза, фотосинтетическая активность хлорофилла и эффективность использования воды, напротив, в большей степени были связаны с местом произрастания растений (табл.). У всех изученных видов скорость фотосинтеза на 1 г сухого веса листа была меньше в более аридных условиях (от 1.6 до 2.5 раза). Это стало причиной снижения фотосинтетической активности хлорофилла на 29 – 63 % у растений на Южном Урале.

Анализ межвидовых корреляций показателей пигментного комплекса и функциональной активности листьев показал, что как на Среднем, так и на Южном Урале содержание хлорофиллов в 1 г сухого веса положительно коррелировало со скоростью фотосинтеза в расчете на единицу сухого веса листа ($r=0.85, p<0.01$ и $r=0.87, p<0.01$ соответственно). В то же время положительная связь между фотосинтетической активностью хлорофилла и эффективностью использования воды обнаружена только у гелофитов, произраставших в более аридных условиях ($r=0.88, p<0.01$). Это демонстрирует, что в аридных условиях даже для растений заболоченных территорий регуляция водного режима имеет первостепенное значение для продуктивности растений.

Авторы выражают благодарность сотрудникам заповедника «Оренбургский» за помощь в проведении исследований.

Список литературы

Matsuura K., Willmott, C. J. 2012a. Terrestrial Air Temperature: 1900-2010 Gridded Monthly Time Series. [http://climate.geog.udel.edu/~climate/html_pages/Global2011/ README_GlobalTsT2011.html](http://climate.geog.udel.edu/~climate/html_pages/Global2011/README_GlobalTsT2011.html)

Matsuura K., Willmott, C. J. 2012b. Terrestrial Precipitation: 1900-2010 Gridded Monthly Time Series. http://climate.geog.udel.edu/~climate/html_pages/Global2011/ Precip_revised_3.02/ README_GlobalTsP2011.html

Nekrasova G. F., Ronzhina D. A., Korobitsina E. B. 1998. Photosynthetic apparatus in developing submerged, floating, and aerial leaves of hydrophytes // Russian Journal of Plant Physiology. Vol. 45. P. 456–464.

Ronzhina D. A., Nekrasova G. F., P'yankov V. I. 2004. Comparative characterization of the pigment complex in emergent, floating, and submerged leaves of hydrophytes // Russian Journal of Plant Physiology. Vol. 51. P. 21–27.

Surface Meteorology and Solar Energy (SSE). Release 6.0 Data Set. 2008. [https:// eosweb.larc.nasa.gov/sse/global/text/global_radiation](https://eosweb.larc.nasa.gov/sse/global/text/global_radiation)

Changes in the pigments content and leaf photosynthetic activity of wetland plants at climate aridity increasing

Ronzhina D. A.*, Ivanova L. A., Ivanov L. A.

Yekaterinburg, Botanical Garden UB RAS

*E-mail: Dina.Ronzhina@botgard.uran.ru

The leaf mass per area (LMA), the content of pigments and the gas exchange rate in 5 emergent intrazonal plant species (*Alisma plantago-aquatica* L., *Carex acuta* L., *Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult., *Phalaris arundinacea* L., *Typha angustifolia* L.) in the wetlands of the forest (Middle Urals) and steppe (Southern Urals) zones were studied. It was established that the change in LMA and pigment complex parameters with increasing climate aridity was species-specific. A reduction in the rate of photosynthesis per 1 g of dry weight (1.6 – 2.5 times) and per 1 mg of chlorophyll (29 – 63 %) was a general trend for all species. Analysis of interspecies correlations showed that only in the Southern Urals the chlorophyll photosynthetic activity positively correlated with the water use efficiency ($r = 0.88, p < 0.01$).

ВОДНЫЙ И УГЛЕРОДНЫЙ РЕЖИМ СОСНЫ ПРИ РАЗНОМ АТМОСФЕРНОМ И ПОЧВЕННОМ УВЛАЖНЕНИИ В УСЛОВИЯХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Сазонова Т. А. *, Болондинский В. К., Придача В. Б.

Петрозаводск, Институт леса КарНЦ РАН

*E-mail: sazonova@krc.karelia.ru

Коренными лесными формациями в Карелии являются сосновые леса, занимающие 6 млн. га, что составляет 64% лесопокрытой площади или около 30% от общей площади республики (Forests and their multipurpose use ..., 2015). В свете прогнозируемых изменений климата актуальным является вопрос об ответных реакциях составляющих фитоценозы видов на колебания условий природной среды. Отклик растений проявляется, прежде всего, в изменении интенсивности H_2O - и CO_2 -обмена.

В работе проанализированы данные наших многолетних исследований показателей обменных процессов у деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), полученных в сосновых древостоях европейской части средней подзоны тайги (южная Карелия, 61°13'N, 34°10'E). Пробные площади были заложены в сосняках черничном и лишайниковом, относящимся к II–III и V классам бонитета, средний возраст деревьев, их высота и диаметр составили 60 лет, 15.9 м, 18.0 см и 30 лет, 3 м, 4.3 см соответственно. В сосняке черничном в качестве модельных объектов были выбраны деревья сосны верхнего полога (господствующие), относящиеся ко II классу роста и развития. В сосняке лишайниковом – деревья сосны одного возраста, но разного жизненного состояния, быстрорастущие верхнего полога (господствующие) и медленно растущие нижнего полога (угнетенные), различающиеся по величине годичных приростов и относящиеся, соответственно, ко II и IV классу роста и развития. Почва сосняка черничного представлена песчаным иллювиально-гумусово-железистым подзолом с уровнем залегания грунтовых вод 1.5–1.7 м. Почва сосняка лишайникового – песчаная поверхностно-подзолистая, сформировавшаяся на флювиогляциальных песках. Уровень грунтовых вод ниже 5 м (Sazonova et al., 2011).

Исследования параметров CO_2/H_2O -обмена деревьев сосны и запасов влаги в почве проводили в течение ряда вегетационных периодов с мая по сентябрь. В сосняке черничном изучали суточную динамику водных потенциалов охвоенных побегов (Ψ), в лишайниковом определяли его предрассветные (Ψ_{max}) и дневные (Ψ_{min}) величины. Для определения Ψ охвоенных побегов использовали камеру давления (Sazonova et al., 2011), в исследованиях последних лет – камеру давления Plant Moisture Vessel SKPM 1400 (Skye Instruments Ltd., Великобритания). Регистрацию CO_2 -газообмена побегов сосны проводили с помощью многоканальной автоматической установки на базе стационарного инфракрасного газоанализатора Infralyt-4 (VEB Junkalor Dessau, Германия) (Bolondinskiĭ, Kaibiyainen, 2003). В исследованиях последних лет для измерения интенсивности фотосинтеза использовали портативную фотосинтетическую систему Li-Cor 6400XT (Li-Cor Inc., США). Влажность почвы определяли термовесовым методом. Образцы почвы отбирали по генетическим горизонтам в верхней части профиля и до глубины 50 см последовательно через каждые 10 см. Для обработки результатов использовали методы вариационной статистики. Проверку гипотез и оценку существенных различий между средними величинами осуществляли при 5%-ном уровне значимости.

Проведенные многолетние исследования показателей CO_2/H_2O -обмена деревьев сосны в широком диапазоне внешних условий позволили нам выделить варианты умеренного увлажнения и засухи, отличающиеся по напряженности метеоусловий и типичные для вегетационного периода в условиях южной Карелии. Отмеченные за годы наших наблюдений периоды атмосферных засух были обусловлены сокращением количества осадков в отдельные месяцы лета по сравнению с климатической нормой. Эти периоды были непродолжительными. В основном жизнедеятельность деревьев сосны проходила в условиях достаточного почвенного увлажнения.

Сопряженное исследование предрассветных величин Ψ_{max} и запасов влаги в 0–50 см слое почвы не выявило зависимости между этими показателями во всем диапазоне их изменений (~25–50 мм) в сосняке черничном и в части диапазона (~27–44 мм) в сосняке лишайниковом. Полученное «несоответствие» между влагообеспеченностью почвы и Ψ_{max} в условиях достаточного почвенного увлажнения обусловлено, вероятно, высоким сопротивлением потоку влаги у хвойных растений, а также недостаточно продолжительным темновым периодом северного лета для восстановления водного потенциала растений и установления равновесия показателя в системе «почва – растение». Вместе с тем, несмотря на высокий уровень запасов влаги в почве, полученный результат указывал на наличие водного дефицита в самих растениях, величина которого зависела от изменения погодных условий.

Наличие постоянного водного дефицита в растениях оказывало влияние на фотосинтез (P) сосны. Синхронная регистрация P и Ψ сосны показала, что от уровня водного дефицита, сформиро-

вавшегося к предрассветному часу, в определенной мере зависело время наступления максимума фотосинтеза (P_{max}) и его величина. Изменения Ψ_{max} от -0.30 МПа (полное насыщение водопроводящей системы) до ~ -0.44 МПа соответствовали «нормальному» водному дефициту (Sazonova et al., 2005). Их более низкие значения ($\Psi_{max} = -0.6 \dots -0.7$ МПа) свидетельствовали о нарастании водного дефицита в растениях. В этих условиях время наступления максимального фотосинтеза сдвигалось на более ранние утренние часы. При этом депрессия фотосинтеза продолжалась более длительное время, что приводило к снижению его среднедневной продуктивности. Кроме того, в условиях кратковременных периодов «атмосферных засух» при нарастании дефицита воды в растениях, о чем свидетельствовали также и низкие дневные величины Ψ_{min} ($-1.3 \dots -1.5$ МПа), отмечали снижение интенсивности фотосинтеза в дневное время в 1.5 раза по сравнению с P_{max} . Ранее нами (Sazonova et al., 2005) было показано, что при значениях $\Psi = -1.15 \pm 0.11$ МПа вступает в действие устьичное ограничение транспирации сосны. Причиной этого, вероятно, является снижение гидравлической проводимости водопроводящих путей вследствие высокой уязвимости ксилемы сосны к эмболии. При этом уменьшение проводимости ксилемы и связанное с ним снижение проводимости устьиц приводило к уменьшению фотосинтеза.

Если в сосняке черничном запасы влаги в 0–50 см слое почвы не опускались ниже 25 мм, то в сосняке лишайниковом отмечали их уменьшение до 15 мм. Анализ результатов сопряженного исследования переменных H_2O - и CO_2 -обмена и запасов влаги в почве в диапазоне влажности почвы ~ 15 –27 мм позволил выделить две области по почвенной влагообеспеченности, в каждой из которых Ψ_{max} и запасы влаги изменялись в соответствующих пределах, и что дало возможность выявить разнокачественную реакцию сосны в связи с дифференциацией по жизненности. Области I (умеренного недостатка) соответствовали запасы влаги в почве от 16 до 27 мм. При этом снижение запасов почвенной влаги сопровождалось повышением температуры воздуха до $25^\circ C$. В этих условиях у сосны наблюдали большой расход влаги днем и его слабое восполнение ночью. Колебания Ψ_{max} также не зависели от изменения запасов влаги в почве, но их уменьшение привело к увеличению размаха колебаний Ψ_{max} , который составил $-0.45 \dots -1.0$ МПа. При этом диапазоны значений Ψ_{max} были одинаковыми для господствующих в пологе и угнетенных деревьев сосны. Сопоставление Ψ_{max} для выборок господствующих и угнетенных деревьев не выявило значимых различий ($p > 0.05$). То есть, формирование большего и меньшего водного дефицита, характеризуемого величиной Ψ_{max} , в этих областях значений влажности почвы не было связано с жизненным состоянием дерева – большой водный дефицит мог быть отмечен у господствующего дерева, меньший – у угнетенного, и наоборот. Результаты исследования CO_2 -газообмена показали также большой размах колебаний от 7.5–8.1 до 1.5–3.0 мг CO_2 г $^{-1}$ час $^{-1}$, который был связан как с жизненным состоянием дерева, так и доступностью почвенной влаги.

Области II (дефицит почвенной влаги) соответствовали запасы влаги в почве 15–16 мм и ниже. Их уменьшение привело к еще большему размаху колебаний Ψ_{max} , который составил $-0.55 \dots -1.6$ МПа. Однако если в области I он был одинаковым у деревьев разного жизненного состояния ($p > 0.05$), то в области II увеличение размаха колебаний Ψ_{max} произошло из-за резкого уменьшения Ψ_{max} в группе угнетенных деревьев. Были обнаружены значимые различия величин Ψ_{max} между угнетенными и господствующими деревьями ($p < 0.05$). В этих условиях суточная продуктивность фотосинтеза угнетенных деревьев была близка нулю. Низкие значения $\Psi_{max} = -1.0 \dots -1.6$ МПа указывали на наличие не только сильной кавитации, но, вероятно, и эмболии части сосудов ксилемы (Ripol, Sala, 2000). Это приводило к значительному увеличению сопротивления ксилемы из-за ее обезвоживания, а также, вероятно, и частичной, а в некоторых случаях и полной, потере способности проводить влагу. Следствием этого был опад хвои, что приводило к сокращению испаряющей поверхности, а это в свою очередь позволяло дереву уменьшить водный дефицит, и в случае прекращения «засухи» восстановить его до прежнего уровня.

Таким образом, результаты нашего исследования показали, что в условиях достаточного почвенного увлажнения отмечается относительная стабилизация параметров H_2O - и CO_2 -обмена деревьев сосны разной жизненности и в разных типах леса, что, в свою очередь, свидетельствует о произрастании исследуемых растений в пределах диапазона условий, где работают механизмы гомеостатирования. В условиях дефицита почвенной влаги большую чувствительность к действующему фактору «засуха» проявляют угнетенные деревья сосны, для которых был отмечен и большой диапазон изменчивости исследуемых показателей. С увеличением недостатка почвенной влаги в древесном растении включается, прежде всего, механизм устьичной регуляции, что позволяет деревьям сосны, как господствующим в пологе, так и угнетенным, более экономно

использовать запасенную в водопроводящей системе влагу и, таким образом, осуществлять жизнедеятельность в условиях засушливого периода.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН и при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант 17-04-01087-а).

Список литературы

Forests and their multipurpose use in the north-west of the boreal zone of European Russia. 2015 / A. N. Gromtsev (ed.). Petrozavodsk: KarRC RAS. 190 p. [In Russian with English abstract] (Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части таежной зоны России / Под ред. А. Н. Громцева. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 190 с.).

Sazonova T. A., Kaibiyainen L. K., Kolosova S. V. 2005. Diagnostika vodnogo rezhima *Pinus sylvestris* (Pinaceae) [Diagnostics of water regime of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)] // Bot. zhurn. Vol. 90. No. 7. P. 1012–1022. [In Russian with English abstract] (Сазонова Т. А., Кайбияйнен Л. К., Колосова С. В. Диагностика водного режима *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. Т. 90. № 7. С. 1012–1022.).

Sazonova T. A., Bolondinskii V. K., Pridacha V. B. 2011. Ekologo-fiziologicheskaya kharakteristika sosny obyknovvennoi [Eco-physiological characteristics of Scots pine]. Petrozavodsk: Verso. 207 p. [In Russian with English abstract] (Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. Эколого-физиологическая характеристика сосны обыкновенной. Петрозаводск: Verso. 207 с.).

Bolondinskii V. K., Kaibiyainen L. K. 2003. Dynamics of photosynthesis in pine stands // Russian Journal of Plant Physiology. Vol. 50. No. 1. P. 95–104.

Pinol J., Sala A. 2000. Ecological implications of xylem embolism for several Pinaceae in the Pacific Northern USA // Functional Ecology. Vol. 14. P. 538–545.

Water and carbon exchange of pine under different air and soil moisture condition in the taiga zone of North-West Russia

Sazonova T. A.*, Bolondinskii V. K., Pridacha V. B.
Petrozavodsk, Forest Research Institute KarRC RAS

*E-mail: sazonova@krc.karelia.ru

The parameters of water and carbon exchange of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and soils were studied in blueberry and lichen pine stands in European part of the middle taiga (South Karelia) during a long period. Soil water potential was high during the whole period of study, which points to well water supply of soils. On the other hand we found deficit in water exchange of pines affecting the dynamics of photosynthesis. Here we show that timing and value of maximal photosynthesis of pines is controlled by the water deficit in shoots. Heterogenous reaction of pine was associated with different vitality across the soil moisture gradient. Soil moisture availability classes (optimal, limited, and deficit soil moisture) correlated with predawn water potential of a needled shoot of $-0.3...-0.7$, $-0.45...-1.0$, $-0.55...-1.6$ МПа, respectively. Mechanisms of pine adaptation to different soil moisture are discussed.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ РАННИХ ЭТАПОВ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Салмин С. А.*

Орёл, Орловский государственный университет им. И.С. Тургенева

*E-mail: gio2-74@mail.ru

Развитие побеговых систем растений, как известно, подчиняется строгим морфологическим законам. В корневых системах растений наличие подобных закономерностей менее очевидно. Выявить чёткие закономерности строения корневых систем взрослых растений обычно уже не удаётся. Однако возможен поиск закономерностей формирования корневых систем при изучении процесса заложения примордиев боковых корней и ранних стадий развития корней у проростков. Формирование боковых корней является сложным многостадийным процессом важную роль в котором, по видимому, принадлежит фитогормонам. Имеется много литературных данных относительно механизмов ветвления корней и участия регуляторов роста в этом процессе.

Целью данной работы было изучение ветвления корня в нормальных условиях и механизмов изменения ветвления при действии природных и синтетических ауксинов, 6-бензиламинопурина, абсцизовой кислоты. Выяснение этих проблем необходимо для выявления основных механизмов эндогенной регуляции ветвления корня и понимания возможных пределов регуляции ветвления корней с помощью регуляторов роста.

Работу проводили на корнях проростков кукурузы (*Zea mays* L.) сорта Бено 128. Семена кукурузы выкладывали в эмалированные кюветы на стекло, обернутое влажной фильтровальной бумагой, смоченной водопроводной водой, накрывали вторым стеклом и выдерживали в тёмном термостате течение двух или трёх суток при 27°C. Для дальнейших экспериментов использовали проростки с длиной главного корня 20-30 мм или 50-70 мм. Проростки помещали в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную дистиллированной водой (контроль), или растворами ИУК, α -НУК, 6-БАП, АБК в дистиллированной воде. На каждую чашку Петри использовали по 10 мл растворов и помещали по 5 проростков. Чашки выдерживались в тёмном термостате при 27° С. Измеряли линейкой длину корней в течение трёх суток. Длину участков главного корня, несущих боковые корни, измеряли через 48 и 72ч после начала опыта. Подсчитывали число боковых корней в 1-сантиметровых отрезках по длине корня. Вычисляли время развития боковых корней внутри материнского, начиная от возникновения примордия до его выхода из материнского корня (Тб.к.) (Ivanov, 1994). Для характеристики действия ингибиторов на рост главного корня вычисляли степень ингибирования роста (I) в процентах от контроля.

Для подсчёта числа примордиев боковых корней внутри материнского корня фиксировали корни целиком через 72 ч после начала опыта в фиксаторе Чемберлена (Паушева,1970). Фиксированный материал промывали в дистиллированной воде 5 мин, гидролизировали в 5N HCl 15 мин, снова промывали в дистиллированной воде 5 мин, затем окрашивали в ацетокармине 15 мин. После этого под бинокулярным микроскопом МБ-51-2 с помощью двух препаровальных игл удаляли всю корневую часть и проводили подсчёт примордиев. Измеряли длину клеток перицикла в первых трёх базальных сантиметрах на центральных продольных срезах живых корней, сделанных от руки лезвием бритвы. Измерения проводили при помощи окулярного микрометра МОВ-1-15 под микроскопом Р-12.

Статистическая обработка результатов проводилась по общепринятой методике (Лакин,1973). Анализ результатов и построение графиков выполнялись с помощью программ Microsoft Excel 7.0.

Ветвление корней проростков кукурузы типично для корней большинства изученных растений. Примордии закладываются в акропетальной последовательности – от семени к кончику корня, и в такой же последовательности появляются боковые корни. Рост корней в контрольном варианте в течение трёх дней постепенно ускорялся.

Первые боковые корни появлялись на 2-е сутки после начала опыта. Через 48 ч от момента начала опыта длина главного корня составила 107.6 ± 1.9 мм, а длина зоны боковых корней – 27.0 ± 1.5 . Через 72 ч соответственно 152.8 ± 3.1 и 53.9 ± 1.6 мм. Чем длиннее был корень, тем длиннее была зона боковых корней. Среднее время формирования бокового корня внутри материнского составило 50.8 ± 1.4 ч. На одном корне образовывалось 44.7 ± 1.4 корня. Максимальное число боковых корней формировалось в 1-м см корня, а затем их число снижается. Анатомический анализ показал, что среди боковых корней не было примордиев новых боковых корней.

Измерение размеров клеток перицикла показало, что их длина увеличивается в базальной части корня, значит, что число клеток на один сантиметр уменьшается, при большем числе образующихся боковых корней. Следовательно, большее число клеток участвует в образовании боковых корней.

Выращивание проростков кукурузы на растворах ауксинов показало, что ауксины заметно влияют на ветвление корня при концентрациях выше 10^{-7} М. Однако эти концентрации ауксинов ингибируют рост главного корня вплоть до его прекращения. Ветвление корней кукурузы при обработке разными ауксинами изменялось по-разному. ИУК вызывала незначительное повышение плотности ветвления на первых двух отрезках и резкое снижение – на последующих. Воздействие НУК, напротив, почти не меняло плотности ветвления на первых двух отрезках главного корня, но вызывало увеличение плотности ветвления на следующих двух отрезках и далее уменьшение числа боковых корней. Следует отметить, что корни проростков кукурузы на момент начала воздействия имели длину 20-30 мм и содержали зачатки боковых корней, следовательно, увеличение плотности ветвления происходило на новых участках корня, где закладывались примордии.

Цитокинины при использованных концентрациях сильно ингибировали рост и ветвление главного корня. 6-БАП резко снижал скорость роста корня во всех испытанных концентрациях и независимо от исходной длины корней. При концентрации 10^{-5} М происходила полная остановка роста. По мере снижения концентрации ингибирующий эффект снижался и суммарный прирост при концентрации 10^{-9} М составил 43.5 ± 2.5 мм. Среднее время формирования бокового корня составило у контрольных корней 50.8 ± 1.4 ч. 6-БАП не повлиял на время формирования бокового корня. Первые

боковые корни появлялись на 2-е сутки после начала опыта. На одном контрольном корне образовывалось 44.7 ± 1.4 корня против 10 корней при обработке. Число боковых корней не зависит от длины корня, но зависит от длины зоны боковых корней. Максимальное число боковых корней было в 1-м сантиметровом отрезке корней, где они были заложены до начала опыта, а затем их число снижается, но даже в 1-м отрезке число корней при обработке не превышало контрольный вариант. Анатомический анализ показал, что среди боковых корней не было примордиев новых боковых корней.

Образование значительного числа примордиев и боковых корней на небольшом отрезке главного корня кукурузы при воздействии НУК объяснить пока не удалось. Можно предположить, что клетки перицикла способны к образованию боковых корней только в определённый период времени, когда они находятся на небольшом расстоянии от растущего кончика корня, так как достоверное повышение плотности ветвления наблюдалось лишь на тех участках, где в начальный момент воздействия происходило заложение примордиев. Но ИУК не вызывает значительного увеличения числа боковых корней. Возможно, разное действие природного и синтетического ауксинов на ветвление объясняется их разной устойчивостью в тканях корня (Полевой, 1982), однако этот вопрос требует дополнительного исследования.

АБК значительно ингибирует рост главного корня во всех испытанных концентрациях. В течение опыта ингибирующий эффект в разных вариантах проявлялся по-разному. Рост главного корня при обработке АБК 10^{-5} М в первые сутки ингибируется на 76%, затем ингибирующее действие ослабевает до 64% и вновь возрастает до 83% через 72ч после начала опыта. При обработке 10^{-6} М ингибирующее действие усиливается на вторые сутки опыта, а к его окончанию снижается до 58%. В варианте с АБК 10^{-7} М ингибирующий эффект постепенно ослабевает и в конце опыта достигает 18 % от контроля. АБК в значительной степени подавляла образование боковых корней даже в наиболее старых участках корня. По сравнению с контролем боковых корней образовывалось меньше на 50%. Длина зоны боковых корней сокращалась в соответствии с уменьшением длины главного корня. АБК не оказывает стимулирующего действия на рост главного корня, а только ингибирует его. АБК также всегда ингибирует образование боковых корней, но на ранних этапах ингибирующее действие проявляется сильнее.

Во всех вариантах опыта время формирования боковых корней внутри материнского не отличалось от контроля. Таким образом, развитие примордия бокового корня оказывается весьма устойчивым к действию изученных веществ.

Выводы. Изученные вещества не нарушают акропетального порядка заложения боковых корней и примордии развиваются в боковые корни без периода покоя. Время формирования бокового корня внутри материнского не меняется при воздействии всех изученных веществ и не зависит от исходной длины главного корня. Ветвление корней кукурузы обладает высокой устойчивостью экзогенным воздействиям, что не может быть связано только с действием фитогормонов, но и определяется также детерминированностью инициальных клеток боковых корней в апикальной меристеме корня. Клетки перицикла у кукурузы чувствительны к экзогенным воздействиям в ограниченный период времени. Ауксины влияют на ранние стадии инициации и образования примордиев боковых корней и не влияют на развитие уже сформированных примордиев. Проведённые исследования показали, что существуют не выясненные в настоящее время эндогенные механизмы регуляции ветвления корней.

Список литературы

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1973. 343с.

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М., 1970. 255 с.

Полевой В. В. Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.

Ivanov V. B. Root growth responses to chemicals // Sov. Scient. Rev. Ser. D. 1994. P. 1-70.

Some aspects of mechanisms of regulation of early stages of the morphogenesis of root system at the maize seedlings

Salmin S. A.

Orel, Turgenev Orel State University

E-mail: gio2-74@mail.ru

The formations of lateral roots under the influence of growth regulation were studied with germs of corn. All corn primordiums develop into the lateral roots without dormancy period. Synthetic auxin stimulates the development of additional primordiums in root zone, where primordiums are forming after the disturbance. It is shown that the time of primordium development does not change under growth regulation influence. Apparently, the development of a primordium into a lateral root proceeds in two stages and they have different regulation.

НЕЗАМЕНИМЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ЛИСТЬЯХ И СЕМЕНАХ АМАРАНТА

Слонов Л. Х.*, Шугушева Л. Х., Слонов Т. Л.

Нальчик, Кабардино-Балкарский государственный университет им. Х.М. Бербекова

*E-mail: slonovlh@mail.ru

Для нашей страны амарант является новой для возделывания культурой, хотя изучение его проводилось в небольших масштабах еще в 1930-1940 гг. Для широкого исследования и внедрения амаранта в производство в стране в 1987 г. по инициативе доктора биологических наук, профессора И.М. Магомедова создана комплексная программа «Амарант» при Ленинградском (Санкт-Петербургском) госуниверситете. Проведены глубокие исследования и производственные испытания в самых разных почвенно – климатических зонах страны, в том числе и в условиях Кабардино – Балкарской Республики (КБР).

Род амарант объединяет: кормовые, пищевые, лекарственные, декоративные и сорные виды. Использование амаранта в кормопроизводстве и в пищевой промышленности связано не только с его высокой продуктивностью зеленой биомассы и зерна, но и с качеством получаемых продуктов.

В этой связи занимались исследованием содержания аминокислот в листьях и семенах перспективного вида для КБР - *Амаранта багряного (Amaranthus cruentus L.)*. Опыты проводились в условиях предгорной зоны КБР при разных условиях корневого питания. По нашим данным в условиях степной и предгорной зон КБР для получения высокого, более 1000 ц/га урожая зеленой массы необходимо вносить в почву минеральные ($N_{90}P_{90}K_{90}$) или органо – минеральные ($N_{45}P_{65}K_{30}$ + навоз 20 т/га) удобрения (Слонов, 1997; Слонов, Шугушева, 2015). Выделение суммарных белков и определение содержания аминокислот в листьях и семенах амаранта проводили по методике, описанной в работе Б.П. Плешкова (Плешков, 1985). Результаты опытов, полученные в указанных в таблице условиях, обрабатывали методом математической статистики Г.Н. Зайцева (Зайцев, 1984).

Из данных таблицы видно, что в листьях и семенах амаранта содержатся 18 аминокислот. Из этих 18 аминокислот наибольшее содержание приходится на долю глутаминовой кислоты которое колеблется от 9.08 в листьях без внесения в почву удобрений до 12.18% в семенах от общего содержания белка на удобренном фоне. Содержание остальных аминокислот в листьях и семенах амаранта колеблется от 0.63 до 8.06% от общего содержания белка.

Таблица Аминокислотный состав белков в листьях и семенах Амаранта багряного, % к общему содержанию белка, 2014 г.

Аминокислота	Без удобрений		$N_{90}P_{90}K_{90}$	
	Лист	Семена	Лист	Семена
Цистин	0.73	0.63	1.28	1.34
Лизин	6.03	6.94	8.38	8.05
Гистидин	1.98	2.34	3.06	3.84
Аргинин	5.97	5.65	7.83	7.56
Аспарагиновая кислота	6.38	6.14	8.06	7.98
Серин	3.96	4.28	4.71	4.95
Глицин	3.52	3.98	3.45	4.06
Глутаминовая кислота	9.08	11.52	11.21	12.18
Треонин	4.76	4.44	5.74	5.57
Пролин	2.76	2.44	3.74	3.57
Аланин	4.13	3.96	4.47	4.29
Метонин	2.06	2.18	3.28	3.16
Тирозин	3.87	4.02	4.79	4.58
Фенилаланин	5.16	5.06	7.15	7.07
Лейцин	5.35	5.17	6.04	7.02
Валин	4.09	4.04	5.38	5.41
Изолейцин	5.16	4.98	5.26	5.28
Триптофан	3.02	2.67	3.67	3.56
Общая сумма	78.01	80.44	97.50	99.47
Сумма незаменимых	35.63	35.48	42.54	42.63

Общая сумма аминокислот в листьях и семенах амаранта на неудобренном варианте достигает 78.01-80.44%, а на удобренном – соответственно 97.50 и 99.47% к общему содержанию белка. От-

сюда видно, что дополнительное внесение в почву трех основных элементов минерального питания положительно влияет на синтез аминокислот. Аналогичная закономерность в листьях и семенах амаранта наблюдается по содержанию как отдельных, так и суммы незаменимых аминокислот. При этом наблюдается наибольшее содержание лизина, фенилаланина, лейцина, изолейцина и треонина.

Таким образом выяснили, что белок *Амаранта багряного* обладает высокой сбалансированностью по незаменимым аминокислотам. Аналогичная закономерность нами установлена и по другим видам амаранта, данные о которых приведены в работах Слонова (Slonov, 1997), а также Слонова и Шугушевой (Slonov, Shugusheva, 2015).

Наряду с высокой продуктивностью данный показатель является одним из важнейших аргументов необходимости укрепления, как кормовой базы животноводства, так и продуктов питания населения.

Список литературы

- Зайцев Г. Н. 1984. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука. 424 с.
 Плешков Б. П. 1985. Практикум по биохимии растений. М.: Колос. С. 3-10.
 Слонов Л. Х. 1997. Адаптация экологических групп растений к разным условиям среды обитания. Нальчик: Эльбрус. 128 с.
 Слонов Л. Х., Шугушева Л. Х. Экология, физиология и продуктивность амаранта. Нальчик: Изд-во М. и В. Котляровых, 2015. 132 с.

Irreplaceable amino acids in the leaves and seeds of amaranth

Slonov L. H.*, Shugusheva L. H., Slonov T. L
Nalchik, Kabardino-Balkarian State University

*E-mail: slonovlh@mail.ru

The information about the content of various amino acids in the leaves and seeds of Amaranth including indispensable, special aspects of their change depending on the conditions of their root nutrition has been presented.

ДЕГИДРИНЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНОМУ КЛИМАТУ КРИОЛИТОЗОНЫ

Татаринова Т. Д.*, Пономарев А. Г., Перк А. А., Васильева И. В.
Якутск, Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

*E-mail: t.tatarinova@gmail.com

Доминирующее распространение в лесных ландшафтах Центральной Якутии древесных видов, как лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и береза повислая (*Betula pendula* Roth), вероятно, связано с их высокой экологической пластичностью, обеспечивающей оптимальную адаптацию к суровым климатическим условиям криолитозоны.

Главными факторами, определяющими жизнедеятельность и видовой состав растений региона, являются экстремально низкие зимние температуры и многолетняя мерзлота. Вследствие этого, немногочисленные древесные виды растений Якутии приобрели необычайно высокую морозоустойчивость.

Известно, что под действием различных стрессовых факторов в клетках растений активируется экспрессия генов, кодирующих синтез стрессовых белков. С формированием устойчивости растений к действию неблагоприятных климатических условий, включая низкие зимние температуры, могут быть связаны и стрессовые белки-дегидрины. Дегидрины – гидрофильные белки с высокой степенью конформационной лабильности. Особенности строения и физико-химические свойства дегидринов, в том числе консервативного К-сегмента (ЕККGIIMDKIKEKLP_G), способного к формированию вторичной амфифильной спирали, указывают в пользу их участия в защите биополимеров от денатурации, в сохранении целостности клеточных структур и стабилизации мембран в условиях дегидратации. Экспрессия генов дегидринов индуцируется АБК, низкими температурами, засухой, засолением, воздействием тяжелых металлов, а также в ответ на биотические стрессы. Предполагается, что дегидрины могут проявлять криопротекторную, антифризную, антиоксидантную и металлосвязывающую функции (Hanin et al., 2011).

Формирование морозоустойчивости у древесных растений инициируется коротким фотопериодом и низкими закалывающими температурами во время осеннего перехода растений к покою. В разных таксонах растений выявляется до 14 и более форм дегидринов, значительная часть которых

синтезируется при воздействии холодового фактора. Сравнительные исследования состава и сезонных изменений дегидринов растений в природно-климатических условиях криолитозоны ранее не проводились. Весьма актуальным представляется изучение роли стрессовых белков-дегидринов в формировании устойчивости древесных растений в условиях экстремального климата Центральной Якутии на примере лиственных (род *Betula*) и зимне- и летнезеленых хвойных (род *Pinus*, *Larix*) видов.

Целью работы явилась сравнительная характеристика состава дегидринов и их сезонных изменений в годичном цикле древесных растений в условиях экстремального климата Якутии.

Объектами исследований служили береза повислая (*B. pendula* Roth), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и лиственница Каяндера (*Larix cajanderi* Mayr.), произрастающие в условиях криолитозоны Центральной Якутии. Материалом являлись однолетние побеги растений, сбор которых проводили ежемесячно в 2010–2016 гг. на постоянных площадках в окрестностях г. Якутск (62°15' с.ш., 129°37' в.д.). Климатические условия в годы отбора проб были близки к многолетним значениям, причем абсолютный зимний минимум составил -50.3° С (январь 2012 г.).

Выделение тотальных белков из побегов березы проводили по методу Сарнигхаузена, как описано в работе (Tatarinova et al., 2017a), а из хвои сосны (6.0 г) и побегов лиственницы (1.5-2.0 г) – согласно Коротаевой и др. (Korotaeva et al., 2012). Аналитический электрофорез в 13.5% ПААГ и перенос белков на ПВДФ-мембрану («Bio-Rad», США) проводили согласно принятым методикам. Дегидрины идентифицировали с помощью поликлональных антител против их консервативного К-сегмента (ЕККГ1МЕ/ДКИКЕКЛРГ) («Agrisera», Швеция) как приведено в работах (Ponomarev et al., 2014; Tatarinova et al., 2017a; Tatarinova et al., 2017b). Данные сканирования мембран обрабатывали с помощью программы ImageJ 1.41o/Java (США). Содержание воды в (%) определяли стандартным весовым методом после высушивания при 105° С до постоянной массы. Температурные показатели отслеживали по сайту URL <http://meteo.ru/data>. Опыты проведены в 3-кратной биологической повторности.

Впервые с использованием специфических антител в побегах березы повислой, сосны обыкновенной и лиственницы Каяндера, произрастающих в условиях криолитозоны, нами идентифицированы две группы мажорных белков в диапазоне мол. м. 14-21 кДа и 56-73 кДа, максимальное содержание которых приходилось на период зимнего покоя (Ponomarev et al., 2014; Tatarinova et al., 2017b). Среднемолекулярные дегидрины (56-73 кДа) в побегах изученных растений были представлены круглогодично почти на одном уровне. Наибольшим сезонным изменениям, независимо от видовых особенностей, были подвержены низкомолекулярные дегидрины, преимущественно с мол. м. 17-21 кДа у березы, 14-15 кДа у сосны и 14-18 кДа у лиственницы, которые, вероятно, ассоциированы с формированием зимостойкости этих видов древесных растений (табл.).

Таблица. Сезонные изменения содержания низкомолекулярных дегидринов (ДП*) в побегах древесных растений в условиях Центральной Якутии

Мол. масса, кДа	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Betula pendula</i>												
21	134	120	126	124	13	0	1	32	62	116	119	133
18	225	208	225	204	76	0	5	77	131	188	194	214
17	221	214	224	211	99	2	7	108	168	212	214	229
<i>Pinus sylvestris</i>												
15	384	286	255	203	33	0	3	142	237	263	235	241
14	232	196	171	92	4	1	3	48	121	109	124	142
<i>Larix cajanderi</i>												
18	200	225	168	32	11	6	22	32	173	220	173	207
17	229	307	272	93	27	18	66	122	232	273	252	271
15	113	155	89	17	6	1	4	15	63	146	128	135
14	40	57	44	15	3	0	1	13	35	73	72	80

* – денситометрическая плотность (ДП, отн. ед.) дегидринов в июне принята за нулевой уровень

Возобновление синтеза этих белков происходило во время осенней подготовки растений к покою (конец августа-сентябрь) и достигало максимального уровня в конце фенологической осени. Так, в начале октября у березы более всего накапливались 17 и 18 кДа дегидрины, относительное со-

держание 21 кДа дегидрина было в 1.6 раз меньше. В побегах сосны содержание 15 кДа дегидрина возрастало в 1.8 раз по сравнению с его значениями в августе и превышало таковое 14 кДа дегидрина в этот период до 2.4 раз. В побегах лиственницы увеличивалось содержание почти в 7.0 раз дегидринов с мол. м. 14, 18 кДа и в 9.7 раз – 15 кДа дегидрина, тогда как уровень 17 кДа возрастал в 2.2 раза. При этом, содержание 17 кДа дегидрина оставалось самым высоким на протяжении всего осенне-зимнего периода, немногим меньше по сравнению с ним, был уровень 18 кДа дегидрина. Меньше всего по количеству у лиственницы представлен 14 кДа дегидрин. Высокий уровень дегидринов у всех изученных древесных растений оставался стабильным в зимний период, когда отмечались экстремально низкие отрицательные температуры. Отчетливое снижение содержания всех низкомолекулярных дегидринов наблюдалось в весенние месяцы (апрель-май). Самый низкий уровень данных дегидринов приходился на период вегетации растений (июнь-июль), когда они практически полностью исчезали, лишь у лиственницы в небольшом количестве сохранялся 17 кДа дегидрин. Также следует отметить, что накопление дегидринов в осенний период совпадало с уменьшением содержания воды в тканях и органах. Характерной особенностью дегидринов (особенно низкомолекулярных) у изученных древесных растений являлось значительное возрастание их уровня во время осенней подготовки растений к глубокому покою. Это может указывать на участие дегидринов в защите клеток растений от обезвоживания и может быть связано с их важной ролью в процессах, ассоциированных с перезимовкой деревьев. Полученные результаты согласуются с данными литературы о физиологической роли дегидринов в растениях при адаптации к различным стрессовым факторам среды (Hanin et al., 2011; Korotaeva et al., 2012).

Таким образом, впервые у древесных растений разных систематических групп – *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* и *Larix cajanderi*, произрастающих в лесных ландшафтах Якутии, выявлен сходный характер сезонных изменений дегидринов, связанный с их накоплением осенью и стабильно высоким уровнем в течение зимнего периода. Предполагается, что стрессовые белки-дегидрины могут участвовать в общих механизмах формирования уникальной морозоустойчивости растений к экстремально низким температурам криолитозоны.

Список литературы

- Hanin M., Brini F., Ebel C., Toda Y., Takeda S., Masmoudi K. 2011. Plant dehydrins and stress tolerance: versatile proteins for complex mechanisms // *Plant Signal. Behav.* Vol. 6, № 10. P. 1503–1509.
- Korotaeva N. E., Oskorbina M. V., Kopytova L. D., Suvorova G. G., Borovskii G. B., Voinikov V. K. 2012. Variations in the content of stress proteins in the needles of common pine (*Pinus sylvestris* L.) within an annual cycle // *J. For. Res.* Vol. 17, № 1. P. 89–97.
- Ponomarev A. G., Tatarinova T. D., Perk A. A., Vasilieva I. V., Bubyakina V. V. 2014. Dehydrins associated with the development of frost resistance of Asian white birch // *Russ. J. Plant Physiol.* Vol. 61, № 1. P. 105–111. doi: 10.1134/S1021443713060095
- Tatarinova T. D., Bubyakina V. V., Vetchinnikova L. V., Perk A. A., Ponomarev A. G., Vasilieva I. V. 2017a. Dehydrin – stress proteins of birch buds in contrasting climatic regions // *Cell Tissue Biol.* Vol. 11, № 6. P. 483–488.
- Tatarinova T. D., Perk A. A., Bubyakina V. V., Vasilieva I. V., Ponomarev A. G., Maximov T. C. 2017b. Dehydrin stress proteins in *Pinus sylvestris* L. needles under conditions of extreme climate of Yakutia // *Dokl. Biochem. Biophys.* Vol. 473, № 1. P. 98–101. doi: 10.1134/S160767291702003X

Dehydrins and the resistance of woody plants to the extreme climate of permafrost

Tatarinova T. D.*, Ponomarev A. G., Perk A. A., Vasilieva I. V.
 Yakutsk, Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS
 *E-mail: t.tatarinova@gmail.com

Changes in the content of stress-proteins dehydrins *Betula pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L., *Larix cajanderi* Mayr., growing under extreme cold climate of Central Yakutia were studied for the first time with the use of specific antibodies. The two groups of dehydrins were found: dehydrins with mol wts of 56–73 kDa, which were present year round, and dehydrins with mol wts of 14–21 kDa, evidently related to the development of frost resistance because they were absent in summer but present in large amounts in winter. Consistently high level of dehydrins was retained throughout the period with low negative temperatures. It is assumed that dehydrins can participate in the formation of woody plants resistance to the permafrost conditions.

РОЛЬ АВТОФАГИИ В СТРЕССОВЫХ ОТВЕТАХ РАСТЕНИЙ

Тютерева Е. В.^{1,*}, Рабаданова К. К.^{1,2}, Добрякова К. С.¹, Демидчик В. В.^{1,3},
Войцеховская О. В.¹

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

²Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

³Минск, Белорусский государственный университет

*E-mail: ETutereva@binran.ru

В стрессовых условиях автофагический процесс в клетках растений обеспечивает деградацию поврежденных клеточных структур. Триггерами автофагии могут выступать различные стрессорирующие факторы среды, такие как засоление, гипоксия в сочетании с последующей реэрацией, водный дефицит и др. Развитие автофагии показано также при обработках растений различными прооксидантами, генотоксическими агентами и ионизирующей радиацией.

Одним из важнейших событий, развивающихся в клетках корня в ответ на стрессовое воздействие, является выход ионов калия. Калий является основным макроэлементом минерального питания растений, при этом его функции как регулятора метаболических процессов растительной клетки изучены недостаточно. Стресс-индуцированный выход K^+ может являться триггером остановки роста клетки, ингибирования биосинтезов и активации катаболизма, а в длительной перспективе при сильном стрессе – запуска запрограммированной клеточной гибели (ЗКГ) (Demidchik et al., 2010). При «умеренном» стрессе выход калия может высвободить энергию вследствие переориентации метаболизма с анаболических процессов на катаболические, и вызывать индукцию защитных реакций. Клетка при этом не переходит к ЗКГ, а выживает при стрессе. В связи с этим, направленная регуляция работы калиевых каналов и потоков калия является перспективным инструментом для тестирования и селекции стрессоустойчивых сортов сельскохозяйственно ценных культур.

В данной работе исследовали роль автофагии в устойчивости модельного объекта - растений *Arabidopsis thaliana* - к солевому и окислительному стрессам, а также обработке ионами тяжелого металла - никеля. Изучались стрессовые ответы клеток ризодермы и нескольких слоев коры, в которых находятся наружу-выпрямляющие калиевые каналы GORK, опосредующие утечку калия. Исследования эффектов солевого и окислительного стрессов проводились на корнях проростков *Arabidopsis thaliana* дикого типа Ws-0, нокаутов *gork 1-1* (мутант, лишенный функционального K^+ -канала GORK) и линий *gork 1-1*, комплементированных кДНК либо нативного (одна линия), либо модифицированного по полипептидной последовательности белка GORK (3 линии) с заменой аминокислоты Цистеин 151, предположительно выполняющего функцию сенсора активных форм кислорода, на Серин, под контролем нативного промотора *AtGORK*. Данные линии были любезно предоставлены группой профессора Инго Дреера (Университет Тальки, Чили). У этих растений уровень индукции автофагии оценивали по количеству образующихся автофагосом, которые окрашивали специфическим маркером автофагосом монодансилакаверином (MDC) и наблюдали с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Olympus BX51 (Olympus, Germany). Для изучения влияния обработки никелем использовались проростки экотипа Col-0, экспрессирующие конструкт *pUbi:mCherry-ATG8a* для мечения мембраны автофагосом белком ATG8a с флуоресцентной меткой mCherry. Меченые органеллы подсчитывались под конфокальным лазерным сканирующим микроскопом CLSM 780 (Carl Zeiss, Германия). Статистическая оценка достоверности различий проводилась с использованием критерия Вилкоксона-Манна-Уитни.

В экспериментах по изучению роли автофагии в условиях солевого стресса корни проростков Ws-0 и *gork 1-1*, а также комплементированных линий, помещали на 8 ч в раствор, содержащий сорбитол в качестве осмотика (контрольный вариант), либо на такой же раствор, где часть сорбитола была замещена на NaCl (50 мМ, умеренный солевой стресс), что индуцировало потерю K^+ клетками корня. Данные показывают, что индукция автофагии при воздействии солевого стресса ослабевает при дисфункции наружу-выпрямляющего K^+ -канала GORK: она значительно ниже в корнях *gork 1-1*, что свидетельствует в пользу запуска автофагии в клетках корня при понижении уровня цитоплазматического K^+ . Снижение образования автофагосом было сходным в клетках мутантов, полностью лишенных белка канала GORK (линия *gork 1-1*), и комплементированных мутантов с заменой цистеина в положении 151 на редокс-неактивный серин, что свидетельствует в пользу предполагаемой редокс-сенсорной функции цистеина.

Автофагия у растений активируется на фоне окислительного стресса, однако, неизвестно, выполняет ли она в этих условиях цитопротекторную функцию или является необходимой стадией,

предшествующей ЗКГ (Demidchik et al., 2017). Мы исследовали действие высоких концентраций двух различных активных форм кислорода (АФК) – перекиси водорода H_2O_2 (0.3 мМ), и смеси $Cu/Asc+H_2O_2$ (0.3 мМ/0.3 мМ+0.3 мМ), генерирующей гидроксильные радикалы в реакции Хабера-Вайса - на развитие автофагии в клетках корня растений *Ws-0* (исходный дикий тип), *gork1-1*, и линии *gork1-1*, комплементированных кДНК либо нативного, либо модифицированного белка GORK с заменой С151S. Формирование автофагосом изучали в зоне корневых волосков после воздействия стрессорами в течение 2 часов с помощью окрашивания MDC. Оказалось, что пероксид водорода (0.3 мМ) не влиял на образование автофагосом в клетках ризодермы *Ws-0* и линии, экспрессирующей нативный GORK под контролем нативного промотора и функционально аналогичной растениям дикого типа: клетки таких растений переходили к ЗКГ, минуя стадию автофагии. Напротив, в линиях *gork1-1* и мутантов, комплементированных GORK с заменой С151S, пероксид водорода вызывал статистически достоверное увеличение числа автофагосом. Добавление к корням вместе с пероксидом водорода смеси, генерирующей гидроксильные радикалы, вызывало статистически достоверное увеличение числа автофагосом только в корнях растений *gork1-1*, полностью лишенных каналов GORK, но не в растениях дикого типа и не в комплементированных линиях, клетки которых переходили сразу к ЗКГ. Полученные данные подтверждают гипотезу о том, что в условиях сильного окислительного стресса активация автофагии несет цитопротекторную функцию, и что уровень индукции зависит от способности клеток в условиях стресса поддерживать необходимые концентрации цитоплазматического калия.

Окислительный стресс является одним из токсических эффектов тяжелых металлов; в частности, высокий уровень ионов никеля (Ni^{2+}) в среде вызывает окислительные и генотоксические повреждения клеток растений (Bergmann, 1992). Основным механизмом токсического действия никеля на живые системы считается его взаимодействие с гистидиновыми и другими остатками белков, способными образовывать редокс-активные комплексы с Ni^{2+} . В таких комплексах Ni^{2+} способен к катализу реакций генерации гидроксильных радикалов (Halliwell and Gutteridge, 1999). Проростки Col-0, экспрессирующие меченый флуоресцентным тегом mCherry белок ATG8, подвергали воздействию $NiCl_2$ (3 мМ), гистидина (6 мМ) или их комплексов в смеси $NiCl_2$ (3 мМ) + гистидин (6 мМ) в течение 30 мин – 4 часов. Оказалось, что в используемом диапазоне концентраций в растениях ни никель, ни гистидин по отдельности не вызывали стимуляции образования автофагосом. В то же время, одновременное добавление $NiCl_2$ (3 мМ) + гистидин (6 мМ) вызывало бурное образование автофагосом уже после 30 мин экспозиции. Число автофагосом снижалось через 1-2 часа и практически исчезало через 4 часа. Таким образом, K^+ -канал GORK вовлечен в развитие автофагии в клетках корня при никелевом стрессе. Кроме того, хелатирование никеля гистидином, по всей вероятности, представляет собой один из механизмов запуска цитопротекторной автофагии, защищающей клетку от токсического действия ионов Ni^{2+} .

В докладе по итогам проведенных исследований будет обсуждаться динамика развития и степень сопряжения трех процессов: сигнальное значение образующихся при различных типах стрессе АФК, наличие/отсутствие и функциональное состояние калиевых каналов GORK и автофагия. Будут рассмотрены варианты проявления цитопротекторной или ЗКГ-стимулирующей роли автофагии.

Исследования проведены при финансовой поддержке РФФИ (грант №18-16-00074, руководитель Е.В. Тютерева). Использовалось оборудование ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург).

Литература

Bergmann W. 1992. Nutritional disorders of plants - Development, visual and analytical diagnosis. Fisher, Stuttgart, Germany. 741 p.

Demidchik V., Cuin T. A., Svistunenko D., Smith S. J., Miller A. J., Shabala S., Sokolik A., Yurin V. Arabidopsis root K^+ efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death // Journal of Cell Science. 2010. Vol.123. №9. P. 1468-1479. doi: 10.1242/jcs.064352.

Demidchik V., Tyutereva E. V., Voitsekhovskaja O.V. The role of ion disequilibrium in induction of root cell death and autophagy by environmental stresses // Functional Plant Biol., 2017. Vol. 45. №1. P. 28-46. doi: 10.1071/FP16380.

Halliwell B., Gutteridge J. M. C. 1999. Free radicals in biology and medicine. 3rd Ed. Oxford Press. 936 p.

Role of stress-induced autophagy in plantsTyutereva E. V.^{1,*}, Rabadanova C. K.^{1,2}, Dobryakova K. S.¹,Demidchik V. V.^{1,3}, Voitsekhovskaja O. V.¹¹*Saint Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS*²*Saint Petersburg, Saint Petersburg State University*³*Minsk, Belarusian State University*

*E-mail: ETutereva@binran.ru

Autophagy is a key process responsible for the degradation of broken cellular components under different types of abiotic stress. Recently, it was shown that salinity stress and oxidative stress can induce rapid K⁺ efflux from *Arabidopsis thaliana* root cells through outward-rectifying K⁺-channel GORK. Depending on the strength, and on the degree of loss of the cytosolic K⁺, these stresses can result either in an increase of cellular proteolytic and endonuclease activities, leading to the induction of programmed cell death (PCD), or in the induction of autophagy. This study was focused on the kinetics of autophagy development under moderate salt stress, oxidative stress and treatment with nickel (Ni²⁺) ions. The data will be discussed in the context of two possible roles of autophagy in plant cell, either in cytoprotection or in the induction of PCD, depending on the kind and strength of an abiotic stress factor. The research was supported by the Russian Science Foundation, grant #18-16-00074, and was performed using equipment of The Core Facilities Center "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia).

**АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ РОСТА И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ
У СОРТООБРАЗЦОВ ОЗИМОЙ ТРИТИКАЛЕ ПРИ ЗАСОЛЕНИИ СРЕДЫ**Хабиева Н. А.¹, Алиева З. М.¹, Куркиев К. У.²¹*Махачкала, Дагестанский государственный университет*²*Дербент, Дагестанская опытная станция ФИЦ ВИГРР им. Н.И. Вавилова*

*E-mail: nadira.xabieva@mail.ru

Изучена устойчивость двух сортообразцов озимой тритикале и проведен анализ роста и физиологических изменений. Проведена оценка влияния разных концентраций растворов NaCl (85 и 165 мМ) на всхожесть семян, рост и накопление сырой и сухой биомассы, интенсивность ПОЛ в надземной части проростков сортообразцов озимой тритикале. Образец Сотник характеризовался высоким содержанием МДА. В высокой концентрации NaCl (165 мМ) в листьях проростков образца Timbo содержание МДА в 2.8 раза превышало значения контрольного варианта. У образца Сотник в этих же условиях превышение составило 2.5 раз. Таким образом, сортообразец Timbo оказался более чувствительным к хлоридному засолению при анализе ростовых показателей, а также характеризовался повышенным содержанием МДА.

Одной из основных проблем для роста и развития культурных растений является почвенное засоление, которое приводит к значительному снижению их продуктивности. Около 25 % почв во всем мире подвержены засолению (Ковда, 2008).

Объектами исследования являлись сортообразцы озимой тритикале – Сотник и Timbo из коллекции Дагестанской опытной станции ВИР им. Н.И. Вавилова. Семена сортообразцов озимой тритикале проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной растворами NaCl с концентрациями 85 и 165 мМ. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Объем выборки составлял 25 семян в 3 – кратной повторности для каждого варианта. Чашки Петри помещали на семь суток в климатическую камеру (Sanyo MLR–352H) для поддержания факторастатных условий: температура – 24±1°C, освещение – 3000 люкс, влажность – 80%. Состояние проростков тритикале оценивали по всхожести, энергии прорастания семян, ростовым показателям и по интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ), который определяли по накоплению малонового диальдегида (МДА) (Мерзляк, 1978).

Результаты исследований показали, что энергия прорастания и всхожесть семян у образцов Сотник и Timbo озимой тритикале в контроле составила 100 %. В растворе NaCl с концентрацией 85 мМ эти показатели достоверно не отличались от контрольных (табл. 1). В более высокой из использованных концентраций NaCl (165 мМ) у сортообразца Сотник энергия прорастания составила 85 %, Timbo – 75 %. В условиях более высокого уровня засоления (165 мМ NaCl) более высокий показатель всхожести семян был отмечен у сортообразца Сотник (90 %), низкий – у образца Timbo (85 %) (табл. 1).

Таблица 1. Влияние засоления на энергию прорастания и всхожесть семян сортов озимой тритикале

Показатели Варианты	Энергия прорастания		Всхожесть	
	Сотник	Timbo	Сотник	Timbo
контроль	100	100	100	100
85 мМ NaCl	100	95	100	100
165 мМ NaCl	85	75	90	85

Как видно из данных, приведенных в таблице 2, солевой стресс снижал длину корней и высоту надземной части проростков. В растворе NaCl с концентрацией 85 мМ более низкие значения длины корня и высоты надземной части наблюдали у проростков сортообразца Timbo – 49.5 и 65.4 мм, что составило по отношению к контрольному варианту соответственно 45 и 70 %. При действии раствора NaCl 165 мМ более высокие показатели наблюдались у образца Сотник: длина корня составила 43 % относительно контроля, высота надземной части – 44 % (табл. 2). Более сильное ингибирование показателей в этом варианте наблюдалось у сортообразца Timbo: длина корня – 24 %, высота надземной части – 42 % по отношению к контролю.

Таблица 2. Влияние засоления на ростовые показатели проростков разных сортообразцов озимой тритикале

Показатели Варианты	Длина корней, мм	Высота надземной части, мм	Сырая биомасса		Сухая биомасса	
			Корень	Надземная часть	Корень	Надземная часть
Timbo						
Контроль	110.4±0.3	94.0±0.3	72.0±3.5	78.1±3.0	9.0	7.5
85 мМ NaCl	49.5±0.3	65.4±0.3	42.3±3.2*	45.0±2.0*	5.4	5.1
165 мМ NaCl	26.3±0.3*	39.0±0.2*	23.0±1.5*	30.0±2.0*	3.3	3.5
Сотник						
Контроль	117.1±0.4	115.3±0.3	108.0±3.3	86.3±4.4	12.4	5.9
85 мМ NaCl	94.0±0.3	97.1±0.4	78.1±3.4	72.3±4.3	8.5	5.6
165 мМ NaCl	50.0±0.3*	50.3±0.2*	45.0±2.5*	46.3±2.1*	6.3*	4.5*

Примечание: * - достоверность на уровне $p < 0.05$

Различную реакцию сортообразцов тритикале на засоление демонстрируют также показатели сырой и сухой биомассы корней и надземной части проростков. При концентрации 85 мМ NaCl наиболее высокие показатели наблюдались у сортообразца Сотник, показатели сырой массы корней и надземной части были ниже, чем в контроле на 16 и 28 % соответственно.

В варианте опыта с концентрацией 165 мМ NaCl наблюдалось снижение сырой массы надземной части и корней: у образца Timbo – соответственно на 62 и 68 % по сравнению с контролем, у сортообразца Сотник – на 58 и 46 %. По накоплению сухой биомассы более высокие результаты показал сорт Сотник (табл. 2).

В условиях более высокого уровня засоления (165 мМ NaCl) у обоих сортообразцов тритикале наблюдалось сильное снижение сухой биомассы корней и надземной части. Более выраженное снижение биомассы наблюдалось у проростков образца Timbo: масса корней уменьшалась в 2.7 раз по отношению к контрольному варианту, а масса надземной части – в 2.1 раза. Сортообразец Сотник проявил большую устойчивость: масса корней и надземной части в этих условиях снижалась у него в меньшей степени – в 1.9 и 1.3 раз соответственно (табл. 3).

Таблица 3. Влияние засоления на интенсивность перекисного окисления липидов у проростков озимой тритикале

Варианты опыта Образцы	Накопление МДА в листьях					
	контроль		85 мМ NaCl		165 мМ NaCl	
	мкМ/г	% к контр.	мкМ/г	% к контр.	мкМ/г	% к контр.
Сотник	0.06±0.001	100	0.11±0.008	183	0.15±0.002*	250
Timbo	0.06±0.007	100	0.13±0.002	217	0.17±0.001*	283

Примечание: * - достоверность на уровне $p < 0.05$

При действии засоления на проростки тритикале повышалась интенсивность перекисного окисления липидов в тканях листьев. Так, в растворе NaCl с концентрацией 85 мМ у сортообразца Сотник МДА накапливалось больше, чем в контроле в 1.8 раза, в растворе 165 мМ NaCl – в 2.5 раз. У образца Timbo в этих же условиях содержание МДА повышалось в 2.2 и 2.8 раз по сравнению с контролем (табл. 3).

Таким образом, более выраженное снижение ростовых показателей (длины корней, высоты надземной части, сырой и сухой биомассы) и повышение интенсивности перекисного окисления липидов в условиях засоления было отмечено в большей степени у сортообразца Timbo, что свидетельствует о его солечувствительности.

Список литературы

Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. 1975. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. шк. 392 с.

Ковда В. А. 2008. Проблемы опустынивания и засоления почв аридных регионов мира. М.: Наука. 415 с.

Мерзляк М. К. 1978. Использование α -тиобарбитуровой кислоты при исследовании перекисного окисления липидов в тканях растений // Биологические науки. №9. С.132–135.

Analysis of the processes of growth and physiological changes in collectors of winter triticale with the environment of the environment

Khabiyeva N. A.¹, Alieva Z. M.¹, Kurkiev K. U.²

¹*Makhachkala, Dagestan State University*

²*Derbent, Dagestan experimental station FRC Vavilov AIPGR*

*E-mail: nadira.xabieva@mail.ru

The stability of two varieties of winter triticale was studied and the analysis of growth and physiological changes was carried out. The effect of different concentrations of NaCl solutions (85 and 165 mmol) on seed germination, growth and accumulation of moist and dry biomass, and the intensity of LPO in the aerial part of seedlings of the seed samples of winter triticale were estimated. Sotnik model was characterized by a high MDA content. In a high concentration of NaCl (165 mM) in leaves of seedlings of the Timbo sample, the MDA content was 2.8 times higher than the value of the control variant. In the sample Sotnik under the same conditions, the excess was 2.5 times. Thus, the Timbo varieties appeared to be more sensitive to chloride salinity in the analysis of growth indices, and was also characterized by an elevated MDA content.

НОВЫЕ ПУТИ ТРАНСПОРТА ИОНОВ Na⁺ В КЛЕТКАХ

Халилова Л. А.*, Орлова Ю. В., Майорова О. В., Балнокин Ю. В.

Москва, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

*E-mail: lhalilova@mail.ru

Исследовали участие эндоцитоза в интернализации ионов Na⁺ клетками суспензионной культуры *A. thaliana* в условиях солевого шока. Используя эпи-флуоресцентную микроскопию, мы изучали колокализацию маркера эндоцитозных структур FM 4-64 и Na⁺-индикатора Asante Natrium Green TMA⁺ salt (ANG-2 TMA) (непроникающая форма). С использованием электронной микроскопии показано, что NaCl, внесенный в среду инкубации клеток, стимулирует везикуляцию и вакуолизацию цитоплазмы, образование инвагинаций плазмалеммы, а также слияние микровезикул друг с другом. Размеры структур, в которых регистрировали колокализацию двух зондов с помощью флуоресцентной микроскопии, в целом соответствовали размерам микровезикул, обнаруженных с помощью электронной микроскопии. Предполагается, что поглощение Na⁺ эндоцитозными структурами и последующее слияние содержащих Na⁺ везикул с микровезикулами (МВ) приводят к снижению содержания токсичных ионов Na⁺ в цитозоле.

Везикулярный транспорт (ВТ) играет важную роль в распределении (sorting) веществ и их доставке в различные локусы клетки. Одной из основных функций ВТ является регуляция содержания белков в мембранах, что обеспечивает динамическое поддержание клеточного гомеостаза в меняющихся условиях среды. Для этого требуется кооперация двух основных путей ВТ – эндоцитоза и экзоцитоза (Otegui, Spitzer, 2008). При эндоцитозе происходит интернализация находящихся в плазмалемме (ПМ) белков, а также поглощение различных молекул из экстрацеллюлярного пространства. Экзоцитоз осуществляет доставку белков в мембраны, а также секрецию различных веществ в экстрацеллюлярное пространство. В соответствии с этим в данной работе мы исследовали новые пути транспорта ионов

натрия в клетки с помощью ВТ. Мы предположили, что в условиях солевого стресса эндоцитоз может принимать участие в переносе ионов Na^+ из наружной среды в клетки. Захват ионов Na^+ эндоцитозными инвагинациями ПМ осуществляется с последующей интернализацией этих ионов клеткой и переносом их в вакуоль.

Суспензионную культуру клеток *A. thaliana* (L.) Heynh. экотипа Col-0 получали из каллуса листьев (Фоменков и др., 2014). Эндоцитозные структуры в клетках суспензионной культуры *A. thaliana* наблюдали с помощью трансмиссионной электронной микроскопии (Балнокин и др., 2007).

Клетки 4-дневной культуры промывали охлажденной до 4°C средой инкубации ($\frac{1}{2}$ Мурасиге-Скуга, 1 % сахарозу и 50 мМ ВТР-MES (pH 8.0)) и суспендировали в этой же среде. В суспензию вносили FM4-64 в конечной концентрации 4 мкМ. Через 10 мин инкубации клеток в присутствии FM4-64 при 4°C в суспензию вносили одновременно NaCl и ANG-2 TMA в конечных концентрациях 100 мМ и 4 мкМ, соответственно, и нагревали до комнатной температуры. В отмытых клетках исследовали флуоресценцию комплекса ANG-2 TMA с Na^+ , компартиментализованного в эндоцитозных структурах и их производных, используя флуоресцентный микроскоп Axio Imager Z2 (Carl Zeiss, Германия). В качестве контроля использовали клетки, отобранные в нулевой момент времени после внесения Na^+ и ANG-2 TMA и отмытые средой инкубации.

Ионы Na^+ в эндоцитозных структурах идентифицировали путем обнаружения колокализации флуоресценции эндоцитозного зонда FM4-64 и Na^+ -чувствительного зонда Asante NaTRIUM Green (ANG-2), не проникающей через мембраны (ANG-2 TMA). Из-за наличия положительно заряженных групп тетраметиламмония ANG-2 TMA может попасть в клетки только в результате эндоцитоза. Флуоресценция ANG-2 TMA происходит при образовании комплекса Na^+ с красителем. Изображения получали с помощью монохромной высокочувствительной камеры AxioCamMRm в программе AxioVision 4.8 (Carl Zeiss, Германия). Флуоресценцию детектировали, используя наборы фильтров №14 для FM4-64 ($\lambda_{\text{ex}}=510\text{--}560$ нм, $\lambda_{\text{em}} > 590$ нм); фильтры №44 для ANG-2 – ($\lambda_{\text{ex}}=455\text{--}495$ нм, $\lambda_{\text{em}}=505\text{--}555$ нм).

В результате проведенной работы было получено доказательство участия эндоцитоза в переносе ионов Na^+ из апопласта в клетки суспензионной культуры *A. thaliana*. Изучение ультраструктуры клеток суспензионной культуры *A. thaliana* показало наличие эндоцитозных структур, образованные как инвагинациями ПМ в цитоплазму, так и инвагинациями в вакуоль одновременно ПМ, тонопласта и цитоплазмы. Последние известны как парамуральные тела. Эпи-флуоресцентная микроскопия с использованием маркера эндоцитозных везикул FM 4-64 и индикатора ионов Na^+ ANG-2 TMA (непроникающая в клетки форма), выявила в клетках точечную флуоресценцию обоих флуорофоров. ANG-2 TMA позволяет наблюдать ионы Na^+ , интернализированные посредством эндоцитоза, но не поглощенные через ионные каналы и транспортеры. С помощью эпи-флуоресцентного микроскопа наблюдали динамику включения FM 4-64 и ANG-2 TMA в клетки. Непосредственно после введения NaCl в среду на периферии клеток обнаруживалась только красная флуоресценция FM 4-64, связанного с ПМ при 0°C (до внесения NaCl и ANG-2 TMA в культуру). При последующей инкубации клеток с NaCl, FM 4-64 и ANG-2 TMA при комнатной температуре интенсивность флуоресценции обоих флуорофоров в клетках прогрессивно возрастала. Наиболее вероятно, что эти структуры являются продуктом слияния первичных эндоцитозных образований с эндосомами или микровакуолями (МВ). Полученный результат указывает на постепенное увеличение содержания ионов Na^+ в находящихся в цитоплазме мембранных образованиях в ходе ответа клеток на солевой шок. Изучение ультраструктуры культивируемых клеток *A. thaliana* в динамике их ответа на солевой шок с помощью ТЭМ показало, что в цитоплазме контрольных (0 мМ NaCl) клеток наблюдались везикулы размерами до 100 нм и МВ до 5 мкм. Ламеллы эндоплазматического ретикулума (ЭР) были плотно упакованы. Мультивезикулярные тела (МВТ) наблюдались относительно редко. Через 5 и 30 мин после внесения NaCl наблюдался плазмолиз. В периплазме накапливалось большое количество мембранных структур, известных как экзосомы (Экс). После добавления NaCl среднее количество микровакуолей (МВ) в цитоплазме увеличивалось. Полости ретикулярных цистерн расширялись, концевые участки ламелл ЭР формировали везикулы. Из набухшего ЭР образовывались небольшие трубочки и микровакуоли неправильной формы. Следует отметить, что размеры МВ (0,25 - 5 мкм) совпадали с размерами структур, в которых наблюдалась колокализация флуоресценции FM 4-64 и ANG-2 TMA. Аппарат Гольджи (АГ) был более активным, чем в контроле, и образовывал большое количество везикул транс-Гольджи сети, или ранних эндосом (ТГС/РЭ). В клетках, находившихся в контакте с NaCl в течении 60 и 90 мин, обнаружилось большое количество сливающихся МВ, цистерны ЭР были набухшими и образовывали МВ угловатой формы, внося вклад в вакуолизацию цитоплазмы (образование МВ). В цитоплазме наблюдалось также слияние мультивезикулярных тел (МВТ) с ПМ или тонопластом.

В настоящей работе показано, что в условиях гиперосмотического солевого шока происходит захват ионов Na^+ эндоцитозными инвагинациями ПМ, после чего содержащие Na^+ везикулы формируют микровакуоли.

Для доказательства поступления ионов натрия в клетку путем эндоцитоза был выбран флуоресцентный индикатор ANG-2 TMA в не проникающей через мембраны форме. Эту форму используют для целей калибровки или для инвазивной загрузки клеток (микроинъекции или загрузка через патч-пипетку). ANG-2 TMA представляет собой водно-растворимую соль тетраметиламмония (ТМА) и является флуорофор-несущим краун-эфиром (КЭ), который специфически связывает ионы Na^+ . Флуоресценция ANG-2 TMA возможна лишь при образовании комплекса Na^+ с КЭ. При этом катион металла включается во внутримолекулярную полость КЭ и удерживается благодаря ион-дипольному взаимодействию с гетероатомами. Наличие у КЭ положительно заряженных групп ТМА делает Na^+ индикатор не проникающим через мембраны, благодаря чему ANG-2 TMA может попасть в клетки только в результате эндоцитоза. На этих свойствах красителя был основан использовавшийся в работе экспериментальный подход. Клетки инкубировали одновременно с Na^+ и ANG-2 TMA для образования комплекса и поглощения его эндоцитозными структурами, которые идентифицировали с помощью флуоресцентного индикатора FM4-64. Затем клетки отмывали от присутствующих в среде реагентов и наблюдали флуоресценцию комплекса, компартиментализованного в эндоцитозных структурах и их производных внутри клетки. Совмещение изображений красной (FM4-64) и зеленой (ANG-2 TMA) флуоресценции после двух часовой инкубации клеток с NaCl обнаружило совпадение флуоресценции двух зондов в структурах размером 5 мкм.

Исследование ультраструктуры клеток с помощью электронной микроскопии показало, что к этому времени под действием NaCl в цитоплазме образуется большое число микровакуолей приблизительно таких размеров. Этот результат согласуется с данными других исследователей по динамике в вакуолярной системе клеток корня *A. thaliana* в ответ на внесение NaCl в среду. Было показано, что образование микровакуолей происходило путем слияния находящихся в цитоплазме мелких кислых компартментов. У мутантов *A. thaliana*, лишенных функции белка VPS9a, участвующего в сортировке белков и являющегося фактором обмена гуаниннуклеотидов (Rab-GEF), в ответ на солевой шок не наблюдалось слияние кислых компартментов и образование микровакуолей (Baral et al., 2015). Известно, что в разные типы эндоцитоза вовлечены разные домены (Li et al., 2012). Интернализация Na^+ , возможно, происходит с участием эндоцитоза разных типов и, соответственно, разных микродоменов ПМ, обладающих разным сродством к FM4-64. Другое возможное объяснение гетерогенности колокализации может быть связано с разными размерами микровакуолей. По мере увеличения размеров возрастает отношение объема к площади поверхности. Поскольку FM4-64 локализован в мембране, а ANG-2 TMA в люмене микровакуоли, то с увеличением ее размера содержание ANG-2 TMA- Na^+ будет увеличиваться в большей степени, чем содержание FM4-64.

Таким образом, процессы везикулярного транспорта могут вносить вклад в ионный гомеостаз клеток растений. При высоких концентрациях NaCl в среде интернализация ионов Na^+ с помощью эндоцитоза и перенос их в вакуоль избавляют цитозоль от токсичных ионов Na^+ и понижают водный потенциал вакуолярного сока, что способствует поступлению воды в клетки. Эндоцитоз таким образом может повышать солеустойчивость растений.

Список литературы

- Otegui M. S., Spitzer C. 2008. Endosomal functions in plants. // *Traffic*. Vol. 9, P. 1589–1598.
- Фоменков А. А., Носов А. В., Ракитин В. Ю., Мамаева А. С., Новикова Г. В. 2014. Цитофизиологические особенности культивируемых клеток *Arabidopsis thaliana* с нарушенным восприятием сигнала этилена рецептором ETR1. // Физиол. растений. Том 61, С. 640–650.
- Балнокин Ю. В., Куркова Е. Б., Халилова Л. А., Мясоедов Н. А., Юсуфов А. Г. 2007. Пиноцитоз в клетках корня соленакапливающего галофита *Suaeda altissima* и его возможное участие в транспорте ионов Cl^- . // Физиол. растений. Том 54, С. 892–901.
- Baral A., Irani N. G., Fujimoto M., Nakano A., Mayor S., Mathew M. K. 2015. Salt-induced remodeling of spatially restricted clathrin-independent endocytic pathways in *Arabidopsis* root. // *Plant Cell*. Vol. 27, P. 1297–1315.
- Li R., Liu P., Wan Y., Chen T., Wang Q., Mettbaach U., Baluska F., Samaj J., Fang X., Lucas W.J., Lin J. 2012. A membrane microdomain-associated protein, *Arabidopsis* Flot1, is involved in a clathrin-independent endocytic pathway and is required for seedling development. // *Plant Cell*. Vol. 24, P. 2105–2122.

New ways of transport of ions Na⁺ in the cells

Khalilova L. A.*; Orlova Y. V., Majorova O. V., Balnokin Y. V.

Moscow, Timiryasev Plant Physiology Institute RAS

*E-mail: lhalilova@mail.ru

Investigated the involvement of endocytosis in the internalization of Na⁺ ions by cell suspension cultures of *A. thaliana* under salt shock. The presence of Na⁺ inside the membrane structures were recorded using epi-fluorescent microscopy for the colocalization of the marker endocytotic structures of FM4-64 and Na⁺ indicator ANG-2 TMA, which does not penetrate the membrane. Using electron microscopy it was shown that NaCl stimulates vesiculation and cytoplasmic vacuolization. The dimensions of the structures, which were recorded colocalization of the two probes using fluorescence microscopy correspond to the dimensions MV, detected by electron microscopy. It is assumed that the absorption of Na⁺ endocytosis structures and the subsequent merger of the containing Na⁺ vesicles with MV reduce the content of toxic Na⁺ ions in the cytosol.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (*QUERCUS ROBUR* L.) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Чохели В.А.*; Шмареева А.Н., Шишлова Ж.Н., Вардуни Т.В.

Ростов-на-Дону, Ботанический сад ЮФУ

*E-mail: vachokheli@sfedu.ru

Quercus robur L. – дуб черешчатый, д. летний, д. обыкновенный (сем. Fagaceae – буковые) имеет широкий ареал, что свидетельствует о его изменчивости, благодаря чему он способен адаптироваться к различным экологическим условиям. В Ростовской области дуб черешчатый образует дубравы – одну из основных формаций байрачных лесов, на которую приходится 90 % площади всех лесов региона. В Ростовской области леса, в том числе байрачные, являются интразональным типом растительности. Байрачные леса сосредоточены в полосе распространения разнотравно-дерновиннозлаковых степей.

В формации дубрав выделяют три субформации: сложные дубравы (распространены в северных районах области), упрощенные дубравы (приурочены к центральным районам) и простые дубравы, широко распространенные на территории области (Зозулин, 1992).

Quercus robur обладает достаточно высоким уровнем ауткроссинга в популяциях, который составляет 2–5 % (Petit et al., 2002). Жизнеспособная пыльца дуба черешчатого может распространяться на расстояние до 80 км, обеспечивая опосредованный поток генов (Buschbom et al., 2011). Исследование генетического разнообразия популяций возможно при использовании современных методов молекулярной биологии и эффективных генетических маркеров, среди которых в последние годы наиболее популярны межмикросателлитные (ISSR).

В задачи нашей работы входило изучение генетического разнообразия ценопопуляций дуба черешчатого на территории Ростовской области.

Объектами исследования послужили образцы *Quercus robur* из пяти ниже перечисленных природных ценопопуляций (ЦП), расположенных в различных ботанико-географических районах Ростовской области. Далее в тексте используются сокращенные названия ценопопуляций: Ф, ПЛ, ЧП, РС, КР.

Ценопопуляция Ф.

Местонахождение: Белокалитвинский район, окр. с. Литвиновка, правый коренной берег р. Калитвы, ООПТ «Урочище Филькино».

Географические координаты: 48°26'28,175" с.ш., 40°48'59,102" в.д.

Почвы: слабо смытый южный чернозем.

Краткое описание растительности: Простая дубрава пестроперловниковая, относится к Калитвенскому району байрачных лесов (Зозулин, 1992). Древесный ярус образован дубом черешчатым, к которому примешиваются только берест (*Ulmus campestris* L.) и единично груша (*Pyrus pyrastrer* (L.) Burgsd.). В травяном ярусе преобладают перловник пестрый (*Melica picta* K. Koch), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) и сорно-лесные виды (*Geum urbanum* L., *Galium aparine* L., *Alliaria petiolata* (Vieb.) Cavara & Grande) и др. В составе флоры «Урочища Филькино» встречаются 6 видов, включенных в Красную книгу Ростовской области (ККРО).

Ценопопуляция ПЛ.

Местонахождение: Верхнедонской район, окраина хут. Песковатская Лопатина, правый коренной берег р. Песковатки, ООПТ «Песковатско-Лопатинский лес».

Географические координаты: 49°58'53,209" с.ш., 41°18'32,512" в.д.

Почвы: слабо смытый южный чернозем.

Краткое описание растительности: Сложная дубрава снытиева, относится к Северному Верхнедонскому району байрачных лесов (Зозулин, 1992). В древесном ярусе дубу черешчатому сопутствуют липа сердцелистная (*Tilia cordata* Mill.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), клен полевой (*Acer campestre* L.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.). В кустарниковом ярусе преобладают клен татарский (*Acer tataricum* L.), бересклеты европейский и бородавчатый (*Euonymus europaea* L., *E. verrucosa* Scop.) и др. Основу травяного яруса составляют сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea* L.) и др. В составе флоры «Песковатско-Лопатинского леса» встречаются 11 видов, включенных в ККРО.

Ценопопуляция ЧП

Местонахождение: Советский район, 3,4 км восточнее хут. Русакова, левобережная надпойменная терраса р. Чир, ООПТ «Чернышевские пески».

Географические координаты: 49°01'26,385" с.ш., 42°12'29,424" в.д.

Почвы: средне гумусированные пески.

Краткое описание растительности: Искусственный лес из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и сосны крымской (*Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe) с участием дуба черешчатого, выращенный на песчаной террасе. Из кустарников отмечены бузина черная (*Sambucus nigra* L.) и смородина золотистая (*Ribes aureum* Pursh). Травяной покров междурядных пространств образован разнотравно-злаковой псаммофитностепной ассоциацией, где из злаков преобладают ковыль днепровский (*Stipa borysthena* Klok. ex Prokud.) и вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth), встречается также овсяница валлиская (*Festuca valesiaca* Gaudin s. str.). Разнотравье разнообразно по составу: полыни Маршалла и австрийская (*Artemisia marschalliana* Spreng., *A. austriaca* Jacq., коровяки метельчатый и тараканий (*Verbascum lychnitis* L., *V. blattaria* L.), цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench), качим метельчатый (*Gypsophila paniculata* L.) и др. В составе флоры «Чернышевских песков» встречаются 6 видов, включенных в ККРО.

Ценопопуляция РС

Местонахождение: Усть-Донецкий район, 5 км севернее станицы Раздорской, правый берег р. Дон, Генералова балка, ООПТ «Раздорские склоны».

Географические координаты: 47°37'13,541" с.ш., 40°41'43,335" в.д.

Почвы: смытый южный чернозем на сарматском известняке-ракушечнике.

Краткое описание растительности: Простая дубрава пестроперловниковая на южном пределе распространения байрачных лесов, относится к Крымско-Донецкому району байрачных лесов (Зозулин, 1992). Из кустарников отмечены: бересклет европейский (*Euonymus europaea* L.), свидина (*Swida sanguinea* (L.) Opiz), виды шиповника (*Rosa* L.). В травяном ярусе широко представлены гравилат городской (*Geum urbanum* L.), перловник пестрый (*Melica picta* K. Koch), чесночница черешковая (*Alliaria petiolata* (Sieb.) Savara & Grande, подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.) и др. В составе флоры «Раздорских склонов» встречается 33 вида, включенных в ККРО.

Ценопопуляция КР

Местонахождение: Чертковский р-н, 5 км северо-западнее села Маньково-Калитвенского, байрачный лес Крыйдяный.

Географические координаты: 47°37'13,541" с.ш., 40°41'43,335" в.д.

Почвы: смытый южный чернозем на сарматском известняке-ракушечнике.

Краткое описание растительности: Упрощенная дубрава пестроперловниковая, относится к Чертковскому району байрачных лесов (Зозулин, 1992). В древесном ярусе дубу черешчатому сопутствуют клен полевой (*Acer campestre* L.), ясень обыкновенный (*Fraxinus excelsior* L.), клен татарский (*Acer tataricum* L.). Кустарниковый ярус образуют боярышник обыкновенный (*Crataegus rhipidophylla* Gand.), бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosa* Scop.), свидина кроваво-красная (*Swida sanguinea* (L.) Opiz), виды шиповника. В травяном ярусе с различным обилием представлены: сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), кирказон обыкновенный (*Aristolochia clematitis* L.), колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium* L.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.), ясенец белый (*Dictamnus albus* L.), подмаренник цепкий (*Galium aparine* L.), гравилат городской (*Geum urbanum* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Vemh.), перловник пестрый (*Melica picta* K. Koch), купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* (L.) All.), к. душистая (*P. odoratum* (Mill.) Druce), звездчатка ланцетовидная (*Stellaria holostea* L.), фиалка душистая (*Viola odorata* L.) и др. В составе флоры Крыйдяного леса встречаются 2 вида, включенных в ККРО.

Экстракция ДНК проводилась из листьев, которые предварительно были продезинфицированы и обработаны слабым раствором гипохлорита натрия. Выделение ДНК осуществлялось сорбентным методом при помощи коммерческого набора «Сорб-ГМО-Б» (Синтол, Россия). Концентрацию ДНК

определяли на флюориметре Qubit 3.0 (Invitrogen, Калифорния) по стандартной методике. Далее ДНК ранжировали до концентрации 5 нг/мкл. Для анализа полученной ДНК использовался межмикросателлитный анализ (ISSR-метод). ISSR-праймеры подбирались на основе литературных данных. Всего было использовано шесть праймеров с температурой отжига (T_a) в 52 °C (UBC 835 ((AG)₈YC), UBC 841 ((GA)₈YC), UBC 857 ((AC)₈YG)) и 53 °C (UBC 811 ((GA)₈C), UBC 857 ((AC)₈YG), UBC 880 ((GGAG)₄).

ПЦР-микс готовили из расчета на один образец: H₂O (DD) – 15,8 мкл, 25 мМ раствор нуклеотидов 10×dNTP – 2,5 мкл, 10× буфер для ПЦР – 2,5 мкл, 25 мМ хлорид магния (MgCl₂) – 2,5 мкл, мутантная Taq-полимераза – 0,2 мкл (5 ед/мкл), ДНК матрица – 1 мкл и праймер 0,5 мкл (10 мМ). Общий объем ПЦР-смеси составляет 25 мкл.

Амплификация проводилась в термоциклере T100 Thermal Cycler (производство Bio-Rad). Протокол амплификации: 1) 94 °C – 1 мин.; 2) 94 °C – 30 сек.; 3) 52 °C/53 °C – 45 сек.; 4) 72 °C – 2 мин.; 5) 34 цикла, начиная со второго пункта; 6) 72 °C – 5 мин.; 7) хранение при 4 °C.

Разделение фрагментов проводили электрофорезом в 2 % агарозном геле с использованием 1×TBE-буфера (TRIS, Boric acid, EDTA) при напряжении 100 В в течение трех часов.

Окрашивание фрагментов ДНК производили интеркалирующим красителем SYBR Green (×80) из соотношения 2 мкл красителя на 5 мкл ДНК. Детекцию фрагментов производили в геледокументирующей системе GelDoc XR+ с программным обеспечением ImageLab версии 6.0 (производство Bio-Rad).

Маркер длин ДНК фрагментов 100+ bp (производство ЕВРОГЕН) добавляли по 7 мкл в лунку.

Компьютерный анализ полиморфизма ДНК проведен с помощью программы POPGENE 1.32 (Yeh и др., 1997). Генетическое расстояние (D) между популяциями определено по формуле М. Нея (Nei, 1979).

На основе полученных данных нами построена таблица генетического сходства и генетических дистанций пяти ценопопуляций дуба черешчатого, произрастающего на территории Ростовской области (таблица).

Таблица. Генетическое сходство и генетические дистанции ценопопуляций *Quercus robur* L.

ЦП	КР	ПЛ	РС	Ф	ЧП
КР	****	0.6010	0.6271	0.5957	0.6093
ПЛ	0.5092	****	0.6168	0.7433	0.6458
РС	0.4666	0.4833	****	0.6406	0.6194
Ф	0.5181	0.2967	0.4454	****	0.6176
ЧП	0.4954	0.4954	0.4373	0.4790	****

**** коэффициенты генетического сходства (над диагональю) и генетической дистанции (под диагональю)

Таким образом, установлено, что изученные ценопопуляции *Quercus robur*, расположенные в разных ботанико-географических районах Ростовской области, характеризуются различной генетической структурой. Генетически наиболее сходными являются ценопопуляции Ф и ПЛ (D = 0.7433), а наиболее различными – ценопопуляции Ф и КР (D = 0.5957). Сходство генетического разнообразия ценопопуляций Ф и ПЛ объясняется, вероятно, тем, что они обитают в сходных экологических условиях.

Исследования проводились при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ (проект 6.6222.2017/8.9).

Список литературы

- Зозулин Г. М. 1992. Леса Нижнего Дона. Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та. 200 с.
- Buschbom J., Yanbaev Y., Degen B. 2011. Efficient Long-Distance Gene Flow into an Isolated Relict Oak Stand // J. of Heredity. – 102. № 4. P. 464–472.
- Nei M., Li W.-H. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 76. P. 5269–5273.
- Petit R. J., Csaikl U. M., Bordbes S., Burg K., Coart E., Cottrell J., Van Dam B., Deans J. D., Dumolin-Laprigue S., Fineschi S., Finkeldey R., Gillies A., Glaz I., Goicoechea P. G., Jensen J. S., Knig A. O., Lowe A. J., Madsen S. F., Мбтыбс G., Munro R. C., Olalde M., Pemonge M.-H., Popescu F., Slade D., Tabbenner H., Turchini D., Sven de Vries G. M., Ziegenhagen B., Kremer A. 2002. Chloroplast DNA variation in European white oaks // For. Ecol. Manag. – 156, № 1–3. P. 5–26.
- Yeh F. C., Yang R. C., Boyle T. B. J., Ye Z. H., Mao J. X. 1997. POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis // Molecular Biology and Biotechnology Center, University of Alberta. Edmon-ton, Alberta, Canada.

Genetic analysis of the five cenopopulations of *Quercus robur* in Rostov region

Chokheli V. A. *, Smaraeva A. N., Shishlova Zh. N., Varduni T. V.

Rostov-on-don, Botanical garden of Southern Federal University

*E-mail: vachokheli@sfnedu.ru

Studied the genetic diversity of five cenopopulations of pedunculate oak growing in the territory of the Rostov region using the ISSR method. Four of the five cenopopulations were of natural origin. All cenopopulations of *Quercus robur* L. have different levels of genetic diversity. The most genetically similar were cenopopulations of F and PL ($D = 0.7433$) and the far – F and Kr ($D = 0.5957$).

ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ КРУПНОЛИСТОВАТОГО ЛИШАЙНИКА *LOBARIA****PULMONARIA* В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА**

Шелякин М. А. *, Далькэ И. В., Захожий И. Г., Малышев Р. В., Головки Т. К.

Сыктывкар, Институт биологии КНЦ УО РАН

*E-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

Лишайники – устойчивый симбиоз микобионта и фотобионта (зеленые водоросли и/или цианобактерии) (Honpeget, 2006). Лишайники встречаются в тундре, пустынях, высокогорьях, однако наиболее благоприятными для них являются лесные местообитания, где меньше колебания температуры, выше влажность, больше пригодных для заселения субстратов. Лишайники являются одним из основных компонентов биоразнообразия бореальных лесов. Лихенобиота таежной зоны Республики Коми включает 866 видов, около 10 % видов подлежит охране (Пыстина, 2003). Крупнолистоватый эпифитный лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm охраняется на федеральном и региональном уровнях с категорией охраны 2 (V) (уязвимый вид с сокращающейся численностью).

Главными причинами снижения встречаемости лишайника в лесной зоне Европы являются исчезновение коренных лесов и антропогенное загрязнение среды. На фоне техногенной трансформации экосистем повышается их уязвимость при глобальных изменениях климата. Наиболее чувствительны в этом отношении северные экосистемы. Исследование процессов жизнедеятельности редких и охраняемых видов лишайников позволит не только дополнить знания о биологических свойствах и выявить физиологические механизмы устойчивости к неблагоприятным воздействиям, но также уловить первые сигналы нарушения их функциональной активности при изменении среды обитания.

Целью работы было изучение влияния природных и антропогенных факторов среды на фотосинтетическую активность и дыхание талломов *Lobaria pulmonaria* – трехкомпонентного лишайника. Основным фотобионтом *L. pulmonaria* является зеленая водоросль рода *Dictyochloropsis*, клетки которой образуют в талломе четко очерченный слой толщиной 30-60 мкм. На долю фотобионта приходится менее 10% биомассы таллома, но его роль исключительна, так как присутствие фотобионта превращает грибной гетеротрофный организм в автотрофную ассоциацию.

В опытах использовали талломы лишайника, обитающего в старовозрастном осиннике с примесью ели и пихты вблизи г. Сыктывкара (61°34' с.ш., 50°33' в.д.). Освещенность в местообитании лишайника составляла менее 10% полной солнечной и лишь в отдельных случаях при наличии солнечных бликов и окон в пологие достигала 30%. Эффекты загрязнения среды бокситовой пылью исследовали на талломах, собранных в зоне влияния Средне-Тиманского бокситового месторождения (64°18'1" с.ш., 51°8'22" в.д.). Физиологическое состояние фототрофного компонента оценивали по содержанию хлорофилла, флуоресценции Хл *a* фотосистемы II зеленой водоросли и скорости CO₂-газообмена. Пигменты экстрагировали смесью диметилсульфоксида и ацетона (2:1) и определяли спектрофотометрически. CO₂/H₂O-газообмен регистрировали в природных условиях с помощью портативной системы ADC LCPPro⁺ (ADC BioScientific Ltd, Англия), в лаборатории использовали ИК-газоанализатор LI-7000 (LI-COR, США). Интенсивность флуоресценции Хл *a* измеряли на флуориметре PAM-2100 (Walz, Германия). Дыхание талломов оценивали по скорости поглощения O₂ на полярографической системе Oxytherm (Hansatech, Англия) и активности митохондриальных дыхательных путей с применением метода специфических ингибиторов.

Содержание хлорофилла в талломах *L. pulmonaria* изменялось в течение года от 0.9 до 2.3 мг/г сухой массы (Golovko et al., 2014). Накопление зеленых пигментов отмечали ближе к осени (август-сентябрь). В течение осенне-зимнего периода значительная часть (до 50%) фонда хлорофилла подвергалась окислительной деструкции. Каротиноиды проявляли большую устойчивость к деградации, о чем

свидетельствует уменьшение соотношения хлорофиллы /каротиноиды от 4.5 до 3.1. Ранее нами было показано, что содержащаяся в талломах вода зимой замерзает при температуре около -10° , что существенно выше температур, наблюдаемых в природных условиях. Зимой фотобионт талломов восстанавливал функциональную активность (максимальный квантовый выход ФС II – F_v/F_m и скорость нетто-поглощения CO_2) в течение 1-2 часов после перенесения в комнатные условия. В дыхании талломов доминировал энергетически эффективный цитохромный путь (ЦП), на долю которого приходилось не менее 60% поглощения O_2 .

Интересно отметить, что в годичном цикле доля ЦП заметно варьировала на фоне сохранения более или менее постоянной дыхательной способности. Снижение вклада ЦП до 30-40% осенью (август-сентябрь) и ранней весной (апрель) сопровождалось активацией энергодиссипирующего альтернативного пути (АП). Возможно, это связано с участием АП в поддержании структурно-функциональной организации фототрофного пойкилогидрического организма в переходный период с высокой суточной амплитудой изменения параметров внешней среды. Защитная роль АП показана для высших растений (Van Dongen et al., 2011).

Нами выявлено, что фотобионт лишайника довольно хорошо переносит замораживание при $-16^{\circ}C$. Двухсуточная экспозиция талломов, отобранных ранней весной, в морозильной камере не оказала заметного влияния: функциональные показатели опытных талломов после экспозиции не отличались от величин, измеренных до замораживания. Однако после экспозиции при $-70^{\circ}C$ скорость нетто-поглощения CO_2 снижалась в 5 раз, тогда как фотохимическая активность ФС II водорослевого компонента таллома мало изменялась. Замораживание оказало сильное последствие на дыхание талломов. После двухсуточной экспозиции при -16 или

$-70^{\circ}C$ наблюдали снижение интенсивности поглощения O_2 в 2 и 6 раз соответственно. Падение дыхательной способности сопровождалось изменением соотношения дыхательных путей, что свидетельствует о нарушении биоэнергетики талломов. Значительно уменьшалось дыхание по основному цитохромному пути, усиливалось альтернативное энергетически малоэффективное дыхание, возрастало связанное с немитохондриальными оксидазами остаточное дыхание. Учитывая соотношение масс фото- и микобионта в талломе, можно полагать, что снижение общего дыхания и активности дыхательных путей в большей степени отражает изменение состояния грибного, чем водорослевого компонента.

Температура является одним из факторов, определяющих ареалы растений. От температуры среды зависит то, как складывается баланс углерода фототрофного организма. Считается, что фотосинтез более чувствителен к изменению температуры и зона температурного оптимума процесса ассимиляции уже, чем дыхательного метаболизма. В литературе преобладают данные о зависимости функциональной активности лишайников от оводненности талломов. Сведения о температурной зависимости фотосинтеза и дыхания лишайников довольно скудные, в основном касаются оценки их способности функционировать при околонулевых температурах.

Наши эксперименты выявили, что величина F_v/F_m гидратированных талломов практически не изменялась при повышении температуры от 0 до $30^{\circ}C$ и составляла около 0.65. Прогревание талломов до $40^{\circ}C$ приводило к снижению F_v/F_m в 3 раза. Наибольшие значения реального квантового выхода ФС II (показатель, тесно коррелирующий со скоростью фотосинтеза) отмечали в температурном диапазоне $15-30^{\circ}C$. Полученные данные о температурной зависимости фотохимической активности ФС II фотобионта согласуются с результатами измерения нетто-поглощения CO_2 талломов после часовой экспозиции при разной температуре. Скорость нетто-поглощения CO_2 талломов снижалась после действия температурой свыше $35^{\circ}C$, прогревание при $45^{\circ}C$ подавляло поглощение CO_2 в 2-3 раза.

Скорость дыхания талломов, измеренная по поглощению O_2 , возрастала экспоненциально при увеличении температуры от 5 до $35^{\circ}C$. Повышение температуры от 35 до $45^{\circ}C$ приводило к уменьшению дыхательной активности. При этом соотношение дыхательных путей не изменялось, на долю ЦП приходилось около 70% общего дыхания. При действии температурой $50^{\circ}C$ на фоне депрессии общего поглощения O_2 отмечали увеличение вклада немитохондриального дыхания, что может указывать на структурные повреждения клеток. О развитии окислительного стресса свидетельствуют данные о накоплении продуктов липопероксидации. Важно отметить, что эффекты температуры на фотосинтетический и дыхательный газообмен лишайников в сильной степени зависят от оводненности талломов.

Талломы *L. pulmonaria* при обезвоживании и под воздействием прямых солнечных лучей приобретают серо-коричневую окраску, что часто можно наблюдать в природе. В солнечном спектре присутствует область высокоэнергетических коротковолновых лучей, так называемая ближняя УФ-радиация, которая является потенциально опасным фактором среды, способным влиять на живые организмы и экосистемные процессы. В растительной клетке повреждающему действию УФ-радиации

подвергаются хлоропласты – центры фотосинтетической активности. Многие авторы отмечали подавление нетто-фотосинтеза, экспрессии генов и синтеза ключевых белков фотосинтетического аппарата, активности ферментов углеродного метаболизма, фотохимических реакций ФС II. Мы выявили, что при ежедневном длительном (2 недели) низко интенсивном облучении *L. pulmonaria* УФ-В радиацией (дневная доза – 4.5, суммарная – 62.4 кДж/м²) зеленые талломы становились буровато-кирпичными в результате отложения на поверхности гифов верхнего корового слоя меланина, экранирующего водорослевый слой. Благодаря этому пигменту УФ-облучение не оказало существенного влияния на фотохимическую активность ФС II фотобионта и скорость нетто-поглощения CO₂ талломов. У опытных талломов отмечали усиление дыхания за счет активации ЦП, что может свидетельствовать о запросе на дополнительную энергию для синтеза защитного пигмента.

Считают, что лишайники, особенно фотобионт, характеризуются высокой чувствительностью к техногенной нагрузке (Wakefield, Bhattacharjee, 2012). Мы исследовали функциональную активность талломов, собранных в зоне влияния Средне-Тиманского бокситового рудника. На импактных участках талломы были покрыты слоем красной бокситовой пыли и накапливали в значительных количествах соединения металлов и прежде всего алюминия и железа. Их содержание в образцах с наиболее загрязненных участков было в 40 раз выше по сравнению с фоновой территорией. Фотобионт талломов с импактного участка сохранял высокую фотохимическую активность и способность к фотосинтетической ассимиляции углерода. Однако импактные талломы заметно уступали талломам с условно чистого фонового участка в величине реального квантового выхода ФС II и скорости нетто-поглощения CO₂. Эти показатели у импактных талломов были ниже на 15 и 30% соответственно. Загрязнение повлияло на дыхание и соотношение дыхательных путей, что выражалось в снижении активности ЦП.

Итак, проведенные нами исследования позволили получить данные о влиянии природных и антропогенных факторов среды на основные показатели жизнедеятельности крупнолистоватого лишайника *L. pulmonaria* в таежной зоне европейского северо-востока России. Установлены закономерности сезонных изменений активности фото- и микобионта, показана роль интеграции физиологических механизмов автотрофного и гетеротрофного компонентов таллома в формировании адаптивных реакций лишайника. В целом, полученные результаты углубляют наши представления о том, как пойкилогидрические фотоавтотрофы бореальной зоны приспособляются к неблагоприятным воздействиям среды, защищают фотосинтетический аппарат и выживают при стрессе. Это важно для прогнозирования последствий влияния на лишайнобиоту климатических изменений и обострения региональных экологических проблем.

Исследования выполнены в рамках проекта Комплексной программы фундаментальных исследований УрО РАН № 18-4-4-20 и при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проект № 18-34-00346 мол_а.

Список литературы

Dongen J.T., Gupta K.J., Ramírez-Aguilar S.J., Araújo, W.L. Nunes-Nesi A., Fernie A.R. 2011. Regulation of respiration in plants: a role for alternative metabolic pathways // Journal of plant physiology. Vol. 168. № 12. P. 1434 – 1443.

Golovko T., Dymova O., Zakhochiy I., Dalke I., Kokovkina E. 2014. Photosynthetic physiology and pigments in *Lobaria pulmonaria* lichen // Photosynthetic pigments: chemical structure, biological function and ecology / T.K.Golovko et al. (ed.). Syktyvkar: Komi Sci. Ctr., Ural Branch, RAS. P. 384 – 395.

Honneger R. 2006. Water relations in lichens// Fungi in the Environment/ G.M.Gaad et al. (ed.). Camb. Univ.Press. P. 185 – 200.

Пыстина Т.Н. 2003. Лишайники таежных лесов европейского Северо-Востока: подзоны южной и средней тайги. Екатеринбург. 239 с.

Wakefield J.M., Bhattacharjee J. 2012. Effect of air pollution on chlorophyll content and lichen morphology in Northeastern Louisiana // Evansia. Vol. 29. № 4. P. 104 – 114.

Influence of natural and anthropogenic factors on the lichen *Lobaria pulmonaria* functional activity in the taiga zone on the European Northeast of Russia

Shelyakin M. A.*, Dalke I. V. Zakhochiy I. G., Malyshev R. V., Golovko T. K.

Syktyvkar, Institute of Biology KSC UB RAS

*E-mail: shelyakin@ib.komisc.ru

The results of the photosynthetic and respiratory activity study of the foliose epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria* are presented. Data on temperature optimum of PS2 photochemical activity, net absorption of CO₂ and mitochondrial respiration were shown. The dynamics of the functional activities recovery after

transferring thalli from nature to room conditions in the winter were studied. The temperature of phase transition water–ice in the thalli was defined. The reactions of the lichen vital processes to the freezing, and the action of UV radiation and pollution bauxite dust were revealed.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ МХОВ В ХИБИНАХ

Шмакова Н. Ю.*, Ермолаева О. В.

Кировск, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина РАН

*E-mail: shmanatalya@yandex.ru

Бриофиты являются доминантами и содоминантами многих растительных сообществ Крайнего Севера. Адаптируясь к этим условиям, мхи используют ряд приспособлений, которые помогают уменьшить отрицательное воздействие неблагоприятных факторов окружающей среды (форма роста, приобретение темной окраски, освоение местообитаний, недоступных для сосудистых растений, толерантность к высушиванию). Несмотря на широкое распространение мхов в разных по экологии растительных сообществах, физиология этой группы растений до сих пор вызывает много вопросов. Адаптационные процессы реализуются через рост и развитие растений, которые отражают результат функциональных и метаболических изменений в ответ на воздействие среды.

Исследования проводили в редкостойном березово-еловом лесу (около 300 м над ур. м.) на территории Полярно-альпийского ботанического сада (67° 38' с.ш.), Хибины. Объекты исследования - виды листостебельных мхов, распространенных в сообществах нижнего яруса лесного пояса - *Polytrichum commune* Hedw. (эндогидрильный), *Hylocomium splendens* Bruch et al. и *Pleurozium schreberi* (Willd. Ex Brid.) Mitt. (эктогидрильные). У эндогидрильных видов - большая часть воды передвигается по внутренней системе тканей растений, обычно имеют на поверхности водоотталкивающую кутикулу; эктогидрильные - передвигают и накапливают воду всей поверхностью гаметофита и не имеют защиты от потерь воды.

Линейный и весовой приросты мхов определяли в течение 5 вегетационных сезонов (объем выборки 50-210 особей). Содержание пигментов пластид определяли с помощью спектрофотометра (UV-1800 фирма «Shimadzu», Япония) в спиртовых вытяжках по оптической плотности в максимумах поглощения хлорофиллов (*a* и *b*) и каротиноидов (Lichtenthaler, Wellburn, 1983). Скорость CO₂-газообмена измеряли с помощью инфракрасного газоанализатора ГАММА-100 (Россия), рассчитывали в мг CO₂ на г сухой массы в час. Во всех анализах повторность определений 3-4 кратная. Побег мхов подразделяли на прирост текущего года (1-года жизни) и прирост предыдущего года (2-года жизни). Для оценки устойчивости мхов к засухе пробы из одновидовых моховых куртин высушивали в лаборатории в защищенных от прямого освещения условиях. Содержание пигментов пластид определяли в сухих и регидратированных образцах через 3, 6 месяцев, 1.5 года.

При оценке продуктивности мхов лесного пояса Хибин выявлены особенности, обеспечивающие изученным видам произрастание с максимальной реализацией ростового потенциала. Рост мхов может начинаться сразу после схода снега, а возможно и раньше. Максимальная годовичная продукция определяется условиями сезона вегетации: продолжительностью периода с температурой выше + 5 °С, температурой весенне-летнего периода и количеством дней с осадками не менее 50-60 дней. Минимальная годовичная продукция отмечена в годы с небольшим количеством дней с осадками, а также в холодные и дождливые. Сочетание метеофакторов больше отражается на показателях весового прироста, чем линейного. Годичная продукция у *P. commune* составила в среднем 39 мм и 16 мг; у *H. splendens* – 26 мм и 7 мг, *Pl. schreberi* - 10 мм. Для эндогидрильного вида преимущество по показателям роста отмечено на открытых местообитаниях и в просветах крон, для эктогидрильных – в просветах крон деревьев. Для *P. commune* переход к периоду с максимальной линейной скоростью определяется накоплением необходимой суммы эффективных температур (около 400 °С). Удлинение годовичного побега *P. commune* в течение вегетации при разном сочетании факторов среды чаще всего осуществляется со средней или низкой скоростью. Активный рост мхов происходит при сочетании следующих условий - температура воздуха 10-18 °С, осадки 0.5-2.5 мм/сут. (эндогидрильный) и около 2-4 мм/сут. (эктогидрильные). Для этих видов мхов построена двухфакторная полиномиальная модель зависимости скорости линейного роста (*Y*, мм/сут.) от температуры воздуха (*T*, °С) и количества осадков (*P*, мм), которую можно использовать в реальном диапазоне вариаций метеорологических факторов за период вегетации. Для *P. commune* эта зависимость выражена следующим уравнением: $Y = -0.507 + 0.085T - 0.001T^2 + 0.108P - 0.004P^2 - 0.008TP$ ($R = 0.629$; $R^2 = 39.6\%$; $F(5, 27) = 3.53 > F_{0.95} = 2.57$; $P = 0.014$). Для *H. splendens* - $Y = -0.501 + 0.098T - 0.003T^2 + 0.083P - 0.007P^2 + 0.001TP$ ($R =$

0.636; $R^2 = 40,4 \%$; $F(5, 27) = 3.66 > F_{0.05} = 2.56$; $p < 0.01$), где R – коэффициент множественной корреляции, R^2 – коэффициент множественной детерминации; F – расчетное значение критерия Фишера (в скобках после буквы F – число степеней свободы), P – уровень статистической значимости уравнения. Формирование годичного прироста *P. commune* заканчивается к концу 1-года жизни, у *H. splendens* рост в длину завершается в основном в первый год, накопление массы происходит в течение двух лет.

Для оценки степени адаптации мхов к свето-температурным условиям местообитаний исследовали особенности фотосинтетического аппарата. Показано, что растения достигали максимальной скорости углекислотного газообмена (6-12 мг $\text{CO}_2/\text{г}_{\text{сух. ч}}$) при сравнительно невысокой температуре (10-15 °C). При низкой освещенности скорость ассимиляции CO_2 может достигать 50 % от максимально возможной. При оптимальном сочетании условий светового и температурного режимов оводненность ассимилирующих органов является лимитирующим фактором фотосинтетической деятельности. Уровень фотосинтеза приростов 1- года на 20-50 % выше, по сравнению с приростами 2-года жизни. Предпочтительный выбор местообитаний для реализации максимальной фотосинтетической продуктивности определяется морфологическими особенностями видов мхов поддерживать водный баланс тканей. По уровню интенсивности CO_2 -газообмена изученные виды мхов сопоставимы с такими видами сосудистых растений, как *Betula nana*, *Arctous alpina*, *Salix glauca*, *Linna borealis* (Шмакова и др., 1996).

Данные о содержании фотосинтетических пигментов – компонент эколого-физиологической характеристики, позволяющий вместе с другими параметрами функциональной активности выявить особенности адаптации вида, обеспечивающие успешное существование в экстремальных условиях среды. Суммарное содержание хлорофиллов варьирует в диапазоне 1.3-3.9 мг/г сух. массы , каротиноидов 0.3-0.7 мг/г сух. массы , соотношение хлорофиллов a/b – 2.4-3.0, ССК – 55-65 % (что указывает на приспособленность фотосинтетического аппарата к условиям затенения). Пигментный аппарат исследованных видов мхов характеризуется сравнительно невысоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов, но тем не менее сравнимым с таковым у сосудистых растений, особенно вечно- и зимнезеленых (Шмакова и др., 2008). В порядке возрастания концентрации пигментов и повышения теневыносливости, исследованные виды составляют ряд: *Pl. schreberi*, *H. splendens*, *P. commune*. Последний (эндогидрильный) вид отличается наибольшей пластичностью пигментного аппарата, что позволяет занимать местообитания с разным спектром световых условий. У эктогидрильных видов содержание пигментов сходно, но в 1.5 раза меньше, чем у эндогидрильного. Содержание хлорофиллов в приросте 1-года достигает максимума в конце вегетации. В приросте 2-года жизни содержание хлорофиллов не меняется в течение вегетации. В осенне-зимний период у мхов наблюдали снижение содержания хлорофиллов и увеличение содержания каротиноидов, которые способствуют повышению устойчивости фотосинтетического аппарата и защите от деструкции хлорофиллов.

Длительный модельный эксперимент (в течение 1.5 лет) позволил оценить устойчивость пигментного комплекса мхов в связи с их толерантностью к высушиванию. Показано, что эндогидрильный вид, благодаря анатомо-морфологическим особенностям, способен в течение 6 месяцев высушивания к сохранению и последующему восстановлению количества зеленых пигментов после регидратации в течение 60 минут. У эктогидрильных видов в этом варианте опыта содержание хлорофиллов составило 60 % от исходного уровня при регидратации до 30 минут. Через 1.5 года высушивания в регидратированной особи содержание зеленых пигментов составило до 80 % от исходного у эндогидрильного вида, у эктогидрильных – не более 15 %. Длительное выдерживание эктогидрильных мхов в воде (сутки и более) приводит к изменению цвета ассимилирующих органов, соответственно уменьшению количества хлорофиллов. Каротиноиды оказались неустойчивым компонентом пигментного комплекса, их содержание снижается до минимальных значений у обоих видов, не восстанавливаясь при регидратации. Выявлено, что у *P. commune* наиболее устойчивы к дегидратации приросты 2-года жизни, у *H. splendens* – приросты 1- года. Длительность высушивания и время регидратации вызывают снижение соотношения хлорофиллов a/b за счет уменьшения хлорофилла a .

Полученные многолетние данные комплексной эколого-физиологической характеристики наиболее распространенных видов мхов лесного пояса Хибин свидетельствуют об их большом потенциале функциональной активности, реализация которого возможна при благоприятном сочетании метеофакторов (температура воздуха, водообеспеченность) вегетационного периода. Сопоставимость по уровню основных показателей фотосинтетического аппарата мхов с некоторыми представителями листопадных и вечнозеленых кустарничков Хибин, позволяет судить о существенном вкладе этой группы растений в продуктивность северных экосистем.

Список литературы

- Шмакова Н. Ю., Лукьянова Л. М., Булычева Т. М., Кудрявцева О. В. Продукционный процесс в сообществах горной тундры Хибин. 1996. Апатиты: Кольский научный центр РАН. 125 с.
- Шмакова Н. Ю., Ушакова Г. И., Костюк В. И. Горно-тундровые сообщества Кольской Субарктики (эколого-физиологический аспект). 2008. Апатиты: Кольский научный центр РАН. 167 с.
- Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. 1983. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents // *Biochem. Soc. Trans.* Vol. 11, № 5. P. 591-592.

Physiological adaptations of mosses in khibiny mountains

Shmakova N. Ju.*, Ermolaeva O. V.

Kirovsk, Polar-alpine Botanical Garden-Institute RAS

*E-mail: shmanatalya@yandex.ru

The complex eco-physiological estimation of widespread moss species of the forest belt of the Khibiny mountains (*P. commune H. splendens Pl. schreberi*) was carried out. Data on the productivity and moss growth features, photosynthetic productivity and the content of plastid pigments are obtained. The stability of the moss pigment complex in connection with their tolerance to drying was estimated. Data analysis showed a high functional activity of mosses photosynthetic apparatus and significant contribution to the productivity of the Far North ecosystems.

ЗНАЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ВИНОГРАДА

Юсуфов А.Г.

Махачкала, Дагестанский государственный университет

E-mail: yusofov_a.g@mail.ru

Аннотация. Изучение солеустойчивости сортов винограда в полевых условиях требует создания длительных режимов для культивирования вариантов растений. Культивированием черенков в растворах разных типов засоления можно определить устойчивость сортов анализом корреляции изменчивости разных элементов их продуктивности. Реализацией морфогенеза черенков при культивировании в растворах солей смоделирована солеустойчивость сортов.

Эффективность популяционного подхода более выражена при анализе результатов панмиксии. Вегетативное воспроизведение винограда черенками (клон) способствует увеличению генетического однородного потомства у сортов. В этом случае задача состоит в выяснении связи изменчивости разных показателей морфогенеза при культивировании черенков у сортов в растворах солей.

Виноград относится к солеустойчивым культурам (Стоев, 1973). В условиях орошения наблюдается засоление площадей грунтовыми водами. Разные сорта на таких участках обнаруживают специфические повреждения вегетативных и генеративных структур. Задача состоит в оценке характера их проявления у сортов.

Стеблевые черенки сортов винограда с 2 – 3 почками из одревесневших побегов прироста текущего года культивировали в растворах Na_2SO_4 (10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1} М) и NaCl (10^{-3} , 10^{-2} М). Контролем служили черенки, культивируемые в воде. Все другие условия для вариантов были выравнены. У черенков определяли реализацию комплекса параметров сырой и сухой биомассы побегов (1, 2) и корней (3, 4), соотношение сырой биомассы побегов (5) и корней (6), между сырой (7) и сухой (8) их биомассой, различия между сырой биомассой корней (9) и побегов (10), суммой сырой (11) и сухой (12) биомассой корней и побегов. Часть опытов проведена в стерильных условиях *in vitro* на среде Мурасиге – Скуга (МС) с добавлением солей. По срокам и мощности формирования элементов морфогенеза оценивали силу влияния (h^2) фактора, t – критерий, коэффициент вариации (C_v , %). Материалы обработаны программой ППС Starta Version 3.0. Slazevare (система Statistic 5.5). Изучено также содержание пигментов пластид, ионов в корнях и листьях, а также коэффициент повреждения (Грищенко, Лукаткин, 2005).

Данные таблицы 1 свидетельствуют, что сырая и сухая биомасса корней и побегов у черенков сортов меняется при культивировании в условиях засоления. В этом отношении черенки сортов Хатма и Нарма уступают Агадаи и Гюляби розовый по сырой и сухой биомассе. Величины КП – показатели разной чувствительности побегов и корней к засолению.

Растворы NaCl даже при высоких концентрациях оказались менее токсичными для морфогенеза побегов и корней у черенков, чем Na_2SO_4 . У всех сортов корни обнаруживают большую чувствительность к засолению в сравнении с побегами.

Растворы сравниваемых солей сходны катионами Na^+ , но отличаются анионами (Cl^- , SO_4^{2-}). В листьях и корнях изменение в содержании катионов (Na^+ и K^+) и анионов (Cl^- , SO_4^{2-}) носит разный характер. В корнях и листьях у сорта Агадаи величины их изменений совпадали, тогда как у других сортов доминировали величины корней. Уровень накопления анионов в листьях и корнях соответствовал типу раствора засоления.

Таблица 1. Сырая и сухая биомасса (мг) побегов (а) и корней (б) у черенков сортов винограда в контроле (I) и растворе NaCl 10^{-2} М (II) на 60 сутки культивирования

Биомасса	Агадаи		Гюляби розовый		Хатма		Нарма	
	I	II	I	II	I	II	I	II
Сырая а	1911	1824	2136	1792	1163	1809	869	417
б	346	325	501	329	131	253	189	27
КП (а/б)	5,5	5,6	4,3	5,4	8,1	7,2	4,6	15,4
Сырая а	309	279	286	291	170	273	124	176
б	33	29	42	25	23	36	12	4
ПК (а/б)	9,4	9,6	6,8	6,80	7,4	7,6	10,3	19,0

Примечание: КП – коэффициент полярности

Популяционный анализ позволяет оценить связь между разными весовыми показателями ($X \pm S_x$) и их изменчивостью (C_v , %) в растворах разной концентрации солей. Меняются при этом и величины сочетания биомассы корней и побегов. Даже для сорта Агадаи культивирование черенков в растворах Na_2SO_4 (10^{-3} , 10^{-2} М) приводило к сильному угнетению по сравнению с контролем. Его раствор 10^{-1} М способствовал летальному результату. Отмечено падение сырой биомассы побегов у черенков Агадаи в растворе 10^{-3} М – в 1, 8 раза, а 10^{-2} – 2,17 по сравнению с контролем. Сырая биомасса соответственно – 146 и 184 раза.

По весовым признакам 5 – 12 для черенков сорта Нарма характерны другие показатели по сравнению с исходным состоянием (табл. 2).

Таблица 2. Изменение сочетаний комплекса признаков у черенков винограда (с. Хатма) в зависимости от условий культивирования

Признаки	Вода – контроль		Раствор NaCl (10^{-2} М)	
	$X \pm S_x$	C_v , %	$X \pm S_x$	C_v , %
1	1168±394,7	139,3	1809,3±652,4	134,9
2	170,1±53,7	130,2	273,6±99,3	135,8
3	131,2±55,4	174,2	253,6±107,2	158,1
4	23,8±12,4	215,5	36,8±13,9	135,0
5	3,4±0,9	104,9	5,0±0,9	70,9
6	16,1±12,9	329,8	10,1±3,0	110,2
7	5,4±2,0	151,1	5,3±2,5	177,9
8	36,5±31,4	355,5	13,5±7,5	209,5
9	120,3±52,4	174,3	303,7±112,1	138,1
10	998,1±341,9	141,2	1535,6±557,1	135,7
11	1265±479,6	151,3	1906,4±600,9	157,2
12	159,0	156,4	262,3	158,9

Ниже эти представления расширены анализом дополнительных показателей у черенков Агадаи. Так, средние значения сырой биомассы (1-4, 11, 12) отличались высокими величинами C_v , %, чем сухой массы. Изменчивость значений (C_v , %) сырой и сухой биомассы корней превосходит такую для побега, что свидетельствует о меньшей зависимости роста побегов от засоления среды.

Достоверность различий признаков 1-4 между контролем и Na_2SO_4 (10^{-2} М) оказалась в пределах 99,9 % (табл. 3). Эти различия у побега (1, 2) превосходят корней (3, 4). Однако средние значения между вариантами 10^{-2} и 10^{-3} М Na_2SO_4 оказались несущественными и носят случайный характер за исключением сухой биомассы корней (99,0 %).

В растворе Na_2SO_4 (10^{-2} М) величина коэффициента корреляций оказалась ниже контроля по срокам и биомассе (99,5 %). Показания данного варианта по срокам формирования и сырой биомассе корней, и побегов чаще всего носят случайный характер, тогда как по сухой же их биомассе составляет 0,748, приближаясь к контролю с достоверностью 99 % уровня доверительной вероятности. Раствор Na_2SO_4 (10^{-2} М) подавлял процессы морфогенеза черенков Агадаи.

Таблица 3. Сравнительная характеристика средних значений весовых признаков винограда (с. Агадаи) по t – критерию Стьюдента ($df = n_1 + n_2 - 2$)

Признаки	Варианты сравнения		
	I и II	I и III	II и III
1	3,575**	5,417***	---
2	10,660***	10,675***	---
3	2,930**	4,185***	---
4	7,068***	7,099***	3,511**

Примечание: I – вода; II – Na_2SO_4 10^{-3} ; III – Na_2SO_4 10^{-2} М; прочерк означает отсутствие достоверного различия; $P < 0.05$ **; $P < 0.001$ ***.

Результаты дисперсионного анализа показывают силу влияния фактора на изменчивость побегов и корней. Высоким уровнем достоверности силы влияния фактора на изменчивость характеризуются признаки 1-6 и 11, 12 (F – критерий фактора). По остальным признакам влияния носил случайный характер. Однако сила влияния (h^2) на сухую биомассу оказалась выше, чем на сырую. Данные регрессивного анализа изменчивости позволили выявить их связь с градиентом концентрации растворов соли.

Появление корней и побегов у черенков ведет к взаимодействию их между собой, что характерно также для фазы вегетации сложно разветвленного растения винограда. Состояние морфогенеза черенков разных условий культивирования позволяет экспериментально моделировать устойчивость сортов винограда к типам засоления среды. Результаты агроэкологических исследований отвечают задачами аутоэкологии при популяционном подходе. Из черенков в процессе роста и морфогенеза постепенно создается целостное и гомеостатическое сложное растение. Популяционный анализ их состояния значим для оценки реакции сортов к экстремальным воздействиям.

Такой подход значим для реализации гено- и фенотипических особенностей сортов. Устойчивость и продуктивность клонового потомства к экспериментальным условиям возможно оценить изучением особенностей морфогенеза черенков у сортов.

Список литературы

- Стоев К.Д. 1973. Физиологические основы виноградарства. Ч. 2. Т. 2. София. 538 с.
 Грищенко Н.Н., Лукаткин А.А. 2005. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 3 – 11.

Importance of population approach for modulation of salt-tolerance of grape varieties

Yusufov A.G.

Makhachkala, Dagestan State University

E-mail: yusufov_a.g@mail.ru

The study of the salt-tolerance of grape varieties in the field requires the creation of long-term regimes of cultivation of stem cuttings. Cultivation of cuttings in solutions of different types of salinity can help to determine structures and the resistance coefficient of varieties by analyzing the correlation of the variability of different structures with their productivity. Realization of the morphogenesis of cuttings during cultivation in modulation is the salt-tolerance of varieties.

Эмбриология растений



СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА У *KALANCHOE LAXIFLORA* (CRASSULACEAE)Анисимова Г. М.*¹, Шамров И. И.^{1,2}¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН²Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена

*E-mail: galina0353@mail.ru

Несмотря на существование значительного числа работ, большинство видов сем. Crassulaceae эмбриологически не изучено, либо исследовано недостаточно. Ранее нами были опубликованы результаты изучения строения и развития пыльника у *Kalanchoe laxiflora*, *K. tubiflora* и *K. nyikae* (Анисимова, 2014, 2016). Аспекты, касающиеся семязачатка, изучены фрагментарно, как у видов *Kalanchoe*, так и сем. Crassulaceae. Имеющиеся данные посвящены в основном изучению эмбриологических признаков, которые можно использовать в качестве диагностических при выявлении степени родства семейства Crassulaceae с другими семействами порядков Saxifragales и Rosales. При таком анализе информация о динамике структур семязачатка оказывается неполной – чаще всего указывается тип археспория, число слоев париетальной ткани, типы мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка (Rombach, 1911; Mauritzon, 1930, 1933; Schnarf, 1931; Subramanyam, 1962, 1970). Одним из важнейших показателей успешной адаптации растений в условиях интродукции является их способность продуцировать жизнеспособные семена. Все вышесказанное послужило отправной точкой для проведения детального изучения морфогенеза семязачатка у *Kalanchoe laxiflora* Baker. Материалом для исследования послужили растения коллекции Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Бутоны и цветки обработаны по общепринятой методике (Паушева, 1974).

Цветок у *Kalanchoe laxiflora* 4-членный, обоеполюй, актиноморфный. В литературе имеются данные, свидетельствующие о том, что гинецей у представителей сем. Crassulaceae является полимерно-апокарпным и состоит из 3–5 плодолистиков. У *K. laxiflora* гинецей образован 4 плодолистиками, завязь верхняя. Стилодии заканчиваются рыльцами. Впервые показано, что в основании завязи формируется синкарпный фрагмент: протяженная синасцидиатная 4-гнездная (стерильная в проксимальной и фертильная в дистальной областях) и короткая закрытая симпликатная зоны, в которых произошло полное срастание плодолистиков. Но на большем протяжении гинецея сохраняются пликатные и аппикатные области. Семязачатки располагаются со смещением, особенно в нижней и средней частях завязи. Плацентация в основании гинецея представлена центральной синплацентой (синасцидиатная зона), а выше становится центрально-угловой (симпликатная зона) и простой угловой (пликатная зона).

Проведенное исследование показало, что в месте инициации семязачатка в субэпидермальном слое дифференцируется одна, реже 2 крупные клетки, которые, как и нижележащие клетки третьего слоя плаценты, делятся периклинально. Как правило, только верхняя производная одной поделившейся субэпидермальной клетки становится археспориальной клеткой, а нижняя производная вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют осевой ряд. В возникающем затем примордии хорошо выражена цито-гистологическая зональность. Можно выделить следующие зоны: **периферическую** (эпидермальный слой), **апикальную** (дифференцирующиеся археспориальные клетки в субэпидермальном слое), **латеральную** (клетки субэпидермального слоя ниже уровня археспориальных клеток) и **базальную** (продольные ряды клеток под субэпидермой). Дифференциацию структур семязачатка запускает процесс формирования **переходной** зоны (в дальнейшем на ее базе возникает гипостаза). Одновременно с этим процессом происходит выделение интегументов, выше уровня которых идентифицируется нуцеллус, а ниже уровня – халаза и фуникулус. Как показали молекулярно-генетические исследования (Groß-Hardt et al., 2002), у *Arabidopsis thaliana* в верхней части примордия семязачатка экспрессируется ген *WUS*. Синтезируемый при этом специфический белок выступает в роли сигнала, детерминирующего положение будущего внутреннего интегумента (топографически это соответствует переходной зоне примордия семязачатка, согласно представлениям Шамрова, 2008).

У изученных видов сем. Crassulaceae семязачаток анатропный, крассинуцеллярный, битегмальный. Сначала формируется внутренний, а затем наружный интегументы. Оба интегумента 2-слойные (Schnarf, 1931; Subramanyam, 1970; Мандрик, Гольшкин, 1973) либо 2-3-слойные (Брагина, 2001). У *Kalanchoe laxiflora* (настоящее исследование) интегументы формируются из эпидермальных инициалей в соответствии с вариацией II дермального типа (Шамров, 2008). Их заложение происходит в виде кольцевых валиков. Этому предшествуют интенсивные антиклинальные деления эпи-

дермальных клеток с дорсальной стороны на уровне переходной зоны примордия семязачатка. Возникают вытянутые в радиальном направлении клетки, при этом их размеры увеличиваются. В области инициации интегументов выделяется 2-слойная меристематическая зона. Ее клетки с плотной цитоплазмой делятся сначала наклонно или периклинально, при этом верхушку формирующегося интегумента всегда занимает терминальная инициаль. Внутренний интегумент преимущественно 2-слойный и лишь в основании – 3-слойный. Наружный интегумент является 3-слойным, причем образование среднего слоя происходит за счет периклинальных делений клеток внутренней эпидермы. Этот процесс начинается в апикальной, а затем охватывает базальную часть. Самыми последними образуются клетки в средней части наружного интегумента.

В семязачатке выделяют типы нуцеллуса в зависимости от числа париетальных клеток, характера их деления (поперечно или вертикально относительно мегаспороцита), наличия числа слоев в латеральной области (Mauritzon, 1930, 1933). В строении париетальной ткани выявлены различия. Обычно она начинает разрушаться во время развития зародышевого мешка. У *Rodiola rosea*, *Sedum maximum*, *Sempervivum hirtum*, *S. thomayeri* (Мандрик, Гольшкин, 1973), *Sedum maximum* и *S. hispanicum* (Никитичева, 1985) париетальная ткань 1-слойная, представлена 1–3 клетками, у *Kalanchoe faustii* (Никитичева, 1985) она образует 2 слоя по 3 клетки в каждом. У *Kalanchoe crenata* (= *Bryophyllum crenatum*) (Rombach, 1911) и *K. laxiflora* (настоящее исследование) париетальная ткань расположена в 4 слоя по 3 клетки в каждом. 4-слойная ткань обнаружена у видов *Sempervivum*, правда, без указания числа клеток в слоях (Jakobsson-Stiasny, 1913). У *Kalanchoe pinnata* (= *Bryophyllum pinnatum*) и *K. daigremontiana* (= *B. daigremontianum*) (Брагина, 2001) париетальная ткань образует осевой ряд над мегаспороцитом, состоящий из 3–4 слоев, при этом в каждом слое имеется только по одной клетке. У ряда видов формируется нуцеллярный колпачок в виде клюва из 2 (*K. faustii* – Никитичева, 1985) или 3 (*K. laxiflora* – настоящее исследование) слоев. Его клетки либо клетки эпидермы нуцеллуса в микропиллярной части имеют сильно утолщенные наружные и радиальные стенки (Subramanyam, 1967; Никитичева, 1985; Брагина, 2001; настоящее исследование).

В нуцеллусе обычно не описывают процессы дифференциации тканей. У *K. crenata* под зародышевым мешком отмечены 3–5 тяжей удлиненных клеток и формирование 2-слойной латеральной области на уровне антипод (Rombach, 1911). Проведенное нами исследование показало, что в нуцеллусе *K. laxiflora* дифференцируется 3-слойный постамент и намечаются признаки становления 2-слойного подиума. На основании генезиса и строения латеральной области нуцеллуса (она 3-слойная), которая формируется на базе одного инициального слоя, крассинуцеллярный тип у изученного вида представлен типовой вариацией (согласно классификации, предложенной Шамровым, 2008). В центральном тяжее постамента в основании тетрад мегаспор и развивающихся зародышевых мешков иногда выявляются клетки с двумя ядрами. Наличие подобных клеток свидетельствует об усилении функциональной активности нуцеллуса в период развития зародышевого мешка. Такие 2-ядерные клетки были обнаружены у некоторых паразитных представителей сем. Scrophulariaceae (*Bartsia alpina*, *Lathraea squamaria* и др.) (Терехин, Никитичева, 1981).

Семязачаток у *K. laxiflora* фуникулярный. Для него характерно рафе, возникающее в ходе конгенитального срастания фуникулуса и наружного интегумента с дорсальной стороны, при этом интегумент в области микропиле оказывается свободным, образуя вырост. В основании внутреннего интегумента формируется гипостаза. Халаза составляет относительно небольшую часть семязачатка и может быть определена как мезохалаза (Шамров, 2008). Проводящий пучок из фуникулуса входит в халазу в виде воронки и оканчивается вблизи гипостазы. В нем на стадии сформированного семязачатка формируются только тяжи прокамбиальных клеток. Наличие гипостазы в основании внутреннего интегумента ранее отмечалось только в исследовании Е. А. Брагиной (2001). По ее мнению, гипостаза 1-слойная. У изученного нами вида она 1-2-слойная и представлена таблитчатыми клетками с плотной цитоплазмой.

Что касается собственно эмбриональных структур, то их развитие происходит довольно сходно. Археспорий часто 1-клеточный или 1-2-клеточный, хотя у *Crassula nemorosa*, *Sedum sempervivoides* (Mauritzon, 1930, 1933) и *Sedum chrysanthum* (Subramanyam, 1967) обнаружено от 2 до 4–5 археспориальных клеток. Мегаспорогенез завершается преимущественно линейной тетрадой. Отмечены также изобилатеральная и Т-образная тетрады (Subramanyam, 1970). Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры преимущественно по Polygonum-типу. У *Sedum fabaria* и *S. populifolium* var. *notarjanni* обнаружен Allium-тип (Subramanyam, 1967). Строение элементов зародышевого мешка типичное, хотя у *S. sempervivoides* синергиды образуют гаустории. Обычно небольшие антиподы стано-

вятся крупными у *S. fabaria* и развивают также гаустории (Subramanyam, 1967). У *Sedum ternatum* в клетках зародышевого мешка, особенно в синергидах и яйцеклетке, накапливается крахмал (Subramanyam, 1963).

У *K. laxiflora* (настоящее исследование) археспорий, как правило, одноклеточный. Преобразование в мегаспороцит происходит с отделением париетальной клетки. Париетальная ткань – 4-слойная. Мегаспороцит, имеющий удлинённо-округлую форму, вступает в мейоз и формируется линейная тетрада мегаспор. Зародышевый мешок развивается из халазальной (самой крупной в тетраде) мегаспоры по Polygonum-типу. Перед оплодотворением он состоит из яйцеклетки и двух синергид (нитчатый аппарат хорошо выражен), центральной клетки (полярные ядра еще не объединились) и трех антипод, расположенных в форме треугольника.

Исследование выполнено по темам государственной регистрации «Биология развития, принципы репродукции, универсальность путей морфогенеза и трансформация программ развития, резервы и отказы как основа системы надежности в онтогенезе и эволюции» (№01201255606) (БИН РАН), № 01201351786 «Сравнительная анатомия семян покрытосеменных растений (многотомная сводка)» (БИН РАН) (сбор материала и описание процессов развития гинееца и семязачатка), и № ГРНТИ 34.29.01 «Изучение и сохранение биологического разнообразия растений» (РГПУ им. А. И. Герцена) (анализ собранного материала).

Список литературы

- Анисимова Г. М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae) // Бот. журн. Т. 101, № 12. С. 1378–1389.
- Шамров И. И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. Москва. 356 с.
- Mauritzon J. 1930. Beitrag zur Embryologie der Crassulaceen // Bot. Notiser. S. 233–250.
- Rombach S. 1911. Die Entwicklung der Samenknochen bei den Crassulaceen // Rec. trav. bot. néer. Vol. 8. P. 182–200.
- Subramanyam K. 1970. Crassulaceae // Bull. Indian Nat. Sci. Soc. 1970. Vol. 41. P. 84–89.

Ovule structure and development in *Kalanchoe laxiflora* (Crassulaceae)

G. M. Anisimova^{1*}, I. I. Shamrov^{1, 2}

¹St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

²St. Petersburg, Herzen Russian State Pedagogical University

*E-mail: galina0353@mail.ru

Development and structure of gynoecium, ovule, megasporogenesis and the formation of the embryo sac in *Kalanchoe laxiflora* (Crassulaceae) was studied for the first time. Plants of this species grow under the introduction (greenhouses). Polymeric-apocarpous gynoecium consists of 4 carpels. At the base of the ovary, a syncarpous fragment is formed: an extended synascidiate 4-locular and a short closed symplicate zones. But a great part of the ovary is presented by plicate and aplicate regions.

The ovule initiation is preceded by periclinal cell divisions in the subepidermal layer of the placenta. Ovule is anatropous, crassinucellate, bitegmic, funicular and mesochalazal, with hypostase. Archesporium is often 1-celled, the tetrad of megaspores is linear, the embryo sac develops according to Polygonum-type.

ОСОБЕННОСТИ ПОЛЯРИЗАЦИИ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА РЕНАЕА-ТИПА У *EUPHORBIA PALUSTRIS* И *E. PROCERA*

Виноградова Г. Ю.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

E-mail: vinogradova-galina@binran.ru

Как известно, для покрытосеменных растений характерно огромное многообразие структурной организации женских репродуктивных структур, в том числе и женского гаметофита. По мнению большинства исследователей, современное разнообразие типов зародышевого мешка является результатом эволюции, которая осуществлялась путем различных преобразований его онтогенеза, прежде всего, хода мегаспорогенеза. Наряду с преобладающим среди покрытосеменных моноспорическим типом развития гаметофита (мегаспорогенеза), существуют биспорический и тетрапорический типы. Предполагается, что переход к тетрапорическому развитию (проходящему без цитокине-

за в ходе обоих делений, с образованием 4-ядерной клетки – инициали зародышевого мешка) связан с определенным онтогенетическим ускорением, обусловленным отсутствием дополнительных энергетических и ресурсных затрат на построение клеточных перегородок, формирование тетрад мегаспор и дегенерацию нефункциональных мегаспор, что характерно для моноспорического развития (Торшилова и др., 2016).

Существующее разнообразие типов зародышевого мешка тетраспорического развития во многом обусловлено фактором полярности формирующегося после мейоза ценоцита. 4-ядерные спорциты могут иметь биполярное распределение ядер 2+2 (Adoxa-тип), 1+3 (Fritillaria-, Drusa-, Anthemis-, Plumbagella-типы) или 3+1 (Tulipa tetraphylla-тип). Кроме того, первичное распределение ядер может быть тетра- или полиполярным (Penaea-, Plumbago-, Peperomia-типы). Что же обуславливает такое разнообразие в характере распределения ядер и полярности гаметофита?

По мнению Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1954) варьирование в процессе поляризации 4-ядерного ценоцита вызвано его формой и разностью физиологического состояния его халазального и микропилярного полюсов, связанной с характером поступления веществ. Взаимосвязь распределения ядер на ценоцитной стадии с формой зародышевого мешка (Peperomia-типа) выявлена у некоторых видов *Peperomia* (Никигичева и др., 1981). Некоторые авторы полагают, что в процессе поляризации тетраполярного зародышевого мешка (Plumbago-типа) важную роль играет вакуолизация клетки, которая, возможно, связана с изменением физиологического состояния ядер (Huang, Russell, 1993). К сожалению, в настоящее время изучению тетраспорического развития женского гаметофита уделяется очень мало внимания, в том числе и с точки зрения становления их полярности.

Тетраспорический Penaea-тип развития зародышевого мешка интересен своей тетраполярной организацией – на его микропилярном, халазальном полюсах и на противоположных друг другу латеральных стенках формируются группы из 3 клеток, в центральной клетке присутствуют 4 полярных ядра, контактирующие друг с другом в центральной или микропилярной части. Несмотря на морфологическое сходство клеток всех четырех групп, отмеченное у большинства исследованных видов, только на микропилярном полюсе формируется «настоящий» яйцевой аппарат, участвующий в оплодотворении. Данный тип развития отмечен у представителей сем. *Penaeeae* (*Penaea*, *Sarcocolla*, *Brachysiphon*), *Euphorbiaceae* (*Acalypha*, *Mallotus*, *Euphorbia*), *Malpighiaceae* (*Malpighia*), *Biebersteiniaceae* (*Biebersteinia*), *Ariaceae* (*Azorella trifurcata*), *Azoiaceae* (*Delosperma cooperi*).

Среди представителей рода *Euphorbia* Penaea-тип развития зародышевого мешка описан Я. С. Модилевским у двух видов – *E. procera* и *E. palustris* (Modilewski, 1910). Однако большее внимание автор уделил строению элементов зрелого зародышевого мешка и сходству клеток латеральных групп с яйцевым аппаратом, лишь очень кратко описав начальные стадии развития, отметив крестообразное расположение ядер в ценоците после мейоза – по 4 полюсам. Наше детальное исследование процессов мегаспорогенеза и развития зародышевого мешка у этих видов молочаев позволило внести некоторые коррективы в понимание процесса поляризации гаметофита и становления его 4-полюсной организации.

Для обоих видов характерен множественный археспорий, в результате его делений формируется многоклеточный спорогенный комплекс, клетки которого преобразуются в мегаспороциты. У *E. procera* дифференцируется до 7–8 мегаспороцитов в 2 слоя, тогда как у *E. palustris* формируется только 4 мегаспороцита, расположенные в 1 слой. Все мегаспороциты могут вступать в редукционное деление с образованием нескольких (как правило, 4, иногда до 6 – у *E. procera*) 4-ядерных ценоцитов, из которых в дальнейшем 1 имеет преимущественное развитие. В становлении первичной полярности 4-ядерного ценоцита определяющую роль играет его форма. Так как в большинстве случаев мегаспороциты лежат плотно друг к другу и имеют относительно узкую форму, то после 2-х делений мейоза, в относительно коротком пространстве ценоцита, его 4 ядра расположены линейно, друг под другом. Однако в спорогенной ткани встречаются более крупные (широкие) мегаспороциты, в которых плоскости делений мейоза будут стремиться к взаимной перпендикулярности (согласно правилу Гофмейстера-Гертвига). В результате, при полной перпендикулярности осей делений, в 4-ядерном ценоците ядра располагаются по 2 на полюсах (биполярная организация), что часто наблюдается у *E. palustris*. Если же второе деление происходит в несколько наклонной плоскости, что иногда встречалось у *E. procera*, то ядра визуально имеют крестообразное расположение (из-за малого размера клетки ядра оказываются не у полюсов, а распределенными по всей длине клетки). Такое расположение ядер отмечалось и для других *Euphorbiaceae* – *Acalypha* и *Mallotus* с Penaea-типом развития зародышевого мешка, что привело к мнению об изначальном (после мейоза) становлении 4-полюсной поляризации.

Анализ генезиса зародышевого мешка у исследованных нами видов *Euphorbia* показал, что становление полярности скоррелировано с процессами формирования и развития окружающих структур семязачатка.

Выявлено, что в ходе наиболее продолжительной 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка происходит смена вектора его роста и полярности, что связано с динамикой развития тканей нуцеллуса, окружающих гаметофит. Рост зародышевого мешка сначала происходит в апикальном направлении, что сопровождается разрушением прилегающих слоев относительно массивной париетальной ткани и сокращением их числа до 4–5 у *E. palustris* и 5–6 у *E. procera*, сохраняющихся до стадии зрелого зародышевого мешка. При таком характере роста существенно вытягивается микропилярная часть ценоцита, в которую перемещается одно из ядер; три остальных ядра оказываются в центрально-халазальной части, что дает распределение ядер 1+3 (характерное для большинства тетраспорических типов развития).

Далее происходит смена вектора роста – по мере лизиса клеток базальной части нуцеллуса начинается удлинение халазального полюса зародышевого мешка и перемещение наиболее халазального из 3 ядер в его основание; 2 остальных ядра оказываются в центральной части, располагаясь в периферическом слое цитоплазмы, друг напротив друга. В результате зародышевый мешок становится тетраполярным: 1 ядро в микропилярной части, 1 – в халазальной и по 1 в центральной части, вблизи боковых стенок. После установления такой полярной организации зародышевый мешок переходит к митотическим делениям и далее к клеткообразованию.

Динамика деструкции прилегающих к зародышевому мешку тканей семязачатка может свидетельствовать о возможном изменении направленности транспорта метаболитов к гаметофиту в ходе его развития и становления полярности. Уже на ранних стадиях развития массивная париетальная ткань семязачатка, начинает подвергаться лизису, передавая питательные вещества (апикальный транспорт) растущему преимущественно в апикальном направлении зародышевому мешку. Наряду со значительным сокращением париетальной ткани, начинается увеличение массивности дифференцирующейся в базальной части эндопахихалазы, и по мере ее развития основной поток веществ к гаметофиту начинает идти с халазального полюса (базальный транспорт); это приводит к активному росту зародышевого мешка в халазальном направлении, сопровождающемся лизисом прилегающих клеток нуцеллуса и эндопахихалазы. Данные закономерности в динамике (время и последовательность) разрушения тканей, окружающих развивающийся зародышевый мешок, свидетельствуют о различном соотношении апикального и базального путей транспорта метаболитов к гаметофиту на различных стадиях его развития, приводящему к смене его полярности.

Подводя итог, также следует подчеркнуть, что полученные результаты подтверждают взгляды Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1954), что развитие зародышевого мешка происходит в теснейшей взаимосвязи с окружающими структурами семязачатка по установлению тесных «гуморальных и трофических воздействий», а рост зародышевого мешка в определенной степени является проявлением «морфогенетических и морфофизиологических коррелятивно-следственных связей с тканями спорофита». Наши данные показали, что становление полярности в зародышевом мешке тетраспорического Ренаеа-типа происходит в несколько этапов и зависит от трансформации его формы, обусловленной взаимосвязанными процессами формирования/разрушения тканей спорофита и характером транспорта веществ к гаметофиту. Механизмы роста ценоцитного (4-ядерного) зародышевого мешка и движения ядер пока до конца не ясны. Возможно, при начальном удлинении его микропилярного полюса более низко расположенное микропилярное ядро перемещается вместе с током цитоплазмы, совершающей циркуляцию в пределах зародышевого мешка при его вытягивании в продольном направлении (Печеницын, 2008). Самое верхнее ядро, вероятно, сохраняет константное положение в апикальной части гаметофита, где, в наиболее плотной цитоплазме элементы цитоскелета (микротрубочки и микрофиламенты) удерживают его в определенном положении (Huang, Russell, 1993). Те же процессы могут происходить и при удлинении халазального полюса.

Специфика становления полярности при Ренаеа-типе (наличие промежуточной полярной стадии 1+3) открывает перспективы дальнейшего изучения закономерностей развития тетраспорических зародышевых мешков, как с целью изучения общих закономерностей полярной организации репродуктивных структур, так и для лучшего понимания взаимосвязей между типами развития женского гаметофита и его эволюционных преобразований.

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01809).

Список литературы

- Герасимова-Навашина Е. Н. 1954. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. Т. 39, № 5. С. 655–681.
- Никитичева З. И., Яковлев М. С., Плющ Т. А. 1981. Развитие семязачатка, зародышевого мешка, зародыша и эндосперма у некоторых видов *Peperomia* (Piperaceae) // Бот. журн. Т. 66, № 10. С. 1388–1397.
- Печеницын В. П. 2008. Эмбриология среднеазиатских видов *Tulipa*. Ташкент. 150 с.
- Торшилова А. А., Виноградова Г. Ю., Тигова Г. Е. 2016. Развитие семязачатка и зародышевого мешка у *Dioscorea caucasica* (Dioscoreaceae) // Бот. журн. Т. 101, № 4. С. 377–396.
- Huang B. Q., Russell S. D. 1993. Polarity of nuclear and organellar DNA during megasporogenesis and megagametogenesis in *Plumbago zeylanica* // Sex. Plant Reprod. Vol. 6, № 3. P. 205–211.
- Modilewski J. 1911. Über die anomale Embryosack-entwicklung bei *Euphorbia palustris* L. und anderen Euphorbiaceen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 29, Hf. N 7. S. 430–436.

**Peculiarities of polarity establishment at the Penaea-type embryo sac in
Euphorbia palustris and *E. procera***

Vinogradova G. Yu.

Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: vinogradova-galina@binran.ru

New data about establishment of the 4-polar embryo sac organization of Penaea-type in *Euphorbia palustris* и *E. procera* are presented. Our results correct the studies of earlier researchers, which believed that 4 nuclei are distributed as rhomb on the 4 poles (1 - on micropylar, 1 – on chalazal and on 1 per each lateral sides) after meiosis. Embryo sac polarity is established as result of phased transformation its organization (bipolar 2+2 → bipolar 1+3 → tetrapolar 1+1+1+1) during longest 4-nucleate development stage. Change of vector of gametophyte growth and polarization correlated with the modification its form which linked with dynamics of the formation/destruction of sporophytic tissue and nutrients transport directions to the gametophyte was revealed. Initial apical growth of embryo sac is accompanied with lysis parietal tissue and apical transport of nutrients; after that the growth in chalazal direction dominates and correlates with destruction basal part of nucellus and intensive basal nutrients transport.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК *LONICERA CAERULEA* SUBSP.
ALTAICA В ЛОКАЛЬНОЙ ЗОНЕ АКТИВНОГО ТЕКТОНИЧЕСКОГО РАЗЛОМА
(ГОРНЫЙ АЛТАЙ, СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ)**

Волкова Л. Р.*, Боярских И. Г.

Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН

*E-mail: 97lyudmila-volk@mail.ru

В последнее время становится все более актуальной проблема изучения действия экологических факторов на растительные организмы. Активные глубинные разломы литосферы представляют собой системы, проводящие к поверхности потоки вещества и энергии и способные воздействовать на природную среду, население и технические сооружения (Handy, 2007). Стрессовое состояние растений приводит к функциональным расстройствам и нарушениям генеративных процессов. Устойчивое и эффективное семенное воспроизводство считается наиболее существенным условием стабильности природных популяций.

С целью изучения влияния аномалий связанных с активными тектоническими процессами на биологические объекты было проведено комплексное исследование в одной из сейсмоактивных зон Горного Алтая в долине р. Кызыл-Ярык (Республика Алтай, Кош-Агачский р-н, Северо-Чуйский хр.).

В качестве объекта исследований был выбран алтайский подвид жимолости синей *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* Pall. (семейство Caprifoliaceae Juss.), который широко распространён в горных районах центральной Евразии как доминирующий вид в кустарниковом лесном ярусе.

Участок проведения исследований был выбран на основании геоморфологической оценки территории в узле сочленения разломов на границе Северо-Чуйского хребта и Курайской межгорной впадины с разломной границей Чаган-Узунского горста, разделяющего Курайскую и Чуйскую впадины. Исследования проводились в долине р. Кызыл-Ярык в местах пересечения с разломами и вне их. На выделенных в результате геоморфологических исследований площадках проводили регистрацию объемной активности радона помощью детектора-индикатора радона SIRAD M106N одновременно в

четырёх точках. Поскольку временные вариации объёмной активности радона имеют периодичность ~ 12, 24 ч и ~ 14 сут., для сравнительного анализа использовали максимальное показание суточных измерений.

Радоновая съёмка считается надёжным методом выявления разломных зон, их картирования и определения размеров. Согласно многочисленным исследованиям, по зонам трещиноватости и разломным зонам осуществляется эманирование радона из глубин, активность эманационного поля радона отчетливо отображает расположение разломных зон и изменение сейсмической активности на данной территории.

Радоновая съёмка позволила уточнить аномальные зоны разлома, который был выявлен в результате геоморфологической оценки участка проведения работ. Повышение активности подпочвенного радона до 1168 Бк/м³ отмечалось в микропопуляции 3 (М3), также высокая активность радона по сравнению с верхней границей нормы (50 Бк/м³) отмечалась в микропопуляции 1 (М1) – 707 Бк/м³, микропопуляции 4 (М4) – 391 Бк/м³ и микропопуляции 5 (М5) – 646 Бк/м³. Самые низкие эманации радона регистрировались в микропопуляции 2 (М2) – 262 Бк/м³, которую мы приняли как условный контроль.

Для изучения внутривидовой изменчивости плодов *L. caerulea* subsp. *altaica* в каждой микропопуляции с 20–24 растений было отобрано по 50 нормально развитых зрелых плодов. У каждого образца оценивали массу, число выполненных семян, неразвившиеся семязачатки и семяношение (отношение числа выполненных семян к суммарному числу семян и семязачатков) плодов. Определение всхожести и энергии прорастания семян *L. caerulea* subsp. *altaica* проводили в августе 2017 г. Проращивание проводили в чашках Петри по 30 семян в двух повторностях с каждого растения при комнатной температуре, семена считали проросшими при формировании корешка размером с семя. Всхожесть определяли путем учета в определенный срок нормально развитых проростков – $V = n/N \times 100\%$; где n – число проросших семян, N – число семян, взятых для проращивания. Энергию прорастания, выражали в проценте семян, проросших в срок, установленный опытным проращиванием. Вычисляли это срок так: если спустя трое суток проросло 15, четверо суток – 30, пятеро суток – 50, восемь суток – 10, десять суток – 2, то средний срок прорастания одного семени – $(3 \times 15) + (4 \times 30) + (5 \times 50) + (8 \times 10) + (10 \times 2) = 515/107 = 4,8$ суток. Следовательно, на 5-е сутки мы и будем оцениваем энергию прорастания по формуле $E = n/N \times 100\%$, где n – число семян, N – число семян проросших в течение этого срока (GOST 13056.6-97).

Для проверки статистически значимого различия признаков репродуктивной сферы, а также оценки корреляционной связи между ними использовали критерий Стьюдента (Glanz, 2012). Статистический анализ полученных данных выполнен с применением пакета прикладных программ Statistica и Excel.

Масса плодов, собранных в выделенных микропопуляциях, характеризующихся различным уровнем активности подпочвенного радона, достоверно отличалась (кроме М5) от условного контроля (М2) большими значениями (табл. 1). Также в контрольной микропопуляции в плодах формировалось существенно меньше семян. По числу выполненных семян и семяношению отличия были достоверны при $p < 0,01$, кроме М3. Растения с самыми крупными плодами (до 1,1 г) и наибольшей их семенной продуктивностью (до 27 шт.) встречались в М4. Микропопуляции 4 и 5 отличались наименьшим уровнем варьирования изученных признаков репродуктивной сферы.

Таблица 1. Масса плодов и семенная продуктивность в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*

Микропопуляция	Масса 1 плода, г			Число выполненных семян в плоде, шт			Семяношение, %		
	$\bar{x} \pm S_x$	лимит	CV	$\bar{x} \pm S_x$	Лимит	CV	$\bar{x} \pm S_x$	лимит	CV
М1	0,6±0,30*	0,3-0,9	22	16,3±1,07*	7-27	30	83,8±0,98**	35-100	17
М2	0,6±0,04	0,3-1,0	28	12,7±1,11	5-23	39	70,3±1,88	0-100	38
М3	0,7±0,04*	0,3-1,0	25	13,1±1,36	2-22	46	71,5±1,93	0-100	38
М4	0,7±0,03**	0,4-1,1	21	19,6±0,79**	14-27	18	89,8±0,87**	25-100	14
М5	0,6±0,03	0,3-0,8	21	17,9±0,63**	11-25	17	87,4±0,75**	11-100	13

* – $p < 0,05$, ** – $p < 0,01$

Средняя корреляционная зависимость, достоверная при $p < 0,01$ между массой плодов и числом выполненных семян установлена в М1, М2 и М5 и равна соответственно 0,5; 0,6 и 0,3, в М3 зависимость была тесной (0,7). В М4 корреляционная зависимость между массой плодов и числом выполненных семян была не достоверной. Это говорит о возможном влиянии экзогенных факторов на рост плодов.

Оценку гетерогенности семенного потомства растений из выделенных микропопуляций проводили по критериям: лабораторная всхожесть и энергия прорастания семян. Лабораторная всхожесть семян, собранных в долине р. Кызыл-Ярык, составила 87–97% (табл. 2). Наименьшей всхожестью отличались семена, собранные в условном контроле (М2) и М3 (87%), наибольшей всхожестью достоверно отличались семена, собранные в М1 (97%). Высокая энергия прорастания семян также характерна для М1 (86%). В изучаемых микропопуляциях массовое прорастание семян наблюдалось в М1 и М2 на 11 день после посева, в М3 – на 11–12 день, М4 – на 14 день и в М5 – на 13 день.

Таблица 2. Всхожесть и энергия прорастания семян в микропопуляциях *Lonicera caerulea* subsp. *altaica*

Микропопуляция	Всхожесть, %			Энергия прорастания, %		
	$\bar{x} \pm S_x$	лимит	CV	$\bar{x} \pm S_x$	лимит	CV
М1	97,0±0,97*	81,7-100	5	85,6±2,77	56,7-98,3	14
М2	87,7±2,65	58,3-100	14	76,5±3,42	51,7-96,7	20
М3	87,5±2,03	66,7-100	10	67,9±4,33	30,0-98,3	28
М4	93,7±2,97	41,7-100	14	60,1±4,28	15,0-91,7	31
М5	93,9±1,23	81,7-100	6	55,2±4,05*	11,7-81,7	32

* – $p < 0,05$

Проведенные исследования в долине р. Кызыл-Ярык показали гетерогенность популяции *L. caerulea* subsp. *altaica* по признакам репродуктивных показателей растений. Микропопуляции, характеризующиеся различным уровнем активности подпочвенного радона, достоверно различались по массе плодов, числу выполненных семян и семяношению, всхожести и энергии прорастания растений, а также имели разную степень корреляционной зависимости между массой плодов и числом выполненных семян.

Список литературы

- Glantz S. A. 2012. Primer of biostatistics, 7th ed. New York. 320 p.
 ГОСТ 13056.6-97. 1998. Семена деревьев и кустарников. Метод определения всхожести // Минск. 28 с.
 Handy M. R., Hirth G., Hovius N., editors. 2007. Tectonic faults: agents of change on a dynamic earth. Cambridge.

Variability of reproductive characteristics of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* in the local area of active tectonic fiber (Altai mountains, north-chui ridge)

Volkova L.R.*, Boyarskikh I.G.

Novosibirsk, Central Siberian Botanical Garden SB RAS

*E-mail: 97lyudmila-volk@mail.ru

A variability of the reproductive capacity of *Lonicera caerulea* subsp. *altaica* has been studied in its natural population in the Altai Mountains (Severo-Chuysky ridge). The study was carried out in a local area of geological heterogeneity that had been selected as a result of geological and geophysical surveys. The significant influence of a non-differentiated complex of geocological factors within the given area on the weight of fruits, as well as their seed production, germinating capacity, and germination readiness in the *L. caerulea* subsp. *altaica*, has been revealed.

ЭМБРИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА: ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬНИКА И МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У *HELIANTHUS CILIARIS* DC.

Воронова О. Н.*, Бабро А. А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: o_voronova@binran.ru

Процессы развития репродуктивных структур у большинства многолетних видов *Helianthus* практически не исследованы, исключение составляет *H. tuberosus* L. (подсолнечник клубненосный или топинамбур), который используется в сельском хозяйстве в качестве пищевой и кормовой культуры. Другие многолетние виды подсолнечника, хотя используются в селекционной работе для улучшения высокопродуктивных маслических сортов и как источник получения генов устойчивости к болезням и вредителям (Анисимова, Гаврилова, 2012), не привлекли достаточного внимания эмбриологов.

Объектами данного исследования стал подсолнечник реснитчатый *Helianthus ciliaris* DC, который относится к довольно обособленной секции *Ciliares* в пределах рода *Helianthus* L. семейства *Asteraceae* (Schilling, Heiser, 1981). Это многолетнее растение с числом хромосом $2n=68$ (тетраплоид).

У подсолнечника, как и у ряда других представителей сложноцветных, в соцветии имеются трубчатые и краевые язычковые цветки. В каждом трубчатом цветке находится 5 тычинок, составляющих один круг, без заметных различий по размерам.

Закладка элементов цветка происходит центростремительно. Заложение тычинок происходит после образования лепестков и предшествует формированию пестика.

Тычиночная нить значительно уступает по длине пыльнику, примерно такое соотношение сохраняется и в дальнейшем. На начальных стадиях развития на поверхности пыльника наблюдается эпидермальный слой, внутри – более или менее однородные клетки. За счет деления клеток происходит рост пыльника. Уже на этой стадии на продольных срезах заметна небольшая асимметрия в расположении тычинок, что связано с положением цветка в соцветии.

Стенка пыльника развивается по типу двудольных (центробежный, или *Solanaceae*-тип). Первым дифференцируется тапетум, затем деления в субэпидермальном слое приводят к образованию эндотеция и среднего слоя. В этот период уже наблюдается деление спорогенных клеток внутри микроспорангиев. Образовавшиеся в результате этого клетки в дальнейшем преобразуются в микроспороциты.

Сформированная стенка пыльника у *H. ciliaris* четырехслойная и состоит из эпидермиса, эндотеция, среднего слоя и тапетума. Средний слой эфемерный – к началу мейоза он находится в процессе разрушения или разрушен. В клетках тапетума к этому времени наблюдаются признаки реорганизации. Таким образом, на стадии мейоза стенка пыльника состоит из 3 слоев: эпидермис, эндотеций, тапетум. Клеточные стенки тапетума разрушаются или разрушены, наблюдаются протопласты с 2–4 ядрами. Содержимое клеток постепенно поступает внутрь гнезда пыльника.

Полученные нами данные о ходе развития и строения стенки пыльника согласуются с имеющимися литературными данными о других видах рода *Helianthus* (Тодерич, 1988; Камелина, 2009).

Микроспороциты крупные, как на продольном, так и на поперечном срезе они угловатые, треугольной или четырехугольной формы. Интенсивное окрашивание клеточных стенок (на срезах для световой микроскопии) алциановым синим в голубой цвет указывает на накопление в них каллозы.

Тетрады микроспор формируются по симультанному типу. После делений и образования четырех ядер будущих микроспор происходит цитокинез и образование тетрады. Значительных аномалий в процессе мейоза не обнаружено. Отмечались отдельные случаи отставания при расхождении хромосом и мост в анафазе I.

Выявлено, что на всех этапах формирования мужского гаметофита – от микроспороцитов до пыльцевых зерен – репродуктивные клетки в верхней части пыльников находятся на более поздней стадии развития, чем в нижней. Также более продвинутой стадией наблюдается в гнездах на абаксиальной стороне пыльника, в отличие от адаксиальных. Это было отмечено и в отношении закладки гнезд и темпов развития стенки микроспорангия.

Начиная со стадии образования трех слоев стенки пыльника и начала деления спорогенных клеток выявляется срастание пыльников данного вида в местах их соприкосновения. Срастание не имеет четко определенной закономерности, происходит в местах соприкосновения соседних пыльников и, таким образом, определяется конфигурацией плотной упаковки гнезд пыльников внутри

трубочки цветка, образованной лепестками. Часто срastaются стенки абаксиальных микроспорангиев, более тесно контактирующие друг с другом, чем стенки адаксиальных. Наблюдались случаи срастания абаксиального микроспорангия одной тычинки с адаксиальным микроспорангием другой. В процесс срастания включены клетки эпидермиса.

Вскрытие пыльника происходит продольными щелями, перегородки между микроспорангиями в теках разрушаются. На поперечном срезе цветка со вскрывшимися пыльниками видно, что высвободившиеся края щелей стенок соседних пыльников соприкасаются между собой из-за тесного расположения и срастания пыльников. Это выглядит, как объединение тек соседних пыльников.

Пыльники *H. ciliaris* (в верхней части микроспорангиев) имеют уплощенные выросты, состоящие из стерильной ткани. Выросты соседних пыльников плотно сомкнуты друг с другом. На поперечном срезе верхней части бутона андроцей имеет вид своеобразной «звездочки», в центре которой располагается столбик пестика.

На срезах бутонов разных стадий развития, видно, что на более ранних стадиях (до выделения стенки пыльника и спорогенных клеток) выросты пыльников небольшие, только намечаются. К моменту образования микроспороцитов данные образования достигают значительной длины по отношению к длине пыльника. При вскрытии пыльников эти выросты иногда отламываются.

В период распада тетрад и образования пыльцевых зерен усиливается изгиб бутона в сторону центра соцветия. Это приходится учитывать при заливке и резке материала для получения ровных срезов.

Пыльцевые зерна сферические, с толстой экзиной, покрыты шипиками. В зрелом состоянии – трехклеточные, вегетативная клетка с довольно крупным, округлым ядром, спермии – длинные (длина превышает диаметр пыльцевого зерна), лентовидные или даже червеобразные, изогнутые.

Наблюдались аномалии развития пыльцевых зерен: сжатые пыльцевые зерна с утолщенной деформированной оболочкой, а также значительно различающиеся по размерам в пределах одного гнезда пыльников. Аномалии могли проявляться в пределах всех пыльников одного цветка или только в части пыльников, в то время как другая часть содержала нормальные пыльцевые зерна.

Список литературы

Анисимова И. Н., Гаврилова В. А. 2012. Теоретические и прикладные аспекты отдаленной гибридизации у подсолнечника // Сельхозбиология. № 5. С. 88–99.

Камелина О. П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.

Тодерич К. Н. 1988. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 256 с.

Schilling E. E., Heiser C. B. 1981. Infrageneric classification of *Helianthus* (Compositae) // Taxon. Vol. 30, N 2. P. 393–403.

Embryology of some perennial sunflower species: anther formation and microsporogenesis in *Helianthus ciliaris* DC.

Voronova O. N.*, Babro A. A.

St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: o_voronova@binran.ru

The anther wall development conforms to the Dicotyledonous type. The formed anther wall consists of the epidermis, endothecium, middle layer and tapetum. The middle layer is ephemeral. Tapetum shows the signs of reorganization by the time of meiosis: the walls of its cells disintegrate, protoplasts with 2-4 nuclei are observed. No significant anomalies in meiosis were seen. The microspore tetrads form according to the simultaneous type.

Pollen grains are spherical, with thick exina, covered with spinules. In some flowers abnormal pollen was observed: compressed pollen grains with a thickened deformed shell; pollen differing in size within the same microsporangium. Either all anthers of such flower or only the part of anthers contained abnormal pollen grains.

Anthers dehisce longitudinally, the adaxial and abaxial microsporangia in each anther joins together forming two thecae.

АНАЛИЗ ГЕТЕРОМОРФИЗМА И ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ И РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА *VIOLA* (VIOLACEAE)

Гаврилова О. А.*¹, Мачс Э. М.¹, Горнов Д. А.², Конечная Г. Ю.¹, Колдаева М. Н.³

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

² Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

³ Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

E-mail: gavrilo@binran.ru

У представителей рода *Viola* (Violaceae) широко распространено явление гетероморфизма пыльцы – наличие у одного растения пыльцевых зерен с разным количеством апертур – от 2 до 6 (Nadot et al., 2000). Причем наибольшее число палиногетероморфных видов (до 80%) обнаружено в подроде *Melanium*. Отмечено так же, что у видов этого подрода гетероморфизм пыльцы не коррелирует с плоидностью, тогда как у других таксономических подразделений рода, относимых к секциям подрода *Viola*, такая корреляция обнаружена (Nadot et al., 2000). Ряд авторов высказывает мнение, что гетероморфизм связан с гибридизацией, данные о пыльце нескольких гибридов приведены в литературе (Hildebrandt et al., 2006, Slomska et al., 2008, Gavrilova et al., 2015). Подробно пыльцевые зерна гибридов фиалок ранее не изучались. Пыльцевые зерна фиалок средних размеров от 19 до 65 мкм, бороздно-оровые с мелкоскульптурированной поверхностью. Палинологически хорошо различаются два подрода *Viola* и *Melanium*. У восточноевропейских фиалок соответственно подродам выделены 2 морфологических типа пыльцевых зерен: 1) *Viola* 3(4)-бороздно(о-оровидный) с длинными бороздами, часто сливающимися на полюсах, и главным образом со сложными, состоящими из нескольких структурных элементов (в том числе микрошипов) типами поверхности; 2) *Melanium* (3)4-5(6)-бороздно-оровый с относительно короткими бороздами и простыми типами поверхности (Гаврилова, Никитин, 2012).

С помощью светового и частично с помощью конфокального лазерного сканирующего и сканирующего электронного микроскопов нами исследованы пыльцевые зерна гибридов и родственных видов фиалок. Материал получен из гербария и коллекций живых растений БИН РАН (Санкт-Петербург) и БСИ ДВО РАН (Владивосток). Фертильность пыльцы изучали методом окрашивания зерен ацетокармином, для чего использовались цветущие в мае-июне 2016-2017 гг. растения из природы и из коллекции БИН РАН.

Проведено молекулярно-генетическое исследование тех же растений для возможного определения их гибридного статуса и генетических расстояний. Также были использованы данные из генбанка NCBI. Молекулярно-филогенетический анализ выполнен с помощью программы MEGA7 на основе метода максимального правдоподобия по маркерному участку 5.8S-ITS2 гена 5.8S рНК. Спейсер ITS1 был исключен из анализа, поскольку для нескольких важных видов данных по нему нет. В таблице образцы расположены по группам в соответствии с филогенетическим деревом. Для построения сетей гаплотипов на основе статистической парсимонии (TCS) были использованы программы TCS 1.2 и tcsBU. Во втором столбце указан соответствующий номер сети гаплотипов. Столбец «Тип» характеризует основной тип пыльцы по количеству борозд и варианты отклонений. В таблице представлены данные по морфологии (Г – отмечено наличие и процент гетероморфных форм) и фертильности (Ф) пыльцы. Сведения о гетероморфизме пыльцы некоторых видов фиалок добавлены из работы С. Nadot et al., (2000).

К первой группе относятся растения из подрода *Melanium*. Представители подрода по пыльце хорошо отличаются от других фиалок, различия проявляются в размерах, форме и очертании зерен, строении апертур и экзины, а также в количестве апертур – признаке гетероморфности. Эта группа формирует отдельную сеть гаплотипов. Основной тип пыльцы в подроде 4-бороздно-оровый, все изученные виды являются палинологически гетероморфными, отклоняющимися формами пыльцы являются зерна с 3, 5 или 6 бороздами. По результатам настоящего исследования процент отклоняющихся форм у гибридных представителей *V. cornuta* и *V. witrockiana* действительно выше (25-44%), чем у типичных видов (около 7%), хотя ранее были отмечены гибриды с наличием только 5% нестандартных пыльцевых зерен (Gavrilova et al., 2015). Фертильными являются пыльцевые зерна как типичные 4-бороздно-оровые, так и отклоняющиеся, процент фертильной пыльцы у видов колеблется от 65 до 97% зерен, у гибридов от 40 до 84%. Более других выделяется садовый гибрид *V. cornuta*, который характеризуется наибольшим разнообразием форм пыльцевых зерен по числу борозд и наименьшей фертильностью пыльцы.

Группа	Сеть	Вид	Тип			Г (%)	Ф (%)	
			Осн.	Откл.				
Melanium	1	<i>Viola arvensis</i> (клон DQ055347)	4	5		+	-	
		<i>Viola tricolor</i> (HM851455)				+	-	
		<i>Viola witrockiana yellow</i> (C-23)				33	84	
		<i>Viola maritima</i> (C-19)				7	65	
		<i>Viola sp.</i> (C-14)				8	68	
		<i>Viola tricolor subsp. curtisii</i> (клон DQ055404)				+	-	
		<i>Viola tricolor subsp. tricolor</i> (клон DQ055409)				+	-	
		<i>Viola witrockiana bordo</i> (C-22)				+	-	
		<i>Viola witrockiana violet</i> (C-21)				44	82	
		<i>Viola cornuta</i> (C-17)				3 5 6	25	40
Viola	2	<i>Viola rupestris</i> (FJ002888)	3			4	-	-
		<i>Viola rupestris</i> (C-16)				-	-	92
		<i>Viola acuminata x</i> (VO-7)				-	3	-
		<i>Viola acuminata</i> (AY928273)				-	-	-
		<i>Viola acuminata</i> (FJ002884)				-	-	-
		<i>Viola rupestris</i> (HM851448)				-	-	-
		<i>Viola acuminata</i> (C-11)				4	5	-
		<i>Viola canina</i> (KX166707)				-	-	-
		<i>Viola canina</i> (KX167292)				-	-	-
		<i>Viola sp. hybrid</i> (C-18)				нет пыльцы		
	<i>Viola sp. hybrid</i> (C-20)		2	1,2 (A)	37			
	<i>Viola canina x riviniana</i> (C-8)		1 2 4	Экзина (A)	4			
	<i>Viola riviniana</i> (KX166904)		4	+	-			
	<i>Viola sororia</i> (VO-2)		4	5	-			
	<i>Viola suavis</i> (EU413932)		-	-	-			
	<i>Viola suavis</i> (EU413930)		-	-	-			
	<i>Viola suavis</i> (EU413925)		-	-	-			
	<i>Viola collina</i> (FJ002880)		-	-	-			
	<i>Viola reichenbachiana clone</i> (DQ055385)		-	-	-			
	<i>Viola reichenbachiana clone</i> (DQ055388)		-	-	-			
	<i>Viola reichenbachiana</i> (EU413911)		-	-	-			
	<i>Viola reichenbachiana</i> (C-9)		-	-	80			
	<i>Viola riviniana</i> (KX167741)		4	+	-			
<i>Viola collina</i> (EU413939)	3		-	-	-			
<i>Viola odorata</i> (EU413922)		-	-	-				
<i>Viola odorata</i> (EU413920)		-	-	-				
<i>Viola odorata</i> (HM851451)		-	-	-				
<i>Viola hirta</i> (EU413949)		-	-	-				
<i>Viola hirta</i> (EU413947)		-	-	-				
<i>Viola hirta</i> (EU413946)		-	-	-				
<i>Viola hirtipes</i> (AY928297)			-	-	-			
<i>Viola extremeorientalis</i> (C-10)			-	-	-			
<i>Viola variegata</i> (VO-6)			-	-	-			
<i>Viola patrinii</i> (VO-4)		-	-	-				
<i>Viola mandshurica</i> (FJ002896)		4	+	-				
<i>Viola mandshurica</i> (AY928300)		4	+	-				
<i>Viola selkirkii</i> (AY928307)		-	-	-				
<i>Viola orientalis</i> (AY928271)	4		-	-	-			
<i>Viola orientalis</i> (FJ002909)		-	-	-				
<i>Viola xantopetala</i> (C-13)	5		2	2	-			
<i>Viola sp. hybrid</i> (C-15)	6		-	-	94			
<i>Viola mandshurica</i> (C-12)	7		4	31	-			

Ко второй группе относятся представители подрода *Viola*, из секций *Viola* и *Nosphinium*, в их числе ряд гибридов. Эта группа также выделяется в отдельную сеть гаплотипов. Основным апертурным типом является 3-бороздный, гетероморфизм выявлен у 6 из 31 образца, причем процент отклоняющихся по числу борозд (но не аномальных по строению экины) форм не превышает 5%. У одного гибрида пыльца не обнаружена, а у двух гибридов выявлены аномальные пыльцевые зерна как по числу апертур (1, 2, 4), так и по строению экины. Общая фертильность пыльцы таких гибридов низкая (4–37%), тогда как у видов фертильность пыльцы высокая (80–92%).

В третью группу попадают изученные растения и добавленные из генбанка виды, принадлежащие к разным секциям подрода *Viola*, но имеющие дальневосточное происхождение или произрастающие, в том числе, и на Дальнем Востоке. Гетероморфизм пыльцы тут редок, обнаружен только у *V. xantopetala* и *V. mandshurica*. У одного исследованного гибрида выявлены однообразные пыльцевые зерна с 94% фертильностью. *V. mandshurica* разнообразна по молекулярным данным и по проценту отклонений в строении пыльцы, а также анатомии и морфологии различных экотипов (Matsui R. et al., 2013).

Для этой группы характерно высокое молекулярно-генетическое разнообразие. Таксоны *V. hirtipes*, *V. extremeorientalis*, *V. variegata*, *V. patrinii*, *V. mandshurica*, и *V. selkirkii* объединяются в сеть. Остальные таксоны на уровне соединения сетей 95% располагаются отдельно. Два образца *V. orientalis*, образуют отдельную сеть. Некоторые систематики относят этот вид к другому подроду.

На основании проведенного сравнения можно предполагать, что гетероморфизм пыльцы в этом семействе не связан с процессами гибридизации, однако данных недостаточно. Пыльцевые зерна, отклоняющиеся по числу от основного типа, в основном фертильны. Процент стерильной пыльцы повышен у гибридов с наличием аномальных по строению экины пыльцевых зерен.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 15-04-06386_а. Исследования проводились в лаборатории палинологии БИН РАН и ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН.

Список литературы

Гаврилова О. А., Никитин В. В. 2012. Палинологическая характеристика восточноевропейских представителей рода *Viola* (Violaceae) по данным сканирующей электронной микроскопии // Бот. журн. Т. 97, № 8. С. 1084–1099.

Gavrilova O., Britski D., Gornov D. 2015. Pollen morphology of some European *Viola* (Violaceae) hybrids // 6- th Balkan Botanical Congress Book of abstracts Rijeka. Croatia. P. 62.

Hildebrandt U., Hoef-Emden K., Backhausen S., Bothe H., Božek M., Siuta A., Kuta E. 2006. The rare, endemic zinc violets of Central Europe originate from *Viola lutea* Huds. // Plant Syst. Evol. Vol. 257. P. 205–222.

Matsui R., Takei Sh., Ohga K., Hayakawa H., Yoshida M., Yokoyama J., Ito K., Arakawa R., Masumoto T., Fukuda T. 2013. Morphological and anatomical variations in rheophytic ecotype of violet, *Viola mandshurica* var. *ikedaeana* (Violaceae) // Amer. J. Plant Sci. Vol. 4, N 4. P. 859–865.

Nadot S., Ballard H. E., Creach J. B., Dajoz I. 2000. The evolution of pollen heteromorphism in *Viola*: a phylogenetic approach // Plant Syst. Evol. Vol. 223. P. 155–171.

Słomka A., Kuta E., Pilarska M., Kellner K., Kawalec P., Bohdanowicz J. 2008. Pollen heteromorphism in wild and ornamental pansies (Sect. *Melanium*, Violaceae) // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. Vol. 50. (suppl. 1). P. 18.

Analysis of heteromorphism and fertility of pollen grains and molecular genetic analysis of hybrids and related species of the genus *Viola* (Violaceae)

Gavrilova O.A.*¹, Machs E.M.¹, Gornov D.A.², Konechnaya G.Yu.¹, Koldaeva M.N.³

¹ Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

² St. Petersburg, St. Petersburg State University

³ Vladivostok, Botanical Garden-Institute FEB RAS

*E-mail: gavrilova@binran.com

In the genus *Viola*, the phenomenon of pollen heteromorphism is widespread, that is, the presence of pollen grains with a different number of apertures in one plant. A number of authors express the opinion that heteromorphism is associated with hybridization. We conducted a palynological and molecular genetic study of hybrids and their related species from three groups: *Melanium* subgenus, *Viola* subgenus (*Viola* and *Nosphinium* sections) and other sections of subgenus *Viola*. The groups differ in their palynological characteristics. There was no clear correlation between the hybrid origin of the samples and the pollen heteromorphism. However, the available data are still insufficient.

***AEGOPodium PODAGRARIA* L. (APIACEAE) КАК АНДРОМОНОЭЦИЧНЫЙ ВИД**

Годин В. Н. *, Дозорова С. Ю.

Москва, Московский педагогический государственный университет

*E-mail: godinvn@yandex.ru

Андромоноэция – форма половой дифференциации, при которой в пределах одной особи формируются обоеполые и тычиночные цветки. Чаще всего андромоноэция, как форма половой экспрессии, встречается у представителей таких семейств, как Apiaceae, Poaceae, Solanaceae и др. В пределах семейства Apiaceae многими исследователями выявлены общие закономерности пространственного взаимного расположения обоеполых и тычиночных цветков: с возрастанием порядка побега, на котором образуется зонтик, увеличивается доля тычиночных цветков и, соответственно, снижается доля обоеполых цветков. Данная закономерность проявляется только у видов этого семейства, для которых свойственна андромоноэция. По мнению многих исследователей, сочетание андромоноэции и особенностей цветения цветков в зонтиках и зонтичках на побегах разного порядка обеспечивает высокую долю ксеногамии у многих представителей данного семейства в умеренном поясе северного полушария.

В качестве объекта наших исследований выбрана *Aegopodium podagraria* L. (снить обыкновенная) – многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение (Смирнова, 1974). *A. podagraria* – европейско-сибирско-восточноазиатский бореальный вид. Ареал вида охватывает всю Европу, за исключением Крайнего Севера и южной части, Кавказ, Малую Азию, некоторые районы Средней Азии и Сибири. В Европе *A. podagraria* тяготеет главным образом к широколиственным лесам, однако довольно часто входит под полог смешанных, хвойно-широколиственных и хвойных лесов, доходя до северной окраины материка.

Данные о половой дифференциации *A. podagraria* довольно фрагментарны. Согласно сводке Р. Knuth (1898) зонтички главного зонтика образуют обоеполые цветки, в то время как зонтички на побегах второго порядка включают краевые обоеполые цветки и центральные тычиночные цветки. Б. К. Шишкин (1950) сообщает о том, что у *A. podagraria* главный зонтик образует семена (включает обоеполые цветки), боковые зонтики более мелкие и обыкновенно бесплодные (содержат тычиночные цветки). По данным J. Korta (1962), помимо обоеполых цветков, в зонтиках встречаются и тычиночные цветки. Согласно данным А. Wroblewska (1992), доля тычиночных цветков увеличивается при возрастании порядка побега, на котором они образуются, от 5.7% в главных зонтиках до 48.3% в зонтиках на побегах третьего порядка. Неоднозначность данных литературы о половой дифференциации данного вида и отсутствие сведений о структурных и размерных различиях тычиночных и обоеполых цветков у *A. podagraria* определили цель нашей работы – выявление основных закономерностей половой дифференциации *A. podagraria*.

Изучение половой дифференциации *A. podagraria* проводили в течение пяти лет (2013–2017) в окрестностях агробиостанции «Павловская Слобода» (Истринский район Московской области). Изучена морфология 50 тычиночных и 50 обоеполых цветков этого вида, располагающихся в сложных зонтиках на побегах разного порядка. Размеры частей цветков измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1. Производили измерения следующих частей цветка: диаметр цветка, длина и ширина лепестков, длина тычиночных нитей, длина и ширина пыльников, длина и ширина стилоподиев, длина завязи. Для выявления числа образующихся зонтиков подсчитано их число у 100 особей на трансекте. В пределах каждого из 10 произвольно выбранных зонтиков на побегах разного порядка ветвления изучены следующие параметры: диаметр зонтиков и зонтичков, длина лучей зонтиков, число зонтичков в составе зонтиков, длина цветоножек, число обоеполых и тычиночных цветков в составе зонтичков. Данные обработаны методами вариационной статистики. Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min-max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t-критерия Стьюдента.

Основная флоральная единица у *A. podagraria* представляет собой сложный зонтик, состоящий из зонтичков. Синфлоресценция у *A. podagraria* в зависимости от степени разветвленности может быть представлена закрытой кистью или метелкой из сложных зонтиков. Зонтички могут открытыми или закрытыми (если есть терминальный цветок, что встречается редко и чаще всего в сложных зонтиках на главном побеге). Сложные зонтики на главном и боковых побегах второго порядка ветвления могут образовывать новую флоральную единицу – сложный зонтик следующего порядка, состоящий из сложных зонтиков.

Сложные зонтики, заканчивающие главный побег – самые крупные из зонтиков всей особи, имеют диаметр от 10.0 до 11.0 см и состоят из 14–30 зонтичков, расположенных в 3–4 круга. Средний диаметр сложных зонтиков, длина их лучей, общее число цветков в них уменьшаются по мере увеличения порядка побега, на котором формируется зонтик. Средний диаметр зонтичков, длина цветоножек, общее число цветков в них также уменьшаются по мере увеличения порядка побегов, несущих сложные зонтики, а также по мере приближения их к центру сложного зонтика.

A. podagraria относится к андромоноэичным растениям, у которых на одной особи встречаются два половых типа цветков – тычиночные и обоеполые. Перечисленные два типа цветков могут встречаться в пределах как одного зонтика и зонтика (на побегах низких порядков ветвления) или исключительно тычиночные цветки могут принимать участие в формировании зонтиков и зонтичков (на побегах самых высоких порядков ветвления). Тычиночные цветки, если они входят в состав сложных зонтиков, всегда занимают центральное положение в зонтичках. В пределах сложных зонтиков число тычиночных цветков увеличивается при переходе от краевых зонтичков к центральным. Участие тычиночных и обоеполых цветков в образовании зонтиков напрямую зависит от мощности развития особей (формирование побегов II и III порядков ветвления) и степени разветвленности синфлоресценции (образование разветвленных паракладиев). Минимальное участие тычиночных цветков (иногда их полное отсутствие) характерно для сложных зонтиков, расположенных на главном побеге у мощно развитых особей или у особей с разветвленными паракладиями (образуются боковые побеги III порядка ветвления, заканчивающиеся сложными зонтиками).

Цветки *A. podagraria*, как и цветки большинства представителей семейства *Apiaceae*, построены относительно однообразно. Обоеполые цветки *A. podagraria* полные, 4-круговые, с 5-членными (околоцветник и андроцей) или 2-членными (гинецей) кругами, с двойным околоцветником, тычиночные цветки – неполные, 4-круговые. Обоеполые и тычиночные цветки медианно-зигоморфные, околоцветник и тычинки которых прикреплены к верхней части завязи. Андроцей состоит из 5 тычинок, чередующихся с лепестками, гапlostемонный, свободный. Тычиночные нити длинные, тонкие, голые, гладкие, свободные, прикреплены к железистому диску, равные, в бутоне загнутые внутрь цветка, в функционирующем состоянии слегка изогнуты внутрь. Обоеполые цветки протандрические (первыми созревают и вскрываются пыльники, позднее созревает гинецей). Гинецей состоит из двух плодолистиков, синкарпный. Завязь двугнёздная, содержит по 2 семязачатка в каждом гнезде, но развивается обычно один. Стилодиев (верхняя стерильная часть плодолистиков, на которой расположены рыльца) – два, с расширенными железистыми подстолбьями-нектарниками у основания. В молодом цветке стилодии довольно короткие, после опадения пыльников – они удлиняются, расходятся друг от друга и в конце цветения цветка отклоняются на спинную сторону мерикарпиев. Рыльца головчатые, созревают только после высыпания пыльцы из пыльников и опадения тычинок. Стилодии совершенно независимы друг от друга, прикрепляются к завязи по внутреннему краю щели по её верхушке, сдвинутые (занимают не терминальное положение). Завязь полунижняя, так как все части цветка прикреплены ниже подстолбьев, составляющих верхушку завязи. Подстолбия (стилоподий, железистый диск) в обоеполых цветках развиваются у основания стилодиев из верхней части плодолистиков и выполняют функцию нектарников. В тычиночных цветках гинецей и всего его составные части отсутствуют, однако стилоподий сохраняется и выполняет также функции нектарника.

Между обоеполыми и тычиночными цветками наблюдаются структурные и размерные различия. Структурные отличия проявляются в отсутствии стилодиев и завязей у тычиночных цветков. В целом по всем изученным признакам околоцветника и параметрам стилоподиев (диаметр цветка, длина и ширина лепестка, длина и ширина стилоподия) обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные. Однако необходимо учитывать, что, как правило, обоеполые цветки располагаются в зонтиках на побегах низкого порядка ветвления, а тычиночные цветки – в зонтиках на побегах более высокого порядка ветвления. У многих зонтичных выявлено уменьшение размеров цветков и их частей при увеличении порядка побега, на котором они образуются. С другой стороны, если обоеполые и тычиночные цветки встречаются в одном зонтичке, то обычно между ними не выявляются достоверные отличия по параметрам околоцветника и стилоподиев. По особенностям развития андроцея и его параметрам между обоеполыми и тычиночными цветками различия не обнаружены. Следовательно, степень развития андроцея не зависят от полового типа цветка и одинаковы у тычиночных и обоеполых цветков.

Подводя итог всему выше сказанному, можно сделать следующие выводы. Флоральными единицами у *A. podagraria* могут выступать сложные зонтики, состоящие из зонтичков, и сложные

зонтики, структурными единицами которых будут сложные зонтики. Синфлоресценции у данного вида могут быть кисти из сложных зонтиков или метелки из сложных зонтиков. *A. podagraria* относится к андромоноэцичным растениям, у которых на одной особи встречаются два половых типа цветков – тычиночные и обоеполюе. Перечисленные два типа цветков могут встречаться в пределах как одного зонтика (на побегах низких порядков ветвления) или исключительно тычиночные цветки могут принимать участие в формировании зонтиков (на побегах самых высоких порядков ветвления). Участие тычиночных и обоеполюх цветков в образовании зонтиков напрямую зависит от мощности развития особей (формирование побегов II и III порядков ветвления) и степени разветвленности синфлоресценции (образование разветвленных паракладиев). Минимальное участие тычиночных цветков (иногда даже их полное отсутствие) характерно для сложных зонтиков, расположенных на главном побеге у мощно развитых особей или у особей с разветвленными паракладиями. Цветки *A. podagraria*, как и цветки большинства представителей семейства *Apiaceae*, построены относительно однообразно, однако в тычиночных цветках наблюдается полная редукция гинецея, от которого остались только стилоподии, выполняющие функции нектарников.

Список литературы

- Смирнова О. В. 1974. *Aegopodium podagraria* L. // Биологическая флора Московской области. Вып. 1 Москва. С. 131–141.
- Шишкин Б. К. 1950. Род 1018. Сныть – *Aegopodium* L. // Флора СССР. Т. 16. М.; Л. С. 451–458.
- Knuth P. 1898. Handbuch der Blütenbiologie. Vol. I. Leipzig. 697 p.
- Korta J. 1962. *Aegopodium podagraria* L. Podagrzyznik pospolity. L'Egopode podagraire. I. Analyse anatomique // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. Vol. 5, N 1. P. 63–76.
- Wróblewska A. Kwitnienie i pożytek pyłkowy wybranych gatunków z rodziny baldaszkowatych – Umbelliferae Juss. (*Apiaceae* Lindl.) w okolicach Lublina. Część I. Biologia i obfitość kwitnienia // Acta Agrobotanica. 1992. Vol. 45, N 1–2. P. 5–24.

Aegopodium podagraria L. (*Apiaceae*) is andromonoecious species

Godin V. N*, Dozorova S. Y.

Moscow, Moscow Pedagogical State University

*E-mail: godinvn@yandex.ru

In *Apiaceae*, bisexuality and andromonoecy is the most common sexual system. In andromonoecious perennial herb *Aegopodium podagraria* L. morphology of 100 flowers collected from the wild of the Moscow region has been studied. Two types of flowers (hermaphrodite and staminate) are clearly marked out. Both types of flowers are zygomorphic, cyclic, 4-circular, double perianth. The gynoecium of bisexual flowers is bicarpellate, syncarpous. Two styloides that are fused at their base forming a nectar secreting disc (stylopodium). In staminate flowers a total reduction of styles and carpels is registered. The main flowering units of *A. podagraria* are compound umbels. The compound umbels can be terminal and lateral, have marginal bisexual flowers and central staminate flowers. Synflorescences of *A. podagraria* are racemes or panicles composed of compound umbels.

МЕЙОЗ В МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ (*GLYCINE* L.)

Козак М. Ф.

Астрахань, Астраханский государственный университет

E-mail: mkozak@yandex.ru

Учитывая широту, практическую и теоретическую значимость проблемы эволюции репродуктивной сферы цветка, задачей данного исследования является анализ изменчивости мейоза у межвидовых гибридов сои, которые получены нами на агробиологической станции Хабаровского педагогического института по программе РБО (Шлотгауэр, 2012) при скрещивании представителей культурной сои (*Glycine max* (L.) Merr., $2n=40$) и дикорастущей уссурийской сои (*G. soja* Sieb. & Zucc., $2n=40$) (*Leguminosae*). Плоды и семена дикорастущей уссурийской сои собраны в популяции *G. soja* Амурской области при впадении реки Зеи в Амур. Межвидовые гибриды были фертильными, имели диплоидное число хромосом $2n=40$ и признаки обоих родительских видов. Циркадные ритмы митоза гибридных форм были близкими исходным родительским видам (Козак, 2011). Изучение мейоза в

микроспорогенезе гибридов первого поколения (F_1) проводили в сравнении с исходными родительскими формами на препаратах, окрашенных «по Фельгену» с подкраской «лихтгрюном» (Ромейс, 1953). Исследование процессов конъюгации хромосом в профазе-I мейоза сои затруднено вследствие мелких размеров хромосом: (0.650–1.038 μm), однако, возможно вследствие четких и ярких картин взаимодействия хромосом в профазе-I. У родительских форм в диакинезе обнаружено двадцать четких бивалентов. Проведенный нами (Козак, 1986, 2009) цитологический анализ мейоза гибридов F_1 показал, что процесс конъюгации хромосом происходит с существенными нарушениями, и связи между конъюгирующими хромосомами оказались относительно слабыми. Микроспороциты к моменту диплотены–диакинеза приобретают округлую форму. В диплотене–диакинезе из 22 бивалентов обнаружено 18, различающихся по своей длине. Среднее число открытых бивалентов на клетку равнялось 0.8. Отмеченное уменьшение числа ассоциаций хромосом от пахитены к метафазе-I свидетельствовало о том, что генетическая информация их различается. В данном случае имеет место генетически индуцированный десинаптический эффект (Голубовская, 1982), причиной которого, очевидно, является наличие у скрещиваемых видов неаллельных мутаций, и проявление в мейозе частичной гомеологии геномов. В метафазе-I обращает на себя внимание факт циклического (кругового) расположения хромосом. В этой же фазе, но в положении «вид с полюса» хромосомы расположены в двух группах, в каждой из которых по 8 бивалентов, при этом 2 бивалента расположены обособленно. Объединение хромосом в две ассоциации сохраняется в анафазе-I. В этот момент на препаратах просматриваются три линии раздела хромосом: главная – между двумя ассоциациями и по одной – между парами гомологов в каждой из них. Кроме разделившихся хромосом, в анафазе-I видны униваленты: в экваториальной плоскости и за пределами мейотического аппарата. Как правило, униваленты в ранней анафазе у гибридов первого поколения встречались в количестве четырех.

Объединение хромосом в цепочки и кольца, отмеченное в первом (редукционном) делении мейоза, сохраняется и во втором (эквационном) делении. В метафазе-II видно соединение каждой из двух цепочек хромосом своими терминальными участками. В метафазе-II (вид метафазы с полюса) наблюдаются картины сегрегации хромосом, аналогичные расположению двух ассоциаций в метафазе первого деления мейоза.

Очевидно, снова происходит обособление в группы хромосом каждого из скрещиваемых видов. В итоге, значительная часть пыльцевых клеток межвидовых гибридов F_1 , а также F_2 в наших опытах оказалась нестандартной. Гибридная пыльца варьировала по диаметру в пределах 9.6–31.2 мкм, коэффициент вариации пыльцы по диаметру составил 21.5 %, у дикой уссурийской сои 11.7%, материнского сорта «Амурская бурая-57» – 13.2%. В F_3 – F_8 пыльца гибридов становилась более выровненной, а жизнеспособность ее повышалась до 97–98%. Очевидно, происходил отбор гамет при оплодотворении в соответствии с их селективной ценностью. Отклонения от нормального хода мейоза в микроспорогенезе, снижение фертильности и вариабельность размеров пыльцы доказывают отсутствие идентичности геномов представителей скрещиваемых видов. Обособление хромосомных наборов в ассоциации и кольца в процессе мейоза, конъюгация хромосом внутри каждой из них, асинаптические эффекты, приводящие к образованию унивалентов, подтверждают гипотезу о роли полиплоидии в филогенезе исследуемых видов и свидетельствуют о значительных генетических и морфологических изменениях в репродуктивной сфере цветка у этих, предположительно, филогенетически близких видов.

Список литературы

- Голубовская И.Н. 1982. Генетическая регуляция гомологичной конъюгации и сегрегации хромосом // Генетика, биохимия и цитология мейоза. М. С. 18–24.
- Ромейс Б. 1953. Микроскопическая техника. М.; Л. 575 с.
- Шлотгаузэр С.Д., Цыренова Д. Ю. 2012. В Хабаровском отделении Русского ботанического общества // Бот. журн. Т. 97, № 10. С. 1373–1376.
- Kozak M.F. 1986. Cytological analysis of meiosis in microsporogenesis in interspecific soybean hybrids. – Cytol. Genet. Vol. 20, N 3.P. 49–51.
- Kozak M.F. 2009. Evolutionary aspects microsporogenesis and microgametogenesis interspecific hybrids within the genus *Glycine* L. – Soybean Genetics Newsletter. N. 36. P. 1–8.
- Kozak M.F. 2011. Circadian rhythm of root's apical meristem mitosis cells of soybean // J. Life Sci. – 2011. Vol. 5, N 5. P. 364– 368.

Meiosis in microsporogenesis of interspecific soybean hybrids (*Glycine* L.)

Kozak M. F.

Astrakhan, Astrakhan State University

E-mail: mkozak@yandex.ru

A cytological study of interspecific ♀ *Glycine max* × ♂ *G. soja* hybrids was made. The F₁ – F₂ meiosis and pollen formation was studied on preparations stained by Felgen. The range in pollen diameter variability of interspecific hybrids proved significant: 9.6-31.2 μm, and giving evidence of some meiotic disturbances in the process of microsporogenesis. Chromosomes of interspecific hybrids are from desynapsed bivalents univalents during diakinesis – metaphase-I. The interspecific hybrid chromosome composition arises because of chromosome dissimilarity caused by the taxonomic differences in soja bean species under study. Genome isolation in hybrids and chromosome conjugation within each of the genomes confirmed the hypothesis on the leading role of polyploidy in the phylogeny of *G. max* and *G. soja*.

**РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ
В ОЗЕЛЕНЕНИИ ГОРОДА ПЕРМИ**Новоселова Л. В.^{1*}, Колясникова Н. Л.², Жакова С. Н.²¹Пермь, Пермский государственный национальный исследовательский университет²Пермь, Пермский государственный аграрно-технологический университет

им. акад. Д.Н. Прянишникова

*E-mail: Novoselova@psu.ru

Семенное возобновление является завершающим этапом репродуктивной биологии вида и свидетельствует, в конечном счете, о биологической результативности всех предшествующих ему репродуктивных процессов. Репродуктивный успех на уровне жизни особей связан с плодовитостью растения, т.е. с количеством и качеством производимых растением диаспор. Мерой репродуктивного успеха в этом случае является общее число производимых семян, соотношения числа плодов и цветков или числа семян и семязачатков. Семенная продуктивность – один из важнейших показателей адаптации вида в конкретных условиях обитания. Различают потенциальную (ПСП) и реальную семенную продуктивность (РСП). Потенциальная семенная продуктивность – это число семязачатков, образующихся на любую счетную единицу: генеративный побег, особь. Реальная семенная продуктивность – это число жизнеспособных семян, продуцируемых генеративным побегом или особью. В лесоведении потенциальный урожай оценивают по числу заложившихся семязачатков в генеративных органах растений в расчете на единицу площади. Сходные подходы имеют место в агрономии и луговедении. С понятием РСП тесно связаны урожайность и урожай семян. Для более полной характеристики репродуктивного процесса растений было предложено использовать коэффициент продуктивности, равный отношению РСП к ПСП и выраженный в процентах. Для растений разных жизненных форм имеется своя специфика подсчета РСП. Полезным также может быть нахождение коэффициента семинификации. Для травянистых растений разработана методика определения потенциальной и реальной семенной продуктивности на генеративный побег (Вайнагий, 1990). Величина РСП в конечном счете определяет успех размножения. На ее основе разрабатываются модели репродуктивного процесса растений, которые показывают, что как генетические программы онтогенеза, так и эколого-ценотические условия их реализации, чрезвычайно поливариантны и пластичны (Батыгина, 2000; Левина, 1981; Злобин, 2000).

Сплошной пересчет плодов на всех деревьях пробной площади является трудоемкой и сложной работой, поэтому обычно используют метод учета семенной продуктивности на небольшом количестве заранее выбранных модельных деревьях. Для изучения семенной продуктивности нами использован метод определения величины семеношения лиственных деревьев по модельным побегам, что предполагало подсчитывать число плодов на побеге длиной в 1 метр из наружных освещенных участков кроны с 10 модельных деревьев. Таким образом, определение семенной продуктивности по модельным побегам является простым, быстрым и доступным для широких исследований методом. Он дает достаточно хороший, объективный, выраженный в цифровых величинах показатель – коэффициент продуктивности и значительно более точные результаты, чем глазомерный и расчетный ме-

тоды, а поэтому заслуживает широкого распространения при определении плодоношения листовых пород.

Объектами исследования были липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.), черемуха обыкновенная (*Padus avium* Mill.), черемуха Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.), виды, гибриды и сорта сирени (*Syringa* L.): сирень обыкновенная (*Syringa vulgaris* L.), сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq. fil. ex Reichenb), сирень волосистая (*Syringa villosa* Vahl). В Перми все эти виды встречается в садах, скверах и бульварах, придомовых территориях, насаждениях вдоль дорог, на кладбищах.

Для *Tilia cordata* был выполнен анализ показателей репродуктивного успеха в зависимости от места произрастания: г. Пермь и окрестности города. Определение потенциальной семенной продуктивности в 2016 г. показало, что на генеративный побег *Tilia cordata*, произрастающей на территории парка микрорайона Липовая гора, приходится от 585 до 1950 семязачатков, в среднем 981. ПСП отличалась большим размахом варьирования у разных деревьев в зависимости от удаленности от асфальтовой дороги на территории парка. Для сравнения в окрестностях г. Перми данный показатель варьировал от 338 до 760 семязачатков на побег, в среднем 514. Реальная семенная продуктивность *Tilia cordata* в г. Перми варьировала от 86 до 299 семян, в среднем 130. РСП деревьев из окрестностей г. Перми колебалась от 36 до 77 семян, в среднем 55. При этом фертильность пыльцевых зерен исследованных деревьев была достаточно высока, составила в среднем 90,4 (г. Пермь) – 90,8% (окрестности города). Следует учесть, что в 2016 г. наблюдался продолжительный период аномально жаркой и засушливой погоды в Перми и Пермском крае в период цветения и плодоношения. Наши данные подтверждают, что реальная семенная продуктивность (РСП) составляет незначительную часть ПСП и зависит от многих абиотических и биотических факторов: способа и условий опыления, наличия фитофагов, изменчивости погодных условий, что приводит к ее значительной вариабельности. В целом, независимо от года и места обитания *Tilia cordata*, коэффициент продуктивности был низким, составил в естественных условиях 10,7% (2016 г.) и в условиях г. Перми 13,3%. Таким образом, вариабельность показателей репродуктивного успеха является индикатором места произрастания, в данном случае в условиях города размах варьирования ПСП и РСП оказался в 2 раза больше.

В июне-августе 2017 г. проведены исследования на модельных деревьях *Padus avium* и *Padus maackii* с целью выявления отличий в показателях семенной продуктивности между аборигенным и интродуцированным видами деревьев. Определение потенциальной семенной продуктивности показало, что на генеративный побег *Padus avium* приходится от 95 до 308 семязачатков, в среднем 231, но реализуются в семена всего от 14 до 48, в среднем 30. Коэффициент продуктивности составил 13,0%, что указывает на низкую семенную продуктивность. Потенциальная семенная продуктивность на модельный генеративный побег *Padus maackii* варьировала от 78 до 234 семязачатков, в среднем 163, реальная семенная продуктивность не превысила 18–56 семян на побег, в среднем 35. Коэффициент продуктивности составил всего 21,2%. Причины такой низкой реальной семенной продуктивности обоих исследованных видов черемухи могут быть связаны с неблагоприятными погодными условиями в период цветения и опыления летом 2017 г., а также недостатком опылителей. Лето 2017 г. в Пермском крае отличалось преобладанием прохладной погоды и значительным избытком осадков. Средняя температура воздуха в г. Перми в июне составила +14,3°C. За лето выпало 404 мм осадков, т.е. 178% от нормы, или почти две трети годовой нормы. Таким образом, показатели репродуктивного успеха натурализовавшегося инвазионного вида *Padus maackii* превышают данные аборигенного вида *Padus avium*.

Целью исследований видов, гибридов и сортов *Syringa* было выявление эффективности плодоцветения сирени в условиях Учебного ботанического сада имени А. Г. Генкеля Пермского государственного национального исследовательского университета. По данным литературы наиболее эффективными методами выведения новых сортов сирени считается использование изменчивости гибридных сеянцев, полученных от естественного опыления сортовых сиреней и отбор в популяциях наиболее выдающихся по декоративным качествам сеянцев. Исследования показателей семенной продуктивности сирени для Перми проведены с мая по август в 2012–2014 гг. Эффективность плодоцветения изучена в условиях свободного (2012–2014 гг.) и изолированного опыления (2013–2014 гг.) по методике В.И. Вайнагия (1990). Для этих целей на растениях было заэтикетировано по пять сложных соцветий, на которых регистрировали число бутонов. Для определения возможности самоопыления учетные соцветия в фазу бутонизации были изолированы агрилом. После окончания цветения велся подсчет сформировавшихся плодов. По отношению числа полноценных плодов к числу бутонов определен процент плодоцветения. Всего под наблюдением за три года исследований для изучения плодоцветения в условиях свободного опыления было 69 194 цветков видов и гибридов и 39 284 цветков сортов *Syringa vulgaris*; за два года исследований в условиях изолированного опыления – 32

934 цветков видов и гибридов и 22 965 цветков сортов *Syringa vulgaris*. Результаты исследований показали, что виды, гибриды и сорта *Syringa* в условиях свободного опыления имеют низкую завязываемость плодов (от 1 до 45 %). Более низкой завязываемостью плодов характеризуются сорта *Syringa vulgaris*, плодоцветение за все годы исследований не превысило 13,7%. Совсем не завязывали плоды сорта 'Mme Jules Finger', Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon'. Плодоцветение *Syringa vulgaris* (несортовая) изменялось в пределах от 1,7 до 4,6%. У других видов и гибридов завязываемость плодов составила в 2012 г. от 18% (*Syringa wolfii*) до 44,3% (*Syringa emodi*), в 2013 г. от 1,1% (*Syringa sweginzowii*) до 22,6% (*Syringa villosa*), в 2014 г. от 1,4% (*Syringa villosa*) до 44,6% (*Syringa emodi*). Исследованные виды, гибриды и сорта *Syringa* характеризовались достаточно высокими (в пределах видовых и сортовых значений) потенциальными возможностями плодоцветения. Количество цветков в соцветии у видов и гибридов варьировало от 115,0±22 шт. (*Syringa villosa*) до 1815,7±894 шт. (*Syringa josikaea*); у сортов *Syringa vulgaris* от 170,0±33 шт. ('Paul Deschanel') до 411,0±112 шт. ('Frau Wilhelm Pfitzer'). Степень реализации репродуктивного потенциала исследованных видов, гибридов и сортов *Syringa* невысока. Более низкой завязываемостью плодов характеризовались сорта *S. vulgaris*, плодоцветение в 2012 г. не превысило 6%, в 2013 г. – 3,5%, в 2014 г. – 13,7%. Совсем не завязывали плоды сорта 'Mme Jules Finger', Marie Legraye', 'Mme Abel Chatenay' и 'Jules Simon' (в 2013 г. – единичные плоды). Плодоцветение *Syringa vulgaris* (несортовая) изменялось в пределах от 1,7 до 4,6%. У других видов и гибридов завязываемость плодов составляла в 2012 г. от 18% (*Syringa wolfii*) до 44,3% (*Syringa emodi*), в 2013 г. от 1,1% (*Syringa sweginzowii*) до 22,6% (*Syringa villosa*), в 2014 г. от 1,4% (*Syringa villosa*) до 44,6% (*Syringa emodi*). Плодоцветение у всех видов и гибридов значительно варьировало по годам. Проверка однородности плодоцветения с помощью критерия *xu-квадрат* с установленным уровнем значимости 0,05 показала неоднородность полученных результатов у всех видов и гибридов, за исключением гибрида *Syringa × prestoniae*, у которого завязываемость плодов за три года наблюдений изменялась незначительно – от 20,9 до 22,9%. Среди сортов *Syringa vulgaris* однородность результатов плодоцветения по годам выявлена у 'Paul Deschanel', 'Mme Lemoine', 'Katherine Havemeyer'. Изоляция соцветий в период цветения в 2013 и 2014 гг. у большинства видов, гибридов и сортов *Syringa* имела результатом лишь единичные плоды в соцветиях или их отсутствие. Среди всех видов и гибридов в значительной степени отличалось плодоцветение *Syringa emodi*. В 2013 г. завязываемость плодов в условиях изоляции у этого вида составила 12,8%, что не имеет существенной разницы с плодоцветением в условиях свободного опыления (14,6%). Среди сортов *Syringa vulgaris* отмечена завязываемость плодов в 2013 г. у 'Paul Deschanel' – 7,1%. Значение этого показателя превышало показатель плодоцветения сорта в условиях свободного опыления в 2 раза. У всех видов, гибридов и сортов, завязавших плоды, неоднородность по годам подтверждена. Одной из основных причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *Syringa* может являться недостаточность опыления, которая обусловлена видовыми и сортовыми особенностями развития генеративных органов, нарушениями в их развитии, качеством пыльцевых зерен, а также спецификой климатических условий места проведения исследований. При изоляции соцветий плоды не завязывались или завязывались единично (плодоцветение от 0 до 12,8%). Семена в таких плодах обычно морфологически были сформированы. Таким образом, отсутствие плодов в условиях изоляции при высокой фертильности пыльцевых зерен (более 50%); отсутствие нарушений и аномалий в строении и развитии мужских и женских репродуктивных структур у всех видов и гибридов, за исключением сортов *Syringa vulgaris*, свидетельствовали о преобладании перекрестного типа опыления и малой вероятности самоопыления. Низкий процент завязываемости плодов при свободном опылении объясняется, главным образом, недостаточностью опылителей в г. Перми.

Все изученные показатели: потенциальная и реальная семенная продуктивность, коэффициент семенной продуктивности, плодоцветение, завязываемость плодов отражают состояние величины репродуктивного успеха исследованных древесных пород, используемых в озеленении г. Перми.

Список литературы

- Батыгина Т. Б. 2000. Семя и семенное размножение // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. С.246–247.
- Вайнагий И. В. 1990. Методика определения семенной продуктивности представителей семейства лютиковых // Бюлл. ГБС АН СССР. Вып. 15. С.86–90.
- Злобин Ю. А. 2000. Репродуктивное усилие // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т.3. Системы репродукции. С. 247–266.
- Левина Р. Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. Москва. 96 с.

Potential and real seed productivity of some tree species used in gardening in Perm

Novoselova L. V.^{1*}, Kolyasnikova N. L.², Zhakova S. N.²

¹Perm, Perm State National Research University

²Perm, Pryanishnikov Perm State Agro-Technological University

*E-mail: Novoselova@psu.ru

We studied the dependence of *Tilia cordata* Mill. seed production on the place of growing. Also the difference between wild and introduced species of *Padus avium* Mill. and *Padus maackii* (Rupr.) Korn. was showed and fruit/flower rate of different species, hybrids and varieties of *Siringa* in the PSU botanical garden was estimated. All these species are represented in the gardens, parks, boulevards and just along the roads, in the house areas and cemeteries of Perm. Real seed productivity of studied species was not high. One of the main reasons of it could be the lack of pollination, provided with specific and varietal features of generative organs development, quality of pollen and features of climate in the place of studies. All results: potential and real seed production, coefficient of productivity, fruit/flower rate and fruit formation, reflect the reproductive success of studied tree species, used in the gardening in Perm.

РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ У *EUPHORBIA LATHYRIS* D. (ПОДРОД *ESULA* PERS., *EUPHORBIA* L, *EUPHORBIACEAE*)

Нюкалова М. А.* , Жинкина Н. А., Титова Г. Е

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: mnyukalov@gmail.com

Род *Euphorbia* L. (около 2000 видов) – один из самых крупных родов сем. Euphorbiaceae, система которого постоянно пересматривается. Недавно система одного из подродов данного рода – подрода *Esula* Pers., выделенного в результате молекулярно-филогенетического анализа (Wurdack et al., 2005, и др.), была также существенно пересмотрена на основании ядерных (ITS) и хлоропластных (ndhF) маркеров (Riina et al., 2013). В новом филогенетическом древе подрода выделены 21 секция, две из которых (*Lagascae* Lázaro, *Lathyris* Dumort.) являются базальными, а остальные 17 секций объединены в две крупные продвинутое клады: клада I – секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. и *Helioscopia* Dumort., клада II – секции *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, *Tithymalus* (Gaertn.) Roep., *Esula* (Pers.) Dumort. и др. Новая система нуждается в проверке, в том числе, с привлечением эмбриологических признаков. Однако, из 450 видов подрода *Esula* эмбриологически изучено лишь около 50 видов, причем имеющиеся данные часто фрагментарны и противоречивы. К числу слабо изученных видов, в частности, относятся виды секций, лежащих в основании нового молекулярно-филогенетического древа.

Исходя из этого, целью настоящей работы являлось выявление характеристик развития семени у представителя базальной монотипной секции *Lathyris* подрода *Esula* – *Euphorbia lathyris* D., по которому имеются лишь отдельные данные по развитию зародышевого мешка (Modilewski, 1910).

E. lathyris – однолетнее травянистое растение, которое, однако, при интродукции в условия умеренного климата, по нашим наблюдениям, а также ряда других авторов (Wang et al, 2011), может вести себя как двулетник. Вид произрастает в регионах Средиземноморья и Восточной Азии, часто возле населенных пунктов и рассматривается некоторыми авторами как заносный или дичающий вид (Проханов, 1949, и др.). Предполагается, что *E. lathyris* мог возникнуть в культуре на заре земледелия – как возделываемое масличное растение. В настоящее время он также представляет перспективную культуру для получения биотоплива (Wang et al., 2011).

Материал был собран с растений, произрастающих в условиях интродукции на территории питомника БИН РАН (г. С.-Петербург) и в окрестностях Эколого-ботанической станции «Пятигорск» БИН РАН. Плоды и семена на разных стадиях развития фиксировали в смеси ФАА. Постоянные препараты изготавливали по общепринятой методике (Паушева, 1980). Срезы толщиной 12-14 мкм получали на микротоме Microm HM 325 (Carl Zeiss, Германия), препараты окрашивали сафранином и алциановым синим. Препараты анализировали с помощью микроскопа AxioPlan 2 (Carl Zeiss, Германия). Оценку внешней морфологии семян проводили с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-6390LA (Jeol Ltd., Япония) ЦКП БИН РАН.

Сформированный семязачаток *E. lathyris* гемитропный, крассинуцеллятный, битегмальный. Зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный (согласно Modilewski, 1910, развивается по моноспорическому Polygonum-типу), причем в семязачатке может формироваться до 2 дополнительных зародышевых мешков, как правило, отстающих в развитии от основного. Яйцеклетка и синергиды имеют

типичную полярность, синергиды с нитчатым аппаратом, отчетливо проявляющимся в ходе прогамной фазы; полярные ядра не сливаются до оплодотворения и находятся вблизи яйцевого аппарата. В клетках зародышевого мешка, а также в прилегающих клетках нуцеллуса выявляются крупные сферические включения.

Апикальная часть нуцеллуса с массивной клювовидной структурой, состоящей из 2-3-слойного нуцеллярного колпачка и многослойной париетальной ткани (9–10 слоев клеток). Эта структура, выступающая до оплодотворения из микропиле и примыкающая к плацентарному obturatorу (как и всех других видов молочаев), у данного вида имеет характерную коническую форму, с выраженной кольцевой бороздой на границе с остальной частью нуцеллуса; при этом длина нуцеллярного клюва примерно равна по длине остальной части нуцеллуса, а слои клеток его многослойной эпидермы (нуцеллярного колпачка) имеют продолжение в средней части нуцеллуса в виде слоя крупных клеток эпидермы. Базальная часть нуцеллуса также массивная, дифференцирована на бокаловидный подиум и колонковидный постамент. Клетки в средней части нуцеллуса относительно крупные, вакуолизованные и также подвергаются лизису в области прилегания к зародышевому мешку. Наружный интегумент 4-слойный, внутренний интегумент – 7–8-слойный (в апикальной части, в области формирования карункулы – более многослойный). В ходе прогамной фазы толщина внутреннего интегумента увеличивается (до 10–15 слоев клеток).

Специфической особенностью развития семязачатка и семени *E. lathyris* является формирование «тегминальной халазы», или эндобахихалазы (по терминологии Corner, 1976 и Bouman, Voese-winkel, 1984, соответственно), образующейся вследствие конгенитального объединения оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса (Шамров, 2008). По нашим представлениям, в результате процесса конгенитального срастания происходит разрастание сросшихся оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса и обрастание ими гипостазы и халазы вместе с проникающим в них окончанием проводящего пучка семязачатка, причем все структуры, вероятно, образуют единую синтетическую структуру. Следствием этого является необычное положение халазы в семязачатке – в основании внутреннего интегумента и формирование «гетеропиле».

После оплодотворения развивающимся семенам свойственно искривление морфологической оси (микропиле–халаза) и постепенное становление геми-кампилотропии (вследствие преобладания роста структур с антирафальной стороны семени). Также происходит обрастание внутренним интегументом нуцеллярного клюва, а наружным интегументом – внутреннего интегумента с окончательным формированием карункулы. Зародыш последовательно проходит стадии зиготы, проэмбрио, глобулярного, сердечковидного, торпедовидного, морфологически сформированного и зрелого зародыша. Эндоспермогенез нуклеарного типа; переход к клеткообразованию происходит на стадии глобулярного зародыша; при этом его узкий халазальный конец проявляет признаки гаусториальной активности (внедрение в подиум, крупные ядра, задержка клеткообразования); на поздних стадиях развития (в ходе формирования торпедовидного зародыша) его клетки заполняются обильными запасными веществами.

В ходе развития семени происходит постепенный лизис клеток париетальной ткани и средней части нуцеллуса в области прилегания к зародышевому мешку, хотя остатки париетальной ткани прослеживаются даже после стадии сердечковидного зародыша (оболочки клеток нуцеллярного колпачка, содержимое которых также лизирует, постепенно развивают механические утолщения и сохраняются в зрелом семени). Также лизису подвергаются и клетки постаменты, оболочки которых по мере роста гаусториального халазального конца формирующегося эндосперма, ослизняются, а клеточное содержимое разрушается.

В отличие от этого, структура подиума нуцеллуса претерпевает иные изменения. После оплодотворения и в ходе формирования проэмбрио в подиуме, а также в области эндобахихалазы продолжают активные клеточные деления, вследствие чего они становятся массивными и состоящим из большого числа мелких клеток (в клетках постаменты, по которым растет халазальный гаусториальный конец эндосперма, продолжают отмеченные выше процессы деструкции). К стадии глобулярного зародыша клетки подиума, особенно в его латеральной части, увеличиваются в размерах (с образованием нуцеллярной подушки), удлиняются и накапливают сферические включения, характерные для клеток париетальной ткани и средней части нуцеллуса (что сопровождается появлением аналогичных включений и в клетках паренхимы внутреннего интегумента). Начиная с этой стадии, отмечается проникновение окончаний проводящего пучка рафе в область гипостазы, и далее – в периферическую область подиума (вместе со специфическими удлиненными клетками неясной природы – с несколько утолщенными оболочками, окрашивающимися алциановым синим). На стадии сердечковидного зародыша этот процесс достигает максимума, что сопряжено со значительным расшире-

ем подиума, эндопахихалазы и халазальной части семени в целом, постепенным заполнением их клеток танинами (включая гипостазу), а также глубоким погружением халазального гаусториального конца эндосперма внутрь этих структур. В процессе дальнейшего развития клетки подиума постепенно подвергаются деструкции, что сопровождается постепенным исчезновением из них сферических включений; при этом халазальный конец эндосперма, который становится клеточным, заполняет полость разрушающегося подиума, окруженного сохраняющей целостность эндопахихалазой. К стадии морфологически сформированного зародыша в халазальной части семени сохраняются лишь остатки постаменты и подиума, клетки которого (как и клетки гипостазы и эндопахихалазы), полностью заполняются танинами.

Интегументы в процессе развития семени претерпевают существенные изменения, связанные с их преобразованием в тесту и тегмен. На ранних стадиях развития зародыша (проэмбрио, глобулярного зародыша) и эндосперма (в ценоцитной фазе) начинается дифференциация тегмена на экзотегмен, состоящий из 1 слоя клеток постепенно удлиняющихся клеток будущих макросклерид, и эндотегмен, состоящий из клеток вакуолизированной паренхимы, в которой также накапливаются сферические тела. В ходе поздних стадий развития (органогенеза в зародыше и клеточной стадии эндосперма) в удлиняющихся клетках экзотегмена отмечается постепенный лизис клеточного содержимого, сопровождающийся развитием мощных пористых утолщений клеточных стенок; происходит окончательное формирование мощного механического слоя макросклерид. Характерно, что рост клеток макросклерид экзотегмена на поздних стадиях развития является неравномерным: в отдельных участках они становятся несколько более длинными. Эндотегмен, наоборот, подвергается почти полной деструкции, за исключением слоя внутренней эпидермы, клетки которой дифференцируются по типу трахеидоподобных клеток (формирование кольчатых утолщений оболочек) и также входят в состав семенной кожуры зрелого семени. Теста в процессе развития дифференцируется на экзо-, эндо- и мезотесту, сохраняющиеся в зрелом семени; при этом число ее слоев местами увеличивается до 5–6 за счет дополнительных периклиальных делений клеток мезотесты (иногда и экзотесты), с образованием мелких бугорков. За счет этого процесса и удлинения макросклерид в отдельных участках экзотегмена создается характерная сетчато-морщинистая скульптура поверхности семени *E. lathyris*. Клетки разных слоев тесты при формировании приобретают достаточно четкие морфологические различия: клетки преимущественно однослойной экзотесты становятся крупными и сосочковидными (с утолщенной внешней полисахаридной оболочкой), клетки однослойной эндотесты – также крупными, но имеющими кубическую форму и плотную цитоплазму, клетки 3–4-слойной мезотесты – уплощенными, паренхиматозными и сильно вакуолизированными; при этом для клеток эндотесты зрелого семени характерно присутствие крупных монокристаллов в форме параллелепипеда или неправильной формы, тогда как для клеток мезо- и экзотесты – накопление большого числа мелких сферических тел, сходных по структуре со сферическими телами клеток нуцеллуса и эндотегмена и агглютинирующихся в процессе созревания в более крупные тела (сферокристаллы).

Зрелые семена *E. lathyris* яйцевидные, сетчато-морщинистые, неравномерно окрашенные, экзотегминальные, с карнукулой. Зародыш хорошо дифференцирован на органы (семядоли, апекс побега, апекс корня и гипокотиль). Эндосперм массивный, с обильными запасными веществами и выраженным слоем клеток эпидермы с утолщенными оболочками в области контакта с остатками подиума; халазальный конец эндосперма погружен в сохраняющуюся ткань эндопахихалазы и остатков подиума, заполненных танинами. Семенная кожура состоит из 5–6-слойной тесты, а также тегмена, представленного мощным слоем неравномерно удлиненных макросклерид, остатками внутренних слоев эндотегмена и слоем трахеидоподобных клеток внутренней эпидермы последнего. Специализированные структуры микропилярной части зрелого семени представлены эпистазой, вдающейся в длинный канал микропиле, выстланный клетками эпидермы и нескольких нижележащих слоев, также с лигнифицированными стенками.

Таким образом, наше исследование показало, что общий ход развития семени у *E. lathyris* в целом сходен с таковым у других исследованных видов рода *Euphorbia* (Комар, 1992, и др.). Вместе с тем, детальный анализ формирования семени и сопряженности развития его структур у *E. lathyris* позволил выявить ряд характерных особенностей этого процесса у данного вида: специфическая форма массивной клювовидной структуры нуцеллуса; функционирование халазального конца эндосперма как гаустория, его достаточно глубокое погружение в ткань подиума и эндопахихалазы; неравномерное удлинение клеток макросклерид экзотегмена; вхождение в состав семенной кожуры зрелого семени клеток внутренней эпидермы эндотегмена, дифференцированных по типу трахеидоподобных клеток; наличие массивной эндопахихалазы и подиума, в ткани которых после глобулярной стадии развития зародыша отмечается вхождение окончаний проводящего пучка вместе со спе-

цифическими удлинёнными клетками неясной природы. Сочетание ряда признаков строения халазальной части семени у *E. lathyris* (наличие массивной расширенной эндопахихалазы; достаточно глубокое погружение в нее халазального конца эндосперма; формирование определенной системы постхалазального ветвления в семени) свидетельствует о том, что данный вид характеризуется достаточно типичной эндопахихалазой, свойственной ряду родов сем. Euphorbiaceae (Corner, 1976). При наличии эндопахихалазы, хотя и более редуцированной, также было выявлено нами ранее у ряда других видов подрода *Esula* (Титова и др., 2015, 2017), что опровергает точку зрения об отсутствии пахихалазы в семени видов рода *Euphorbia* (Tokuoka, Tobe, 1995).

Работа выполнена при поддержке Российского Фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-01809).

Список литературы

Титова Г. Е., Яковлева О. В., Жинкина Н. А. 2015. Развитие семени у *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae) // Бот. журн. Т. 100, № 3. С. 226–248.

Corner E. J. H. 1976. The seeds of Dicotyledons. Vol. 1. Cambridge. 311p.

Riina R., Peirson J. A., Geltman D. V. et al. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Taxon. Vol. 62, N 2. P. 316–342.

Seed development of the *Euphorbia lathyris* D. (subgenus *Esula* Pers., *Euphorbia* L., Euphorbiaceae)

Nyukalova M. A.*, Zhinkina N. A., Titova G. E.
St. Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: mnyukalov@gmail.com

The genus *Euphorbia* is one of the largest genera of the Euphorbiaceae family. The system of the subgenus *Esula* genus *Euphorbia* was recently revised, with molecular phylogenetic data (Riina et al., 2013), and requires thorough embryological investigation. Based on this, the purpose of this work is the examination of the seed development peculiarities in the *E. lathyris*. Thus, we found that the general course of the seed development is generally similar to that of other species of this genus. We have also established few distinctive features: specific form of massive beak-shaped nucellus structure, the presence of massive endopachychalaza and podium, which were penetrated by the tip of the conductive bundle along with specific elongated cells. And the development of the seed posthalasal branching system, as a result of the formation of tracheid-like annular thickenings of the inner endotegmen epidermis.

НУЖНА ЛИ АПЕРТУРА ПЫЛЬЦЕВОМУ ЗЕРНУ?

Полевова С. В.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

E-mail: svetlanapolevova@mail.ru

Пыльцевые зерна цветковых растений изучены достаточно полно, чтобы сделать обобщение о сценарии развития спородермы. В построении оболочки пыльцевого зерна играют большую роль несколько структур: эктэкзина, эндэкзина, интина и апертура. При этом первые три структуры составляют спородерму как во внеапертурных участках, так и в апертуре. Однако развитие и функционирование апертуры как специализированного участка спородермы может описываться отдельно, так как апертура обладает функциональной и структурной целостностью.

Формирование спородермы микроспор начинается после мейоза. Материнские клетки микроспор начинают откладывать специальную каллозную оболочку перед мейозом, что определяет обособление каждой клетки от соседей. После мейоза каждая микроспора продолжает откладывать каллозную оболочку, развивая свою собственную обособленность. Специальная каллозная оболочка – временное образование, и под её защитой микроспора начинает строить свою собственную спородерму. В первую очередь начинается формирование структур дающих начало эктэкзине: примэкзина и матрикс примэкзины. Волокнистый матрикс занимает все промежутки между элементами примэкзины. Как правило, примэкзина представлена осмиофильными гранулами приуроченными к выпуклостям плазмалеммы. К моменту растворения каллозной оболочки примэкзина состоит уже из протостолбиков и протопокрова. Основания протостолбиков соединяются тонкой ламеллой с белой линией, которая дает начало подстилающему слою и эндэкзине. В дальнейшем эктэкзина только накапливает спорополленин на готовой основе и может нарастить надпокровные образования скульптуры.

С момента растворения каллозной оболочки активно формируется новый слой в оболочке микроспоры – эндэкзина. Ее начало связано с ламеллярными структурами копирующими форму плазмалеммы на коротких отрезках. Таких ламелл эндэкзины в онтогенезе микроспоры может обра-

зоваться центростремительно довольно много. В какой-то момент подстраивание ламелл заменяется накоплением осмиофильных пластин и/или гранул неправильной формы. При высыхании полости пыльника и окончательном созревании пыльцевого зерна эндэксина перестает накапливаться, а разрастающийся мужской гаметофит сплющивает, растягивает и прижимает эндэксину к эктэксине. В этот момент эндэксина меняет свою электронную плотность относительно эктэксины и прорывается ингиной в аперттурах.

Начало отложения ингины скоррелировано с первым митозом, образованием мужского гаметофита из микроспоры. Ингина откладывается из содержимого мелких вакуолей и при исследовании на ТЭМ она выглядит гомогенной. По мере созревания пыльцевого зерна толщина ингины возрастает, часто неравномерно. Новый взрыв активности ингины наступает при попадании пыльцевого зерна на рыльце пестика, когда происходит гидратация и прорастание пыльцевой трубки. Клеточная стенка пыльцевой трубки отличается по электронной плотности и, соответственно, по химизму от ингины.

Апертура в полном своем выражении затрагивает все слои оболочки пыльцевого зерна. В эктэксине заложение апертуры выражается в том, что элементы примэксины и, соответственно, эктэксинины не формируются. Плазмалемма в этих местах остается ровной, спокойной. При инициации первой ламеллы с белой линией в местах будущих апертур плазмалемма инвагинирует и ламеллы перекрывают образовавшееся пространство в первую очередь. Параллельно эндэксине и в непрерывной связи с ней на месте будущей апертуры формируется ламеллярное линзовидное тело. При формировании ингины ее толщина увеличивается под апертурами в наибольшей степени. Ингина вытесняет ламеллы линзовидного тела к краям апертуры и формирует поверхность, которая будет контактировать с рыльцем и прорастет пыльцевой трубкой.

В природе реализовано большое количество вариантов строения спородермы и выраженности в ней апертуры. Может выпасть программа формирования эксинины и тогда оболочка пыльцевого зерна формируется ингиной (например, *Zostera*). Если программа развития эктэксинины реализуется не до конца, а эндэксинины не реализуется совсем, получают варианты омниапертурной пыльцы, например, ароидные или *Persea americana* (Gabarayeva et al., 2010).

Программа развития апертуры может включаться и выключаться на разных стадиях развития микроспоры и пыльцевого зерна. Если апертура начала свое развитие при формировании примэксинины, то мембрана апертуры будет сформирована ингиной. Если апертура начала развиваться после формирования примэксинины, то апертурная мембрана будет украшена скульптурными элементами. Апертура может сформироваться силами одной ингины, например у *Aristolochia clematitidis* (Polevova, 2015), на самой последней стадии созревания пыльцевого зерна. Выключиться программа развития апертуры тоже может в любой момент. Так, у *Aristolochia manshuriensis* апертура прекращает формироваться после заложения эндэксинины и формируются безапертурные пыльцевые зерна (Polevova, 2017). Еще чаще встречаются варианты, когда программа развития апертур в эктэксине включается в шести местах, а в эндэксине – только в трех. Таким образом, получается, что апертура не так уж и нужна пыльцевому зерну. Вполне жизнеспособны виды с пыльцой невероятной красоты и все усложнения ультраструктуры оболочки не мешают семенному размножению.

Список литературы

Полева С. В. 2017. Темпы развития спородермы у *Aristolochia clematitidis* и *Aristolochia manshuriensis* // Бюлл. Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 122, №4. С. 96–101.

Gabayeva N. I., Grigorjeva V. V., Rowley J. R. 2010. A new look at sporoderm ontogeny in *Persea americana* and the hidden side of development // *Annals of Botany*. Vol. 105, N6. P. 939–955.

Polevova S. V. 2015. Ultrastructure and development of sporoderm in *Aristolochia clematitidis* (Aristolochiaceae) // *Review of Palaeobotany and Palynology*. Vol. 222. P. 104–115.

Does pollen grains need an aperture?

Polevova S. V.

Moscow, Lomonosov Moscow State University

E-mail: svetlanapolevova@mail.ru,

Scenarios for the development of ectexine, endexine and intine are briefly described. Programs for the development of these structures cannot be fully realized. The formation of endexine may fall out. The aperture development program can not only turn on at any time during the sporoderm development, but also shut down at any time. An aperture development in different layers of the sporoderm may not coincide in time and location. For example, six apertures form in ectexine and only three form in endexine. The over complications of the sporoderm ultrastructure do not interfere with successful seed reproduction.

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ДРЕВО ПОДРОДА *ESULA* РОДА *EUPHORBIA* В СВЕТЕ ДАННЫХ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ (РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ)

Титова Г. Е*, Яковлева О. В., Жинкина Н. А., Пушкарева Л. А., Ньюкалова М. А., Гельтман Д. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

*E-mail: galina_titova@mail.ru

Подрод *Esula* Pers. – один из 4 подродов рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae), выделенных на основании молекулярно-филогенетического анализа (Steinmann, Porter, 2002; Bruyns et al., 2006; Horn et al., 2012). Недавно система подрода *Esula* была существенно пересмотрена с использованием ядерных (ITS) и хлоропластных (*ndhF*) маркеров (Riina et al., 2013; Гельтман, 2013, и др.). На основании построения филогенетического дерева выделены 21 секции, две из которых (*Lagascae* Lázaro, *Lathyris* Dumort.) являются базальными, а остальные объединены в две крупные продвинутые клады: клада I – секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh. и *Helioscopia* Dumort., клада II – секции *Myrsiniteae* (Boiss.) Lojac., *Pithyusa* (Raf.) Lázaro, *Tithymalus* (Gaertn.) Roep., *Esula* (Pers.) Dumort. и др. (всего 17 секций). Новая система нуждается в проверке с использованием морфологических, анатомических, эмбриологических и других признаков. К их числу относятся характеристики развития семени, которые, однако, изучены недостаточно (из 450 видов подрода в этом отношении изучено около 20 видов).

Цель настоящей работы состояла в сравнительном анализе развития семени у 14 видов из 7 секций подрода *Esula*, относящихся к разным кладам его филогенетического дерева: базальная клада – *Euphorbia lathyris* Dumort. (секция *Lathyris*), клада I – *E. komaroviana* Prokh., *E. rupestris* C.A. Mey. (секция *Holophyllum*), *E. palustris* L., *E. squamosa* Willd., *E. soongarica* Boiss., *E. condylocarpa* M. Bieb., *E. procera* Bieb. (секция *Helioscopia*); клада II – *E. myrsinites* L. (секция *Myrsiniteae*), *E. stepposa* Zoz (секция *Pithyusa*), *E. virgata* Waldst. et Kit., *E. cyparissias* L., *E. iberica* Boiss. (секция *Esula*) и *E. peplus* L. (секция *Tithymalus*). В исследовании использовали методы СМ, СЭМ и ТЭМ.

Установлено, что развитие семени у изученных видов происходит в целом однотипно. Всем видам свойственно формирование гемитропного, красинуцеллярного, битегмального семязачатка, клювовидной структуры в апикальной части нуцеллуса и подиума и постаментга в его базальной части. Зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный (большинство видов) или 13-клеточный, 16-ядерный (*E. palustris*, *E. soongarica*, *E. procera*). Parietalная ткань многослойная; нуцеллярный колпачок – 2–3-слойный (в латеральной части). Внутренний интегумент 7–8-слойный, наружный – 4-слойный.

Специфической особенностью развития семязачатка и семени всех исследованных видов является формирование «тегминальной халазы», или эндопахихалазы (по терминологии Corner, 1976 и Bouman, Boesenwinkel, 1984, соответственно), образующейся вследствие конгенитального объединения оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса (Шамров, 2008). По нашим представлениям, в результате последнего процесса происходит разрастание сросшихся оснований внутреннего интегумента и нуцеллуса и обрастание ими гипостазы и халазы вместе с проникающим в них окончанием проводящего пучка семязачатка, причем все структуры, вероятно, образуют единую синтетическую структуру. Следствием этого является необычное положение халазы в семязачатке – в основании внутреннего интегумента («тегминальная халаза»), и формирование «гетеропиле» (узкого основания наружного интегумента, через которое проводящий пучок проникает во внутренний интегумент, в эндопахихалазу).

После оплодотворения развивающимся семенам всех видов свойственно искривление морфологической оси (микропиле–халаза) и постепенное становление их кампилотропии. Вследствие преобладания роста структур с антирафальной стороны семени становятся геми-кампилотропными, а у ряда видов – кампилотропными (легкий изгиб не только нуцеллуса и эндосперма, но и зародыша у *E. lathyris*, *E. myrsinites*, *E. palustris* и ряда других видов). Также происходит обрастание внутренним интегументом нуцеллярного клюва, а наружным интегументом – внутреннего интегумента с образованием карункулы. Всем видам свойственно формирование дифференцированного на органы зародыша и массивного эндосперма с обильными запасными веществами. Эмбриогенез включает стадии зиготы, проэмбрио, глобулярного, сердечковидного, торпедовидного и морфологически сформированного зародыша. Эндоспермогенез нуклеарного типа; переход к клеткообразованию происходит на стадии глобулярного зародыша; при этом его халазальный конец проявляет признаки гаусториальной активности (внедрение в подиум, крупные ядра, задержка клеткообразования).

Семена экзотегминальные. Семенная кожура формируется с участием обоих интегументов, но основную механическую нагрузку выполняет тегмен – производный внутреннего интегумента, число

слоев которого в ходе начальных стадий развития зародыша увеличивается (до 10–14 и более). При этом наружная эпидерма внутреннего интегумента преобразуется в мощный экзотегмен (состоящий из слоя макросклерид, сохраняющихся в зрелом семени), тогда как внутренние слои – в эндотегмен (представленный клетками паренхимы, большей частью подвергающихся деструкции на поздних стадиях развития у большинства видов). В отличие от этого, все клетки тесты в процессе развития семени сохраняют целостность; после стадии глобулярного зародыша происходит ее дифференциация на экзо- мезо- и эндотесту (производные наружной эпидермы, внутренних слоев и внутренней эпидермы наружного интегумента, соответственно, представленные в основном клетками паренхимы). Для ряда видов (*E. lathyris*, *E. squamosa*, и др.) характерны дополнительные нерегулярные деления клеток мезотесты (иногда и экзотесты), приводящие к увеличению числа слоев тесты и формированию ее видоспецифичной поверхностной скульптуры. Специализированные структуры микропилярной и халазальной части зрелого семени представлены эпистазой (остатками клеток нуцеллярного колпачка с лигнифицированными клеточными стенками; париетальная ткань разрушается) и эндопахихалазой (включая гипостазу), клетки которой заполняются в ходе созревания семени танинами (постамент и свободная часть подиума почти полностью подвергаются деструкции).

Несмотря на значительную общность характеристик развития семени, изученные виды подрода *Esula* различаются по комплексу следующих признаков:

1) По степени красинуцеллярности семязачатков: наличие массивной париетальной ткани (до 7–12 слоев клеток) и массивного подиума (до 10 слоев клеток) у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum*, *Helioscopia*, *Myrsiniteae* и *Pithyusa*. Виды секций *Esula* и *Tithymalus* обладают менее развитыми париетальной тканью и подиумом (до 5–6 слоев).

2) По степени массивности эндопахихалазы и глубине погружения в нее халазального конца эндосперма: наличие массивной эндопахихалазы (до 9–10 слоев клеток) и значительного погружения в нее халазального конца эндосперма у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum*, *Helioscopia* и *Myrsiniteae*. Виды секции *Pithyusa*, *Esula* и *Tithymalus*, обладают более слабо выраженной эндопахихалазой (до 5–7 слоев в секции *Pithyusa* и 3–4 слоев в секциях *Esula* и *Tithymalus*) и отсутствием погружения в нее эндосперма.

3) По степени развития системы постхалазального ветвления проводящего пучка рафе в семени: вхождение его окончаний в гипостазу, основание тегмена и подиум нуцеллуса у видов секций *Lathyris*, *Holophyllum*, *Helioscopia* и лишь в гипостазу и основание тегмена – у видов секций *Myrsiniteae*, *Pithyusa*, *Esula* и *Tithymalus*.

4) По характеру специализации клеток эндотегмена: дифференциация трахеидоподобных клеток в его поверхностном слое (в области прилегания к эндосперму) и их вхождение в состав семенной кожуры зрелого семени у видов секций *Lathyris* (*E. lathyris*), *Holophyllum* (*E. komaroviana*) и *Myrsiniteae* (*E. myrsinites*); дифференциация клеток эндотегмена по типу гидроцитных у отдельных видов секции *Helioscopia* (*E. palustris*). У остальных видов такой специализации клеток эндотегмена не выявлено.

5) По признаку наличия/отсутствия сферокристаллов в клетках тесты. Для видов секций *Lathyris*, *Myrsiniteae*, *Pithyusa*, *Esula* и *Tithymalus* характерно образование в клетках тесты специфических сферических тел, идентифицированных ранее как сферокристаллы. В отличие от этого, видам секций *Holophyllum* и *Helioscopia* наличие сферокристаллов в тесте не свойственно (см. Гельтман и др., 2014).

Наряду с этим выявлены и другие, более частные различия: по наличию межклетников в ткани нуцеллуса – в области его основания (*E. myrsinites* и *E. stepposa*; у остальных видов отсутствуют); по числу слоев тесты, характеру локализации в ней сферокристаллов (в мезо- и экзотесте, или только в мезотесте), степени их обилия и выходу/выходу на поверхность тесты (см. Гельтман и др., 2014), и другие.

Анализ полученных данных позволяет заключить, что виды двух крупных продвинутых клад подрода *Esula* различаются главным образом по комбинации двух устойчивых признаков: 1) особенностям развития халазальной части семени (степень массивности эндопахихалазы и развития системы постхалазального ветвления); 2) наличию/отсутствию сферокристаллов в тесте (см. также Титова и др., 2017). Виды клады I характеризуются большей степенью массивности эндопахихалазы и вхождением окончаний проводящего пучка в подиум нуцеллуса, что сопряжено с отсутствием сферокристаллов в тесте. Видам клады II свойственна меньшая степень массивности эндопахихалазы и блокирование вхождения окончаний проводящего пучка на уровне гипостазы (их проникновения в подиум

не наблюдается), что сопряжено с присутствием сферокристаллов в тесте; определенное исключение составляет *E. myrsinites* (секция *Myrsiniteae*) с относительно массивной эндопахихалазой, то есть, ее промежуточным состоянием по данному признаку.

Различия по этим и другим признакам развития семени между видами базальной клады *Lathyris*, клад I и II являются менее четкими, однако достаточно логично укладываются в новое молекулярно-филогенетическое древо подрода *Esula* с точки зрения классических представлений об эволюционной значимости эмбриологических признаков. В частности, виды секций, расположенных в основании древа или близко к его основанию (секции *Lathyris*, *Holophyllum*, *Helioscopia*, *Myrsiniteae*), проявляют значительное сходство по таким признакам, как большая степень крассинуцеллярности семязачатков и наличие достаточно типичной эндопахихалазы в семени (ее массивность, погружение в нее халазальной части эндосперма, более выраженная система постхалазального ветвления). Это сходство усиливается сходной специализацией клеток эндотегмена их семени на поздних стадиях развития у ряда видов (дифференциация клеток внутренней эпидермы по типу трахеидоподобных клеток и их сохранение в составе семенной кожуры зрелого семени у *E. lathyris*, *E. komaroviana* и *E. myrsinites*; специализация клеток эндотегмена по типу гидроцитных клеток у *E. palustris*), что дополняет систему их постхалазального ветвления (Тигова и др., 2015). В отличие от этого, виды секций, удаленных от основания древа (*Pithyusa*, *Esula*, *Tithymalus*), обладают меньшей степенью крассинуцеллярности семязачатков и менее типичной эндопахихалазой семени, что свидетельствует об определенной редукции их структур и во многом согласуется с представлениями о направлениях эволюции семязачатка и семени цветковых растений (см. Шамров, 2008). Несколько иная комбинация признаков, наблюдаемая в секциях *Myrsiniteae* и *Helioscopia* (относительно слабое погружение халазального конца эндосперма в эндопахихалазу у видов этих секций, менее развитая система постхалазального ветвления у *E. myrsinites*), не противоречит этим представлениям, а отражает поэтапность процессов редукции структур семени в двух крупных продвинутых кладах подрода *Esula*.

Особый интерес представляет комбинация признаков в секции *Lathyris*, которая занимает базальное положение на деревьях подрода *Esula*, построенных на основании хлоропластных маркеров и при комбинированном анализе, но промежуточное положение между секциями *Myrsiniteae* и *Pithyusa* на древе, построенном с использованием ядерных маркеров (Riina et al., 2013). По большинству признаков (массивная эндопахихалаза, погружение в нее эндосперма, более развитая система постхалазального ветвления) эта секция сходна с видами секций клады I, что может свидетельствовать о правомерности ее положения в основании древа подрода *Esula*. В то же время, присутствие сферокристаллов в тесте семени в этой секции, может свидетельствовать и о правомерности ее положения рядом с секциями *Myrsiniteae* и *Pithyusa*; при этом сравнение развития семени в секциях *Lathyris*, *Myrsiniteae* и *Pithyusa* скорее говорит о большей близости секции *Lathyris* к секции *Myrsiniteae*, чем *Pithyusa* (большая массивность эндопахихалазы и относительно глубокое погружение в нее халазального конца эндосперма у *E. lathyris* и *E. myrsinites* по сравнению с *E. stepposa*). Для выяснения этого вопроса необходимы данные по другим видам подрода *Esula*, особенно из секции *Lagascae*, располагающейся в основании древа.

В целом, различия в соотношении объема подиума и эндопахихалазы у изученных видов клад I и II (в сравнении с базальной кладой *Lathyris*), вероятно, свидетельствует о разных направлениях эволюционного преобразования халазальной части их семени – по пути сохранения массивности подиума (при слабой редукции эндопахихалазы) в кладе I, и, наоборот – по пути уменьшения массивности подиума (при большей редукции эндопахихалазы) в кладе II. При этом редукция эндопахихалазы в кладе II, сопровождающаяся определенной редукцией окончаний проводящего пучка (их вхождения в подиум нуцеллуса), очевидно, приводит к накоплению избыточных продуктов метаболизма семени в клетках тесты (в виде особых сферических тел, преобразующихся на поздних стадиях развития в сферокристаллы) и их выведению у ряда видов на поверхность семени.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 13-04-00541 и 16-04-01809).

Список литературы

Гельтман Д. В., Яковлева О. В., Медведева Н. А., Тигова Г. Е. 2014. Значение признака наличия сферокристаллов в семенной кожуре для систематики подрода *Esula* Pers. (*Euphorbia* L., *Euphorbiaceae*) // «Карпология и репродуктивная биология высших растений». Материалы II всероссийской конференции, посвященной памяти профессора А. П. Меликяна (Москва, 1-3 октября, 2014 г.). М. С. 136–139.

Титова Г. Е., Яковлева О. В., Жинкина Н. А. 2015. Развитие семени у *Euphorbia palustris* (Euphorbiaceae) // Бот. журн. Т. 100, № 3. С. 226–248.

Титова Г. Е., Яковлева О. В., Жинкина Н. А., Пушкарева Л. А., Гельтман Д. В. 2017. К сравнительной эмбриологии подрода *Esula* Pers. рода *Euphorbia* (Euphorbiaceae): развитие семени у видов секций *Holophyllum*, *Helioscopia*, *Esula* и *Tithymalus* // «Систематика и эволюционная морфология растений». Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова. М. С. 382–386.

Riina R., Peirson J. A., Geltman D. V., et al. 2013. A worldwide molecular phylogeny and classification of the leafy spurge, *Euphorbia* subgenus *Esula* (Euphorbiaceae) // Taxon. Vol. 62, N 2. P. 316–342.

The molecular–phylogenetic tree of subgenus *Esula* (genus *Euphorbia*) in the light of the data of comparative embryology (seed development)

Titova G. E*, Yakovleva O. V., Zhinkina N. A., Pushkareva L. A., Nyukalova M. A., Geltman D. V.
Saint-Petersburg, Komarov Botanical Institute RAS

*E-mail: galina_titova@mail.ru

In result of comparative analysis of seed development in 14 species from 7 sections of subgenus *Esula* Pers. (*Euphorbia*) the main differences between its two large clades have been revealed: on the degree of endopachichalaza and postchalazal branching development in seed and on the presence/absence of sphaerocrystals in testa. The hypothesis about different evolutionary trends of seed chalazal part development (in the range of these clades) is proposed; the reason of appearance of sphaerocrystals in seed testa in species of one from the two clades is explained (from the point of view of seed postchalazal branching system reduction).

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНДОТЕЛИЯ И СМЕЖНЫХ С НИМ ТКАНЕЙ СЕМЯЗАЧАТКА У НОРМАЛЬНЫХ И ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТОМАТА

Чабан И.А.*¹, Халилуев М.Р.^{1,2}, Баранова Е.Н.¹, Кононенко Н.В.¹,
Богоутдинова Л.Р.^{1,2}, Смирнова Е.А.^{1,3}

¹Москва, Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной биотехнологии

²Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА им. К. А. Тимирязева

³Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

*E-mail: inna_chaban@rambler.ru.

Одной из основных особенностей гистогенеза семязачатка томата (*Solanum lycopersicum* L.) является дифференциация из внутреннего слоя его единственного интегумента новой самостоятельной ткани – эндотелия, образующего дополнительный пограничный слой вокруг зародышевого мешка. При определенных условиях, в отсутствие оплодотворения, эндотелий продолжает пролиферировать, разрушая тем самым зародышевый мешок. Эту особенность эндотелия у представителей семейства Solanaceae отмечали многие исследователи, изучавшие гистогенез гибридных растений. Наличие псевдозародышевой ткани в семязачатках партенокарпических плодов томата и некоторые черты ее строения были показаны в ряде исследований (Lin et.al., 1983; Mazzucato et.al., 1998; Kataoka et.al., 2003). Однако, структура клеток этой ткани, тем более, в процессе ее разрастания и существования, не изучалась. Практически нет сведений и по структуре клеток эндотелия в семязачатке обычных томатов.

Целью нашего исследования было получение новых данных об основных закономерностях развития эндотелия на разных этапах онтогенеза семязачатка обычного томата, а также изучение структурных преобразований клеток эндотелия при формировании им псевдозародышевой ткани в семязачатках трансгенных томатов с нарушениями морфогенеза генеративных органов. В качестве объектов для цитоэмбриологического анализа использовали растения томата селекционной линии ЯЛФ, а также трансгенные растения этой линии, полученные в результате агробактериальной трансформации (Халилуев и др., 2010).

Ранее нами было показано (Халилуев, Чабан и др., 2014), что у трансгенных растений с вегетативно наследуемыми аномалиями, нарушений в формировании женского гаметофита не наблюдалось. Однако, из-за аномалий в развитии мужского гаметофита, оплодотворение не происходит. Тем не менее, завязь разрастается, образуя партенокарпические плоды с недоразвитыми семязачатками.

Эмбриологический анализ этих семязачатков показал, что продолжающий пролиферировать эндотелий на месте зародышевого мешка формирует меристематическую ткань.

Для электронно-микроскопического изучения деталей развития семязачатка обычного томата с помощью световой микроскопии были выбраны фазы, которые по времени и степени развития семязачатка коррелируют с фазами развития аномального семязачатка трансгенного томата.

На самом раннем этапе своего формирования, в фазе одноядерного зародышевого мешка клетки эндотелия у всех линий томата имеют типичную для меристематических клеток ультраструктуру – крупное ядро и плотную цитоплазму с многочисленными свободными рибосомами. Клетки эндотелия связаны с клетками интегументальной паренхимы многочисленными плазмодесмами. После оплодотворения в зародышевом мешке семязачатка обычных томатов образуются и растут зародыш и целлюлярный эндосперм. Эндотелий теряет плазмодесмы и отделяется от начавших гнить (путем программированной клеточной гибели - ПКГ) клеток интегумента. Дальше он дифференцируется как самостоятельная однослойная ткань, сопряженная с ростом зародышевого мешка. Гибнущие клетки паренхимы интегумента формируют зону лизиса. Особенно хорошо эта зона выражена в фазе глобулярного зародыша. В семязачатках аномальных трансгенных растений, из-за отсутствия оплодотворения, зародыш и эндосперм не образуются. Однако, пролиферация клеток эндотелия не блокируется, вследствие чего он начинает заполнять пространство, ранее занятое зародышевым мешком. В итоге формируется ткань, имитирующая зародыш. Разрастаясь, псевдозародышевая ткань сдавливает внутренние слои клеток интегументальной паренхимы, в результате чего полностью изолируется от интегумента зоной сплюснутых мертвых клеток. При этом толщина самого интегумента и количество слоев в нем (20–24) остаются неизменными. Окончательный размер такого семязачатка соответствует размеру нормального в фазе глобулярного зародыша.

Электронно-микроскопическое исследование семязачатков нормальных томатов в фазе шаровидного зародыша показало, что основной особенностью клеток эндотелия является сильно развитый эндоплазматический ретикулум (ЭПР), часто образующий участки эргастоплазмы.

В клетках периферического слоя эндосперма, граничащего с эндотелием, преобладающей структурой также является мощно развитый ЭПР. Он буквально пронизывает цитоплазму по всему объему клетки, однако заметно отличается от ЭПР эндотелия. В клетках эндосперма ЭПР не однороден – его плоские гранулярные цистерны чередуются с более многочисленными, расширенными трубчатыми структурами, в меньшей степени покрытые рибосомами. Эти разные по происхождению ткани отделены друг от друга неравномерным по ширине электронно-светлым пространством, которое заполнено гранулярно-фибрилярными элементами и идентифицируется как полисахаридная слизь. В фазе торпедовидного зародыша клетки эндотелия по своей ультраструктуре вновь становятся похожими на меристематические – в цитоплазме наблюдаются лишь отдельные профили ЭПР и много свободных рибосом. Оболочки клеток выглядят аморфными из-за наличия полисахаридной слизи. В таком виде эндотелий сохраняется почти до полного созревания семени. Клетки эндосперма на этом этапе развития в значительной степени дегидратированы и отделены от эндотелия тонким слоем кутикулы.

Ультраструктурный анализ клеток псевдозародышевой ткани выявил, что они содержат вакуолизованную цитоплазму, слабо развитый ЭПР, много свободных рибосом и крупные ядра. Цитометрический анализ таких ядер показал, что многие из них являются полиплоидными. Заключение внутри толстого слоя мертвых клеток интегументальной паренхимы, псевдозародыш имеет предел для своего развития. Поэтому в его клетках начинают происходить необратимые изменения, характерные для программируемой клеточной гибели (ПКГ) – в ядрах наблюдается потеря контакта хроматина с ядерной оболочкой и формирование крупных агрегатов хроматина. В результате происходит разрушение этой ткани и превращение ее в аморфную массу.

Проведенное нами исследование показало, что в ходе своего развития клетки эндотелия несколько раз меняют свою структуру, что соответствует функциональным изменениям, происходящим на разных этапах развития зародышевого мешка и всего семязачатка. Сформировавшись как дополнительный покровный слой, эндотелий, выполняет, по-видимому, барьерную функцию, защищая растущий молодой спорофит от разрушающихся клеток интегумента, а также от обезвоживания, благодаря пропитанным слизью оболочкам.

Наличие в клетках эндотелия хорошо развитого гранулярного ЭПР может свидетельствовать о секреторной функции этой ткани, особенно в период раннего эмбриогенеза (шаровидная фаза).

Предполагается, что клетки эндотелия синтезируют гидролитические ферменты, которые необходимы для полного лизиса мертвых клеток интегументальной паренхимы.

Отделение эндотелия от интегумента и дифференциация его как самостоятельной ткани происходит одновременно с обособлением периферического слоя клеток в эндосперме и с образованием слизистой зоны. По нашим предварительным данным в этом процессе принимают участие обе ткани. Слизь способствует независимому росту эндотелия параллельно с развивающимся эндоспермом. Отсутствие структурных барьеров между эндотелием и эндоспермом свидетельствует о том, что на ранних этапах развития они связаны функционально.

Несомненно, что именно ранняя дифференциация и независимое развитие эндотелия в семязачатке томатов способствует тому, что при определенных условиях он легко отделяется от интегумента и продолжает пролиферировать. Генетически запрограммированные на дифференцировку, в координации с ростом и развитием зародышевого мешка, клетки эндотелия, в отсутствие эндосперма, не могут перейти ко второй фазе своей дифференциации, как это происходит в нормальных семязачатках, и остаются меристематическими. В результате в них не формируются структуры, необходимые для секреции ферментов, способствующих лизису мертвых клеток интегумента. Именно это, на наш взгляд, является основной причиной отсутствия так называемой зоны лизиса. В результате псевдозародышевая ткань оказывается в окружении сплюснутых мертвых клеток внутренних слоев интегумента

Наши результаты подтверждают существующее мнение, что именно пролиферация эндотелия и формирование псевдозародыша индуцирует процесс образования партенокарпических плодов у трансгенных растений томата.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-00658).

Список литературы

Халилуев М. Р., Харченко П. Н., Долгов С. В. 2010. Генетическая трансформация томата (*Solanum lycopersicum* L.) генами защитных хитинсвязывающих белков и антимикробных пептидов // Известия ТСХА. № 6. С. 75–83.

Халилуев М. Р., Чабан И. А., Кононенко Н. В., Баранова Е. Н., Долгов С. В., Харченко П. Н., Поляков В. Ю. 2014. Аномалии в развитии флоральной меристемы у трансгенных растений томата не зависят от экспрессии генов, кодирующих защитные PR-белки и антимикробные пептиды // Онтогенез. Т. 45, № 1. С. 28–41.

Kataoka K., Uemachi A., Yazawa S. 2003. Fruit growth and pseudoembryo development affected by uniconazole, an inhibitor of gibberellin Biosynthesis, in pat-2 and auxin-induced parthenocarpic tomato fruits // Sci Hort. Vol. 98, N 1. P. 9–16.

Lin S., Splittstoesser W. E. and George W. L. 1983. A comparison of normal seeds and pseudoembryos produced in partenocarpic fruits of "Severianin" tomato // Hort. Sci. Vol. 18. P. 75–76.

Mazzucato A., Taddei A. R., Soressi G. P. 1998. The parthenocarpic fruit (pat) mutant tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) sets seedless fruits and has aberrant anther and ovule development // Development. Vol. 125. P. 107–114.

Structural-functional organization of the endothelium and adjacent tissues of the ovule in normal and transgenic tomato plants

Chaban I. A.*¹, Khaliluev M.R.^{1,2}, Baranova E.N.¹, Kononenko N.V.¹, Bogoutdinova L.R.^{1,2}, Smirnova E.A.^{1,3}

¹ Moscow, All-Russian Scientific Research Institute of Agricultural Biotechnology

² Moscow, Russian State Agrarian University – Timiryazev MAA

³ Moscow, Lomonosov Moscow State University

*E-mail: inna_chaban@rambler.ru.

In the present study, we investigated the dynamics of the transformation of the ultrastructure of endothelial cells and the adjacent tissues of the ovule (*S. lycopersicum* L.) for the first time at different stages of ontogeny. Structural features of cells formed by endothelium pseudo-embryonic tissue in the ovules of transgenic plants. At the initial stages of its development, the endothelium and the peripheral layer of the endosperm are related to each other functionally and have the ultrastructure characteristic of metabolically hyperactive cells. In the absence of endosperm, the pseudo-embryonic tissue of abnormal ovules of transgenic plants persists meristematic. Its dimensions are limited by the thick layer of dead cells of the integument formed, due to the blockage of lysis of those dead cells.

**НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЯ
ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ РОДА *ASPHODELINE* RCHB. (ASPHODELACEAE)**

Шевченко С. В.*, Крайнюк Е. С.

Ялта, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН

*E-mail: Shevchenko_nbs@mail.ru

Род асфоделина, *Asphodeline* Rchb. включает 17 видов. *Asphodeline lutea* (L.) Rchb. и *A. taurica* (Pall.) Endl. включены в Красную книгу Крыма, *A. tenuior* (Fisch ex M.Bieb.) Ledeb. и *A. taurica* (Pall.) Endl. – в Красную книгу РФ, как редкие виды с естественной малой численностью и узкой приуроченностью к сухим каменистым и щебнистым известняковым склонам (Багрикова, Крайнюк, 2015; Крайнюк, Миронова, 2015; Михеев, 2008). Аборигенные виды *Asphodeline lutea* и *A. taurica* цветут в апреле-мае, а интродуцированный в Никитский ботанический сад *A. tenuior* обычно цветет на 1,5–2 недели позже, цветки его раскрываются к вечеру, а к утру следующего дня отцветают. Цветки у всех трех видов зигоморфные, в период полного цветения один из сегментов направлен вниз, другие 5 сближены и направлены вверх. Цветки *Asphodeline lutea* и *A. tenuior* желтого цвета, собраны в кистевидные соцветия, имеют простой, шести-лепестковый околоцветник. У *A. taurica* околоцветник белого цвета, крупные белые пленчатые прицветники (брактей) придают соцветиям серебристый цвет, у *A. tenuior* желтые лепестки имеют зеленые полосы в центре. У *Asphodeline lutea* и *A. taurica* наблюдается две волны цветения: сначала зацветают нижние цветки, постепенно поднимаясь до середины соцветия, затем снова зацветают нижние пучки цветков и только потом цветки верхней части соцветия. Имеются флоральные сепальные нектарники, открывающиеся сбоку завязи. Изучаемые виды являются энтомофилами, насекомых привлекает яркий цвет околоцветника и аромат нектара.

Андроцей изучаемых видов представлен шестью неравными тычинками, три внутренние длиннее наружных. Пыльник 4-гнездный, 2-тековый, стенка микроспорангия формируется центростремительно по однодольному типу, и сформированная состоит из эпидермы, эндотеция, среднего слоя, представленного вытянутыми клетками, и секреторного тапетума. Тапетум однослойный, двоякого происхождения: снаружи он является производным вторичной париетальной ткани, с внутренней стороны он развивается из клеток паренхимы связника. Клетки тапетума часто дву- или четырехядерные. Спорогенная ткань представлена обычно тремя слоями крупных клеток с ярко выраженными ядрами и ядрышками. К началу мейоза стенка микроспорангия частично дезинтегрирует, средний слой уже практически отсутствует. Микроспорогенез идет по сукцессивному типу. На стадии тетрады микроспор у части клеток тапетума оболочки растворяются. После распада тетрад микроспоры обособляются, в них происходит дифференцирующий митоз, приводящий к образованию двухклеточных пыльцевых зерен. Стенка микроспорангия в зрелом пыльнике состоит из крупных клеток эпидермы, покрытых кутикулой, фиброзного эндотеция и тапетальной пленки с орбикулами. Иногда встречается двурядный эндотеций. Эпидермальные клетки содержат ядра и цитоплазму. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, более 90% из них морфологически нормальные, при прорастивании сбрасывают экзину. Пестик длинный, тонкий, выдается за пределы околоцветника, рыльце мелкое, трехлопастное. Гинецей синкарпный, состоит из трех плодолистиков. Завязь верхняя, трехгнездная. Семязачаток анатропный, бигеммальный, крассиуцеллярный. Микропиле образовано только внутренним интегументом, состоящим из 2-х рядов клеток. В микропиллярной зоне внутреннего интегумента клетки активно делятся, и формируется оперкулум. В халазальной зоне у основания семязачатка на стадии мегаспороцита начинает развиваться истинный ариллус, который после оплодотворения почти полностью покрывает семязачаток, но не срастается с ним. Сосудистый пучок доходит до халазы. Зародышевый мешок Polygonum-типа, удлинённый, халазальная его часть сильно сужена. Яйцевой аппарат состоит из двух синергид с крючковидными выростами и нитчатым аппаратом и яйцеклетки. Антиподы состоят из трех клеток. Оплодотворение порогамное. Полярные ядра сливаются до оплодотворения (Шевченко, Крайнюк, Багрикова, 2017).

Клетки нуцеллуса, примыкающие к зародышевому мешку, дегенерируют, клетки второго ряда сплюсциваются, в микропиллярной зоне образуется нуцеллярный колпачок из 3–5 клеток. Ядро центральной клетки сначала расположено в центре зародышевого мешка, после тройного слияния первичное ядро эндосперма сдвигается к антиподам и там делится, образуя две неравные клетки: микропиллярную и халазальную. Ядро халазальной клетки делится дважды, клетка принимает клиновидную форму и выполняет гаусториальную функцию. Микропиллярная клетка многоядерная, ядра крупные с двумя-тремя ядрышками, расположены, в основном, в пристеночных тяжах цитоплазмы. Образующиеся плоды – яйцевидные коробочки до 10 мм длиной с трехгранными черноватыми семенами.

Следует обратить внимание на четко выраженную протерандрию, которая проявляется практически в течение всего периода формирования мужских и женских генеративных структур. Так, ко-

гда в микроспорангиях начинают обособляться спорогенные клетки, в мегаспорангии наблюдается деление археспориальной клетки, в то время, когда в микроспорангиях проходит мейоз и сформированы тетрады микроспор, в мегаспорангиях дифференцируются мегаспороциты. В период поллинии, в период рассеивания пыльцы, в мегаспорангиях формируется зародышевый мешок.

Ареал *A. lutea* охватывает Апеннинский и Балканский полуострова, Северную Африку, Западную Азию (Турцию и Сирию), Крым и Кавказ. В связи с сокращающейся численностью вид охраняется не только в Крыму, но и включен в Красную книгу Ставропольского края (2002). *A. taurica* за пределами Российской Федерации произрастает в Северной Армении, Южной Грузии, в Малой Азии и на Балканах, в России встречается в Краснодарском и Ставропольском краях, на северном склоне Главного Кавказского хребта и в Крыму. *A. tenuior* – эндемик низкогорий Северного Кавказа. Встречается в пределах восточной части Краснодарского края, в Карачаево-Черкесии, в Ставропольском крае и на западе Кабардино-Балкарии.

В Крыму *A. lutea* и *A. taurica* встречаются спорадически на склонах Главной гряды Крымских гор, в Горном Крыму, предгорьях, на яйлах и Южном берегу Крыма, а *A. taurica* – также на Тарханкутском полуострове. Природные экотопы – открытые каменистые склоны, обнажения скал, петрофитные степные фитоценозы, нагорно-ксерофитные сообщества яйл, а у *A. lutea* – также высокооможжевеловые редколесья. Оба вида – ксерофиты или мезоксерофиты, гелиофиты, литофиты. Формируют раритетные растительные сообщества в ранге формации асфоделины крымской и желтой (*Asphodelineteta (tauricae et luteae)*) (Багрикова, Крайнюк, 2015).

Наблюдаемые ценопопуляции локальные, по типу возрастной структуры отнесены к нормальным неполночленным, молодым и средневозрастным. Плотность *A. lutea* составляет 6,4–34,4 особи на 1 м², соотношение генеративных особей к вегетативным от 1:0,61 до 1:2,8, у *A. taurica* – 9,2–25,0 особей на 1 м² и соотношение от 1:2,5 до 1:114.

Размножаются изучаемые виды, в основном, семенами. Возобновление хорошее. Лимитирующими факторами их распространения являются разрушение склонов карьерами и террасированием, чрезмерный выпас скота, стеноотпность видов, их узкая эколого-ценотическая амплитуда, изменение экологических условий мест произрастания под влиянием антропогенного воздействия.

Таким образом, наши предварительные наблюдения позволяют заключить, что система репродукции *Asphodeline lutea*, *A. taurica* и *A. tenuior* достаточно надежна и может обеспечить их воспроизведение. Однако указанные выше лимитирующие факторы и условия произрастания вынуждают принятие мер охраны и оптимизации размножения, в том числе интродукцией и введением в культуру. Опыт Никитского ботанического сада, Пятигорска (Эколого-ботаническая станция «Пятигорск» БИН РАН) и Ставрополя свидетельствуют об успешности этих мер.

Список литературы

Багрикова Н. А., Крайнюк Е. С. Асфоделина желтая. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли. Грибы. Симферополь. С. 156.

Крайнюк Е. С., Миронова Л. П. 2015. Асфоделина крымская. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли. Грибы. Симферополь. С. 157.

Михеев А. Д. 2008а. Асфоделина крымская – *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). Москва. С. 86–87.

Михеев А. Д. 2008б. Асфоделина тонкая – *Asphodeline tenuior* (Vieb.) Ledeb. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы). Москва. С. 87–88.

Шевченко С. В., Крайнюк Е. С., Багрикова Н. А. 2017. Структура популяций *Asphodeline lutea* (L.) Rchb. и *Asphodeline taurica* (Pall.) Endl. в Горном Крыму // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». Вып. 8. С. 52–59.

Some features of embryology and distribution for protected species of the genus *Asphodeline* Rchb. (Asphodelaceae)

Shevchenko S. V. *, Krainyuk E. S.

Yalta, Nikita Botanical Garden - National Scientific Center RAS

*E-mail: Shevchenko_nbs@mail.ru

Preliminary results about the distribution and state of the Crimean cenopopulations of *Asphodeline lutea* and *A. taurica* and their plants introduced in the Nikita Botanical Gardens *A. tenuior* are presented. The main features of their reproductive system are described: centripetal development of the microsporangium wall (monocotyledonous type), successive type of microspores tetrad formation, the presence of anatropous, bitegmic, crassinucellate ovule with an operculum and true aril. Embryo sac is of Polygonum-type development. Pollination is entomophilous. Fruits are egg-shaped capsules up to 10 mm long with trihedral seeds. In the Crimea this species grows in the form of local cenopopulations on open stony slopes, in high-tree juniper woodlands.

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОЧНЫХ КОМПАРТМЕНТОВ ГЛИКОФИТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ

Баранова Е. Н., Федореева Л. И., Чабан И. А., Гулевич А. А.

Москва, ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии

E-mail: greenpro2007@rambler.ru

Существование человеческой цивилизации обеспечивается во многом использованием различных растений в качестве продуктов питания, кормов для животных и технических культур. Широкое распространение земледелия приводит к специфическому эффекту – большая часть культурных растений, используемых на насущные нужды людей являются гликофитами, для которых характерно естественное произрастание в водоемах и на грунтах с относительно низким содержанием солей. Однако масштабы распространения сельского хозяйства, необходимость выращивания растений в условиях неоптимального для них региона, с нехарактерными для естественного произрастания условиями климата, водообеспеченности в различные периоды онтогенеза и наличие неблагоприятных почвенных условий, а также высокая интенсивность хозяйственной деятельности, приводящая к использованию многолетних монокультур, отсутствию севооборота приводят к постоянному ухудшению условий жизнедеятельности культурных гликофитов. Кроме того, производственная деятельность человека, изменение климата и использование мелиорации привело к широкому распространению не только вторичного засоления, но и к увеличению количества поллютантов и загрязнению почв тяжелыми металлами, что в условиях повышенной кислотности почв приводит к их высокой подвижности и изменению доступности для поглощения корневой системой наземных растений и клетками корней, стеблей и листьев водных растений.

Для изучения особенностей изменений клеточных компартментов (ядер, пластид, митохондрий, вакуолей) и преобразований тубулинового цитоскелета в условиях засоления, низких положительных температур, засухи и токсичного действия тяжелых металлов мы исследовали растения нескольких наиболее распространенных культур, таких как табак, томат, картофель, люцерна, ячмень, пшеница. Прорастающие семена, проростки и клонально размноженные *in vitro* растения, а также полученные от различающихся по устойчивости сортов каллусы подвергали воздействию хлорида и сульфата натрия, культивированию при различных значениях pH, в присутствии солей алюминия, кадмия, меди, имитировали условия низких положительных температур, изменения показателей постоянного магнитного поля, засухи и затопления. Отбор, фиксация образцов и заключение образцов в смолу производилась по стандартной методике для работы с растительными объектами (Баранова и др., 2016). Анализировали поперечные срезы листьев, корней, а также меристематических и запасющих тканей.

Для поиска критериев изменения структурной организации использовали светооптический и электронно-микроскопический методы исследования. Установлено, что на полутонких срезах можно анализировать ряд важных параметров, указывающих на изменение водного баланса, выявлять явления аутофагии, изменение взаиморасположения клеточных компартментов, нарушение динамики запасных веществ, анализировать различные размерные характеристики и их соотношения на тканевом, клеточном и субклеточном уровнях. Возможно, также сравнивать размеры и форму межклетников и полостей аэренхимы, толщину клеточных стенок и кутикулы. В ряде случаев на этом уровне можно получить информацию о размере и количестве ядрышек и других субдоменов ядра, например ядерных тельца, и уровне конденсации хроматина и характере его локализации. Совокупное использование альтернативных методов физиолого-биохимического (активность ферментов, показатели дыхания и фотосинтеза, водного и ионного гомеостаза) и молекулярно-биологического анализа (статус метилирования, ацетилирования или фосфорилирования нуклеиновых кислот и аминокислот в функционально значимых белках, экспрессия и регуляция экспрессии генов, изменение сплайсинга и таргетинга) в большинстве случаев позволяет исключить артефакты этих методов. Так, очевидно, что без учета соотношения и стадии развития вакуолярной системы, данные о соотношении аквапоринов и транспортеров при действии стресса могут приводить к к неправильным выводам о механизмах адаптации к воздействию, в то время как изменение соотношения будет связано с задержкой или ускорением стадии развития вакуоли. При выделении для анализа различных компартментов и мембранных систем необходимо учитывать множество различных параметров, при которых «отработанная» методика не будет действенна и в анализируемом препарате окажутся нежелательные элементы

— особенности организации клеток отдельных тканей, органов, различия между растительными объектами, фазу развития, состояние цитоплазмы и другие параметры (Родионов, 1990)

Особенные возможности предоставляет использование флуоресцентных методов, позволяющих идентифицировать особенности устройства актинового и тубулинового цитоскелета, усилить возможности анализа взаиморасположения отдельных клеточных компартментов и субкомпартментов.

Для устранения других распространенных эффектов получения ошибочных данных является работа с выделенными фракциями, при которых в результате отсутствия электронномикроскопического и иммунологического подтверждения получения нужной фракции активность ферментов одного компартмента обнаруживается в другом, или мембранные комплексы одной системы идентифицируют как новые у другого компартмента. В то же время физиолого-биохимические методы и обязательное соблюдение количества повторностей и выборки позволяют решить проблемы артефактов, связанных с цитологическими ошибками, при работе с ограниченным количеством образцов, приводящем к анализу частного интересного артефакта, как установленного параметра или факта.

Методом трансмиссионной электронной микроскопии удалось выявить взаиморасположение элементов цитоскелета и характерные нарушения его структурной организации, подтвержденные на светооптическом уровне. Также было обнаружено наличие нескольких типов кристаллических образований, сформированных элементами цитоскелета и являющимися результатом их неправильной упаковки (Baranova et al., 2016). На модельном растении (табак) нами установлены различия в чувствительности экспрессии генов цитоскелета при действии стрессовых факторов.

Накопленные данные о характерных изменениях структурной организации ядра и его субдоменов, пластид, митохондрий, эндоплазматического ретикулума, вакуолей и локализации запасящих компонентов клетки в различных компартментах позволяют выявить ряд основных, относительно стабильных состояний этих динамических систем. Попытки систематизации данных о структурном состоянии и взаимовлиянии различных клеточных компартментов предпринимаются достаточно давно (Данилова, Козубов, 1972). Однако в настоящее время появилась возможность провести корреляцию между данными, полученными несколькими альтернативными методами (Shabala, 2017). Мы поставили задачу выявить надежные маркеры для трех в настоящее время методологически не совместимых, разделенных по техническим приемам, подходов — методов молекулярной биологии, физиолого-биохимических анализов и структурной ботаники. В настоящее время можно надеяться, что для ядерного, пластидного, митохондриального компартмента и цитоскелета удастся в перспективе сформировать подобную систему коррелирующих между собой маркерных аналитических систем.

Для решения этой задачи мы приняли решение работать на нескольких ранее изученных моделях, типичных гликофитов, а именно табаке, томате и пшенице, для которых выявленные параметры воздействия стрессов тщательно проанализированы. Кроме того, мы исходим из того постулата, что результат исследований должен быть применим на практике, поэтому выбранные нами культуры широко распространены в сельском хозяйстве.

В настоящее время нами получены надежные характеристики изменений ультраструктурной организации пластид, митохондрий, ядра, вакуолей при действии засоления, низких положительных температур на клетки корня и листа. Выявлены изменения формы и строения внутриклеточных органелл, установлены ультраструктурные характеристики модификации тубулинового цитоскелета у устойчивых и чувствительных к стрессам растительных образцов. Произведен подбор молекулярных мишеней для анализа состояния этих компартментов по анализу экспрессии генов и статусу метилирования ДНК.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-016-00150.

Список литературы.

Баранова Е. Н., Лаврова Н. В., Баранова Г. Б. 2016. Цитологические методы трансмиссионной электронной микроскопии в биотехнологии переработки и производстве продуктов питания из растительного сырья // Рос. гос. аграр. ун-т МСХА им. К. А. Тимирязева. 47 с.

Данилова М. Ф., Козубов Г. М. 1972. Атлас ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск. 295 с.

Родионов В. С. 1990. Современные методы выделения органелл и мембранных систем из клеток растений // Карельский научный центр АН СССР. 168 с.

Baranova E. N., Kurenina L. V., Khaliluev M. R., Smirnova E. A., Christov N. K., Todorovska E. G. 2016. Formation of atypical tubulin structures in plant cells as a nonspecific response to abiotic stress // Bulgarian Journal of Agricultural Science. Vol. 22, N 6. P. 987-992.

Shabala S. Plant Stress Physiology. 2017. P. 376.

Ultrastructure of cellular compartments of glycophytes under the influence of abiotic stress factors

Baranova E. N., Fedoreyeva L. I., Chaban I. A., Gulevich A. A.
Moscow, All-Russian Research Institute of Agricultural Biotechnology
E-mail: greenpro2007@rambler.ru

The search for correlation relationships between data obtained by different methods is a priority task for identification of promising crops for breeding. Reliable characteristics of changes in the ultrastructural organization of plastids, mitochondria, nuclei, vacuoles under the action of salinity, low positive temperatures on the root and leaf cells were obtained. Changes in the shape and structure of cell organelles were revealed, and ultrastructural characteristics of the modification of the tubulin cytoskeleton in stable and sensitive samples were established. A selection of molecular targets for the analysis of the state of these compartments on the analysis of gene expression and the status of DNA methylation has been made.

МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ ЗОНТИЧНЫХ РОССИИ

Остроумова Т. А.

Москва, Ботанический сад Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова
E-mail: ostro_t_a@mail.ru

С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) изучена поверхность плодов более 700 видов зонтичных. В настоящем сообщении представлены данные о строении поверхности плодов 311 видов из 113 родов зонтичных России. Основу терминологии для описания поверхности семян и плодов разработал Barthlott (1981), для описания рисунка кутикулы использована палинологическая терминология (Hesse et al., 2009). Номенклатура видов дается по книге «Зонтичные (Umbelliferae) России» (Пименов, Остроумова, 2012).

Во многих случаях признаки поверхности характерны для определенных родов. Шипы с крючковидными окончаниями развиваются на вторичных ребрах *Caucalis*, *Orlaya*, *Torilis japonica* и по всей поверхности плода у видов *Sanicula*. Шипы с якоревидными окончаниями (глохидии) характерны для *Astrodaucus*, *Daucus*, *Orlaya*, *Torilis*, *Turgenia*, располагаются на вторичных ребрах. Крючковидные шипы всегда гладкие, а глохидии нередко покрыты папиллами или мелкими острыми выростами.

Пучковые волоски встречаются у отдельных видов *Astrodaucus*, *Seseli* и *Stenocoelium*, а также у *Ferula karelinii*.

Волоски на многоклеточных основаниях известны у *Anthriscus*, *Myrrhis*, *Myrrhoides*, *Osmorhiza*, *Scandix* (триба *Scandiceae*), *Heracleum* и *Tordylium* (триба *Tordylieae*), *Torilis*, *Turgenia* (триба *Caucalideae*), а также у отдельных видов *Laserpitium*, *Pimpinella*, *Stenocoelium*. Многоклеточные основания имеют крупные волоски, а когда рядом располагаются мелкие волоски, то они обычно сидячие.

Поверхность плодов зонтичных редко бывает однородной, ложбинки, спинные и краевые ребра могут иметь различную скульптуру. Нитевидные и килевидные ребра, а также гребень крыловидного ребра обычно имеют продольно морщинистую поверхность с неразличимыми границами клеток, а если клетки различимы, то видно их расположение продольными рядами. При сравнении таксонов мы использовали преимущественно микроморфологию ложбинок. Границы клеток на поверхности плода различимы не всегда, у многих видов границы заметны лишь на отдельных участках поверхности. Мы описывали признаки клеток в тех случаях, когда удавалось найти группу не менее 20 клеток с хорошо заметными границами.

У всех изученных видов родов *Aulacospermum*, *Halosciastrum*, *Ligusticum*, *Ostericum*, *Pleurospermum*, *Taeniopetalum*, *Tilingia* клетки экзокарпа крупные (более 30µм), выпуклые или куполообразные. Один из важных диагностических признаков рода *Elaeosticta*, выявляемый на поперечных срезах – крупные клетки экзокарпа. Однако на поверхности плода границы клеток не видны. У мно-

гих видов зонтичных границы клеток приподнятые, а наружные периклинальные стенки плоские или слегка вогнутые. Такая скульптура характерна для большинства видов *Chaerophyllum*, *Heracleum* и *Pastinaca*.

На удлинённых плодах *Chaerophyllum* и *Scandix* клетки расположены продольными рядами. У видов *Anthriscus* границы клеток неразличимы, но поверхность покрыта продольными рядами бугорков. Такая же поверхность у рода *Geosargum* (в России не встречается); этот клубненосный род сближали с *Bunium*, но молекулярные данные и морфология плодов указывают на близость к трибе *Scandiceae*. Однако, известно, что на одной эпидермальной клетке может быть несколько бугорков или мелких папилл, и не обязательно они располагаются посередине клетки (Yurtseva, 2001), так что судить о числе и расположении клеток на основании фотографий СЭМ не всегда возможно. Продольные ряды клеток иногда встречаются и на относительно широких плодах, у некоторых видов *Aegopodium*, *Angelica*, *Bupleurum*, *Rhizomatophora*.

Скульптура кутикулы в значительной степени связана с формой клеток, выпуклые клетки обычно покрыты морщинистой кутикулой, а плоские и вогнутые – струйчатой. Однако на плоской поверхности зрелых плодов *Heracleum*, *Kitagawia*, *Magadania*, *Pastinaca*, *Prangos*, *Saposhnikovia*, *Smyrniium*, *Symphyloma*, *Trinia*, *Visnaga* встречаются участки с морщинистой кутикулой. По этому признаку род *Kitagawia* отличается от *Peucedanum* s. str., у последнего кутикула либо струйчатая, либо ее скульптура неразличима. Скульптура волосков связана с толщиной их стенок. Тонкостенные лентовидные волоски, которые при созревании плодов высыхают и сплющиваются, обычно гладкие или расставленно струйчатые. Толстостенные волоски обычно имеют морщинистую или бугорчатую поверхность.

СЭМ позволяет изучать и внутреннее строение образцов. На сколах хорошо видны поры во вторичных оболочках, можно получать картины целых поперечных срезов. Мы также заметили, что крыловидные вторичные ребра *Laserpitium* имеют толщину в 2-3 клетки, а крыловидные первичные ребра других родов всегда содержат несколько слоев клеток мезокарпа.

Эпикутикулярные выделения, которые обычно называют воском, также имеют значение для систематики. Плоды *Bupleurum* часто имеют на плодах сизый восковой налет, СЭМ показывает, что воск состоит из одиночных или сгруппированных пластинок размером 1-2 мкм. Такие пластинки редко встречаются в других группах зонтичных. У одних зонтичных восковой слой гладкий или шероховатый, у других он отсутствует. К сожалению, фотографии, полученные на СЭМ, не позволяют определить природу мелких частиц на поверхности плода – представляют ли они собой воск или постороннюю пыль. Восковой слой разных видов различается по своим свойствам, связанным, вероятно, с химическим составом. Например, воск *Bupleurum rotundifolium* смывается органическими растворителями или горячей водой, а с плодов *Anthriscus sylvestris* мы не смогли удалить эпикутикулярный слой.

Исследование массового материала показало также, что изучение микроморфологии не всегда дает интересный материал для определения видов и суждений об их отношениях (например, в случае, когда границы клеток неразличимы, а рисунок кутикулы неясный). Но и для прочих морфологических и анатомических признаков возможности применения также ограничены.

Изучение микроморфологии плодов позволило найти признаки, которые можно наблюдать в обычный стереомикроскоп. Например, экзокарп из крупных клеток выглядит как блестящая зернистая поверхность, а из мелких клеток – как гладкая и в большинстве случаев матовая. После описания разных вариантов окончаний шипов мы можем различать якоревидные, прямые и крючковидные на гербарном материале. Размер и форма клеток экзокарпа, основания волосков, форма папилл могут быть диагностическими для отдельных родов, но надо напомнить, что сходные структуры могут встречаться в далеких друг от друга группах зонтичных. Разнообразие микроморфологических признаков часто наблюдается в пределах естественных таксонов. Например, в секции *Perfoliata* рода *Bupleurum* поверхность плодов бывает относительно гладкой или несет бугорки разной формы или крылья (Ostroumova, Kljukov, 2015).

Работа поддержана грантами РФФИ 15-29-02748 и 16-04-00525. Изучение микроскульптуры плодов выполнено на сканирующем микроскопе в Центре коллективного доступа Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова при финансовой поддержке Министерства образования и науки РФ.

Список литературы

Пименов М. Г., Остроумова Т. А. 2012. Зонтичные (Umbelliferae) России. Москва. 477 с.

Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // *Nordic J. Bot.* Vol. 1, N 3. P. 345–355.

Hesse M., Halbritter H., Zetter R., Weber M., Buchner R., Frosch-Radivo A., Ulrich S. 2009. Pollen terminology. An illustrated handbook. Wien, N. Y. 259 p.

Ostroumova T. A., Kljuykov E. V. 2015. Fruit structure and microsculpture in the annual species of the genus *Bupleurum*, section *Perfoliata* (Umbelliferae) // *Phytologia Balcanica*. Vol. 21, N 2. P. 117–127.

Yurtseva O. V. 2001. Ultrasculpture of achene surface in *Polygonum* section *Polygonum* (Polygonaceae) in Russia // *Nord. J. Bot.* Vol. 21. P. 513–528.

Fruit micromorphology in Umbelliferae of Russia

Ostroumova T. A.

Moscow, Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University

E-mail: ostro_t_a@mail.ru

We studied fruit micromorphology in all the species of Umbelliferae distributed across Russia (311 species from 113 genera). The descriptions were made following the uniform list of traits that was compiled earlier. In some cases (cell borders indistinct, and cuticular foldings lacking) micromorphological data are of little value for taxonomy. In other cases surface details are useful for species identification and circumscribing genera. E. g., exocarp in all the species of *Aulacospermum*, *Ostericum*, *Pleurospermum*, *Taeniopetalum* is composed of large convex cells; hairs with multicellular bases were revealed in *Anthriscus*, *Myrrhoides*, *Osmorhiza*, and *Heracleum*; capitate papillae are known only in *Astrodaucus*; many *Bupleurum* species have epicuticular wax in the form of tiny platelets; small areas with rugulate cuticle are specific to *Kitagawia* and not to *Peucedanum*.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Berke L. 3: 146
 Brenner W. 3: 251
 Pawlowski K. 3: 146, 251
 Proux-Wera E. 3: 146
 Rydin C. 3: 146
 Абадонова М. А. 1: 250
 Абдуллабекова Д. А. 3: 88, 219
 Абдурахманова З. И. 2: 4
 Абилова Г. А. 3: 229
 Абрамова Л. М. 2: 147
 Аверьянов Л. В. 1: 4
 Агафонов А. В. 1: 10
 Агеева А. М. 1: 298
 Адамов С. В. 3: 279
 Аджиева А. И. 1: 226, 228
 Аджиева Д. Х. 3: 4
 Аджиева Н. А. 1: 228
 Адзинба З. И. 1: 100
 Азаркович М. И. 3: 226
 Аксенова Л. В. 2: 358
 Алексанян Н. Г. 2: 210
 Алексеев П. И. 1: 320
 Алексеева А. С. 1: 320, 3: 5
 Алексеева М. С. 3: 184
 Аливердиева Д. А. 3: 88
 Алигусейнова Н. Р. 3: 229
 Алиев А. М. 2: 166
 Алиев М. Г. 3: 231
 Алиев Х. У. 2: 7, 3: 100
 Алиева З. М. 3: 231, 233, 345
 Алиева М. Ю. 3: 295
 Алихаджиев М. Х. 1: 101
 Альжанова Б. С. 2: 38
 Амирханова Н. А. 2: 129
 Амосова А. В. 1: 84
 Анагов Д. М. 2: 295, 3: 134, 144, 176
 Андреев М. П. 3: 7
 Андреева Е. А. 1: 170
 Андросова В. И. 3: 11
 Анисимова Г. М. 3: 362
 Анищенко Л. В. 2: 212
 Антипин В. К. 2: 162
 Анцупова Т. П. 1: 130, 3: 150
 Арепьева Л. А. 2: 10
 Арестова Е. А. 2: 214
 Арестова С. В. 2: 214
 Арефьев С. П. 3: 130
 Аристархова Е. А. 1: 140
 Арнаутова Г. И. 3: 136
 Арнаутова Е. М. 2: 216
 Аргюкова Е. В. 1: 13
 Арутюнова Л. Н. 1: 230
 Асадулаев З. М. 1: 158, 239, 2: 295, 3: 134, 200
 Астамирова М. А.-М. 1: 199
 Астамирова М. Аб.-М. 1: 104
 Афанасьев Д. Ф. 3: 14
 Афонин А. Н. 2: 255
 Афонин М. А. 1: 322
 Ачимова А. А. 1: 334
 Бабро А. А. 3: 370
 Багмет Л. В. 2: 368
 Багрикова Н. А. 2: 13
 Бадмаева Н. К. 1: 10
 Байшева Э. З. 3: 16
 Балнокин Ю. В. 3: 305, 347
 Банаев Е. В. 1: 11
 Баранова Г. Б. 3: 240
 Баранова Е. Н. 3: 240, 281, 395
 Баранова О. Г. 1: 105, 163, 2: 219
 Баранчиков Ю. Н. 3: 100
 Басхаева Т. Г. 1: 107
 Батова Ю. В. 3: 235, 272, 289
 Безроднова Е. И. 3: 209
 Белозеров И. Ф. 2: 267
 Белоус В. Н. 2: 16
 Белошенкова А. Д. 1: 336
 Белякова Р. Н. 3: 63
 Беляченко А. А. 3: 275
 Берсанова А. Н. 3: 19, 97
 Бикбаев И. Г. 2: 150
 Бикташев Т. У. 3: 16
 Блэкмо С. 3: 142
 Богданова Е. С. 3: 237, 329
 Боголюбова Е. В. 2: 221
 Богослов А. В. 1: 313
 Богоутдинова Л. Р. 3: 240, 390
 Бойчук М. А. 3: 22
 Болондинский В. К. 3: 242, 334
 Болтенков Е. В. 1: 13
 Большаков С. Ю. 3: 93, 130
 Бондаренко С. В. 1: 110
 Бондарцева М. А. 3: 102
 Борисова Е. А. 1: 232
 Боровичёв Е. А. 3: 46
 Бохорова С. Н. 2: 38
 Боярских И. Г. 3: 245, 367
 Браилко В. А. 3: 249
 Брицкий Д. А. 3: 142
 Бубырева В. А. 1: 16
 Буданцев А. Л. 1: 3
 Булышева М. М. 3: 138
 Бурляева М. О. 2: 371
 Бухарова Е. В. 1: 113
 Быструшкин А. Г. 1: 178
 Бялт А. В. 1: 16, 18, 20, 178
 Вагабова Ф. А. 2: 164, 166
 Вальехо-Роман К. М. 1: 34
 Ванина Л. С. 2: 224
 Вардуни В. М. 2: 226
 Вардуни Т. В. 2: 226, 252, 3: 350
 Варлыгина Т. И. 1: 34, 2: 260
 Варфоломеева Е. А. 3: 90
 Васильев С. В. 1: 234
 Васильева И. В. 3: 340
 Васюков В. М. 1: 23
 Вдовенко-Мартьянова Н. Н. 2: 168
 Верхозина А. В. 1: 115
 Веселова П. В. 1: 196, 357
 Ветчинникова Л. В. 2: 229
 Викторов В. П. 1: 338, 2: 347
 Виликайнен Л. М. 3: 242
 Виноградов З. С. 2: 374
 Виноградова Г. Ю. 3: 364
 Виноградова Е. Н. 2: 286
 Виноградова Ю. К. 2: 241
 Власова И. И. 3: 171
 Власова Н. С. 3: 321
 Вознесенская Е. В. 3: 139, 282
 Войцеховская О. В. 3: 146, 251, 261, 324, 325, 343
 Волкова С. Б. 3: 213
 Волкова Е. М. 2: 19
 Волкова Л. Р. 3: 367
 Волкова П. А. 1: 212
 Волобуев С. В. 3: 93, 130
 Володина А. А. 1: 237, 3: 94
 Волчанская А. В. 2: 232
 Вондрак Я. 3: 24
 Воробьева А. Н. 2: 234
 Воронков А. С. 3: 176, 284
 Воронкова М. С. 1: 11
 Воронова О. Г. 3: 25
 Воронова О. Н. 3: 370
 Габараева Н. И. 3: 142
 Габибова А. Р. 2: 237
 Гаврилова О. А. 1: 65, 3: 372
 Гадаборшева М. А. 3: 97
 Гаджигатаев М. Г. 1: 239
 Гаджиева И. Х. 3: 252, 327
 Гаджиева С. И. 2: 170
 Галева А. Х. 1: 291
 Галикеева Г. М. 1: 288
 Галимова П. М. 1: 118
 Галкин М. А. 3: 209
 Галкина М. А. 2: 265
 Ганнибал Б. К. 2: 21
 Гасанов Р. З. 3: 88
 Гасанова А. М. 1: 316
 Гафурова М. М. 1: 242
 Гельтман Д. В. 3: 387
 Гемеджиева Н. Г. 2: 171, 197
 Геникова Н. В. 2: 24, 73
 Герб М. А. 1: 237
 Герлинг Н. В. 2: 175, 3: 256

- Глазкова Е. А. 1: 120
Глазунов В. А. 1: 123
Глухов А. З. 2: 239
Гнатюк Е. П. 2: 73
Гнутиков А. А. 1: 80, 84
Годин В. Н. 3: 375
Головко Т. К. 3: 263, 353
Головлёв А. А. 1: 183
Головнева Л. Б. 1: 325
Головыкина Т. А. 1: 234
Голубева М. А. 1: 232
Гоманкова И. А. 3: 279
Гончаров М. Ю. 1: 26
Гончарова Н. Н. 2: 27
Горбунов Ю. Н. 2: 241
Горбунова И. А. 3: 130
Горнов Д. А. 3: 372
Горчакова А. Ю. 2: 29
Горшков В. В. 2: 32, 3: 70
Григорьева В. В. 3: 142
Груммо Д. Г. 2: 35
Грязнов А. Ю. 2: 328
Губаз Э. Ш. 2: 244
Губарева И. Ю. 1: 245
Гудкова П. Д. 1: 80
Гудовских Ю. В. 2: 177
Гулевич А. А. 3: 395
Гулина Е. В. 1: 214
Гулия В. О. 2: 247
Гуреева И. И. 1: 28
Гуркина М. В. 2: 371
Гусейнова З. А. 1: 31
Давыдов Д. А. 3: 28, 46
Дакиева М. К. 1: 248, 3: 97, 176
Далькэ И. В. 3: 258, 263, 353
Данжалова Е. В. 1: 107
Дарбаева Т. Е. 2: 38
Дегтярева Г. В. 1: 34, 2: 260
Демидчик В. В. 3: 325, 343
Демина Г. В. 2: 250
Денисова С. Г. 2: 306
Державина Н. М. 1: 250
Дзюбенко Е. А. 2: 374
Дзюбенко Н. И. 2: 374
Дибиров М. Д. 3: 144
Димеева Л. А. 1: 196, 2: 40
Димитрова В. Н. 1: 253
Дмитриев П. А. 2: 226, 252
Дмитриева В. А. 3: 251, 261, 324
Добрякова К. С. 1: 80, 3: 146, 251, 261, 324, 343
Дозорова С. Ю. 3: 375
Домашкина В. В. 3: 324
Домнина Е. А. 2: 44
Дорогина О. В. 2: 257
Дорофеев В. И. 1: 36
Дубенская Г. И. 1: 341
Дулин А. Ф. 1: 312
Дьячкова Т. Ю. 1: 344
Евкайкина А. И. 3: 146, 261
Егоров А. А. 1: 178, 2: 255
Егорова А. В. 2: 192
Егорова В. Н. 2: 46
Егорова Д. А. 2: 241
Егорова Н. Ю. 2: 140
Егошина Т. Л. 2: 140, 186
Елисафенко Т. В. 2: 257
Елисеева Л. М. 3: 209
Елистратов О. А. 1: 266, 288, 291
Ена А. В. 1: 125
Ерекеева С. Ж. 2: 197
Ермаков Н. Б. 2: 48, 49
Ермекова Б. Д. 3: 117
Ермилова Е. В. 3: 307
Ермолаева О. В. 3: 356
Ермолаева О. Ю. 1: 254, 308
Ерохина О. В. 2: 51
Ершкова Е. В. 1: 298
Ефимов П. Г. 1: 127
Ефимов С. В. 1: 34, 2: 260
Ефремов А. Н. 3: 60
Ешисамбуева Н. Б. 1: 10
Жакова С. Н. 3: 379
Жалдак С. Н. 2: 53
Жапова О. И. 3: 150
Жарнакова Е. Ю. 2: 361
Жемухова М. М. 2: 262
Животовский Л. А. 1: 257
Жигадлова Г. Г. 3: 42
Жигунова С. Н. 2: 203
Жилин О. В. 2: 234
Жилинский Д. Ю. 2: 35
Жинкина Н. А. 3: 382, 387
Жулай И. А. 3: 70
Журбенко П. М. 3: 151
Зайцева М. И. 2: 192
Закиров Б. Р. 2: 250
Залибеков М. Д. 1: 39
Залуцкая Ж. М. 3: 307
Засоба В. В. 2: 179
Захарова Е. А. 3: 166
Захожий И. Г. 3: 258, 263, 353
Зацаринная Д. В. 2: 19
Зверева Г. К. 3: 153
Звягинцев В. Б. 3: 100
Зеленкевич Н. А. 2: 35
Змитрович И. В. 3: 102
Знаменский С. Р. 2: 57
Зорина А. А. 1: 193
Зуев В. В. 1: 42
Зуева Л. В. 1: 170
Зуева М. А. 2: 265
Иванов А. И. 3: 130
Иванов Л. А. 3: 265, 267, 299, 331
Иванова А. Н. 3: 139, 146, 156, 251, 261
Иванова К. В. 2: 56
Иванова Л. А. 3: 265, 267, 299, 331
Иванова Т. В. 3: 284
Ивченко Т. Г. 2: 57
Игнатенко А. А. 3: 270
Игнатенко Р. В. 3: 105
Игнатъева О. В. 2: 117, 157
Ильина В. Н. 1: 259, 348
Ильина Л. П. 1: 130
Иманбаева А. А. 2: 267
Исламова Ф. И. 2: 164
Исмаилов А. Б. 3: 32
Истомина Н. Б. 3: 35
Ишбирдин А. Р. 1: 262
Ишмурагова М. М. 1: 262
Кавеленова Л. М. 2: 309, 3: 158
Каган Д. И. 1: 269
Казакова М. В. 1: 132
Казанджян И. М. 1: 140
Казановский С. Г. 3: 37
Казарова С. Ю. 2: 270
Казнина Н. М. 3: 235, 272, 289
Калачёва Л. А. 3: 70
Калашникова Л. М. 2: 60
Калиниченко И. М. 1: 134
Калмыкова О. Г. 2: 62
Камнев А. Н. 3: 14
Канев В. А. 2: 27
Капелян А. И. 2: 376, 3: 90
Капитонова О. А. 1: 45
Капралова О. А. 2: 226
Капустина Н. В. 2: 181
Кардашевская В. Е. 3: 161
Каримов В. Н. 1: 136
Каримова Э. Т. 2: 358
Катаева Т. Н. 2: 303
Катютин П. Н. 2: 32
Качкин К. В. 1: 346
Кашин А. С. 1: 55, 278, 313, 3: 275
Каширина Е. С. 1: 140
Ке ссель Д. С. 2: 120
Кин Н. О. 1: 138
Киприянова Л. М. 2: 65
Кириллова И. Г. 3: 279
Кириченко В. Е. 2: 109
Киричкова А. И. 1: 328
Киру С. Д. 2: 381
Киселева Л. Л. 1: 263
Киселева О. А. 3: 164
Киселевич А. Е. 1: 175
Кислицина А. В. 2: 184
Клемпер А. В. 1: 341
Клименко Н. И. 2: 273
Клименко О. Е. 2: 273

- Климова Е. А. 3: 146
 Клюйков Е. В. 3: 166
 Ключникова Н. М. 1: 338
 Князев М. С. 1: 163
 Ковалева Л. А. 1: 266
 Ковалёва О. В. 2: 117
 Ковалевич А. И. 1: 269
 Коваленко А. Е. 3: 102
 Козак М. Ф. 3: 169, 377
 Козловский Б. Л. 2: 352
 Козуб-Птица В. В. 2: 239
 Козыренко М. М. 1: 13
 Колдаева М. Н. 3: 372
 Колясникова Н. Л. 3: 379
 Конечная Г. Ю. 1: 127, 3: 372
 Кононенко Н. В. 3: 281, 390
 Константинова А. И. 3: 156
 Константинова Н. А. 3: 46
 Копанина А. В. 3: 171
 Кораблёв А. П. 2: 68
 Корженевский В. В. 2: 49
 Коробков А. А. 1: 48
 Королева Е. Г. 1: 140
 Костина Е. Э. 2: 71
 Костина О. В. 3: 173, 186
 Коськин А. В. 1: 143
 Котеева Н. К. 3: 138, 139, 282
 Коцеруба В. В. 1: 48
 Коцинян А. Р. 1: 80
 Кравцова Т. И. 3: 202
 Крайнюк Е. С. 1: 272
 Крайнюк Е. С. 3: 393
 Крапивина Е. А. 3: 97, 108
 Крапивская Е. Е. 1: 80
 Краснопевцева А. С. 3: 110
 Краснопевцева В. М. 3: 110
 Красовская Л. С. 1: 50
 Крестовская Т. В. 1: 52
 Крицкая Т. А. 1: 55, 3: 275
 Круглов Д. С. 1: 58, 346
 Крылова Е. Г. 3: 194
 Крышень А. М. 2: 24, 73
 Кугданова А. Э. 1: 273
 Кудабеева Г. М. 1: 196, 357
 Кузнецов А. А. 1: 28
 Кузнецов Б. И. 2: 287
 Кузнецов О. Л. 2: 76
 Кузнецова Э. И. 3: 284
 Кузькина О. Е. 2: 152
 Кузьменко И. П. 2: 275
 Кузьмин И. В. 1: 147, 2: 68
 Кузьмина Н. М. 2: 278
 Кулаков В. Г. 1: 276
 Кулакова Ю. Ю. 1: 276
 Куликова Л. В. 1: 278
 Кумахова Т. Х. 3: 176, 284
 Купатадзе Г. А. 1: 203
 Куприянов А. Н. 1: 149, 2: 281
 Курамагомедов М. К. 2: 79
 Куранова Н. Г. 1: 338, 2: 347
 Курбатов А. А. 3: 112
 Курганов А. А. 1: 232
 Куркиев К. У. 2: 383, 3: 287, 345
 Куркиев У. К. 2: 378
 Куропятников М. В. 2: 333
 Курченко Е. И. 3: 179
 Кустова О. К. 2: 239
 Кутенков С. А. 2: 82
 Кучеров И. Б. 2: 82
 Кызметова Л. А. 3: 117
 Лавриненко И. А. 2: 85, 88
 Лавриненко О. В. 2: 88
 Ладыгина П. Б. 2: 335
 Лазарева Е. М. 3: 240
 Лайдинен Г. Ф. 3: 235, 272, 289
 Лайдып А. М. 2: 91
 Лебедева Н. В. 2: 381
 Левичев И. Г. 1: 60
 Леострин А. В. 1: 152
 Ликсакова Н. С. 1: 280
 Литвинская С. А. 1: 155
 Лихацкая Е. Н. 2: 286
 Лихачева О. В. 3: 35
 Лиштва А. В. 3: 40
 Лопатина Н. А. 3: 42
 Лоскутов И. Г. 1: 84
 Лугинина Е. А. 2: 186
 Лукницкая А. Ф. 3: 43
 Лысенко В. С. 2: 226
 Лысенко Т. М. 2: 93
 Любарский Е. Л. 2: 96
 Лянгузов А. Ю. 2: 32
 Мавродиев Е. В. 1: 45
 Магомедов А. М. 2: 170
 Магомедов Г. Г. 3: 88
 Магомедова Б. М. 1: 283
 Магомедова Е. С. 3: 88
 Магомедова М. А. 1: 63
 Магомедова М. Х. 3: 295
 Магомедова Н. А. 1: 226
 Мазур Л. В. 3: 291
 Майорова О. В. 3: 305, 347
 Макарова Ю. В. 1: 183
 Макеева И. Ю. 3: 321
 Малаева Е. В. 2: 283
 Маличек И. 3: 24
 Маллалиев М. М. 1: 158, 311
 Малышев Р. В. 3: 258, 353
 Мамедова К. К. 3: 293
 Маммаев А. Т. 3: 295
 Мамонтов В. Н. 2: 24
 Мандельштам М. Ю. 2: 120
 Манодж К. Ч. 2: 270
 Марковская В. О. 2: 252
 Мартыненко В. Б. 1: 286, 2: 150
 Мартьянов Р. С. 3: 22
 Маслов Д. А. 3: 297
 Маслова Н. В. 1: 288, 291
 Маслова С. П. 3: 258
 Матейкович П. А. 1: 80
 Матецкая А. Ю. 2: 275
 Матюхин Д. Л. 3: 181
 Матюшин А. Е. 1: 74
 Мачкинис Е. Ю. 2: 303
 Маче Э. М. 1: 48, 65, 80, 3: 372
 Медведева Н. А. 2: 191
 Мезина Н. С. 1: 74
 Мейсурова А. Ф. 1: 170
 Мелехин А. В. 3: 46, 48
 Мельников Д. Г. 1: 160, 163
 Мигалина С. В. 3: 265, 267, 299
 Мининзон И. Л. 1: 165
 Миргородская О. Е. 3: 138
 Мирин Д. М. 2: 98
 Митина Л. В. 2: 286
 Митрошенкова А. Е. 1: 259, 348
 Михайленко О. И. 2: 203
 Михайлов А. В. 1: 357
 Михайлова М. А. 1: 67
 Михайлова Ю. В. 1: 84
 Моисеева Е. В. 2: 287
 Мойсейчик Е. В. 2: 35
 Молканова О. И. 2: 241
 Морозова К. В. 3: 184
 Морозова Л. М. 1: 167
 Мосеев Д. С. 1: 193
 Мосина А. А. 3: 186
 Мулдашев А. А. 1: 288, 291
 Муравенко О. В. 1: 84
 Муравник Л. Е. 3: 151, 173, 186
 Мурашев В. В. 2: 330
 Мурашко Ю. А. 3: 60
 Муртазалиев Р. А. 1: 70
 Муртузова А. В. 3: 301
 Мусаев А. М. 2: 79, 170
 Мусинова Л. П. 1: 350
 Муслимов М. Г. 2: 383
 Мухумаева П. О. 1: 72, 353
 Муцина Л. 2: 93
 Мыреева Л. П. 1: 273
 Мякошина Ю. А. 1: 80
 Мясников А. Г. 3: 102
 Наумова Л. Г. 2: 150
 Наумцев Ю. В. 2: 290
 Недосеко О. И. 3: 188
 Неронов В. В. 2: 100
 Нестеров В. Н. 3: 329
 Нечаев А. А. 2: 189
 Нешатаев В. В. 2: 103
 Нешатаев В. Ю. 2: 106, 109
 Нешатаев М. В. 2: 120
 Нешатаева В. Ю. 2: 109, 120
 Николаенко С. А. 1: 123
 Новикова Л. А. 2: 112

- Новикова Л. Ю. 2: 381
Новикова Т. И. 2: 257
Новицкая Г. А. 2: 270
Новичонок Е. В. 3: 317
Новоселова Л. В. 3: 379
Носов Н. Н. 1: 80
Носова Н. В. 1: 328
Нотов А. А. 1: 170
Нюкалова М. А. 3: 382, 387
Обабко Р. П. 3: 51, 105
Овсянников А. Ю. 3: 190
Оганджян А. А. 1: 230
Огуреева Г. Н. 1: 172
Оздоева Мад. М. 2: 16
Оздоева Мак. М. 2: 16
Олейникова Е. М. 1: 175
Олонова М. В. 1: 74
Омарова П. К. 1: 293
Ооржак А. В. 2: 293
Орлова Л. В. 1: 77
Орлова Ю. В. 3: 176, 305, 347
Орловская Т. В. 2: 247
Османов Р. М. 2: 295, 3: 134
Османова Г. О. 1: 257
Остроумова Т. А. 3: 166, 397
Остроухова М. В. 3: 307
Пагода Я. О. 1: 330
Падутов В. Е. 1: 269
Палице З. 3: 24
Панасенко Н. Н. 2: 114
Панина Е. Г. 3: 42
Панкратова И. В. 1: 341
Панфилова О. Ф. 3: 309
Парахина Е. А. 1: 263
Пархоменко А. С. 1: 55, 313, 3: 275
Пагова Е. Н. 3: 54
Паутов А. А. 1: 330, 3: 194
Паутова И. А. 2: 297
Переведенцева Л. Г. 3: 102
Пересторонина О. Н. 3: 205
Перк А. А. 3: 311, 340
Пермитина В. Н. 2: 40
Петров К. А. 3: 311
Петрова А. Б. 3: 158
Петрова Н. А. 1: 55, 3: 275
Петрова Н. В. 2: 191
Петухова Л. В. 3: 196
Пильщикова Н. В. 3: 309
Пиняскина Е. В. 3: 314
Письмаркина Е. В. 1: 178
Платонова С. Г. 1: 302
Площинская М. Е. 3: 198
Плугатарь Ю. В. 2: 49
Повыдыш М. Н. 1: 26
Полевова С. В. 3: 142, 385
Полещук А. И. 2: 300
Полуянова В. И. 2: 96
Помогайбин А. В. 2: 309
Пономарев А. Г. 3: 340
Пономарева А. Л. 1: 214
Попов А. В. 1: 276
Попова Н. Н. 3: 56
Попович А. В. 1: 23
Поспелов И. Н. 1: 180
Поспелова Е. Б. 1: 180
Потемкин А. Д. 3: 59
Потокин А. Ф. 2: 117
Придача В. Б. 3: 242, 317, 334
Прокопьев А. С. 2: 303
Прокушева Д. Л. 1: 346
Просьянникова И. Б. 3: 114
Прохоров А. А. 3: 319
Прохорова Н. В. 1: 183
Пузина Т. И. 3: 321
Пукинская М. Ю. 2: 120
Пунина Е. О. 1: 80, 84
Пушкарева Л. А. 3: 387
Пятунина С. К. 1: 338
Рабданова К. К. 3: 324, 325, 343
Рабданова М. М. 1: 353
Раджабов Г. К. 2: 79, 164, 166
Раковская Н. В. 2: 374
Рамазанова З. Р. 3: 200
Рамазанова П. Б. 3: 252, 327
Рахимова Е. В. 3: 117
Ребриев Ю. А. 3: 130
Ревушкин А. С. 1: 355
Репкина Н. С. 3: 270
Реут А. А. 2: 306
Решетникова Т. Б. 1: 313
Робонен Е. В. 2: 192
Рогазинская-Таран А. А. 1: 305
Рогова Т. В. 2: 123
Родионов А. В. 1: 80, 84
Розенберг Г. С. 1: 360
Розенцвет О. А. 3: 237, 329
Розно С. А. 2: 309
Розова И. В. 2: 19
Романова В. О. 3: 202
Романова М. А. 3: 146
Романова С. Б. 2: 361
Ромашкин И. В. 2: 73
Ронжина Д. А. 3: 265, 267, 299, 331
Рудковская О. А. 1: 186
Рыжкова Н. И. 2: 73
Рязанова Л. В. 1: 89
Сабилов Р. Н. 1: 189
Сабилова Н. Д. 1: 189
Савинов И. А. 1: 191
Савиных Н. П. 3: 205
Савицкая К. А. 3: 158
Садыкова Г. А. 2: 129, 3: 200
Сазанова Н. А. 3: 130
Сазонова Т. А. 3: 242, 317, 334
Сайбулатова В. Б. 1: 357
Саксонов С. В. 1: 360
Салмин С. А. 3: 336
Самигуллин Т. Х. 1: 34
Самохвалов М. С. 3: 279
Санамян Н. П. 3: 42
Саргсян М. В. 1: 86
Саркина И. С. 3: 120, 130
Сарсенова А. Н. 2: 38
Светашева Т. Ю. 3: 130
Свириденко Б. Ф. 1: 296, 3: 60
Свириденко Т. В. 3: 60
Селезнева А. Е. 1: 74
Семенищенков Ю. А. 2: 131
Семкина Л. А. 2: 312
Сенатор С. А. 1: 360
Серая Л. Г. 3: 100
Сергеева И. В. 1: 214
Сергиенко Л. А. 1: 193
Серебряная Ф. К. 2: 195
Серета М. М. 2: 226, 313
Сибгатуллин Р. З. 2: 135
Сивков М. Д. 3: 54
Сидор А. И. 1: 269
Сизоненко О. Ю. 3: 213
Силаева Ж. Г. 1: 250, 263
Силаева Т. Б. 1: 298
Синцов А. Н. 2: 315
Сиромля Т. И. 3: 245
Ситпаева Г. Т. 1: 196, 2: 197, 317
Скрипко В. В. 1: 302
Сластунов Д. Д. 1: 89
Слепых В. В. 1: 300, 2: 168
Слепых О. В. 2: 320
Слонов Л. Х. 3: 4, 339
Слонов Т. Л. 3: 4, 339
Смагин В. А. 2: 137
Смекалова Т. Н. 2: 368, 381, 385, 388
Смирнов В. Э. 2: 68
Смирнова Е. А. 3: 240, 281, 390
Смирнова С. В. 3: 63
Смолина В. М. 2: 344, 361
Соболев Н. А. 1: 132
Созинов О. В. 2: 35
Соковнина С. Ю. 2: 51
Соколова В. В. 2: 323
Соколова И. В. 1: 361
Сонина А. В. 3: 112, 123
Сорокин А. И. 1: 232
Сотникова Т. В. 1: 183
Ставрова Н. И. 2: 32
Станиславская Е. В. 3: 65
Староверов Н. Е. 2: 328
Стенина А. С. 3: 68
Степанова А. В. 3: 207, 216
Степанова Е. Н. 3: 196
Степанова Н. Ю. 1: 212

- Стрельникова Т. О. 1: 302
 Сулейманова В. Н. 2: 140
 Супрун Н. А. 2: 283
 Суроева Л. Е. 3: 11
 Сушкова Е. Г. 3: 14
 Сысо А. И. 3: 245
 Сытин А. К. 1: 89
 Таймазова Н. С. 2: 383, 3: 287
 Тайсумов М. А. 1: 199
 Таланова В. В. 3: 270
 Таловина Г. В. 2: 388
 Тальских А. И. 3: 171
 Таран А. А. 1: 305
 Тарасов С. И. 2: 175, 3: 256
 Тарасова В. Н. 3: 51, 70, 105
 Таршис Л. Г. 1: 364
 Тасуева Э. Л. 2: 200
 Татаренко И. В. 3: 179
 Татаринова Т. Д. 3: 340
 Телицына И. В. 3: 209
 Терентьева Е. И. 1: 34
 Терентьева Е. И. 2: 260
 Тимофеева В. В. 1: 186
 Тимухин И. Н. 1: 201
 Титов А. Ф. 2: 229, 3: 235, 270, 272, 289
 Титова Г. Е. 3: 382, 387
 Тихонова О. А. 1: 65
 Ткаченко К. Г. 2: 326, 328
 Ткаченко Ю. Н. 2: 73
 Токарев П. Н. 2: 162
 Токарь О. Е. 3: 60
 Томошевич М. А. 1: 11
 Торопова Е. В. 2: 24
 Трифонова Т. М. 2: 391
 Тропина П. Д. 1: 331
 Трошкина В. И. 1: 91
 Трубников А. М. 3: 158
 Труссов Н. А. 3: 211
 Тубанова Д. Я. 1: 10
 Туниев Б. С. 1: 201
 Тюрин В. Н. 2: 141
 Тютерева Е. В. 3: 146, 251, 261, 324, 325, 343
 Тютюнова Н. М. 1: 288
 Украинская У. А. 3: 166
 Улько Д. О. 1: 28
 Умаров М. У. 1: 199, 3: 213
 Урбанавичене И. Н. 3: 24, 73
 Урбанавичюс Г. П. 3: 24, 73, 75, 80
 Успенская М. С. 2: 330
 Фатерыга А. В. 1: 93
 Фатерыга В. В. 1: 93
 Федореева Л. И. 3: 395
 Федоринова О. И. 2: 333
 Федоров А. В. 2: 278
 Федоров Е. А. 2: 344
 Федоров Н. И. 2: 203, 3: 16
 Федорова А. В. 1: 212
 Федорова Л. В. 1: 203
 Федосов В. Э. 3: 5
 Федяева В. В. 1: 308
 Феоктистов Д. С. 1: 28
 Фирсов Г. А. 2: 335, 338, 3: 219
 Фирсова А. В. 2: 341
 Фризен Н. В. 1: 70
 Фролов Д. А. 1: 368
 Фролова А. В. 3: 181
 Хабибов А. Д. 1: 311
 Хабиева Н. А. 3: 345
 Халидов А. М. 1: 205
 Халикова А. А. 2: 145
 Халилова Л. А. 3: 176, 305, 347
 Халилуев М. Р. 3: 240, 390
 Хапугин А. А. 1: 298
 Хархота Л. В. 2: 286
 Хашиева Л. С. 1: 248
 Химич Ю. Р. 3: 126
 Хитун О. В. 1: 178
 Хишба М. В. 1: 143
 Хмарик А. Г. 1: 89
 Хоцкова Л. В. 2: 344
 Хритонова А. А. 3: 179
 Хусаинов А. Ф. 2: 145
 Хусаинова С. А. 2: 145
 Цвирко Р. В. 2: 35
 Цейтин Н. Г. 2: 219, 335
 Цепкова Н. Л. 2: 147
 Цоож Ш. 3: 216
 Цунская А. А. 3: 123
 Цыренова Д. Ю. 1: 312
 Цэрэнханд Г. 3: 265
 Чабан И. А. 3: 281, 395
 Чавчавадзе Е. С. 3: 213
 Чадаева В. А. 1: 219, 2: 206
 Чадин И. Ф. 3: 258
 Чеботарева К. Е. 3: 216
 Чебукин П. А. 2: 371
 Чекалин С. В. 2: 317, 3: 217
 Чепик Ф. А. 1: 234
 Чернобровкина Н. П. 2: 192
 Чернова О. Д. 2: 303
 Чернядьева И. В. 3: 81
 Черняева Е. В. 1: 338, 2: 347
 Черткова М. А. 2: 350, 358
 Читанава С. М. 1: 207
 Чохели В. А. 2: 226, 3: 350
 Чугунов Г. Г. 1: 298
 Шабалкина С. В. 3: 205
 Шайхутдинова Г. А. 2: 123
 Шамров И. И. 3: 362
 Шанмак Р. Б. 1: 210
 Шанцер И. А. 1: 212
 Шауло Д. Н. 1: 210
 Шванова В. В. 3: 209
 Швецова В. О. 3: 70
 Шевченко Е. Н. 1: 214
 Шевченко С. В. 1: 272, 3: 393
 Шелудякова М. Б. 1: 96
 Шелякин М. А. 3: 353
 Шереметова С. А. 1: 216
 Шилов М. П. 1: 232
 Шилова И. В. 1: 278, 313, 3: 275
 Шинэху Т. 3: 265
 Широких И. Г. 3: 281
 Широких П. С. 2: 150
 Ширяев А. Г. 3: 127, 130
 Шишлова Ж. Н. 1: 308, 2: 341, 352, 355, 3: 350
 Шамаков А. И. 1: 80
 Шамакова Н. Ю. 3: 356
 Шмараева А. Н. 1: 308, 2: 252, 275, 352, 355, 3: 350
 Шнеер В. С. 1: 84
 Шугушева Л. Х. 3: 339
 Шумихин С. А. 2: 358
 Шустов М. В. 3: 83
 Шушпанникова Г. С. 2: 152
 Шагапсоев С. Х. 1: 219, 370, 2: 206, 262, 3: 19, 108
 Шагапсоева К. А. 1: 219
 Щербаков А. В. 1: 132, 134, 178
 Щукина К. В. 1: 221, 2: 120
 Щуплецова О. Н. 3: 281
 Эбель А. Л. 1: 115
 Эдвардс Дж. 3: 139, 282
 Эктова С. Н. 1: 167
 Эмиров С. А. 2: 393
 Эржапова Р. С. 1: 101
 Юдина П. К. 3: 267
 Юдина Ю. С. 2: 184
 Юрковская Т. К. 2: 155
 Юсуфов А. Г. 3: 358
 Яковлев Г. П. 1: 26
 Яковлева О. В. 3: 156, 194, 217, 387
 Ямбуров М. С. 2: 344, 361
 Яндовка Л. Ф. 3: 219
 Янков Н. В. 3: 158
 Ярмишко В. Т. 2: 157
 Ярмишко М. А. 2: 157
 Яровенко Е. В. 1: 316
 Ярославцева М. А. 2: 364

СОДЕРЖАНИЕ

Споровые растения

Аджиева Д. Х., Слонов Т. Л., Слонов Л. Х. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДА <i>DIDYMOSPHENIA GEMINATA</i> В ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ КАБАРДИНО-БАЛКАРСКОЙ РЕСПУБЛИКИ (ЦЕНТРАЛЬНЫЙ КАВКАЗ).....	4
Алексеева А. С., Федосов В. Э. О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИНТЕРЕСНЫХ ВИДАХ МХОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЦУДАХАРСКОЙ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ БАЗЫ.....	5
Андреев М. П. ЛИШАЙНИКИ АНТАРКТИКИ: ВИДОВОЙ СОСТАВ, ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СИНУЗИЙ НА ОРНИТОГЕННЫХ ПОЧВАХ.....	7
Андросова В. И., Суроева Л. Е. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ДОМИНАНТНОГО ВИДА ЛИШАЙНИКА <i>HYPOGYMNA PHYSOIDES</i> В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ.....	11
Афанасьев Д. Ф., Камнев А. Н., Сушкова Е. Г. СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ <i>CYSTOSEIRA CRINITA</i> (FUCALES PHAEOPHYCEAE) СЕВЕРО-КАВКАЗСКОГО ШЕЛЬФА ЧЕРНОГО МОРЯ.....	14
Баишева Э. З., Федоров Н. И., Бикташев Т. У. О ПРОЕКТЕ ГИС-СИСТЕМЫ ПО РАЗНООБРАЗИЮ МОХООБРАЗНЫХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН.....	16
Берсанова А. Н., Шагапсов С. Х. СИСТЕМАТИКА И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ МХОВ РЕСПУБЛИКИ ИНГУШЕТИЯ.....	19
Бойчук М. А., Мартыянов Р. С. МХИ-УТЕПЛИТЕЛИ ДЕРЕВЯННЫХ ДОМОВ МУЗЕЯ-ЗАПОВЕДНИКА «КИЖИ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ).....	22
Вондрак Я., Урбанавичюс Г. П., Маличек И., Урбанавичене И. Н., Палице З. РАЗНООБРАЗИЕ ЛИШАЙНИКОВ КАВКАЗСКИХ ЛЕСОВ ЗНАЧИТЕЛЬНО ВЫШЕ ЕВРОПЕЙСКИХ.....	24
Воронова О. Г. БРИОФЛОРА ЛЕСОСТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ ТЮМЕНСКОЙ ОБЛАСТИ.....	25
Давыдов Д. А. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЦИАНОПРОКАРИОТ АРКТИКИ.....	28
Исмаилов А. Б. ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ И НЕЛИХЕНИЗИРОВАННЫЕ ГРИБЫ ДАГЕСТАНА: РАЗНООБРАЗИЕ И АНАЛИЗ.....	32
Истомина Н. Б., Лихачева О. В. ЛИШАЙНИКИ ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «РЕМДОВСКИЙ» (ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТЬ).....	35
Казановский С. Г. ФЛОРА МОХООБРАЗНЫХ ГОРНОЙ СТРАНЫ ХАМАР-ДАБАН: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ.....	37
Лиштва А. В. ЭПИФИТНЫЕ ЛИШАЙНИКИ ГОСУДАРСТВЕННЫХ ПРИРОДНЫХ ЗАКАЗНИКОВ ПРЕДБАЙКАЛЬЯ (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ).....	40
Лопатина Н. А., Санамян Н. П., Жигадлова Г. Г., Панина Е. Г. <i>BERINGIA CASTANEA</i> (GIGARTINALES, RHODORHYZA) В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ.....	42
Лукницкая А. Ф. РЕДКИЕ ВИДЫ КОНЬЮГАТ (SCHARORHYZA, CONJUGATORHYZEAE) НОВГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ.....	43
Мелехин А. В., Давыдов Д. А., Константинова Н. А., Боровичёв Е. А. ИНФОРМАЦИОННАЯ СИСТЕМА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОРАЗНООБРАЗИЯ – CRIS И ОСНОВНЫЕ ВЕКТОРЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ.....	46
Мелехин А. В. АНАЛИЗ ВЕБ-ОРИЕНТИРОВАННОГО ЧЕК-ЛИСТА ЛИШАЙНИКОВ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ.....	48
Обабко Р. П., Тарасова В. Н. ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ЭПИФИТНОГО МОХОВОГО ПОКРОВА ОСИНЫ (<i>POPULUS TREMULA</i> L.) В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСАХ РЕСПУБЛИКИ КАРЕЛИЯ.....	51
Пагова Е. Н., Сивков М. Д. РАЗНООБРАЗИЕ И РОЛЬ ЦИАНОПРОКАРИОТ В ГОРНО-ТУНДРОВЫХ СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРНЫХ РЕГИОНОВ УРАЛА.....	54
Попова Н. Н. БРИОФЛОРА ГЕОЛОГИЧЕСКИХ ДОСТОПРИМЕЧАТЕЛЬНОСТЕЙ СРЕДНЕЙ ПОЛОСЫ РОССИИ.....	56

Потемкин А. Д. МАКРОСЪЕМКА МОХООБРАЗНЫХ В ПОЛЕВЫХ И ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ – КЛЮЧ К РАЗВИТИЮ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ БРИОЛОГИИ. ОПЫТ С USB МИКРОСКОПОМ SKYWATCHER И ФОТОКАМЕРОЙ OLYMPUS STYLUS TOUGH TG-3	59
Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Мурашко Ю. А., Ефремов А. Н., Токарь О. Е. НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ И ЭКОЛОГИИ ЗИГНЕМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (ZYGNEMATALES) ТЮМЕНСКОЙ, КУРГАНСКОЙ, ОМСКОЙ И НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ	60
Смирнова С. В., Белякова Р. Н. РОД <i>STICHOSIPHON</i> (STICHOSIPHONACEAE, CYANOPROKARYOTA) В МИРОВОЙ ФЛОРЕ	63
Станиславская Е. В. ПЕРИФИТОН ГУМИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕР КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА	65
Стенина А. С. ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ В РЕКАХ ЗАПАДНОГО СКЛОНА СЕВЕРНОГО УРАЛА (РЕСПУБЛИКА КОМИ, РОССИЯ)	68
Тарасова В. Н., Горшков В. В., Калачёва Л. А., Швецова В. О., Жулай И. А. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОСЛЕПОЖАРНОГО ВОССТАНОВЛЕНИЯ ЭПИФИТНОГО ЛИШАЙНИКОВОГО ПОКРОВА В СРЕДНЕТАЁЖНЫХ ЛЕСАХ ДРЕНИРОВАННЫХ МЕСТООБИТАНИЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ	70
Урбанавичене И. Н., Урбанавичюс Г. П. ЛИХЕНОФЛОРИСТИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС КСЕРОФИТНЫХ СУБСРЕДИЗЕМНОМОРСКИХ ФОРМАЦИЙ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ	73
Урбанавичюс Г. П. КАВКАЗ – ВАЖНЕЙШИЙ ЦЕНТР БИОРАЗНООБРАЗИЯ ЛИХЕНОФЛОРЫ .. 75	
Урбанавичюс Г. П. РАЗНООБРАЗИЕ ЛИХЕНОФЛОРЫ ОРОБИОМОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА .. 77	
Федосов В. Э. ИТОГИ РЕВИЗИИ СЕМЕЙСТВА ORTHOTRICHACEAE ДЛЯ «ФЛОРЫ МХОВ РОССИИ»	80
Чернядьева И. В. О РАСПРОСТРАНЕНИИ И ЭКОЛОГИИ ВИДОВ РОДА <i>ROHLIA</i> (MELICHOFERIACEAE, MUSCI) В РОССИИ	81
Шустов М. В. ОХРАНЯЕМЫЕ ЛИШАЙНИКИ УЛЬЯНОВСКОЙ И САМАРСКОЙ ОБЛАСТЕЙ	83

Микология

Абдуллабекова Д. А., Магомедова Е. С., Магомедов Г. Г., Гасанов Р. З., Аливердиева Д. А. ВИНОГРАДНОЕ РАСТЕНИЕ КАК МЕСТООБИТАНИЕ ДРОЖЖЕВЫХ ГРИБОВ	88
Варфоломеева Е. А., Капелян А. И. БОЛЕЗНИ РОЗ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ПЕТРА ВЕЛИКОГО И МЕРЫ ПОВЫШЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РОЗ	90
Волобуев С. В., Большаков С. Ю. РЕДКИЕ И РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ОХРАНЕ ВИДЫ АФИЛЛОФОРОИДНЫХ ГРИБОВ НА ТЕРРИТОРИИ СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ	93
Володина А. А. МАКРОМИЦЕТЫ, РЕКОМЕНДУЕМЫЕ К ВКЛЮЧЕНИЮ ВО ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ КРАСНОЙ КНИГИ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ	94
Гадаборшева М. А., Крапивина Е. А., Дакиева М. К., Берсанова А. Н. К ИССЛЕДОВАНИЯМ МАКРОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «ЭРЗИ»	97
Звягинцев В. Б., Алиев Х. У., Серая Л. Г., Баранчиков Ю. Н. САНИТАРНОЕ СОСТОЯНИЕ ПОСАДОК И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ <i>FRAXINUS</i> SPP. НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ	100
Змитрович И. В., Бондарцева М. А., Переведенцева Л. Г., Мясников А. Г., Коваленко А. Е. ГРИБЫ РОДА <i>PANUS</i> (POLYPORALES) В РОССИИ	102
Игнатенко Р. В., Тарасова В. Н., Обако Р. П. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ЛИШАЙНИКА <i>LOBARIA PULMONARIA</i> В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ КАРЕЛИИ	105
Крапивина Е. А., Шхагапсоев С. Х. МИКОБИОТА ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА	108
Краснопевцева А. С., Краснопевцева В. М. РЕДКИЕ ВИДЫ МАКРОМИЦЕТОВ БАЙКАЛЬСКОГО ЗАПОВЕДНИКА (ЮЖНОЕ ПРИБАЙКАЛЬЕ)	110
Курбатов А. А., Сони́на А. В. ОБОСНОВАНИЕ ВЫБОРА ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ ДЛЯ ЛИХЕНОМЕТРИЧЕСКОГО ДАТИРОВАНИЯ ВОЗРАСТА КАМЕННЫХ СООРУЖЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ	112
Просьянникова И. Б. ФИТОТРОФНАЯ ПАРАЗИТИЧЕСКАЯ МИКОБИОТА СИРИНГАРИЯ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н. В. БАГРОВА ТАВРИЧЕСКОЙ АКАДЕМИИ КРЫМСКОГО ФЕДЕРАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. В. И. ВЕРНАДСКОГО	114

Рахимова Е. В., Ермакова Б. Д., Кызметова Л. А. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ В ПУСТЫННЫХ НИЗКОГОРЬЯХ ЮГО-ВОСТОКА КАЗАХСТАНА	117
Саркина И. С. ВИДЫ РОДОВ <i>RUBROBOLETUS</i> И <i>IMPERATOR</i> В ГОРНОМ КРЫМУ	120
Сонина А. В., Цунская А. А. АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ЭПИЛИТНЫХ ЛИШАЙНИКОВ РОДА <i>UMBILICARIA</i> В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ НА ТЕРРИТОРИИ КАРЕЛИИ	123
Химич Ю. Р. МИКОБИОТА ГОРОДОВ КАК ПЕРСПЕКТИВНОЕ НАПРАВЛЕНИЕ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	126
Ширяев А. Г. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ ЕВРАЗИИ	127
Ширяев А. Г., Арефьев С. П., Иванов А. И., Большаков С. Ю., Волобуев С. В., Горбунова И. А., Ребриев Ю. А., Сазанова Н. А., Саркина И. С., Светашева Т. Ю. РАЗНООБРАЗИЕ БАЗИДИАЛЬНЫХ МАКРОМИЦЕТОВ СТЕПЕЙ РОССИИ	130

Структурная ботаника

Анатов Д. М., Османов Р. М., Асадулаев З. М. ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТА <i>PRUNUS ARMENIACA</i> В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ ГОРНОГО ДАГЕСТАНА	134
Арнаутова Г. И. ОСОБЕННОСТИ ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕВИЩ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ <i>PRIMULA SIBTHORPII</i>	136
Булышева М. М., Котеева Н. К., Миргородская О. Е. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА <i>RHODODENDRON LEDEBOURII</i> И <i>MANONIA AQUIFOLIUM</i>	138
Вознесенская Е. В., Котеева Н. К., Иванова А. Н., Эдвардс Дж. МЕХАНИЗМЫ ИЗОЛЯЦИИ ИЗБЫТКА СОЛИ В ТКАНЯХ ЛИСТА ГАЛОФИТОВ	139
Габараева Н. И., Полева С. В., Григорьева В. В., Брицкий Д. А., Блэкмо С. РАЗВИТИЕ ОБОЛОЧКИ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА <i>ECHINOPS EXALTATUS</i> (ASTERACEAE, CYNAREAE): МЕХАНИЗМЫ, ЛЕЖАЩИЕ В ОСНОВЕ РАЗВИТИЯ. МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭКЗИНЫ	142
Дибиров М. Д., Анатов Д. М. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРИЗНАКОВ ЭНДЕМИЧНЫХ ВИДОВ РОДА <i>ALLIUM</i> ДАГЕСТАНА	144
Евкайкина А. И., Климова Е. А., Тютерева Е. В., Добрякова К. С., Иванова А. Н., Rydin С., Berke L., Proux-Wera E., Pawlowski K., Романова М. А., Войцеховская О. В. МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ЛИСТЬЕВ В АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЕ СИМПЛЕКСНОГО ТИПА У ПЛАУНООБРАЗНЫХ И ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ: ИЗУЧЕНИЕ “НЕМОДЕЛЬНЫХ” ОБЪЕКТОВ МОЖЕТ ПРОЯСНИТЬ ВОПРОС ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЛИСТЬЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	146
Жапова О. И., Анцупова Т. П. МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ <i>ALLIUM BIDENTATUM</i>, ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО В СТЕПНЫХ РАЙОНАХ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ	150
Журбенко П. М., Муравник Л. Е. СТРОЕНИЕ НЕКТАРНИКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОДРОДА <i>LIMNIRIS</i> РОДА <i>IRIS</i>	151
Зверева Г. К. РАСПРОСТРАНЕНИЕ КЛЕТОК СЛОЖНОЙ ФОРМЫ В МЕЗОФИЛЛЕ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ СЕМЕЙСТВ ГОЛОСЕМЕННЫХ И ОДНОДОЛЬНЫХ	153
Иванова А. Н., Константинова А. И., Яковлева О. В. СЕКРЕТОРНЫЕ КАНАЛЫ ПЛОДОВ <i>SCHEFFLERA PUECKLERI</i> (= <i>TUPIDANTHUS CALYPTRATUS</i>, ARALIACEAE)	156
Кавеленова Л. М., Янков Н. В., Трубников А. М., Петрова А. Б., Савицкая К. А. К РАЗВИТИЮ МЕТОДИКИ СКРИНИНГА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТОВОГО АППАРАТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	158
Кардашевская В. Е. БИОМОРФОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	161
Киселева О. А. АНАТОМИЧЕСКИЕ ЧЕРТЫ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ РАСТЕНИЙ-ПОЛУПАРАЗИТОВ	164
Клюйков Е. В., Остроумова Т. А., Захарова Е. А., Украинская У. А. РАЗНООБРАЗИЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ ЗОНТИЧНЫХ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ	166

Козак М. Ф. КАРИОТИПЫ АСТРАГАЛОВ БЭРОВСКИХ БУТРОВ	169
Копанина А. В., Тальских А. И., Власова И. И. СТРОЕНИЕ КОРЫ <i>BETULA ERMANNII</i> В УСЛОВИЯХ ОСТРОВА САХАЛИН.....	171
Костина О. В., Муравник Л. Е. КОЛЕТЕРЫ ПРИЛИСТНИКОВ <i>GALIUM PALUSTRE</i> И <i>ASPERULA SCUTELLARIS</i> (RUBIACEAE): МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, МОРФОГЕНЕЗ И УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК.....	173
Кумахова Т. Х., Воронков А. С., Орлова Ю. В., Халилова Л. А., Анатов Д. М., Дакиева М. К. СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ <i>MALOIDEAE</i> (ROSACEAE), ПРОИЗРАСТАЮЩИХ В ГОРНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ СЕВЕРНОГО КAVKAZA.....	176
Курченко Е. И., Татаренко И. В., Хритонова А. А. К ПРОБЛЕМЕ МИНИАТЮРИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ <i>AGROSTIS</i> (POACEAE)).....	179
Матюхин Д. Л., Фролова А. В. СТРУКТУРА ГОДИЧНЫХ ПРИРОСТОВ У СЕЯНЦЕВ НЕКОТОРЫХ ФОРМ <i>SHAMAECYPARIS LAWSONIANA</i> И <i>SHAMAECYPARIS PISIFERA</i>	181
Морозова К. В., Алексеева М. С. МЕЗОСТРУКТУРА АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА <i>BOLBOSCHOENUS MARITIMUS</i> В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА ПОБЕРЕЖЬЕ БЕЛОГО МОРЯ	184
Мосина А. А., Костина О. В., Муравник Л. Е. МОРФОЛОГИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖЕЛЕЗИСТЫХ ТРИХОМ ВЕГЕТАТИВНЫХ И РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ <i>DORONICUM PARDALIANHES</i> (ASTERACEAE).....	186
Недосеко О. И. МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КРОН БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ.....	188
Овсянников А. Ю. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЛОКАЛИЗАЦИИ ХЛОРОПЛАСТОВ В КЛЕТКАХ МЕЗОФИЛЛА ХВОИ <i>PICEA PUNGENS</i> (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ.....	190
Паутов А. А., Яковлева О. В., Крылова Е. Г. КРУПНЫЕ ЛИПИДНЫЕ КАПЛИ В УСТЬИЧНЫХ КОМПЛЕКСАХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ.....	194
Петухова Л. В., Степанова Е. Н. РАЗНООБРАЗИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ	196
Площинская М. Е. ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ И ВЕТВЛЕНИЯ КОРНЕЙ ПАПОРОТНИКОВ.	198
Рамазанова З. Р., Асадулаев З. М., Садыкова Г. А. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВ ПОЛУПАРАЗИТА <i>ARCEUTHOBIVUM OXYCEDRI</i> В УСЛОВИЯХ ВНУТРЕННЕГОРНОГО ДАГЕСТАНА.....	200
Романова В. О., Кравцова Т. И. РАЗНООБРАЗИЕ ЭПИКУТИКУЛЯРНЫХ ВОСКОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ПОВЕРХНОСТИ СЕМЯН У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ SILENEAE (CARYOPHYLLACEAE)	202
Савиных Н. П., Шабалкина С. В., Пересторонина О. Н. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ <i>SANGUISORBA OFFICINALIS</i>	205
Степанова А. В. СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ И АРХИТЕКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ У ОДНОЛЕТНИКОВ	207
Телицына И. В., Галкин М. А., Шванова В. В., Елисеева Л. М., Безроднова Е. И. СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СТЕБЛЯ СЕВЕРОКАВКАЗСКИХ ВИДОВ <i>POLYGALA ANATOLICA</i> , <i>POLYGALA ALBOWII</i>	209
Трусов Н. А. ФУНКЦИИ АРИЛЛУСА <i>LITCHI CHINENSIS</i>	211
Чавчавадзе Е. С.¹, Умаров М. У.², Сизоненко О. Ю.¹, Волкова С. Б.¹ СРАВНИТЕЛЬНЫЙ КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ ИЗ ВЫСОКОГОРНЫХ ПОЯСОВ СЕВЕРНОГО КAVKAZA И ВЫСОКИХ ШИРОТ (РОССИЯ).....	213
Чеботарева К. Е., Цоож Ш., Степанова А. В. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ГЛАВНОГО КОРНЯ ТРАВЯНИСТОГО РАСТЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ <i>MEDICAGO FALCATA</i> (FABACEAE)	216
Чекалин С. В. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	217
Яковлева О. В. О ЧЕМ МОГУТ РАССКАЗАТЬ НАРУЖНЫЕ КЛЕТОЧНЫЕ СТЕНКИ ТРАХЕАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ.....	219
Яндовка Л. Ф., Абдулхакимова А. А., Фирсов Г. А. СЕМЯ И СЕМЕННАЯ КОЖУРА У ВИДОВ <i>SORBUS</i> (ROSACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ.....	221

Физиология и биохимия растений

Азаркович М. И. РЕКАЛЬЦИТРАНТНЫЕ СЕМЕНА: ДРУГАЯ СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ.....	226
Алигусейнова Н. Р., Абилова Г. А. ВЛИЯНИЕ САЛИЦИЛАТА НАТРИЯ НА ПРОНИЦАЕМОСТЬ МЕМБРАН И РОСТ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ СТРЕССА, ВЫЗВАННОГО ДЕЙСТВИЕМ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ.....	229
Алиев М. Г., Алиева З. М. СПЕЦИФИКА СТАРЕНИЯ ИНТАКТНЫХ И ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ	231
Алиева З. М. ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ РЕДКИХ РАСТЕНИЙ ДАГЕСТАНА <i>IN VITRO</i>	233
Багова Ю. В., Казнина Н. М., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ К НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЕ ПРИ ОПТИМАЛЬНОМ И ИЗБЫТОЧНОМ СОДЕРЖАНИИ ЦИНКА ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ	235
Богданова Е. С., Розенцвет О. А. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КАЛЬЦЕФИТОВ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ.....	237
Богоутдинова Л. Р., Баранова Е. Н., Баранова Г. Б., Лазарева Е. М., Смирнова Е. А., Халилуев М. Р. NaCl-ЗАВИСИМЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В КЛЕТКАХ КОРНЯ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ ГЕНОТИПОВ ТОМАТА	240
Болондинский В. К., Виликайнен Л. М., Придача В. Б., Сазонова Т. А. ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА ДЫХАНИЕ СТВОЛОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ	242
Боярских И. Г., Сысо А. И., Сиромля Т. И. СОДЕРЖАНИЕ МИКРО- И МАКРОЭЛЕМЕНТОВ В СИСТЕМЕ ПОЧВА-РАСТЕНИЕ НА ПОРОДАХ КОНТРАСТНОГО СОСТАВА НА ПРИМЕРЕ <i>LONICERA CAERULEA</i>	245
Браилко В. А. УСТОЙЧИВОСТЬ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>WEIGELA THUNB.</i> (<i>CAPRIFOLIACEAE</i>) К ГИДРОТЕРМИЧЕСКОМУ СТРЕССУ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА	249
Тютерева Е. В., Иванова А. Н., Brenner W., Дмитриева В. А., Добрякова К. С., Pawlowski K., Войцеховская О. В. МУТАНТЫ <i>CHLORINA</i> – МОДЕЛЬ ДЛЯ ЭКОНОМИЧЕСКИ ЗНАЧИМОГО ПОВЫШЕНИЯ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ.....	251
Гаджиева И. Х., Рамазанова П. Б. ДЕЙСТВИЕ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ НА ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОРОСТКОВ ТРИТИКАЛЕ	252
Герлинг Н. В., Тарасов С. И. ГОДОВАЯ ДИНАМИКА ВЫХОДА ЭФИРНОГО МАСЛА ДВУХЛЕТНЕЙ ХВОИ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (<i>ABIES SIBIRICA</i>) В СРЕДНЕЙ ПОДЗОНЕ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ.....	256
Далькэ И. В., Чадин И. Ф., Захожий И. Г., Малышев Р. В., Маслова С. П. ЭКОЛОГО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД К МОДЕЛИРОВАНИЮ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ПРЕДЕЛОВ РАСПРОСТРАНЕНИЯ <i>HERACLEUM SOSNOWSKYI</i>	258
Дмитриева В. А., Тютерева Е. В., Иванова А. Н., Добрякова К. С., Евкайкина А. И., Войцеховская О. В. ОТСУТСТВИЕ ХЛОРОФИЛЛА <i>b</i> ИЗМЕНЯЕТ ВРЕМЯ ЦВЕТЕНИЯ И РЕГУЛЯЦИЮ ПЛАЗМОДЕСМ У МУТАНТОВ <i>CHLORINA ARABIDOPSIS THALIANA</i> И <i>HORDEUM VULGARE</i>	261
Захожий И. Г., Головкин Т. К., Далькэ И. В. ИЗОТОПНАЯ ДИСКРИМИНАЦИЯ УГЛЕРОДА КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ВЛИЯНИЯ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ	263
Иванов Л. А., Иванова Л. А., Мигалина С. В., Ронжина Д. А., Шинэху Т., Цэрэнханд Г. ЗАВИСИМОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИСТЬЕВ <i>ARMENIACA</i> <i>SIBIRICA</i> ОТ ВЫСОТЫ ПРОИЗРАСТАНИЯ.....	265
Иванова Л. А., Мигалина С. В., Юдина П. К., Ронжина Д. А., Иванов Л. А. СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ СПОСОБНОСТИ <i>SARAGANA BUNGEI</i> В КРИОАРИДНОМ КЛИМАТЕ МОНГОЛИИ	267
Игнатенко А. А., Репкина Н. С., Таланова В. В., Титов А. Ф. ДИНАМИКА АКТИВНОСТИ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ <i>TRITICUM AESTIVUM</i> ПРИ ХОЛОДОВОМ ЗАКАЛИВАНИИ.....	270
Казнина Н. М., Багова Ю. В., Лайдинен Г. Ф., Титов А. Ф. ОЦЕНКА СПОСОБНОСТИ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ К НИЗКОТЕМПЕРАТУРНОЙ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ОПТИМАЛЬНОГО И ИЗБЫТОЧНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЦИНКА	272

Кашин А. С., Беляченко А. А., Петрова Н. А., Шилова И. В., Пархоменко А. С., Крицкая Т. А. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОКРАСКИ ОКОЛОЦВЕТНИКА <i>TULIPA</i> <i>GESNERIANA</i> В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА.....	275
Кириллова И. Г., Адамов С. В., Гоманкова И. А., Самохвалов М. С. ВЛИЯНИЕ ФОСФОРОРГАНИЧЕСКОГО И КРЕМНИЙОРГАНИЧЕСКОГО РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА НЕКОТОРЫЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ РАСТЕНИЯ КАРТОФЕЛЯ	279
Кононенко Н. В., Баранова Е. Н., Чабан И. А., Широких И. Г., Щуплецова О. Н., Смирнова Е. А. УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНОТИПОВ <i>HORDEUM VULGARE</i> К ТОКСИЧЕСКОМУ ДЕЙСТВИЮ АЛЮМИНИЯ.....	281
Котеева Н. К., Вознесенская Е. В., Эдвардс Дж. МЕХАНИЗМЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ЗЛАКОВ.....	282
Кумахова Т. Х., Воронков А. С., Иванова Т. В., Кузнецова Э. И. ФИЗИОЛОГО- БИОХИМИЧЕСКИЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ПЛОДОВ <i>MALOIDEAE (ROSACEAE)</i> К ГОРНЫМ УСЛОВИЯМ.....	284
Куркиев К. У., Таймазова Н. С. СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОРТООБРАЗЦОВ <i>SECALE CEREALE</i> ПРИ СОЛЕВОМ СТРЕССЕ	287
Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Багова Ю. В., Титов А. Ф. ВЛИЯНИЕ НЕДОСТАТКА ЦИНКА НА РОСТ И СЕМЕННУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ ЯЧМЕНЯ.....	289
Мазур Л. В. ИССЛЕДОВАНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА РАСТЕНИЯ <i>HETEROPAPPUS</i> <i>ALTAICUS</i> (ЗАПАДНОЕ ЗАБАЙКАЛЬЕ).....	291
Мамедова К. К. ВЛИЯНИЕ СПЕЦИФИКИ ЗАСОЛЕНИЯ СРЕДЫ НА ИЗОЛИРОВАННЫЕ СТРУКТУРЫ ВИНОГРАДА.....	293
Маммаев А. Т., Магомедова М. Х., Алиева М. Ю. ОБ ИСПОЛЬЗОВАНИИ ПАРАМЕТРОВ ИНДУКЦИИ ФЛУОРЕСЦЕНЦИИ ХЛОРОФИЛЛА КАК ТЕСТ ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ РАСТЕНИЙ.....	295
Маслов Д. А. ЗИМНЯЯ ВЕГЕТАЦИЯ <i>OSTRYA CARPINIFOLIA</i> НА ЧЕРНОМОРСКОМ ПОБЕРЕЖЬЕ КАВКАЗА РФ	297
Мигалина С. В., Иванова Л. А., Ронжина Д. А., Иванов Л. А. СВЯЗЬ МЕЖДУ ПАРАМЕТРАМИ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА И ИЗОТОПНОЙ ДИСКРИМИНАЦИЕЙ УГЛЕРОДА В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗ.....	299
Муртузова А. В. МОДЕЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЙСТВИЯ СОЛЕЙ КАДМИЯ НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИЗОГЕННЫХ ЛИНИЙ ПШЕНИЦЫ СОРТА "МИРОНОВСКАЯ 808"	301
Орлова Ю. В., Майорова О. В., Халилова Л. А., Балнокин Ю. В. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ Na, Cl и K В ТКАНЯХ ОРГАНОВ ГАЛОФИТА <i>SUAEDA ALTISSIMA</i> В УСЛОВИЯХ ЗАСОЛЕНИЯ.....	305
Остроухова М. В., Залуцкая Ж. М., Ермилова Е. В. АЛЬТЕРНАТИВНАЯ ОКСИДАЗА 2 СНЛАМУДОМОНАС РЕЙНГАРДТИ: РЕГУЛЯЦИЯ В СТРЕССОВЫХ УСЛОВИЯХ.....	307
Панфилова О. Ф., Пильщикова Н. В. РАДИАЛЬНЫЙ ТРАНСПОРТ ВОДЫ В КОРНЕ: ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ.....	309
Петров К. А., Перк А. А. ХОЛОДОВОЕ ЗАКАЛИВАНИЕ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЯКУТИИ.....	311
Пиняскина Е. В. ИЗУЧЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ И ФЛУОРЕСЦЕНТНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ВИШЕН РАЗНЫХ СОРТОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВЕРТИКАЛЬНОЙ ЗОНАЛЬНОСТИ	314
Придача В. Б., Новичонок Е. В., Сазонова Т. А. ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА УГЛЕРОДНЫЙ И ВОДНЫЙ ОБМЕН ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ.....	317
Прохоров А. А. ТЕМПЕРАТУРА ПОВЕРХНОСТИ РАСТЕНИЙ И КОНДЕНСАЦИЯ АТМОСФЕРНОЙ ВЛАГИ.....	319
Пузина Т. И., Макеева И. Ю., Власова Н. С. ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ У <i>SOLANUM TUBEROSUM</i> ПОД ВЛИЯНИЕМ СТРУКТУРНОГО МОДИФИКАТОРА МИКРОТРУБОЧЕК КОЛХИЦИНА	321
Рабданова К. К., Добрякова К. С., Дмитриева В. А., Домашкина В. В., Тютерева Е. В., Войцеховская О. В. ВЗАИМОСВЯЗЬ ФИТОХРОМНОЙ РЕГУЛЯЦИИ ЦВЕТЕНИЯ И СТАБИЛЬНОСТИ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА У <i>ARABIDOPSIS THALIANA</i> И <i>HORDEUM VULGARE</i>	324

Рабданова К. К., Тютерева Е. В., Демидчик В. В., Войцеховская О. В. ИССЛЕДОВАНИЕ ИНДУКЦИИ АВТОФАГИИ ПРИ СТРЕССЕ: РОЛЬ КАЛИЯ В РЕГУЛЯЦИИ TOR-КИНАЗЫ У <i>ARABIDOPSIS THALIANA</i>	325
Рамазанова П. Б., Гаджиева И.Х. ВЛИЯНИЕ СОЛЕЙ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА МОРФО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ.....	327
Розенцвет О. А., Нестеров В. Н., Богданова Е. С. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ ГАЛОФИТОВ.....	329
Ронжина Д. А., Иванова Л. А., Иванов Л. А. ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ПИГМЕНТОВ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ЛИСТЬЕВ У РАСТЕНИЙ ЗАБОЛОЧЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ПРИ УВЕЛИЧЕНИИ АРИДНОСТИ КЛИМАТА.....	331
Сазонова Т. А., Болондинский В. К., Придача В. Б. ВОДНЫЙ И УГЛЕРОДНЫЙ РЕЖИМ СОСНЫ ПРИ РАЗНОМ АТМОСФЕРНОМ И ПОЧВЕННОМ УВЛАЖНЕНИИ В УСЛОВИЯХ ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ.....	334
Салмин С. А. НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ МЕХАНИЗМОВ РЕГУЛЯЦИИ РАННИХ ЭТАПОВ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ.....	336
Слонов Л. Х., Шугушева Л. Х., Слонов Т. Л. НЕЗАМЕНИМЫЕ АМИНОКИСЛОТЫ В ЛИСТЬЯХ И СЕМЕНАХ АМАРАНТА.....	339
Татарина Т. Д., Пономарев А. Г., Перк А. А., Васильева И. В. ДЕГИДРИНЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНОМУ КЛИМАТУ КРИОЛИТОЗОНЫ.....	340
Тютерева Е. В., Рабданова К. К., Добрякова К. С., Демидчик В. В., Войцеховская О. В. РОЛЬ АВТОФАГИИ В СТРЕССОВЫХ ОТВЕТАХ РАСТЕНИЙ.....	343
Хабиева Н. А., Алиева З. М., Куркиев К. У. АНАЛИЗ ПРОЦЕССОВ РОСТА И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ У СОРТООБРАЗЦОВ ОЗИМОЙ ТРИТИКАЛЕ ПРИ ЗАСОЛЕНИИ СРЕДЫ.....	345
Халилова Л. А., Орлова Ю. В., Майорова О. В., Балнокин Ю. В. НОВЫЕ ПУТИ ТРАНСПОРТА ИОНОВ Na ⁺ В КЛЕТКАХ.....	347
Чохели В. А., Шмараева А.Н., Шишлова Ж.Н., Вардуни Т. В. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО (<i>QUERCUS ROBURL.</i>) В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ.....	350
Шелякин М. А., Далькэ И. В., Захожий И. Г., Малышев Р. В., Головкин Т. К. ВЛИЯНИЕ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ НА ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ КРУПНОЛИСТОВАТОГО ЛИШАЙНИКА <i>LOBARIA PULMONARIA</i> В ТАЕЖНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА.....	353
Шмакова Н. Ю., Ермолаева О. В. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ МХОВ В ХИБИНАХ... 356	
Юсуфов А. Г. ЗНАЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИОННОГО ПОДХОДА ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ВИНОГРАДА.....	358

Эмбриология растений

Анисимова Г. М., Шамров И. И. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СЕМЯЗАЧАТКА У <i>KALANCHOE LAXIFLORA</i> (CRASSULACEAE).....	362
Виноградова Г. Ю. ОСОБЕННОСТИ ПОЛЯРИЗАЦИИ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА РЕНАЕА-ТИПА У <i>EUPHORBIA PALUSTRIS</i> И <i>E. PROCERA</i>	364
Волкова Л. Р., Боярских И. Г. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕПРОДУКТИВНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК <i>LONICERA CAERULEA</i> SUBSP. <i>ALTAICA</i> В ЛОКАЛЬНОЙ ЗОНЕ АКТИВНОГО ТЕКТОНИЧЕСКОГО РАЗЛОМА (ГОРНЫЙ АЛТАЙ, СЕВЕРО-ЧУЙСКИЙ ХРЕБЕТ).....	367
Воронова О. Н., Бабро А. А. ЭМБРИОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА: ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬНИКА И МИКРОСПОРОГЕНЕЗ У <i>HELIANTHUS CILIARIS</i> DC.....	370
Гаврилова О. А., Мачс Э. М., Горнов Д. А., Конечная Г. Ю., Колдаева М. Н. АНАЛИЗ ГЕТЕРОМОРФИЗМА И ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГИБРИДОВ И РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ РОДА <i>VIOLA</i> (VIOLACEAE).....	372
Годин В. Н., Дозорова С. Ю. <i>AEGOPODIUM PODAGRARIA</i> L. (APIACEAE) КАК АНДРОМОНОЭЦИЧНЫЙ ВИД.....	375

Козак М. Ф. МЕЙОЗ В МИКРОСПОРОГЕНЕЗЕ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ СОИ (<i>GLYCINE</i> L.).....	377
Новоселова Л. В., Колясникова Н. Л., Жакова С. Н. РЕПРОДУКТИВНЫЙ УСПЕХ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД, ИСПОЛЬЗУЕМЫХ В ОЗЕЛЕНЕНИИ ГОРОДА ПЕРМИ.....	379
Нюкалова М. А., Жинкина Н. А., Титова Г. Е. РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ У <i>EUPHORBIA</i> <i>LATHYRIS</i> D. (ПОДРОД <i>ESULA</i> PERS., <i>EUPHORBIA</i> L, EUPHORBACEAE).....	382
Полевова С. В. НУЖНА ЛИ АПЕРТУРА ПЫЛЬЦЕВОМУ ЗЕРНУ?.....	385
Титова Г. Е., Яковлева О. В., Жинкина Н. А., Пушкарева Л. А., Нюкалова М. А., Гельтман Д. В. МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ДРЕВО ПОДРОДА <i>ESULA</i> РОДА <i>EUPHORBIA</i> В СВЕТЕ ДАННЫХ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ЭМБРИОЛОГИИ (РАЗВИТИЕ СЕМЕНИ).....	387
Чабан И.А., Халилуев М.Р., Баранова Е.Н., Кононенко Н.В., Богоутдинова Л.Р., Смирнова Е.А. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЭНДОТЕЛИЯ И СМЕЖНЫХ С НИМ ТКАНЕЙ СЕМЯЗАЧАТКА У НОРМАЛЬНЫХ И ТРАНСГЕННЫХ РАСТЕНИЙ ТОМАТА.....	390
Шевченко С. В., Крайнюк Е. С. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭМБРИОЛОГИИ И РАСПРО- СТРАНЕНИЯ ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ РОДА <i>ASPHODELINE</i> RCHB. (<i>ASPHODELACEAE</i>)с393	
Баранова Е. Н., Федореева Л. И, Чабан И. А., Гулевич А. А. УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОЧНЫХ КОМПАРТМЕНТОВ ГЛИКОФИТОВ ПРИ ДЕЙСТВИИ АБИОТИЧЕСКИХ СТРЕССОВЫХ ФАКТОРОВ.....	395
Остроумова Т. А. МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОВЕРХНОСТИ ПЛОДОВ ЗОНТИЧНЫХ.....	397

Научное издание

Ботаника в современном мире

Труды XIV Съезда Русского ботанического общества
и конференции «Ботаника в современном мире»

г. Махачкала, 18-23 июня 2018 г.

Том 3

Споровые растения. Микология. Структурная ботаника.
Физиология и биохимия растений. Эмбриология растений.

Ответственный редактор *А. Л. Буданцев*
Подготовка оригинал-макета *А. М. Джамитов*
Дизайн обложки *Г. А. Эскаева*

Подписано в печать 23.05.2018 г. Формат 60x84¹/₈.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная. Печать ризографная.
Усл. п. л. 47,9. Уч.- изд. л. 41,5 Тираж 400 экз. Заказ №18-05-023.



Отпечатано в типографии АЛЕФ
367002, РД, г. Махачкала, ул. С.Стальского 50, 3 этаж
Тел.: +7 (8722) 935-690, 599-690, +7 (988) 2000-164
www.alefgraf.ru, e-mail: alefgraf@mail.ru