

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРИСТИКА

<i>Березуцкий М. А., Харитонов А. Н.</i> К изучению древесных неофитов южной части Приволжской возвышенности	3
<i>Березуцкий М. А., Харитонов А. Н.</i> К вопросу о произрастании представителей рода Пальчатокоренник на территории левобережья Саратовской области	14
<i>Шевченко Е. Н., Сергеева И. В., Пономарева А. Л., Даулетов М. А., Мотавкина С. С.</i> Характеристика флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса Саратовской области ..	19

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

<i>Аникин В. В.</i> Пищевые связи молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействе Гречишные (Polygonaceae) на территории Волго-Уральского региона	31
<i>Лаврентьев М. В.</i> Характеристика репродуктивных особенностей <i>Hedysarum grandiflorum</i> (Fabaceae) в южной части Приволжской возвышенности	35

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

<i>Митяков А. С., Шакина Т. Н.</i> Опыт размножения декоративных кустарников в Ботаническом саду СГУ	44
--	----

БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

<i>Дурнова Н. А., Климова Ю. В., Оглезнева А. А.</i> Влияние экстракта очитка пурпурного (<i>Sedum telephium</i> L.) и диоксида на политенные хромосомы хирономиды <i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	49
<i>Полюконова Н. В., Дурнова Н. А., Хахулина Н. Н.</i> Фитоценозы и запасы сырья аврана лекарственного (<i>Gratiola officinalis</i> L.) на территории острова Чардымского р. Волги Саратовской области	56

ГЕНЕТИКА, ЦИТОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

<i>Гуторова О. В.</i> Качество пыльцы и особенности строения мужского гаметофита у гаплоиндуцирующих линий кукурузы и их гибридов	62
<i>Кайбелева Э. И., Куренная Т. Е., Юдакова О. И.</i> Влияние продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у <i>Poa pratensis</i> L.	71
<i>Кашин А. С., Крицкая Т. А., Петрова Н. А., Пархоменко А. С., Кондратьева А. О., Шилова И. В.</i> Морфологическая и генетическая изменчивость популяций видов <i>Chondrilla</i> европейской части России	77
<i>Угольников Е. В., Кашин А. С., Кондратьева А. О.</i> Цитозмбриологическое исследование частоты апомиксиса у видов рода <i>Chondrilla</i> европейской части России ...	96

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

<i>Ильин Н. С., Гагаринский Е. Л., Степанов С. А.</i> Структура элементов продуктивности интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы Саратовской селекции	105
--	-----

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

<i>Антонюк Л. П., Старичкова Н. И., Славкина Е. А., Ханадеева М. А.</i> Изучение состояния покоя у <i>Azospirillum brasilense</i> – бактерий-симбионтов травянистых растений	117
<i>Степанов С. А.</i> Анатомия стебля побега <i>Populus nervirubens</i> Alb.	126

CONTENS

FLORISTICS

<i>Berezutsky M. A., Kharitonov A. N.</i> The study of new woody plants in Southern Volga uplands	3
<i>Berezutsky M. A., Kharitonov A. N.</i> The study of <i>Dactylorhiza</i> populations on the left-bank side of the Volga region (the case of Saratov oblast)	14
<i>Shevchenko E. N., Sergeeva I. V., Ponomareva A. L., Dauletov M. A., Motavkina S. S.</i> Characteristic of the flora of forest park «Lesnoi» in Engels, Saratov region	19

PLANT ECOLOGY AND GEOBOTANY

<i>Anikin V. V.</i> The host-plant relationships of casebearer moths (Lepidoptera, Coleophoridae) in family Polygonaceae on the territory of Volga-Ural Region	31
<i>Lavrentiev M. V.</i> Characteristics of reproductive features <i>Hedysarum grandiflorum</i> (Fabaceae) in southern of the Volga Uplands	35

INTRODUCTION OF PLANT

<i>Mityakov A. S., Shakina T. N.</i> Practice in breeding ornamental shrubs in the Botanical garden of SSU	44
--	----

BOTANICAL RESOURCES

<i>Durnova N. A., Klimova Y. V., Oglezneva A. A.</i> The effect of extract (<i>Sedum telephium</i> L.) and dioksidin on polytene chromosomes of chironomids of <i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	49
<i>Polukonova N. V., Durnova N. A., Chachulina N. N.</i> Phytocenoses <i>Gratiola officinalis</i> L., productivity and its inventories of raw materials in the islands Chardymyskogo r. Volga Saratov region	56

GENETICS, CYTOLOGY AND REPRODUCTIVE BIOLOGY OF PLANTS

<i>Gutorova O. V.</i> Pollen quality and peculiarities of male gametophyte structure in haploinducing corn lines and their hybrids	62
<i>Kaybeleva E. I., Kurennaya T. E., Yudakova O. I.</i> The effect of photoperiod on the manifestation of apomixis in <i>Poa pratensis</i> L.	71
<i>Kashin A. S., Kritskaya T. A., Petrova N. A., Parchomenko A. S., Kondratieva A. O., Shilova I. V.</i> Morphological and genetical variability in populations of <i>Chondrilla</i> L. (Asteraceae) in European Russia	77
<i>Ugolnikova E. V., Kashin A. S., Kondratieva A. O.</i> The Cytoembryological Research of Apomixis Frequency of <i>Chondrilla</i> species of European Part of Russia	96

AGRICULTURAL BIOLOGY

<i>Ilyin N. C., Gagarinckiy E. L., Stepanov S. A.</i> Structure of elements productivity in-trogression cultivars and lines of spring soft wheat of the Saratov selection	105
---	-----

ANATOMY AND PHYSIOLOGY OF PLANTS

<i>Antonyuk L. P., Starichkova N. I., Slavkina E. A., Khanadeeva M. A.</i> Study of a dormant state in <i>Azospirillum brasilense</i> , symbiotic bacteria herbaceous plants	117
<i>Stepanov S. A.</i> Anatomy of the stalk of shoot <i>Populus nervirubens</i> Alb.	126

ФЛОРИСТИКА

УДК 581.9(470.44)

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

М. А. Березуцкий, А. Н. Харитонов

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, ул. Навашина
E-mail: berezutsky61@mail.ru*

Поступила в редакцию: 15.08 2016 г.

К изучению древесных неофитов южной части Приволжской возвышенности. – Березуцкий М. А., Харитонов А. Н. – Сообщается об устойчивости и расширении видового состава деревьев и кустарников на юге Приволжской возвышенности в процессе антропогенного флорогенеза. Обсуждаются возможные причины этого явления. На основании анализа литературных источников констатируется, что выявлению видового состава древесных неофитов исследуемой территории уделяется недостаточное внимание. Приводятся данные о 86 древесных неофитах (деревьях, кустарниках, древесных лианах) южной части Приволжской возвышенности, выявленных к настоящему времени. Отмечается, что выявленных древесных неофитов больше, чем аборигенных видов деревьев и кустарников юга Приволжской возвышенности. Данный факт указывает на начало качественных, а не просто количественных, изменений дендрофлоры исследуемого региона.

Ключевые слова: деревья, кустарники, антропогенный флорогенез, юг Приволжской возвышенности.

The study of new woody plants in Southern Volga uplands. – Berezutsky M. A., Kharitonov A. N. – The article discusses the effects of human-controlled florogenesis on stability and development of species composition in trees and shrubs in Southern Volga Uplands. The possible factors are studied. Based on analysis of various academic resources, it is stated that the research of species composition of new woody plants on the territory in question needs more careful attention. The article demonstrates the data on 86 new woody plants (trees, shrubs, woody vines) in Southern Volga Uplands found to the present date. It is noticed that the number of found new woody plants is higher than that of the indigenous

woody species of Southern Volga Uplands. That fact points out not only to quantitative, but also to certain qualitative changes in dendroflora on the territory in question.

Keywords: woods, shrubs, human-controlled florogenesis, Southern Volga Uplands.

В настоящее время влияние антропогенного фактора приводит к быстрым и, возможно, необратимым изменениям в глобальной экосистеме (Barnosky et al., 2012). Флора как сложнейшая многокомпонентная биологическая система, состоящая из многих сотен и тысяч отдельных элементов с различной чувствительностью к тем или иным видам антропогенного воздействия, возможно, является наиболее тонким индикатором из всех надорганизменных уровней организации автотрофных объектов по отношению к антропогенному фактору. По мнению Н. Н. Цвелёва (2000), в условиях все усиливающегося антропогенного воздействия исчезновение из флоры редких аборигенных видов нельзя остановить даже при помощи самых жестких природоохранных мер.

Это особенно справедливо в период, когда на экосистемы начинает действовать самый глобальный антропогенный фактор – меняющийся макроклимат. Только на протяжении голоцена его изменения привели в Нижнем Поволжье к девяти резким сменам растительности и соответствующих ей флористических комплексов (Чигурьева и др., 1988). Как отмечал М. Г. Попов (1983), тело растения, его сома, а не цветок является наиболее чувствительным к влиянию экологических факторов. Поэтому воздействие антропогенных и изменение климатических факторов, очевидно, коснется в первую очередь биоморфологической структуры флоры. При этом особенно важно выяснить, какие биоморфы являются наиболее устойчивыми и жизнеспособными в условиях антропогенного флорогенеза. Многолетнее (1984 – 2015) изучение антропогенного флорогенеза на юге Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) позволило выявить следующие тенденции.

Изучение антропогенной динамики трех локальных флор (окр. пос. Октябрьский, окр. с.Чемизовка, окр. г.Саратова) за последние 100 лет показало (табл. 1), что самыми устойчивыми биоморфами оказались деревья, кустарники и кустарнички. Из их состава за прошедший период не выпал не один вид. Исследование флористических комплек-

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ

сов всех основных типов антропогенных биотопов в исследуемом регионе (урбанизированных территорий, техногенных участков, искусственных лесных насаждений, агроценозов) выявило (табл. 2), что лучшей адаптационной активностью по отношению к антропогенным местообитаниям в целом обладают деревья и кустарники, а также виды с коротким жизненным циклом. Однако для видов с коротким жизненным циклом характерна исключительно высокая динамика и нестабильность видового состава. Это определяется, с одной стороны, отсутствием на большей части антропогенных биотопов сформировавшихся, устойчивых во времени растительных сообществ; а с другой – их коротким жизненным циклом и разнообразным антропогенным воздействием.

Таблица 1

Доля исчезнувших видов среди различных жизненных форм
(по упрощенной системе Казакевича – Серебрякова) в исследуемых локальных флорах юга Приволжской возвышенности, %

Жизненная форма	Флора		
	Окр. пос. Октябрьский	Окр. с. Чемизовка	Окр. г. Саратова
Деревья	0.0	0.0	0.0
Кустарники	0.0	0.0	0.0
Кустарнички	0.0	0.0	0.0
Полукустарники и полукустарнички	0.0	0.	16.7
Многолетние травы	9.2	3.8	5.8
Двулетние травы	2.5	0.0	3.2
Одно-двулетние травы	8.0	4.0	0.0
Однолетние травы	9.4	3.8	6.8

Специального и глубокого изучения адвентивной фракции флоры юга Приволжской возвышенности до настоящего времени не проведено. Однако наши первоначальные данные показывают, что доля деревьев и кустарников в адвентивной фракции флоры этой территории в три – четыре раза больше, чем в аборигенной. Повышение доли однолетников, двулетников, деревьев и кустарников отмечается и в адвентивных фракциях флор других территорий Средней России (Игнатов, Чичев, 1989 и др.). Потенциал для увеличения древесных неофитов

территорий очень велик. Достаточно сказать, что лишь род *Crataegus* L., значительная часть представителей которого способна произрастать в регионах с умеренным климатом, насчитывает около 1500 видов (Камелин, 2001). В отличие от большей части однолетников и двулетников, видовой состав которых очень нестабилен и динамичен во времени, адвентивные деревья и кустарники надолго закрепляются на новой территории и способны стать постоянным компонентом флоры. Включение древесных неофитов в «Черные книги» и борьба с ними, очевидно, не сможет остановить этот процесс. Приведенные выше данные позволяют предположить, что в дальнейшем в процессе антропогенного флорогенеза доля и роль деревьев и кустарников на юге Приволжской возвышенности будет возрастать.

Таблица 2

Адаптационная активность различных жизненных форм (по упрощенной системе Казакевича – Серебрякова) флоры юга Приволжской возвышенности на антропогенных местообитаниях в целом

Жизненная форма	Видов во флоре юга Приволжской возвышенности	Видов на антропогенных местообитаниях	Процент видов на антропогенных местообитаниях, %
Деревья	32	30	93.7
Кустарники	50	39	78.0
Кустарнички	3	1	33.3
Полукустарники и полукустарнички	45	20	44.4
Многолетние травы	884	521	58.9
Двулетние травы	79	64	81.0
Одно-двулетние травы	40	36	90.0
Однолетние травы	246	197	80.1

Очевидно, в основе этого явления лежит несколько причин. Во-первых, большая механическая прочность и долговечность этих биоморф, которые делают их более устойчивыми в условиях многообразного антропогенного воздействия и позволяют дольше сохраняться в составе флоры, чем многим травянистым растениям. Во-вторых, меньшая ценотическая зависимость и большая ценотическая валентность деревьев и кустарников, которые становятся особенно важными в условиях тотального разрушения естественных ценозов и при антропо-

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ

погенном заносе вида на новую территорию. Важную роль играет и антропогенное снижение конкурентного давления на деревья и кустарники со стороны трав (Вальтер, 1968). Вероятно, этот процесс можно рассматривать и как восстановление исходной доли деревьев и кустарников этой территории в доледниковую эпоху. Как известно (Fukarek und and., 1979), видовой состав аборигенных деревьев и кустарников территорий со сходными климатическими условиями и близким набором растительных сообществ, которые не подвергались или успешно пережили оледенение, на порядок богаче, чем на большей части территории Европы. Современное потепление климата создает на исследуемой территории подходящие условия для ещё большего количества деревьев и кустарников. Кроме того, этот процесс, очевидно, является частным проявлением резкого доминирования деревьев и кустарников в естественных условиях с сильнейшим биотическим воздействием (зона влажных тропиков), так как антропогенный фактор очень часто рассматривается как один из видов биотического.

Адвентивные деревья и кустарники оказывают на экосистемы несравнимо более сильное влияние, чем травянистые. Многие древесные неофиты прекрасно акклиматизируются, широко расселяются и гораздо легче, чем травянистые виды, внедряются в естественные ценозы (Weeda, 1987). Во многих случаях они становятся эдификаторами совершенно новых ценозов (Любченко, Бортняк, 1989; Березуцкий и др., 2008) и начинают оказывать глубокое воздействие (вплоть до влияния на эволюционные процессы) на биоту (Beans, Roach, 2015). Формируя более многочисленные, чем у травянистых растений, консортивные связи, древесные неофиты в ряде случаев приводят к изменению видового состава фауны региона (Аникин, 2004). Н. Н. Цвелёв (2000) считает роль деревьев и кустарников столь важной, что предлагает включать во «Флоры» и «Определители» даже все культивируемые деревья и кустарники исследуемой территории. Особенно велика роль деревьев и кустарников в очагах массовой интродукции – городах и их окрестностях (Березуцкий, Панин, 2007).

К сожалению, выявлению видового состава древесных неофитов в регионах Средней России уделяется недостаточное внимание. Эта ситуация хорошо объяснима. Источником заноса диаспор подавляющего числа адвентивных деревьев и кустарников являются культивируемые растения, которые уже находятся на территории региона в плодонося-

щем состоянии и их видовой состав более или менее известен. Большая часть травянистых адвентиков стихийно заносится на новую территорию, их состав во многих случаях заранее не предсказуем и может содержать совершенно неожиданные и очень интересные для флористов виды.

В «Конспекте флоры Саратовской области», изданном под редакцией А. А. Чигуряевой (1977 – 1983.) приводятся сведения лишь о шести видах адвентивных деревьев и кустарников. В «Конспекте флоры Саратовской области», изданном под редакцией А. Г. Еленевского (Еленевский и др., 2008) сообщается уже о 30 древесных неофитах этого региона. Однако перекося интереса в сторону травянистых неофитов и здесь хорошо заметен. Так, авторы сообщают о находке на железнодорожной насыпи нескольких экземпляров травянистого заносного многолетника *Poterium sanguisorba* L., но даже не упоминают о массовом расселении по всей территории области и натурализации в естественные ценозы древесного *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., указывая, что он встречается только в посадках. В десятом издании «Флоры средней полосы европейской части России» (Маевский, 2006), охватывающей территорию 26 областей и республик, приводятся сведения только о 71 адвентивном виде деревьев и кустарников (включая те виды, для которых известен лишь самосев).

Специального исследования видового состава адвентивных деревьев и кустарников юга Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) до настоящего времени, к сожалению, не проводилось. Однако изучение флоры антропогенных местообитаний региона и обработка литературных данных показывает нам, что количество древесных неофитов юга Приволжской возвышенности в разы больше, чем это указывается в «Конспектах флоры» и «Определителях». Ниже приводится список адвентивных деревьев, кустарников и древесных лиан юга Приволжской возвышенности, которые выявлены к настоящему времени (если после названия вида не приведена литературная ссылка, данные получены авторами статьи).

ОТДЕЛ PINOPHYTA.

СЕМ. CUPRESSACEAE: *Juniperus chinensis* L. (самосев), *J. communis* L. (редкие случаи натурализации в нарушенные лесные экосистемы), *Thuja occidentalis* L. (самосев).

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ

СЕМ. PINACEAE: *Abies nephrolepis* Maxim. (подрост), *Larix sibirica* Ldb. (подрост), *Picea abies* (L.) Karst. (редкие случаи натурализации в лесные экосистемы), *Pinus pallasiana* Lamb. (подрост).

СЕМ. TAXACEAE: *Taxus baccata* L. (самосев).

ОТДЕЛ MAGNOLIOPHYTA.

СЕМ. ACERACEAE: *Acer campestre* L. (восточная граница естественного распространения проходит по р. Хопёр (Еленевский и др., 2008); на Приволжской возвышенности разводится в культуре; в окр. г. Саратова дает массовый самосев и жизнеспособный подрост, отмечены единичные случаи натурализации в лесные экосистемы), *A. ginnala* Maxim. (самосев), *A. negundo* L. (массовое расселение и натурализация на всей территории), *A. pseudoplatanus* L. (самосев), *A. stevenii* Poyark. (самосев).

СЕМ. ANACARDIACEAE: *Cotinus coggygria* Scop. (подрост).

СЕМ. BERBERIDACEAE: *Berberis nummularia* Bunge (самосев), *B. thunbergii* DC. (самосев), *B. vulgaris* L. (широкое расселение и натурализация), *Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt. (натурализация в нарушенные лесные экосистемы и расселение в искусственных лесопосадках).

СЕМ. BIGNONIACEAE: *Catalpa bignonioides* Walt. (самосев).

СЕМ. CAPRIFOLIACEAE: *Lonicera caprifolium* L. (подрост), *L. tatarica* L. (на востоке Заволжья, очевидно, аборигенный вид; на исследуемой территории очень широко культивируется и натурализуется в естественные экосистемы), *Symphoricarpos albus* (L.) Blake (натурализация в лесные экосистемы).

СЕМ. CELASTRACEAE: *Euonymus europaea* L. (натурализация в лесные экосистемы).

СЕМ. CORNACEAE: *Cornus alba* L. (самосев), *C. australis* C. A. Mey. (натурализация в степные овраги и нарушенные лесные экосистемы), *C. sanguinea* L. (подрост).

СЕМ. ELAEAGNACEAE: *Elaeagnus oxycarpa* Schlecht. (*E. angustifolia* L.) (натурализация в долины рек и степные овраги), *Hippophae rhamnoides* L. (большие популяции в карьерах, натурализация в степные овраги).

СЕМ. EUPHORBIACEAE: *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd (самосев).

СЕМ. FABACEAE: *Amorpha fruticosa* L. (натурализация в прибрежные экосистемы), *Caragana arborescens* Lam. (широкое распространение по антропогенным местообитаниям и натурализация в нарушенные естественные экосистемы), *Cercis canadensis* L. (самосев), *Chamaecytisus supinus* L. (самосев), *Colutea orientalis* Mill. (самосев), *Gleditsia triacanthos* L. (самосев), *Robinia pseudoacacia* L. (подрост).

СЕМ. FAGACEAE: *Quercus rubra* L. (редкие случаи натурализации в лесные экосистемы).

СЕМ. GROSSULARIACEAE: *Grossularia reclinata* (L.) Mill. (натурализация в лесные экосистемы), *Ribes aureum* Pursh (натурализация в овраги, нарушенные степные экосистемы), *R. rubrum* L. (самосев).

СЕМ. HIPPOCASTANACEAE: *Aesculus hippocastanum* L. (подрост).

СЕМ. HYDRANGEACEAE: *Philadelphus coronarius* L. (Конспект..., 1977 – 1983).

СЕМ. JUGLANDACEAE: *Juglans mandshurica* Maxim. (Миловидова, 1975), *J. regia* L. (массово разводится на дачных участках; плоды распространяются воронами; отмечены молодые растения в оврагах близости дачных участков).

СЕМ. MORACEAE: *Morus alba* L. (самосев).

СЕМ. OLEACEAE: *Fraxinus lanceolata* Borkh. (подрост и молодые растения в искусственных лесных насаждениях), *F. pennsylvanica* Marsh. (широкое расселение по антропогенным местообитаниям и натурализация в нарушенные естественные экосистемы и долины рек), *Ligustrum vulgare* L. (единичные случаи натурализации в лесные экосистемы), *Syringa vulgaris* L. (самосев).

СЕМ. ROSACEAE: *Amelanchier canadensis* (L.) Medik. (Миловидова, 1975), *A. ovalis* Medik. (Еленевский и др., 2008), *A. spicata* (Lam.) C. Koch (натурализация в различные естественные экосистемы), *Armeniaca vulgaris* Lam. (широкое расселение по антропогенным местообитаниям; отмечены единичные плодоносящие экземпляры, выросшие вне культуры в долине Волги), *Aronia mitchurinii* A. Skvorts. et Maitul. (Еленевский и др., 2008), *Cerasus avium* (L.) Moench (Скворцов, 1995), *C. mahaleb* (L.) Mill. (массовый самосев и подрост в местах культивирования в искусственных лесных насаждениях), *C. vulgaris* Mill. (натурализация в степные овраги), *Cotoneaster integerrimus* Medik. (Миловидова, 1975), *C. lucidus* Schlecht. (натурализация в нарушенные опу-

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ

шечные экосистемы), *Crataegus almaatensis* Pojark. (Миловидова, 1975), *C. arnoldiana* Sarg. (самосев), *C. sanguinea* Pall. (Еленевский и др., 2008), *C. submollis* Sarg. (самосев), *Malus domestica* Borkh. (натурализация в лесные и опушечные экосистемы), *Padus virginiana* (L.) Mill. (самосев), *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. (самосев; по данным А. Г. Еленевского с соавторами (2008), самостоятельно расселяется), *Prunus domestica* L. (Еленевский и др., 2008), *Rosa acicularis* Lindl. (единичные случаи натурализации в опушечные экосистемы), *R. glauca* Pourret. (самосев), *R. rubiginosa* L. (натурализация в лесные, опушечные экосистемы и экосистемы петрофитных степей), *R. rugosa* Thunb. (железнодорожные насыпи, редко), *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br. (Еленевский и др., 2008).

СЕМ. RUTACEAE: *Phellodendron amurense* Rupr. (подрост), *Ptelea trifoliata* L. (натурализация в нарушенные лесные экосистемы).

СЕМ. SALICACEAE: *Populus balsamifera* L. (Еленевский и др., 2000), *Salix caspica* Pall. (натурализация в прибрежные экосистемы), *S. fragilis* L. (по мнению А. К. Скворцова (1968), родиной этого вида является Малая Азия и Армянское нагорье; в Европе растение встречается в культуре и одичавшем состоянии. На исследуемой территории вид натурализуется в прибрежные экосистемы).

СЕМ. SAMBUCACEAE: *Sambucus nigra* L. (редкие случаи натурализации в лесные экосистемы), *S. racemosa* L. (массовое расселение по антропогенным местообитаниям и натурализация в нарушенные лесные и опушечные экосистемы).

СЕМ. SOLANACEAE: *Lycium barbatum* L. (подрост).

СЕМ. ULMACEAE: *Celtis occidentalis* L. (самосев), *Ulmus parvifolia* Jacq. (самосев), *U. pumila* L. (массовое расселение по антропогенным местообитаниям, натурализация в нарушенные естественные экосистемы).

СЕМ. VIBURNACEAE: *Viburnum lantana* L. (редкие случаи натурализации в нарушенные лесные экосистемы).

СЕМ. VITACEAE: *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. (натурализация в лесные овраги), *Vitis riparia* Michx. (натурализация в прибрежные экосистемы).

Как видно из списка, на данный момент на юге Приволжской возвышенности (в границах Саратовской области) выявлено не менее 86 видов древесных неофитов, что больше, чем указывается даже для 26

областей и республик Средней России (с учетом самосева) (Маевский, 2006). Это позволяет сделать вывод о том, что данная группа растений совершенно неполно отражена в современных флористических сводках. Ещё интереснее то, что выявленных древесных неофитов больше, чем аборигенных видов деревьев и кустарников юга Приволжской возвышенности (Березуцкий, 2000). Это позволяет нам говорить о начале качественных, а не просто количественных, изменений дендрофлоры исследуемого региона. Мы не сомневаемся, что специальное и глубокое изучение древесных неофитов данной территории кардинальным образом расширит наше представление об их видовом составе.

Таким образом, деревья, кустарники и древесные лианы, очевидно, будут представлять собой в обозримом будущем стабильный, но постоянно расширяющийся, элемент флоры, оказывающий глубокое влияние на различные компоненты экосистем юга Приволжской возвышенности. На наш взгляд, этот процесс станет важнейшим трендом антропогенного флорогенеза на этой территории, который может привести к качественным изменениям во флоре региона. Всестороннему глубокому изучению древесных неофитов следует уделить особое внимание.

Список литературы

Аникин В. В. К распространению бражника облепихового – *Hyles hippophaes* (Esper, 1793) (Lepidoptera, Sphingidae) в Нижнем Поволжье // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2004. Вып. 3. С. 40 – 41.

Березуцкий М. А. Антропогенная трансформация флоры южной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Воронеж, 2000. 39 с.

Березуцкий М. А., Завьялов Е. В., Мосолова Е. Ю. и др. О натурализации и некоторых биотических связях лоха остроплодного (*Elaeagnus oxycarpa* Schlecht.) на территории Саратовской области // Бюл. Бот. сада СГУ. Вып. 7. Саратов: Изд-во СГУ, 2008. С. 52 – 59.

Березуцкий М. А., Панин А. В. Флора городов: структура и тенденции антропогенной динамики // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 10. С. 1481 – 1490.

Вальтер Г. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические страны. М.: Мир, 1968. 552 с.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008. 232 с.

К ИЗУЧЕНИЮ ДРЕВЕСНЫХ НЕОФИТОВ

Еленевский А. Г., Радыгина В. И., Буланый Ю. И. Растения Саратовского Правобережья (конспект флоры). Саратов: Изд-во СПГУ, 2000. 102 с.

Игнатов М. С., Чичев А. В. Краткий анализ адвентивной флоры Московской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 30 – 31.

Камелин Р. В. Род *Crataegus* L. // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб: Мир и семья, 2001. С. 557 – 586.

Конспект флоры Саратовской области / ред. А. А. Чигуряева. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1977 – 1983.

Любченко В. М., Бортняк Н. Н. Массовое проникновение в фитоценозы Среднего Приднепровья (Украинская ССР) некоторых североамериканских деревьев и кустарников // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М., 1989. С. 61 – 63.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.

Миловидова И. Б. Натурализация экзотов в дубравах окрестностей с. Злобовка // Вопросы ботаники Юго-Востока. 1975. Вып. 1. С. 4 – 52.

Попов М. Г. Филогения. Флорогенетика. Флорография. Систематика. Киев: Наукова думка, 1983. Ч. 1. 280 с.; Ч. 2. 478 с.

Скворцов А. К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 260 с.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1995. Т. 100, вып. 4. С. 81 – 94.

Цвелёв Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.

Чигуряева А. А., Жидовинов Н. Я., Мичурин В. Г. Изменения растительности и климата Юго-Востока европейской части СССР в четвертичное время // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1988. Вып. 6. С. 53 – 80.

Barnosky A. D., Hadly E. A., Bascompte J. et al. Approaching a state shift in Earth's biosphere // Nature. 2012. Vol. 486, № 7401. P. 52 – 58.

Beans C., Roach D. An invasive plant alters phenotypic selection on the vegetative growth of a native congener // Amer. J. Bot. 2015. Vol. 102, № 2. P. 217 – 224.

Fukarek F., Hempel W., Hubel H. et al. Pflanzenwelt der Erde. Leipzig; Jena; Berlin: Urania, 1979. 290 s.

Weeda E. Invasions of vascular plants and mosses in to the Neterlands // Proc. kon. Akad. wetensch. 1987. Vol. 90, № 1. P. 19 – 29.

УДК 581.9 (470.44)

К ВОПРОСУ О ПРОИЗРАСТАНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ПАЛЬЧАТОКОРЕННИК НА ТЕРРИТОРИИ ЛЕВОБЕРЕЖЬЯ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М. А. Березуцкий, А. Н. Харитонов

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
Россия, 410010, Саратов, ул. Навашина
E-mail: berezutsky61@mail.ru*

Поступила в редакцию: 15.08.2016 г.

К вопросу о произрастании представителей рода Пальчатокоренник на территории левобережья Саратовской области. – Березуцкий М. А., Харитонов А. Н. – Обсуждается вопрос о присутствии на территории Левобережья Саратовской области представителей рода Пальчатокоренник (*Dactylorhiza* Neck. ex Nevski). Приводятся все литературные указания о находках видов данного рода на изучаемой территории с конца XIX века по настоящее время. Сообщается о находках авторами статьи п. мясокрасного (*D. incarnata* (L.) Soo) на территории Краснокутского и Энгельсского р-нов Левобережья. Отмечается, что популяция в Краснокутском р-не подвергается воздействию неблагоприятных антропогенных и климатических факторов (выпас скота, иссушение местообитания), которые приводят к снижению численности особей вида в данном местонахождении. В Энгельсском р-не прекращение сенокосения привело к интенсивному зарастанию местообитания п. мясокрасного высокими травянистыми растениями, что также привело к резкому снижению численности особей данного вида. Делается вывод о том, что утверждение Ю. И. Буланого (2010) об отсутствии представителей данного рода на Левобережье Саратовской области является ошибочным.

Ключевые слова: Саратовская область, Левобережье, *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski.

The study of *Dactylorhiza* populations on the left-bank side of the Volga region (the case of Saratov oblast). – Berezutsky M. A., Kharitonov A. N. – The presence of populations of *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski genus on the left-bank side of the Volga region (Saratov oblast) is discussed. The article presents the accounts that have been available from the end of the XIX century to the present date of finding the species of the studied genus on the territory in question. In the course of research the authors of the present article have found *D. incarnata* (L.) Soo on the territory of Krasnokutskiy and Engelskiy districts of Saratov oblast. It is stated that populations in Krasnokutskiy district are subject to adverse human-caused and climate conditions (cattle grazing, soil drying out) which

К ВОПРОСУ О ПРОИЗРАСТАНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА

result in population decline on the territory. Also, in Engelskiy district haying ceased that led to intensive invasion of high grass on *D. incarnata* habitat and to population decline as well. As a conclusion, authors disprove the statement by Yu. Bulanuy (2010) of the absence of *Dactylorhiza* population on the left-bank side of the Volga region.

Keywords: Saratov oblast, left-bank side of the Volga region, *Dactylorhiza*.

Орхидные (Orchidaceae Juss.) являются крупнейшим семейством цветковых растений и демонстрируют наиболее широкий спектр морфологических, физиологических и экологических специализаций среди всех семейств данного отдела (Fay, 2010). Сохранение видового разнообразия этого таксона является крупнейшей задачей в Глобальной стратегии сохранения растений (Global strategy..., 2002). Все виды орхидных на территории Саратовской области включены в список охраняемых растений данного региона (Красная книга Саратовской области, 2006). Особую ценность с научной и природоохранной точки зрения имеют местонахождения орхидей на засушливом Левобережье Саратовской области, часть территории которого находится в зоне полупустынь (пустынных степей). Каждое местонахождение орхидных на Левобережье должно быть детально изучено и включено в систему флористического мониторинга.

Род Пальчатокоренник (*Dactylorhiza* Neck. ex Nevski) насчитывает более 50 видов, распространенных в умеренной и холодной зонах Евразии, а также в Северной Америке и Северной Африке (Шанцер, 2006). Для территории Левобережья Саратовской области за последние сто лет было указано несколько видов этого рода. Ниже мы приводим основные из этих указаний.

В конце XIX века В. С. Богдан (1899) привел п. мясокрасный (*D. incarnata* (L.) Soo) для южной части Новоузенского уезда. Почти столетие спустя этот же вид указывался Е. А. Киреевым (1990) и А. К. Сворцовым (1995) для окр. с. Дьяковка Краснокутского р-на. Причем отмечалось, что вид встречается в массовом количестве. Позднее Е. А. Киреев (1999) привел для данного пункта еще два вида пальчатокоренника – п. кровавый (*D. cruenta* (O.F. Muell.) Soo) и п. длиннолистный (*D. longifolia* (Neuman) Aver.). Необходимо отметить, что в последующей публикации Е. А. Киреев и О. В. Костецкий (2006) усомнились в правильности определения последнего вида и констатировали, что растения, определенные как п. длиннолистный,

несомненно, относятся к подсекции *Latifoliae*, но имеют и некоторые признаки п. солончакового (*D. salina* (Turcz. ex Lindl.) Soo) из подсекции *Dactylorhiza*. Авторы отметили, что для установления точной таксономической принадлежности этих растений необходимы дополнительные исследования. В этой же публикации Е. А. Киреев и О. В. Костецкий указали п. мясокрасный для Александрово-Гайского р-на. И. А. Шанцер (2006) во «Флоре Нижнего Поволжья» привел для Левобережья Саратовской области два вида пальчатокоренника – п. мясокрасный и п. пятнистый (*D. maculata* (L.) Soo). В «Красной книге Саратовской области» (2006) для Краснокутского р-на Л. П. Худякова (2006) указала п. мясокрасный, а Т. Б. Решетникова (2006а, 2006б) – п. кровавый и п. длиннолистный, причем оба вида только со ссылкой на публикацию Е. А. Киреева (1999). А. Г. Еленевский с соавторами (Еленевский и др., 2008) в «Конспекте флоры Саратовской области» расширил наши представления о распространении п. мясокрасного на территории Левобережья Саратовской области и привел этот вид не только для Краснокутского, но и для Ровенского р-на. Таким образом, различными авторами для территории Левобережья Саратовской области были указаны четыре вида из рода пальчатокоренник.

Ю. И. Буланый в автореферате диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук «Флора Саратовской области» (Буланый, 2010) не соглашается с этими данными. Он считает, что виды рода пальчатокоренник встречаются только на Правобережье Саратовской области, а в Левобережье полностью отсутствуют. Приводим наши данные о местонахождениях п. мясокрасного на территории Левобережья Саратовской области.

Краснокутский р-н. Популяция в окр с. Дьяковка известна уже около 100 лет. Приурочена к сырым луговым сообществам. Нами регулярно наблюдается с 1990 г. Популяция подвергается воздействию неблагоприятных антропогенных и климатических факторов. В результате интенсивного выпаса скота происходит сильное нарушение структуры верхнего слоя почвы и механическое повреждение растений. В годы с сильными засухами наблюдается сильное иссушение местообитания вида. За 25 лет наблюдений отмечено снижение численности особей вида в данном местонахождении.

Энгельский р-н. В 2006 г. нам удалось выявить местонахождение п. мясокрасного в ещё одном административном р-не Заволжья – Эн-

К ВОПРОСУ О ПРОИЗРАСТАНИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА

гельском. Популяция расположена в окр. с. Красноармейское на днище Берёзовского оврага; приурочена к луговым сообществам на опушках с сильным увлажнением. В популяции насчитывалось более 100 особей пальчатокоренника. Растения подвергались сильному выпасу скота, сенокошению. В засушливые годы наблюдалось изменение гидрологического режима местообитания. Позднее покосы были прекращены, что привело к интенсивному зарастанию местообитания высокими травянистыми растениями, особенно тростником, ивами, подростом тополя. Очевидно, именно этот фактор стал главным в резком снижении численности особей п. мясокрасного в данном местонахождении, которое было отмечено нами в последние годы. В частности, детальное исследование популяции в 2014 г. позволило выявить лишь несколько экземпляров этого вида. Возможно, в данном местонахождении мы сталкивались с процессом антропогенного поддержания редкого вида, который в отношении орхидных отмечен и на других территориях. Так выявлено, что регулярное (один раз в сезон) сенокошение в Подмоскovie улучшает состояние популяций *D. fuchsii* (Druce) Soo и *Malaxis monophyllos* (L.) Schwartz (Вахрамеева и др., 1997). Процессы, близкие к этому также ранее были выявлены в отношении других охраняемых растений Саратовской области (Давиденко и др., 2007).

Таким образом, по нашим данным, В. С. Богдан, Е. А. Киреев, О. В. Костецкий, А. К. Скворцов, И. А. Шанцер, Л. П. Худякова, Т. Б. Решетникова, А. Г. Еленевский с соавторами совершенно верно указали род пальчатокоренник для Левобережья Саратовской области. Утверждение Ю. И. Буланого (2010) о том, что виды данного рода на Левобережье отсутствуют, является ошибочным.

Список литературы

Богдан В. С. Список цветковых растений, собранных в южной части Новоузенского уезда Самарской губернии // Тр. Саратов. о-ва естествоиспытателей и любителей естествознания. 1899. Т. 2, Вып. 3. С. 33 – 72.

Буланый Ю. И. Флора Саратовской области: автореф. дис ... д-ра биол. наук. М., 2010. 56 с.

Вахрамеева М. Г., Варлыгина Т. И., Татаренко И. В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1997. Т. 102, вып. 4. С. 35 – 43.

Давиденко О. Н., Невский С. А., Березуцкий М. А. Экологоценотическая характеристика местообитаний некоторых охраняемых растений южной части Саратовского Правобережья // Поволж. экол. журн. 2007. № 4. С. 339 – 344.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: Наука, 2008. 232 с.

Киреев Е. А. Новые данные о редких растениях Саратовской области // Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов. Ставрополь, 1990. С. 324 – 325.

Киреев Е. А. Новые и редкие растения Саратовской области // Саратовское Поволжье: история и современность. Саратов, 1999. С. 319 – 321.

Киреев Е. А., Костецкий О. В. Семейство Orchidaceae Juss. в Саратовской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2006. №1. С. 111 – 122.

Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

Скворцов А. К. К изучению флоры Саратовской области // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1995. Т. 100, вып. 4. С. 81 – 94.

Решетникова Т. Б. Пальчатокоренник кровавый // Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006а. С. 100 – 101.

Решетникова Т. Б. Пальчатокоренник длиннолистный // Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006б. С. 103.

Худякова Л. П. Пальчатокоренник мясокрасный // Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. С. 101 – 102.

Шанцер И. А. Сем. Orchidaceae Juss. – Орхидные, или Ятрышниковые // Флора Нижнего Поволжья. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. С. 389–406.

Fay M. F. Celebrating orchids in the International Year of Biodiversity // Bot. J. Lin. Soc. 2010. Vol. 163, № 2. P. 107 – 110.

Global strategy for plant conservation. Secretariat of the Conventional on Biological Diversity. Montreal: CBD Secretariat, 2002.

УДК 581.93

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ» г. ЭНГЕЛЬСА САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Е. Н. Шевченко¹, И. В. Сергеева¹, А. Л. Пономарева¹,
М. А. Даулетов¹, С. С. Мотавкина²

¹ Саратовский государственный аграрный университет
им. Н. И. Вавилова

Россия, 410012, Саратов, Театральная пл., 1

E-mail: botanika@sgau.ru

² Музыкально-эстетический лицей им. А. Г. Шнитке

Россия, 413100, Саратовская область, Энгельс, пл. Ленина, 26

E-mail: engels-mal@yandex.ru

Поступила в редакцию: 14.09 2016 г.

Характеристика флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса Саратовской области – Шевченко Е. Н., Сергеева И. В., Пономарева А. Л., Даулетов М. А., Мотавкина С. С. – Представлены многолетние данные по исследованию флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса Саратовской области. Описывается таксономическая структура флоры. Выявлены господствующие по количеству видов семейства Asteraceae, Rosaceae, Poaceae. Приведена биоморфологическая характеристика, установившая доминирование многолетних и однолетних травянистых растений и деревьев. Дана характеристика жизненных форм по классификации К. Раункиера. Выявлено преобладание в фитоценотической структуре флоры рудерантов и пратантов. Определена экологическая структура флоры лесопарка. Установлено, что наибольшим разнообразием во флоре представлены мезофиты, что характерно для лесолуговых фитоценозов. По отношению к трофности и солевому режиму почв грунтов во флоре лесопарка основная часть видов является мезотрофами. Выделены адвентивные растения флоры лесопарка, включающие 27 видов. Выявлены редкие виды флоры *Iris sibirica* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Dianthus pratensis* Bieb, занесенные в Красную книгу Саратовской области.

Ключевые слова: лесопарк «Лесной», г. Энгельс Саратовской области, флора, биоморфы, ценоморфы, гидроморфы, трофоморфы, сосудистые растения, адвентивные виды, редкие виды.

Characteristic of the flora of forest park «Lesnoi» in Engels, Saratov region – Shevchenko E. N., Sergeeva I. V., Ponomareva A. L., Dauletov M. A., Motavkina S. S. – The article presents data on the study of the flora of forest Park

«Lesnoi» of Engels in Saratov region. It describes the taxonomic structure of the flora. It shows the dominant in number of species families: Asteraceae, Rosaceae, Poaceae. It gives biomorphological characteristics to establish the dominance of annual or perennial herbaceous plants and trees. The characteristic of life forms according to the classification of K. Raunkier is given. It reveals the predominance of phytocenotic structure of flora ruderanty and pratanty. It defines ecological structure of the flora of forest Park. It is established that the greatest diversity in flora presents mesophytae which is typical for the forest-grassland plant communities. In relation to the nutrient status and salt regime of soils in the flora of forest Park the main part of their species is mezotrofy. Adventive plants in the flora of the Park, including 27 species, are singled out. Rare plant species *Iris sibirica* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Dianthus praten-sis* Bieb listed in the Red book of the Saratov region are identified.

Keywords: forest park «Lesnoi», Engels, Saratov region, flora, biomorphic, zenomorphy, hydromorphy, topomorphy, vascular plants, rare species.

В настоящее время города отражают наиболее концентрированную форму воздействия человека на природные и искусственные ландшафты, расположенные в их окрестностях.

Лесопарки, находящиеся вблизи крупных городов и населенных пунктов, играют огромную роль в оздоровлении окружающей среды, одновременно выполняя рекреационные, санитарно-гигиенические, водоохранно-защитные и другие функции (Швалева, 2008). Они являются популярным местом отдыха населения, на котором функционируют учреждения стационарного отдыха, лыжные базы, ведётся строительство коттеджей и дач.

Значительная рекреационная нагрузка, сбор декоративных и лекарственных растений населением в лесопарках, влекут за собой изменение жизнеспособности древесных и травянистых растений, деградацию флоры искусственных и естественных растительных сообществ, результатом которых является существенное увеличение доли растений-неофитов во флоре.

В связи с вышеизложенным, исследование флоры лесопарков, расположенных вблизи городов, актуально и представляет особый научный интерес. Поэтому целью работы было изучение флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса Саратовской области.

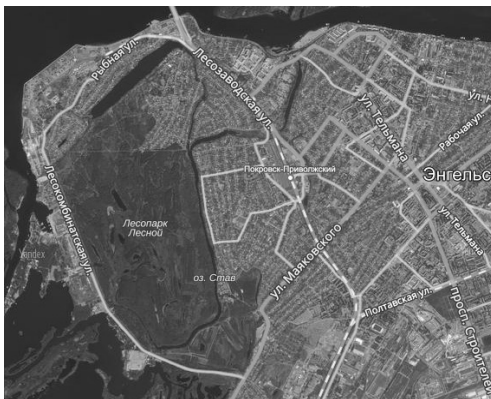
Материал и методы

Материалом для работы послужил гербарий, собранный в лесопарке «Лесной» г. Энгельса Саратовской области в полевые сезоны

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ»

2006 – 2016 гг. с мая по сентябрь. Материал собирался традиционным маршрутным методом (Матвеев, 2006). Номенклатура видов представлена по сводке С. К. Черепанова (1995). Анализ жизненных форм проводился по классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1934). Характеристика видового состава по экоморфам дана по Н.М. Матвееву (2006) с добавлениями. Охраняемые растения определялись по Красной книге Саратовской области (2006).

Лесопарк «Лесной» представляет собой лесолуговой массив (рисунок). Это единственный сохранившийся в Энгельском районе участок изначального природного ландшафта высокой поймы. Все остальные участки «низкой» поймы затоплены Волгоградским водохранилищем. Местность образована в результате осушения архипелага «Сазанка». Во время строительства энгельсской дамбы, восточная часть архипелага высохла, оставив в память о прошлом множество озер и проток внутри лесопарка. В почве сохранилось много илистого материала, обеспечившего ее плодородность (Кавунов, 1958).



Лесопарк «Лесной» города Энгельса

С геоэкологической точки зрения, лесопарк «Лесной» можно условно разделить на две части: осушенную и затопленную. До заполнения Волгоградского водохранилища эта территория испытывала пойменный режим увлажнения. После строительства дамбы, защищающей г. Ангелс от поднявшегося уровня волжских вод, часть поймы за дамбой превратилась в пригородный лесопарк с множеством зарастающих озёр. Общая площадь лесопарка составляет около 6 км².

Результаты и их обсуждение

В пределах изучаемого района исследования отмечено 230 видов растений, которые принадлежат к 171 роду и 57 семействам. Господ-

ствующими по количеству видов на данной территории являются семейства: Asteraceae (44 вида, 19.1 %), Rosaceae (20 видов, 8.7 %) и Poaceae (15 видов, 6.5 %) (табл. 1).

Таблица 1

Спектр ведущих семейств лесопарка «Лесной» г. Энгельса

Названия семейств	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Asteraceae	44	19.1
Rosaceae	20	8.7
Poaceae	15	6.5
Fabaceae	14	6.1
Brassicaceae	12	5.2
Lamiaceae	12	5.2
Caryophyllaceae	9	3.9
Ranunculaceae	7	3.0
Scrophulariaceae	7	3.0
Liliaceae	6	2.6
Остальные семейства	84	36.5
Всего:	230	100.0

Семейство Asteraceae, находящееся на первом месте, представлено большей частью сорными видами, что свидетельствует о довольно высокой степени рудерализации флоры. В семействе Rosaceae отмечено большое количество одичавших культурных растений. Семейство Poaceae представлено в основном сорными видами.

Среди биоморфологических групп, исходя из общего габитуса и длительности жизненного цикла, господствуют многолетние травы – 117 видов (50.9%) (табл. 2). Второе место принадлежит однолетним травам – 39 видов (17.0%), что характерно для этой группы, так как они адаптировались к условиям антропогенной среды. На третьем месте располагаются деревья – 22 вида (9.6%), что свидетельствует об их устойчивости к антропогенному воздействию (Панин, Березуцкий, 2005). Во флоре присутствует два вида лианы – *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., *Humulus lupulus* L.

По классификации К. Раункиера (Raunkiaer, 1934) в изученной флоре господствуют гемикриптофиты (112 видов) (табл. 3).

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ»

Таблица 2

Распределение видов флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса
по биоморфологическим группам, исходя из общего габитуса
и длительности жизненного цикла

Биоморфологическая группа	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Многолетние травы	117	50.9
Однолетние травы	39	17.0
Деревья	22	9.6
Двулетние травы	20	8.7
Кустарники	16	7.0
Одно- двулетники	14	6.1
Лианы	2	0.9
Всего:	230	100.0

Таблица 3

Распределение видов флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса
по биоморфологическим группам по системе К. Раункиера

Биоморфологическая группа	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Гемикриптофиты	112	48.7
Фанерофиты	39	17.0
Терофиты	30	13.0
Криптофиты	21	9.1
Терофиты– гемикриптофиты	19	8.3
Хамефиты	9	3.9
Всего:	230	100.0

В лесопарке велико участие фанерофитов (39 видов), среди которых наиболее часто встречаются – *Betula pendula* Roth, *Robinia pseudoacacia* L., *Quercus robur* L., *Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Huds., *Lonicera tatarica* L., *Populus tremula* L., *P. alba* L., *P. nigra* L., *Acer tataricum* L., *A. negundo* L., *A. platanoides* L., *Sorbus aucuparia* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L. и др. Среди фанерофитов много интродуцентов и культурных растений: *Berberis vulgaris* L., *Parthenocis-*

sus quinquefolia (L.) Planch., *Aesculus hippocastanum* L., *Ribes aureum* Pursh., *Elaeagnus angustifolia* L., *Hippophaë hamnoides* L., *Syringa vulgaris* L., *Aronia melanocarpa* L., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall., *Malus domestica* Borkh.

Терофиты занимают третье место (30 видов), среди них много сорных видов: *Erigeron canadensis* L., *Sonchus oleraceus* L., *Cyclachena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen., *Amaranthus retroflexus* L., *A. blitoides* S. Watson, *Fallopia convolvulus* (L.) A. Love, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski., *Setaria glauca* (L.) Beauv., *Cannabis ruderalis* Janisch., *Consolida regalis* Gray, *Atriplex sagittata* Borkh., *Galium aparine* L. и др.

На четвертом месте находятся криптофиты – 21 вид. Группа терофитов-гемикриптофитов представлена 19 видами, к которым относятся одно-двулетние растения. Немногочисленна группа хамефитов, представленная 9 видами: *Veronica chamaedrys* L., *Lysimachia nummularia* L., *Rubus caesius* L., *Equisetum hyemale* L., *Artemisia absinthium* L., *A. abrotanum* L., *Astragalus virgatus* Pall., *Amoria repens* (L.) C. Presl, *Thymus marschallianus* Willd.

Фитоценотический анализ видов флоры лесопарка показал, что ведущая роль принадлежит пратантам 21.3% (табл. 4). Однако группа рудерантов вместе с пратант-рудерантами, степант-рудерантами и сильвант-рудерантами составляет 46.1%, это свидетельствует о значительной антропогенной нагрузке на флору лесопарка. Остальные ценоморфы расположились в следующем порядке: сильванты (19.1%), степанты (12.6%) и палюданты (2.2%). Такое соотношение объясняется тем, что лесопарк расположен на границе лесостепной и степной зон, а также наличием многочисленных озер на данной территории.

Среди сорных растений доминируют представители из семейства Asteraceae, представленные следующими видами: *Artemisia absinthium* L., *Carduus acanthoides* L., *Cirsium vulgare* (Savi) Ten., *C. arvense* (L.) Scop., *Xanthium albinum* (Widder) Scholz & Sukopp, *Lactuca serriola* L., *Arctium lappa* L., *Conyza Canadensis* (L.) Cronqist, *Sonchus arvensis* L. и др. На втором месте находится семейство Brassicaceae, представленное 12 видами, среди которых присутствуют следующие: *Lepidium ruderales* L., *Capsella bursa pastoris* (L.) Med., *Sisymbrium Loeselii* L. и др. На третьем месте среди сорных растений находится семейство Poaceae – 8 видов. Наиболее часто встречаются *Bromus squarrosus* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, *Elytrigia repens* L., *Setaria glauca* (L.) Beauv. и др.

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ»

Таблица 4

Распределение видов флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса
по ценоморфам

Ценоморфы	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Пратант	49	21.3
Рудерант	46	20.0
Сильвант	44	19.1
Степант	29	12.6
Пратант-рудернат	27	11.7
Степант-рудерант	15	6.5
Сильвант-рудерант	15	6.5
Палюдант	5	2.2
Всего:	230	100.0

Изученные растения большей частью сочетают вегетативное и семенное размножение, что способствует их распространению и возобновлению на участках, подверженных антропогенному воздействию.

По отношению к условиям увлажнения наибольшим разнообразием во флоре представлены мезофиты (табл. 5), что характерно для лесолуговых фитоценозов. Следующие позиции занимают промежуточные группы – ксеромезофиты и мезоксерофиты. Довольно многочисленны ксерофиты. Доля гигрофитных групп невелика – мезогигрофиты, гигрофиты и ультрагигрофиты в целом составляют 15.7% (36 видов) от всей флоры лесопарка. Таким образом, во флоре лесопарка доминируют растения, приспособленные к условиям высокого и среднего увлажнения почвы.

По отношению к солевому режиму, или трофности (плодородия) почвы во флоре лесопарка основная часть видов является мезотрофами (табл. 6). На втором месте находятся мегатрофы, доля олиготрофов незначительна. Отмечено присутствие во флоре двух галомегатрофов (*Acer tataricum* L., *Juncus gerardii* Loisel).

Установлено, что 16 видов, обнаруженных во флоре лесопарка «Лесной», не указаны для Энгельсского района в издании «Конспект флоры Саратовской области» (Еленевский и др., 2008): *Centaurea cyanis* L., *Gaillardia aristata* Pursh, *Senecio erucifolius* L., *Sonchus oleraceus* L., *Artemisia siversiana* Willd., *Chamomilla suaveolens* (Pursh)

Rydb., *Amaranthus blitoides* S. Wats., *Astragalus glycyphyllos* L., *Argusia sibirica* (L.) Dandy, *Galeopsis ladanum* L., *Anisantha tectorum* (L.) Nevki., *Pimpinella saxifrage* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande, *Gageapusilla* (F. W. Schmidt) Schult. & Schult. fil., *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall. Некоторые из данных видов являются адвентами и интродуцентами. Это подтверждает тот факт, что интродукция усиливает экспансию адвентивных видов в естественные экотопы, усиливая гетерогенность и нестабильность флоры (Агафонов и др., 2003; Balint, 1986; Jager, 1977).

Таблица 5

Распределение видов флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса по гигроморфам

Гигроморфы	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Мезофиты	75	32.6
Ксеромезофиты	52	22.6
Мезоксерофиты	35	15.2
Ксерофиты	30	13.0
Мезогигрофиты	20	8.7
Гигрофиты	12	5.2
Ультрагигрофиты	4	1.7
Гигромезофиты	2	0.9
Всего:	230	100.0

Таблица 6

Распределение видов флоры лесопарка «Лесной» г. Энгельса по отношению к трофности

Трофоморфа	Число видов	Доля от общего числа видов, %
Мезофиты	138	58.3
Мегатрофы	75	32.6
Олиготрофы	19	8.3
Галомегатрофы	2	0.9
Всего:	230	100.0

К адвентивным растениям флоры лесопарка относится 24 вида, что составляет 10.4% от общего числа растений (табл. 7).

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ»

Таблица 7

Список адвентивных растений лесопарка «Лесной» г. Энгельса

Семейство Asteraceae	
1.	<i>Ambrosia trifida</i> L.
2.	<i>Artemisia siversiana</i> Willd.
3.	<i>Conyza Canadensis</i> (L.) Cronqist
4.	<i>Cyclachena xnathiifolia</i> (Nutt.) Fresen.
Семейство Amaranthaceae	
5.	<i>Amaranthus blitoides</i> S. Wats.
6.	<i>Amaranthus retroflexus</i> L.
Семейство Berberidaceae	
7.	<i>Berberis vulgaris</i> L.
Семейство Fabaceae	
8.	<i>Robinia pseudoacacia</i> L.
Семейство Vitaceae	
9.	<i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch.
Семейство Caprifoliaceae	
10.	<i>Lonicera tatarica</i> L.
11.	<i>Sambucus racemosa</i> L.
Семейство Aceraceae	
12.	<i>Acer negundo</i> L.
Семейство Elaeagnaceae	
13.	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.
14.	<i>Hippophaë rhamnoides</i> L.
Семейство Ranunculaceae	
15.	<i>Aquilegia vulgaris</i> L.
Семейство Rosaceae	
16.	<i>Cerasus tomentosa</i> (Thunb.) Wall.
17.	<i>Malus domestica</i> Borkh.
Семейство Oleaceae	
18.	<i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh.
19.	<i>Syringa vulgaris</i> L.
Семейство Cucurbitaceae	
20.	<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. et Gray
Семейство Cannabiaceae	
21.	<i>Cannabis ruderalis</i> Janisch
Семейство Hippocastanaceae	
22.	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
Семейство Chenopodiaceae	
23.	<i>Atriplex sagittata</i> Borkh
Семейство Geraniaceae	
24.	<i>Geranium sibiricum</i> L.

Среди адвентивной фракции флоры лесопарка доминируют растения из семейства Asteraceae – 16.7% от общего числа адвентивных растений. Двумя видами представлены семейства Rosaceae, Amaranthaceae, Elaeagnaceae, Oleaceae и Caprifoliaceae. Остальные семейства представлены одним адвентивным видом. Большую часть адвентивной флоры составляют виды – выходцы из Северной Америки, поселяющиеся, как правило, в рудеральных и сеgetальных сообществах. Это такие виды, как *Ambrosia trifida* L., *Acer negundo* L., *Conyza Canadensis* (L.) Cronquist, *Cyclachaena xanthifolia* (Nutt.) Fresen. и др. Основным источником адвентивных видов растений во флоре лесопарка является антропогенная деятельность.

Несмотря на сильный рекреационный пресс во флоре лесопарка, было обнаружено 4 вида, занесенных в Красную книгу Саратовской области (2006): *Iris sibirica* L., *Fritillaria ruthenica* Wikstr., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Dianthus pratensis* Bieb. По данным Т. Б. Решетниковой (2013) во флоре лесопарка «Лесной» найдены такие охраняемые растения как *Thelypteris palustris* Schott., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *Iris pseudacorus* L., *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce.

Выводы

В пределах изучаемого района исследования отмечено 230 видов растений, которые принадлежат к 170 родам и 57 семействам. Лидирующие семейства во флоре лесопарка – Asteraceae, Rosaceae, Poaceae. Среди биоморф господствуют многолетние и однолетние травы, также значительна доля деревьев и кустарников.

Эколого-фитоценотический анализ видов флоры лесопарка показал, что ведущая роль принадлежит пратантам, но велика доля рудеральной группы, что свидетельствует о значительной антропогенной нагрузке на флору лесного массива.

Отмечено 16 видов во флоре лесопарка «Лесной», не указанных для Энгельсского района в издании «Конспект флоры Саратовской области».

К адвентивным растениям лесопарка относятся 24 вида, что составляет 10.4 %. Во флоре лесопарка было обнаружено 4 вида, занесенных в Красную книгу Саратовской области (2006): *Iris sibirica* L.,

ХАРАКТЕРИСТИКА ФЛОРЫ ЛЕСОПАРКА «ЛЕСНОЙ»

Fritillaria ruthenica Wikstr., *Epipactis helleborine* (L.) Crantz., *Dianthus pratensis* Bieb.

Все растения, в том числе и охраняемые, подвержены сильному антропогенному прессу: вытаптывание, выпас скота, сбор растений отдыхающими и местными жителями, замусоривание. В связи с тем что лесопарк «Лесной» представляет собой уникальный участок изначального природного ландшафта высокой поймы, необходимо взять его под охрану и организовать на данной территории памятник природы, максимально снизив все виды антропогенного воздействия.

Список литературы

Агафонов В. А., Терехова Н.А., Хлызова Н.Ю. Анализ синантропного элемента флоры рекреационно-парковых ландшафтов города Воронежа // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. – М.: Изд-во Бот. сада МГУ; Гриф и К, 2003. 139 с.

Кавунов П. А. Энгельс: историко-экономико-географический очерк // Города Саратовской области. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1958. С. 49 – 61.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008. 232 с.

Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Сарат. обл., 2006. 528 с.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны): учеб. пособие. Самара: Изд-во «Самарский университет», 2006. 311 с.

Панин А. В., Березуцкий М.А. Флористические комплексы субурбанизированной территории г.Саратова и их анализ // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: сб. науч. ст. Саратов: ИЦ «Научная книга», 2005., вып. 8. С. 3 – 8.

Решетникова Т. Б. Некоторые особенности флоры водоемов Энгельсского лесничества Саратовской области // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2013. № 11. С. 28 – 33.

Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л: Наука. Ленингр. отд., 1973. 668 с.

Швалева Н. П. Состояние лесных насаждений лесопарков Екатеринбурга и система мероприятий по повышению их рекреационной емкости и устойчивости: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. университет, 2008. 17 с.

Balint K., Terpo A. Apophyton and adventive plants on red mud // *Fragm. florist et geobot.* 1986 (1987). Vol. 31 – 32. № 1 – 2. P. 141 – 149.

Е. Н. Шевченко, И. В. Сергеева, А. Л. Пономарева и др.

Jager E. Veränderungen des Artenbestandes von Flore nunterdem Einflus des Menschen // Biol. Rdsch. 1977. Bd. 15, Hf. 5. S. 287 – 300.

Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

УДК 576.895.2+582.66(470.41/42/43/44)

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ МОЛЕЙ-ЧЕХЛОНОСОК (LEPIDOPTERA, COLEOPHORIDAE) В СЕМЕЙСТВЕ ГРЕЧИШНЫЕ (POLYGONACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

В. В. Аникин

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: AnikinVasiliiV@mail.ru*

Поступила в редакцию: 21.09.2016 г.

Пищевые связи молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействе Гречишные (Polygonaceae) на территории Волго-Уральского региона. – Аникин В. В. – Представлено распределение по таксонам семейства Гречишные видов молей чехлоносок (Coleophoridae) на основе их пищевых связей с территории Волго-Уральского региона. Всего установлено 8 видов молей-чехлоносок, специализирующихся на Polygonaceae. Для гречишных отмечается своеобразная фауна Coleophoridae, в основном узких олигофагов, основу которой составляет триба Augasmini (роды *Augasma*, *Papyrosipha* и *Dumitrescumia*), а моли-чехлоноски из рода *Ecebalia* (триба Casignetellini) для гречишных – вторичны.

Ключевые слова: Polygonaceae, пищевые связи, Coleophoridae, Волго-Уральский регион, Россия.

The host-plant relationships of casebearer moths (Lepidoptera, Coleophoridae) in family Polygonaceae on the territory of Volga-Ural Region. – Anikin V. V. – Presented the taxa distribution of the family Polygonaceae species and the casebearer moths (Coleophoridae) on the basis of their host-plant relationships from the territory of the Volga-Ural region. In total were noted 8 species of casebearers with specialization on Polygonaceae. For buckwheat is noted the unique fauna of Coleophoridae which are mostly narrow oligophages, basically is based by tribe Augasmini (genus *Augasma*, *Papyrosipha* and *Dumitrescumia*).

The casebearer moths from genus *Ecebalia* (tribe Casignetellini) for buckwheat – secondary.

Keywords: Polygonaceae, host-plant relationships, Coleophoridae, Volgo-Ural Region, Russia.

Эта работа продолжает цикл статей (Аникин, 2002 а, 2002 б, 2003, 2004), посвященных установлению пищевых связей молей чехлоносок в спектре ведущих семейств сосудистых растений степной и полупустынной природных зон в Волго-Уральском регионе (таблица).

Представители семейства Polygonaceae и развивающиеся на них виды Coleophoridae

Наименование таксона растений	Питающие части растений	Наименование вида молей чехлоносок и его распространения
Polygonoideae		
Atraphaxideae		
<i>Atraphaxis spinosa</i>	Побеговый галл	<i>Augasma atraphaxidellum</i> Kuznesov, 1957 – Калмыкия, Астраханская область
	Цветковый галл	<i>Augasma uljanovi</i> Anikin (in press) – Ульяновская, Саратовская области
<i>Calligonum aphyllum</i>	Листья	<i>Papyrosipha zhusguni</i> (Falkovitsh, 1972) – Астраханская область.
	Генеративные органы	<i>Polystrophia calligoni</i> (Falkovitsh, 1972) – Калмыкия, Астраханская область.
Polygoneae		
<i>Polygonum aviculare</i> , <i>P. arenarium</i> , <i>P. lapathifolium</i>	Цветковый галл	<i>Augasma aeratella</i> (Zeller, 1839) – Калмыкия, Астраханская, Волгоградская, Саратовская, Самарская, Ульяновская, Оренбургская области, Западно-Казахстанская область (Казахстан).
	Генеративные органы	<i>Ecebalia pratella</i> (Zeller, 1871) – Саратовская, Ульяновская области.
<i>Fallopia convolvulu</i> , <i>F. dumetorum</i>	Генеративные органы	<i>Dumitrescumia cecidophorella</i> (Oudejans, 1972) – Саратовская, Ульяновская, Самарская области.
	Генеративные органы	<i>Ecebalia pratella</i> (Zeller, 1871) – Саратовская, Ульяновская области.
Rumiciceae		
<i>Rumex hydrolapathum</i>	Генеративные органы	<i>Dumitrescumia hydrolapathella</i> (Hering, 1921) – Саратовская, Ульяновская, Самарская области.

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ МОЛЕЙ-ЧЕХЛОНОСОК

На основе выводного материала с кормовых растений дается анализ распределений чехлоносок по экологическим группировкам внутри семейств и указывается степень пищевой специализации. Материал собирался с 1986 по 2015 г. в различных степных и пустынных биотопах на территории Калмыкии, Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей. Наименование растений приведено по С. К. Черепанову (1995).

Всего было собрано и выведено 8 видов молей-чехлоносок с растений семейства Гречишные. В таблице приводятся данные по каждому из этих семейств. Моли-чехлоноски отмечены только на растениях одного подсемейства Гречишных, а заселенность по трибам неравномерна. Самая разноплановая во всех отношениях – эремофильная триба *Atraphaxideae*, она заселена филлофагами, антофагами-галлообразователями, карпофагами, галлообразователями, причем все виды молей-чехлоносок представляют группу узких олигофагов. Для мезофильной трибы *Polygoneae* характерна заселенность гусеницами видов со специализированными типами питания (карпофагия и цецидогенния). В пределах трибы *Rumicidae* зафиксирован один вид, питающийся генеративными органами. Таким образом, для Гречишных характерна своеобразная фауна молей-чехлоносок, в основном узких олигофагов, основу которой составляет триба *Augasmini* (роды *Augasma*, *Papyrosipha* и *Dumitrescumia*). Моли-чехлоноски из рода *Ecebalia* (триба *Casignetellini*) для гречишных явно вторичны. Несмотря на немногочисленность олигофагов гречишных, пищевые связи здесь можно признать достаточно древними, что подтверждают и наши молекулярно-генетические данные о времени дивергенции основных таксонов семейства (Anikin et al., 2016). По всей видимости, изначально была заселена аридная триба *Atraphaxideae*. Дальнейшие процессы исторического развития строились на переходах на другие отдельные виды растений мезофильных триб, что сопровождалось эволюционными видообразованиями у молей-чехлоносок.

Список литературы

Аникин В. В. Пищевые связи молей чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействе Маревых (Chenopodiaceae) на территории региона Нижней Волги // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2002 а. № 1. С. 38 – 42.

Аникин В. В. К пищевым связям чешуекрылых (Insecta, Lepidoptera) Нижнего Поволжья // Поволж. экол. журн. 2002 б. № 1. С. 66 – 68.

Аникин В. В. Пищевые связи молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействах гречишных (Polygonaceae), свинчатковых (Plumbaginaceae), тамарисковых (Tamaricaceae), крестоцветных (Brassicaceae), злаковых (Poaceae) на территории региона Нижней Волги // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2003. № 2. С. 97 – 100.

Аникин В. В. Пищевые связи молей-чехлоносок (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействе бобовых (Fabaceae) и сложноцветных (Asteraceae) на территории Нижней Волги // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2004. № 3. С. 61 – 66.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб: Мир и семья – 95, 1995. 992с.

Anikin V. V., Dyomin A. G., Knushevitskaya M. V. Phylogeny and taxonomy of casebearer moths (Lepidoptera, Coleophoridae) based on morphological and molecular genetic data. 2. Reconstruction of divergence time for major taxa of Coleophoridae based on COI gene variability // Entomol. Rev. 2016. Vol. 96, № 2. P. 137 – 143. DOI 10.1134/S0013873816020019

УДК 581.48 : 581.49 : 631.531 (470.44)

ХАРАКТЕРИСТИКА РЕПРОДУКТИВНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ *HEDYSARUM GRANDIFLORUM* (FABACEAE) В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

М. В. Лаврентьев

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: MihailLavrentev@yandex.ru

Поступила в редакцию: 12.09 2016 г.

Характеристика репродуктивных особенностей *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) в южной части Приволжской возвышенности. – Лаврентьев М. В. – В полевые сезоны 2007–2014 гг. были проведены исследования репродуктивной сферы особей копеечника крупноцветкового, произрастающих в пределах южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области. Изучены особенности, изменчивость и фитоценотическая пластичность внешних морфологических признаков пылевых зёрен, плодов и семян копеечника. Определена потенциальная и реальная семенная продуктивность. Выявлена оптимальная температура прорастания семян и зависимость всхожести и энергии прорастания семян от срока хранения. Показано, что всхожесть и энергия прорастания семян невысокие и быстро снижаются с годами хранения, при этом их скарификация позволяет увеличить эти показатели. Отмечено, что относительно низкая всхожесть исследованных семян нивелируется достаточно высокой продуктивностью особей в целом. Даны рекомендации к интродукции копеечника.

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum* Pall., Саратовская область, Приволжская возвышенность, пыльца, семена, плоды, семенное размножение, прорастание семян.

Characteristics of reproductive features *Hedysarum grandiflorum* (Fabaceae) in southern of the Volga Uplands – Lavrentiev M. V. – In field seasons 2007–2014 studies have been conducted reproductive scope *Hedysarum grandiflorum* which grows in the southern of the Volga Upland within the administrative borders of the Saratov region. The features, variability and the plasticity of phyto-coenotic external morphological characters of pollen, fruits and seeds of sweet-vetch are studied. Potential and real seed productivity are identified. The optimal temperature of sprouting of seeds and the dependence of sprouting and energy of sprouting of seeds from the keeping period are detected. It is shown that the germinating ability and germinating energy of seeds is not high and quickly decrease with years of storage, while their scarification can increase these figures. Noted

that the relatively low germinating ability of the studied seeds is offset by enough high productivity of individuals. Recommendations for the introduction of sweet-vetch are given.

Keywords: *Hedysarum grandiflorum* Pall., Saratov region, Volga Upland, pollen, seeds, fruit, seed propagation, seed sprouting.

Важнейшим элементом биологии вида является репродуктивная биология. Без знаний о репродукции невозможно решение таких важных задач, как прогнозирование состояния, восстановление естественных и создание искусственных ценопопуляций и популяций видов растений, особенно редких и охраняемых (Биоразнообразие..., 2011). В их число входит копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) – кальцефильный многолетний стержнекорневой каудексовый поликарпик, занесённый в Красные книги Российской Федерации (2008) и Саратовской области (2006) с категорией 3 и статусом редкий вид.

В литературе приводится мало сведений о характеристике репродукции копеечника крупноцветкового (Кузнецова, 2008; Лаврентьев, Степанов, 2009; Ильина, 2013). Необходимость исследования определялась, кроме того, разнообразием и особенностями местообитаний копеечника в районе исследования (сложность рельефа, пестрота почв и почвообразующих пород, засушливость климата с известной степенью континентальности, изменчивость погоды от года к году и др.).

Целью данной работы являлась характеристика репродуктивных особенностей копеечника крупноцветкового в южной части Приволжской возвышенности. Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: дать характеристику пыльцы; охарактеризовать плоды и семена; изучить семенное размножение копеечника крупноцветкового.

Материал и методика

Объектами исследования были пыльца, плоды и семена растений из 23 ценопопуляций копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.), произрастающих в южной части Приволжской возвышенности в местообитаниях с различными экологическими условиями. Исследование проводилось в полевые сезоны 2007–2014 годов.

Для изучения строения и скульптуры пыльцевых зёрен проводилась химическая обработка пыльцы и центрифугирование по методу

Г. Эрдтмана (Чигуряева и др., 1987), после чего готовились желатино-глицериновые и глицериновые препараты. Для определения размеров пыльцевых зёрен и их структур использовались винтовой окулярный микрометр МОВ-1-15 и микроскоп МБИ-15 с иммерсионным объективом.

Обработка плодов и семян, взвешивание и описание их внешней морфологии проводились по общепринятой схеме (Шилова и др., 2007). Измерения плодов и семян осуществлялись с применением штангенциркуля. Проращивание семян осуществлялось в темноте в 2-х повторностях в чашках Петри, по 100 семян в каждой. Скарификация проводилась непосредственно перед посевом, так как прошедшие такую обработку семена плохо хранятся вследствие нарушения структуры оболочки. Энергия прорастания семян исследованного вида учитывалась за первые 7 дней. Абсолютная всхожесть выявлялась в течение 28 дней.

Статистическая обработка результатов исследования проводилась общепринятыми методами с применением интегрированной системы «Statistica» версии 6.0 и Microsoft Office Excel 2003.

Результаты и их обсуждение

Пыльцевые зёрна *H. grandiflorum* одиночные, полярные, трёхбороздно-оровые, эллипсоидальные, в очертании с полюсов правильно-трёхлопастные, с экватора – эллиптические (рис. 1).

Борозды ровные, почти равны длине зерна. Экзина в областях мезокольпума сглажено-мелкобугорчатая. Сэкзина столбчатая. Цвет зерна жёлтый. По классификации Г. Эрдтмана (Чигуряева и др., 1987) пыльцевые зёрна имеют продолговатую форму и мелкие размеры (см. рис. 1). Поскольку различия между морфометрическими признаками пыльцевых зёрен копеечника изученных ценопопуляций незначительные, приводим только средние данные их (табл. 1).

Длина пыльцевых зёрен имеет очень низкий уровень изменчивости; диаметр зерна, толщина экзины у полюса и между борозд – низ-

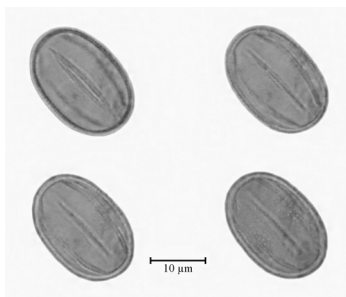


Рис. 1. Внешний вид пыльцевых зёрен *H. grandiflorum*

кий, а длина и толщина борозды – средний. Как видно из табл. 1 и рис. 1, длина и диаметр зёрен, имея наибольшие размеры, при этом наименее изменчивы и пластичны. Доля дефектных зёрен составляет в среднем около 7.6%.

Таблица 1
Морфометрические признаки пыльцевых зёрен *H. grandiflorum*

Признак	$X \pm S_x$, мкм	Lim		C_v , %	I_p , доли ед.
		min, мкм	max, мкм		
Длина	23.6 ± 0.4	21.9	26.4	6.1	0.17
Диаметр	15.2 ± 0.3	13.1	17.2	8.5	0.24
Толщина экзины у полюса	0.8 ± 0.1	0.7	0.9	8.1	0.22
Толщина экзины между борозд	1.0 ± 0.1	0.9	1.3	10.5	0.31
Длина борозды	17.0 ± 0.2	13.5	19.1	14.6	0.29
Толщина борозды	1.0 ± 0.1	0.6	1.2	21.1	0.50

Плоды копеечника крупноцветкового – бобы, изогнутые, чётко-видные, несколько выпуклые с боков, светло-зелёные с 1–6 члениками с перетяжками между ними (рис. 2).

Средние морфометрические параметры бобов, в не сложенном гармошкой состоянии, даны в таблице 2.

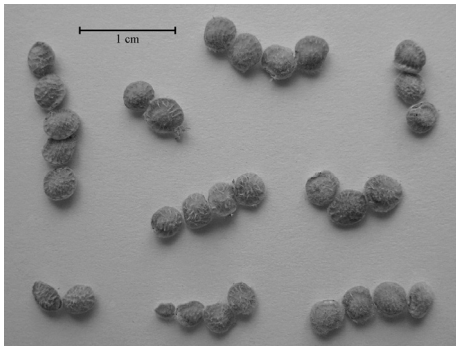


Рис. 2. Внешний вид плодов *H. grandiflorum*

Ширина бобов имеет низкий уровень изменчивости, толщина – средний, длина – повышенный. Фитоценотическая пластичность показателей при этом достаточно высокая, особенно у длины, что не удивительно, поскольку она сильно зависит от числа члеников в бобе. Членики его почти округлые, сильно сдавленные латерально, сетчато-ребристые, беловолючные, покры-

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ *HEDYSARUM GRANDIFLORUM*

ты шипами с крючковой верхушкой. Такое строение члеников при разделении способствует анемохории, реже зоохории. Кроме того, явным признаком анемохории является не распадающийся после отцветания околоцветник. В среднем в одном бобе закладывается 4 членика, при этом среднее количество развитых семян равно 3. Семена имеют плоско-выпуклую почковидную форму и окрашены в коричневый или тёмно-коричневый цвет. Поверхность семян блестящая, имеет гладкую скульптуру, без опушения. Рубчиковый след округлой формы, беловатого цвета, в среднем около 0.15 мм в диаметре (рис. 3).

Таблица 2

Морфометрические признаки плодов *H. grandiflorum*

Признак	$\bar{X} \pm S_x$, мм	Lim		C_v , %	I_p , доли ед.
		min, мм	max, мм		
Длина	14.9 ± 0.2	4.4	23.6	28.7	0.81
Ширина	3.6 ± 0.1	2.7	4.7	11.3	0.44
Толщина	2.6 ± 0.1	1.8	3.8	13.2	0.52

Различия между средними значениями морфометрических признаков семян копеечника изученных ценопопуляций незначительные, в связи с этим ниже приведены только усреднённые данные (табл. 3).

Из табл. 3 видно, что длина и ширина семян имеют очень низкий уровень изменчивости, а толщина – высокий. Фитоценотическая пластичность показателей при этом также невысокая и повышается в ряду: ширина – длина – толщина семян. Средняя масса 1000 семян, по нашим наблюдениям, составляет 3.54 ± 0.12 грамма.

Вегетативно копеечник не размножается, так как приживаемость целого развитого растения очень низка, а части растения (каудиккулы) – равна нулю (Ильина, 2013). Для оценки эффективности семенного размножения были проведены специальные эксперименты.

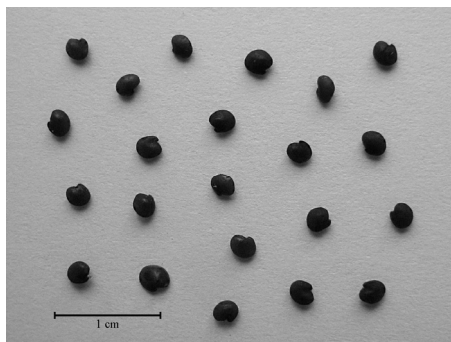


Рис. 3. Внешний вид семян *H. grandiflorum*

Таблица 3

Морфометрические признаки семян *H. grandiflorum*

Признак	$X \pm S_x$, мм	Lim		C_v , %	I_p , доли ед.
		min, мм	max, мм		
Длина	2.5 ± 0.1	2.1	3.1	6.9	0.27
Ширина	2.1 ± 0.1	1.9	2.4	4.4	0.20
Толщина	1.3 ± 0.1	0.9	1.5	9.2	0.36

Потенциальная семенная продуктивность изученных ценопопуляций в среднем равна 79 ± 2 семян на побег, а реальная – 51 ± 2 семян на побег. Соответственно, коэффициент продуктивности составляет 64.5%. При пересчёте потенциальная семенная продуктивность будет в среднем равна 442 семени на особь, а реальная – 286 семян на особь.

Для определения оптимальной температуры прорастания в лабораторных условиях было изучено влияние температуры на прорастание свежих нескарифицированных семян (табл. 4).

Таблица 4

Прорастание семян в зависимости от температуры *H. grandiflorum*

Температура, °C	Всхожесть, %	Энергия прорастания, %
8.0	26.1	7.6
18.0	33.7	10.8
24.0	39.8	16.2
28.0	29.4	14.7
37.0	3.7	2.8

Из табл. 4 видно, что оптимальной для проращивания семян исследованного вида является температура около 24°C , поэтому она и использовалась в последующих экспериментах.

Семена копеечника крупноцветкового имеют твердую семенную кожуру, которая препятствует набуханию и прохождению кислорода. Большинство исследователей приходят к выводу, что твёрдосемянность в данном случае связана с органическим покоем (Попцов, 1976; Ильина, 2013).

Для преодоления твёрдосемянности был использован метод механической скарификации наждачной бумагой. Результаты прорастания после скарификации представлены в табл. 5.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ *HEDYSARUM GRANDIFLORUM*

Как видно из табл. 5, всхожесть и энергия прорастания семян невысокие и быстро снижаются с годами хранения. Их скарификация позволяет увеличить эти показатели. Скорее всего, зимний период нужен не для преодоления твёрдосемянности, а для разрушения боба и оболочки семени, и проникновения влаги сквозь них, что подтверждается опытами М. Н. Кузнецовой (2008). Относительно низкая всхожесть исследованных семян нивелируется достаточно высокой продуктивностью особей в целом (см. выше).

Таблица 5

Средние показатели прорастания семян *H. grandiflorum*

Срок хранения, годы	Контроль		Скарификация	
	всхожесть, %	энергия прорастания, %	всхожесть, %	энергия прорастания, %
0.0	39.8	16.2	61.1	23.7
0.5	33.4	10.5	39.4	12.8
1.5	25.3	5.5	32.3	8.3
2.5	11.6	2.7	16.4	3.7
3.5	4.7	1.1	6.1	2.5
4.5	1.1	0.2	2.0	1.0
5.5	0.0	0.0	0.5	0.2

Мнения исследователей по поводу возможности интродукции копеечника расходятся. Пересадка особей из естественных местообитаний не дала положительного результата из-за стержневого строения корневой системы копеечника и, как следствие, сильного повреждения её при пересадке (Ильина, 2013). Кроме того, копеечник достаточно стенобионтен и не может нормально адаптироваться в новых условиях.

Для изучения всхожести семян копеечника в природе осенью 2009 г. на базе Ботанического сада СГУ был проведён посев 300 семян в чернозёмную почву, мергель и мел. В апреле-июне 2010 г. появились всходы, и всхожесть по состоянию на июль составила 17, 9 и 3% на мергеле, мелу и чернозёме, соответственно. Развитие и прохождение онтогенетических состояний особями на всех делянках проходило быстрее, чем в естественной среде обитания. Быстрее и мощнее развивались особи на мергеле. Уже в мае 2010 г. 1% особей на мергеле достиг молодого генеративного состояния. На второй год после посева на площадке осталось 2% особей, т. к. остальные погибли.

Весной 2010 и 2012 гг. был заложен следующий эксперимент. Скарифицированные семена копеечника в числе 50 были посеяны в глубокий сосуд в смесь мергеля и мела. К лету, после первой посадки, возшло пять особей, которые достигли имматурного и виргинильного состояния и зимой погибли. После второго посева возшло три особи, и из них одна достигла молодого генеративного состояния, прожила полтора года, после чего погибла.

Выводы

На основании всего сказанного можно рекомендовать копеечник крупноцветковый к интродукции и селекции как декоративного растения и, возможно в перспективе, лекарственного, так как выявлена антибактериальная активность его водных экстрактов (Лаврентьев, 2013). Для интродукции необходимо использовать свежий посевной материал. Посев бобами осуществлять осенью, а семенами – весной при условии предпосевной скарификации. Пересадку ни из природы, ни искусственно выращенных особей не осуществлять по причине очень высокого процента вероятности гибели особей. В качестве грунта использовать смесь мергеля и карбонатных глин, можно с небольшим содержанием почвы. Осуществлять ежегодный дополнительный подсев, по причине низкой всхожести семян и ускорения онтогенеза при интродукции.

Список литературы

Биоразнообразие и охрана природы в Саратовской области: эколого-просветительская серия для населения: в 4 кн. Кн. 3. Растительность / В. А. Болдырев, С. А. Невский, О. Н. Давиденко и др.; под общ. ред. проф. В. А. Болдырева, проф. Г. В. Шляхтина. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2011. 240 с.

Ильина В. Н. Перспективы интродукции некоторых видов семейства бобовые в связи с особенностями начальных периодов онтогенеза // Самар. науч. вестн. 2013. № 3 (4). С. 44 – 47.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / гл. редкол.: Ю. П. Трутнев и др.; сост. Р. В. Камелин и др. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Красная книга Саратовской области: Грибы. Лишайники. Растения. Животные / Г. В. Шляхтин [и др.]; Комитет охраны окружающей среды и природопользования Саратов. обл. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ *HEDYSARUM GRANDIFLORUM*

Кузнецова М. Н. Семенное воспроизведение копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: материалы междунар. конф., посвящ. памяти Р. Е. Левиной. Ульяновск: УлГПУ, 2008. С. 76 – 84.

Лаврентьев М. В. Антибактериальная активность водных экстрактов *Hedysarum grandiflorum* Pall. // Бюл. мед. интернет-конф., 2013. Т. 3, № 2. С. 379.

Лаврентьев М. В., Степанов М. В. Некоторые особенности биологии и экологии сообщества с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в НП «Хвалынский» // Научные труды Национального парка «Хвалынский». Вып. 1. Саратов; Хвалынский: ИЦ «Научная книга», 2009. С. 52 – 58.

Попцов А. В. Биология твердосемянности. М.: Наука, 1976. 157 с.

Чигуряева А. А., Колоскова И. Г., Дайковский В. С. Учебно-методическое пособие по палинологии. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1987. 128 с.

Шилова И. В., Панин А. В., Кашин А. С. и др. Методы интродукционного изучения лекарственных растений: учеб.-метод. пособие для студ. биол. фак. Саратов: ИЦ «Наука», 2007. 45 с.

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.165

ОПЫТ РАЗМНОЖЕНИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ КУСТАРНИКОВ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ СГУ

А. С. Митяков, Т. Н. Шакина

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, ул. Навашина
E-mail: shakinatn@mail.ru*

Поступила в редакцию: 15.09.2016 г.

Опыт размножения декоративных кустарников в Ботаническом саду СГУ. – Митяков А. С., Шакина Т. Н. – Проведено изучение возможности размножения полуодревесневшими черенками ряда декоративных кустарников в условиях экспериментального питомника УНЦ «Ботанический сад» СГУ. Установлено, что все изучаемые виды декоративных кустарников, произрастающих в ботаническом саду, возможно укоренять полуодревесневшими черенками. Продолжительность периода корнеобразования варьировала в пределах от 23 до 37 дней. Укореняемость черенков у основной массы видов составила от 8.6 до 49%.

Ключевые слова: лиственные кустарники, вегетативное размножение, одревесневшие черенки, корнеобразование, корневин.

Practice in breeding ornamental shrubs in the Botanical garden of SSU. – Mityakov A. S., Shakina T. N. – It has been studied reproduction of propagation some ornamental shrubs by semilignified cuttings in the experimental nursery the Educational Centre "Botanical Garden" of SSU. It was found that all studied species of ornamental shrubs growing in the Botanical Gardens, can reproduce of semilignified cuttings. The duration of the period of root formation varied between 23 to 37 days. The number of rooted cuttings from the bulk of the species was from 8.6 to 49%.

Key words: deciduous shrubs, vegetative propagation, hardwood cuttings, rooting, kornevin.

ОПЫТ РАЗМНОЖЕНИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ КУСТАРНИКОВ

Кустарники являются неотъемлемой частью в озеленении любых территорий, будь то приусадебный участок, общественные или промышленные территории. В ландшафтном дизайне кустарники, наряду с деревьями, создают архитектурный облик сада. Среди их функций и деление участка на зоны, и создание объемных композиций, и чистое декорирование. Они также активно применяются в создании живых изгородей и защитных посадок, для укрепления склонов и берегов водоемов (Колесников, 1974). С каждым годом спрос на эти растения только увеличивается.

Размножение древесных растений стеблевыми черенками является наиболее простым и доступным широкой производственной практике способом вегетативного размножения (Правдин, 1938). Черенкование позволяет сравнительно легко получать в массовом количестве корнесобственный посадочный материал, полностью воспроизводящий признаки и свойства маточных растений.

Известно, что способность стеблей к корнеобразованию не постоянна и в течение года может меняться, а также определяется многими факторами: видовой принадлежностью растения, возрастом, сезонным состоянием и условиями питания растений, с которых заготавливаются черенки и др. (Ермаков, 1992; Поликарпова, Пилюгина, 1991). Одним из важных моментов является выбор оптимальных сроков взятия побегов с маточных растений, чтобы получить максимальную укореняемость черенков. Однако даже при соблюдении оптимальных сроков черенкования и режимов укоренения черенки растений различных видов укореняются неодинаково. Поэтому исследование особенностей вегетативного размножения путем черенкования для отдельных культур или групп сортов с учетом экологических условий зоны возделывания является всегда актуальным. В связи с этим была проведена работа по изучению размножения ряда декоративных кустарников полудревесневшими черенками в условиях экспериментального питомника УНЦ «Ботанический сад» СГУ.

Материал и методы

Объектами исследования стали образцы кустарников, произрастающие в маточном отделе питомника: лапчатка кустарниковая (*Pentaphylloides fruticosa* L.), дерен белый, форма 'Элегантиссима' (*Cornus alba* L., f. 'Elegantissima'), дерен белый, форма 'Шпета'

(*C. alba* L., f. ‘Spaethii’), спирея японская (*Spiraea japonica* L. f.), спирея серая (*S. cinerea* Zabel), барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris* L.), калина обыкновенная, форма ‘Нанум’ (*Viburnum opulus* L. f. ‘Nanum’), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolius* (L.) Kuntze), пузыреплодник калинолистный, сорт ‘Диаболо’ (*P. opulifolius* (L.) Kuntze, сорт ‘Diabolo’), снежнаягодник белый (*Symphoricarpos albus* (L.) S.F.Blake), чубушник венечный (*Philadelphus coronarius* L.), дейция шершавая (*Deutzia scabra* Thunb.).

Для изучения вегетативного размножения брали черенки с полуодревесневших однолетних побегов. Количество черенков варьировало от 30 до 50 шт. Размер черенков составлял не менее трех почек, длиной 7 – 15 см и диаметром не менее 0.5 см, нижний срез делали в 2 – 3 мм от почки под углом 90°. Для снижения процессов транспирации с нижней части черенков листья удаляли полностью, лишь в верхней части оставлялось несколько усеченных листовых пластинок. Черенки опудривали корнестимулятором «Корневин» (действующее вещество – индолилмасляная кислота в концентрации 5 г/кг и, согласно инструкции производителя, необходимо растворить 5 г препарата в 5 л воды). Закладку посадочного материала производили на глубину 2 – 3 см под углом 30°.

Черенки исследуемых растений закладывали на укоренение в третьей декаде июня и первой декаде сентября 2015 года. Укоренение проходило в холодных череночниках размером 50×150 см с субстратом из песка толщиной 20 см, сверху покрытых деревянной рамой с плёнкой, расположенных в условиях открытого грунта. Для поддержания влажности воздуха в череночнике растения вручную опрыскивали из пульверизатора 5 раз в день. Температура в череночниках изменялась соответственно изменениям температуры воздуха окружающей среды. Раз в неделю проверяли укореняемость опытных образцов, удаляя погибшие черенки. Укорененные черенки с хорошо развитой корневой системой высаживали в контейнеры.

Результаты и их обсуждение

Результаты укоренения исследуемых растений представлены в таблице. Период укоренения черенков большинства видов и сортов кустарников (дерен ‘Шпета’ и ‘Элегантисима’, спирея японская и серая, дейция шершавая, чубушник венечный, снежнаягодник белый,

ОПЫТ РАЗМНОЖЕНИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ КУСТАРНИКОВ

калина обыкновенная ‘Нанум’) составил от 23 до 26 дней, как в третьей декаде июня, так и в первой декаде сентября. У черенков лапчатки кустарниковой, пузыреплодника калинолистного и пузыреплодника калинолистного ‘Диаболо’ корни появлялись на 30 – 32 день.

Результаты черенкования декоративных кустарников

Наименование	Дата закладки черенков	Дата появления корней	Количество укорененных черенков, %
<i>Cornus alba</i> ‘Elegantissima’	22.06	15.07	40.0
	10.09	3.10	49.0
<i>Cornus alba</i> ‘Spaethii’	22.06	17.07	13.6
	10.09	2.10	27.2
<i>Spiraea cinerea</i>	22.06	16.07	25.9
	09.09	4.10	38.4
<i>Spiraea japonica</i>	23.06	16.07	13.6
	08.09	2.10	20.0
<i>Pentaphylloides fruticosa</i>	23.06	24.07	17.6
	08.09	11.10	8.5
<i>Berberis vulgaris</i>	24.06	0	0.0
	09.09	15.10	48.4
<i>Viburnum opulus</i> ‘Nanum’	24.06	18.07	30.0
	09.09	4.10	45.0
<i>Physocarpus opulifolius</i>	25.06	24.07	14.0
	10.09	7.10	85.0
<i>Physocarpus opulifolius</i> ‘Diabolo’	25.06	26.07	21.5
	09.09	9.10	30.1
<i>Philadelphus coronarius</i>	25.06	18.07	11.5
	09.09	4.10	42.0
<i>Deutzia scabra</i>	25.06	17.07	21.2
	09.09	3.10	66.0
<i>Symphoricarpos albus</i>	25.06	17.07	22.5
	09.09	2.10	40.0

При укоренении барбариса обыкновенного в третьей декаде июня не укоренился ни один черенок, а в первой декаде сентября процесс корнеобразования у черенков начался на 37-й день. У черенков дерена белого обоих сортов, калины обыкновенной и дейции шершавой, прежде чем начиналось образование корней, на 10-й дней после посадки было отмечено каллусообразование.

Процент укоренения основной массы кустарников лежал в пределах от 8.6 до 49%, что характерно для трудноукореняющихся растений (Хайлова, Денисов, 2012). Высокий процент (85%) укореняемости был отмечен у пузыреплодника калинолистного при посадке в первой декаде сентября, тогда как в июне укоренилось всего 14% черенков. Также наблюдался повышенный процент корнеобразования (66%) в сентябре и у дейции шершавой. Из всех изучаемых видов только у барбариса обыкновенного при черенковании в третьей декаде июня укоренения не происходило.

Выводы

Все изученные нами виды декоративных кустарников, произрастающих в ботаническом саду, возможно укоренить полуодревесневшими черенками. Продолжительность периода корнеобразования варьирует в пределах от 23 до 37 дней. Укореняемость черенков у основной массы видов составила от 8.6 до 49%. У всех изучаемых видов, кроме лапчатки кустарниковой, процент укореняемости в сентябре был несколько выше, чем в июне.

Необходимо продолжить изучение особенностей размножения исследуемых видов для выявления условий повышения укореняемости черенков (подбор корнестимуляторов, режимы укоренения и т.д.).

Список литературы

- Ермаков Б. С. Влияние температурных факторов на укореняемость зелёных черенков // Лесное хозяйство. 1992. №1. С. 14 – 17.
- Колесников А. И. Декоративная дендрология. М.: Лес. пром-ть, 1974. 704 с.
- Правдин Л. Ф. Вегетативное размножение растений. Л.: Сельхозиздат, 1938. 232 с.
- Поликарпова Ф. Я., Пилюгина В. В. Выращивание посадочного материала зеленым черенкованием. М.: Росагропромиздат, 1991. 96 с.
- Хайлова О. В. Денисов Н. И. Влияние сроков черенкования на укореняемость зеленых черенков древесных растений // Науч. ведомости. Сер. Естественные науки. 2012. № 9 (128), Вып. 19. С. 49 – 54.

БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

УДК 58.01/07

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТА ОЧИТКА ПУРПУРНОГО (*SEDUM TELEPHIUM* L.) И ДИОКСИДИНА НА ПОЛИТЕННЫЕ ХРОМОСОМЫ ХИРОНОМИДЫ *GLYPTOTENDIPES GLAUCUS* MG.

Н. А. Дурнова, Ю. В. Климова, А. А. Оглезнева

*Саратовский государственный медицинский университет
им. В. И. Разумовского,
Россия, 410012, Саратов, ул. Б. Казачья, 112
E-mail: ndurnova@mail.ru*

Поступила в редакцию: 21.09.2016 г.

Влияние экстракта очитка пурпурного (*Sedum telephium* L.) и диоксида на политенные хромосомы хирономиды *Glyptotendipes glaucus* MG. – Дурнова Н. А., Климова Ю. В., Оглезнева А. А. – С помощью анализа изменений функциональной активности политенных хромосом хирономид впервые исследована реакция генетического материала под воздействием экстракта очитка пурпурного и диоксида. Установлено, что диоксидин в остром периоде повышает функциональную активность политенных хромосом сильнее, чем экстракт очитка: произошло увеличение активности кольца Бальбиани (значения коэффициента кольца Бальбиани в контроле – 1.87, при воздействии диоксида – 2.15, при воздействии экстракта очитка – 1.99); увеличение индекса компактности хромосом под действием (его значения в контроле – 6.1, при воздействии экстракта очитка пурпурного – 6.5, под влиянием диоксида – 7.2); средние значения коэффициента активности ядрышкового организатора составили: в контроле – 1.78, при воздействии очитка – 2.91, при действии диоксида – 2.89.

Ключевые слова: очиток пурпурный, диоксидин, политенные хромосомы, хирономиды.

The effect of extract (*Sedum telephium* L.) and dioksidin on polytene chromosomes of chironomids of *Glyptotendipes glaucus* MG. – Durnova N. A., Klimova Y. V., Ogлезneva A. A. – By analyzing changes in the functional activi-

ty of the polytene chromosomes of the chironomids the reaction of genetic material under the action of the extract of *Sedum telephium* L. and dioxydine was investigated. It is established that dioxydine in the acute phase improves the functional activity of polytene chromosomes stronger than the extract of *Sedum*: the values of the coefficient ring of Balbiani (has also increased in control – 1.87, under the action of dioxydine – 2.15, under the action of extracts of *Sedum telephium* L. – 1.99); the index of compactness of chromosomes under (has increased in the control of 6.1, the action of the extract of *Sedum telephium* L. – 6.5, under the influence of dioxydine – 7.2); average number of activity nucleolar organizer in: – 1.78 under the influence of *Sedum telephium* L. – 2.91, under the action of dioxydine – to 2.89.

Keywords: *Sedum telephium* L., dioxydine, polytene chromosomes, chironomids.

Растения семейства Толстянковые (*Crassulaceae*) привлекли внимание исследователей еще в середине XX в. благодаря своему широкому применению в традиционной медицине разных народов и разнообразию химического состава (Краснов и др., 1979; Тахтаджян, 1981). До настоящего времени большая часть видов этого рода недостаточно изучена, как с точки зрения химического состава, так и с точки зрения биологической активности. К настоящему времени из надземной части этих растений выделены и идентифицированы разнообразные биологически активные вещества: флавонолы и их гликозиды, кумарины, витамин С, карбоновые кислоты, углеводы (Шнякина, 1979; Краснов и др., 1979), но биологическое действие растений в значительной степени обусловлено наличием в них флавоноидов (Куркин, 2007), содержание которых и химический состав почти не изучены. О биологической активности представителей р. *Sedum* имеются немногочисленные и разрозненные сведения. Описаны препараты из *S. maximum*, для которых установлено стимулирующее, общетонизирующее и противовоспалительное действие (Махлаюк, 1940; Гнедков, 1962; Гнедков, 1967; Бабенко, 1964; Кит, Годун, 1964; Краснов и др., 1979). Установлены антимикробные свойства сока *S. album* L. (Корякина, 2002). В последнее время сырье растений привлекает внимание исследователей с точки зрения антиоксидантной активности спиртового экстракта *S. maximum* (Меркулова и др., 2012).

По результатам сравнительного изучения химического состава представителей рода *Sedum* (Гнедков, Шретер, 1977), наиболее перспективными для медицины следует считать виды из секции *Telephium*, в число которых входит растение пурпурное (*Sedum tele-*

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТА ОЧИТКА ПУРПУРНОГО И ДИОКСИДИНА

phium L.), но его биологическая активность почти не изучена, хотя установлено, что водный раствор спиртового экстракта действует на некоторые штаммы микроорганизмов (Куприянюк, Пластун, 2013).

Сложный химический состав растений обуславливает важность оценки цитогенетического влияния всего комплекса веществ, входящих в определенные растительные извлечения (Дурнова, Курчатова, 2015). Поэтому одной из актуальных задач является проведение доклинических испытаний на безопасность лекарственных средств природного происхождения на основе оценки реакции наследственного аппарата клеток на их воздействие (Руководство..., 2012; Курчатова, Дурнова, Полуконова, 2014).

Влияние экстрактов очитка на наследственный аппарат клеток и оценка их цитотоксичности не достаточно изучены (Курчатова, Ващенко, Бабошкина, 2016).

Для сравнительного анализа цитогенетических воздействий экстракта очитка с другими веществами нами выбран диоксидин, который оказывает антимикробное действие, но имеются сведения о его токсичности (Курчатова, Дурнова, Полуконова, 2014).

Целью настоящей работы является исследование влияния экстракта очитка пурпурного и диоксида на полигенные хромосомы личинок хирономиды *Glyptotendipes glaucus* MG.

Материал и методы

В эксперименте использовались личинки *G. glaucus*, собранные в озере Сазанка (г. Энгельс, Саратовской области, 12.09.2015г.) (10 личинок зафиксированы у водоема для контроля, которые не проходили акклимацию) остальные (100 экземпляров) были взяты в лабораторию для прохождения акклимации в течение последующих суток. Личинки помещались в пластиковые контейнеры с отстоянной водой, объемом 50 мл. Во время акклимации поврежденные в процессе сбора особи отбраковывались. Эксперимент проводился в кюветах объемом 50 мл, глубиной 5 см при комнатной температуре, в непроточных условиях без субстрата (во избежание адсорбции препарата на поверхности частиц ила), в отстоянной водопроводной воде при pH = 7. Экспозиция препаратов (1 ч) соответствовала острому периоду воздействия, поэтому кормление животных не осуществлялось. Из клеток слюнных желёз готовили давленные препараты в соответствии этил-орсеиновым

методом кариологического анализа (Демин, Шобанов, 1990), который позволяет одновременно фиксировать и окрашивать хромосомы. Анализ и фотографирование хромосом проводилось с помощью микроскопа Primo Star Carl Zeiss с использованием фотокамеры Axio CamER c5s при увеличениях 16×40 и 16×100 .

Функциональное состояние политенных хромосом (ПХ) определяли посредством вычислений индекса компактности хромосом (C/R) – отношение абсолютной длины плеча E хромосомы III к ширине её центромеры (Ильинская, 1984; 1990); коэффициента генетической активности ядрышкового организатора (NOR) – отношение максимального диаметра ядрышка к ширине интактного района 6 хромосомы IV (Stockert, 1990); коэффициента генетической активности кольца Бальбиани (BRR) – отношение максимального диаметра кольца Бальбиани к ширине интактного района 6 хромосомы IV (Лычев, 1968).

Результаты и их обсуждение

Наиболее удобным модельным объектом для анализа функциональной активности интерфазных хромосом эукариот служат ПХ, или гигантские хромосомы хирономид, постоянно находящиеся в интерфазном периоде (Кикнадзе, 1972). К настоящему времени накоплены определенные сведения по оценке состояния функциональной активности ПХ под действием ксенобиотиков, физических и химических и других факторов (Федорова, Полуконова, 2006). В ряде случаев при влиянии ксенобиотиков отмечено отсутствие взаимосвязи между показателями, оценивающими цитогенетические эффекты. Например, под действием пилокарпина возрастала функциональная активность как ядрышкового организатора, так и кольца Бальбиани, тогда как компактность хромосом уменьшалась (Федорова, 2009). Одновременное увеличение активности кольца Бальбиани на фоне снижения активности работы ядрышкового организатора наблюдалось в эксперименте только в двух случаях из шести (Полуконова, 2015).

Реакция генетического материала личинок хирономид на действие экстракта очитка пурпурного и диоксида исследована нами впервые. С помощью анализа изменений функциональной активности ПХ (оценивались значения трех коэффициентов) впервые установлено, что влияние оказывают как раствор диоксида, так и экстракт очитка (таблица). При этом изменения всех трех показателей характеризовали

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТА ОЧИТКА ПУРПУРНОГО И ДИОКСИДИНА

увеличение генетической активности политенных хромосом в эксперименте.

Увеличение коэффициента генетической активности ядрышкового организатора по сравнению с контролем (значение в контроле – 1.78) при воздействии экстракта очитка и диоксидина произошло примерно одинаково: средние значения коэффициента при воздействии очитка – 2.91, при действии диоксидина – 2.89. Значения коэффициента активности кольца Бальбиани также увеличились по сравнению с контролем (в контроле – 1.87), при этом воздействие диоксидина было выражено сильнее по сравнению с действием экстракта очитка (2.15 и 1.99 соответственно). Индекс компактности политенных хромосом под действием диоксидина также увеличился сильнее, чем под действием экстракта очитка пурпурного (7.2 и 6.5 соответственно, в контроле – 6.1).

Средние значения индексов, оценивающих
функциональную активность ПХ

Индексы	Очиток пурпурный	Диоксидин	Контроль
C/R	7.2	6.5	6.1
NOR	2.91	2.89	1.78
BRR	1.99	2.15	1.87

Таким образом, выявлено, что диоксидин в остром периоде повышает функциональную активность ПХ сильнее, чем экстракт очитка. Вероятно, экспозиции в течение 1 ч недостаточно, чтобы произошли более значительные функциональные изменения наследственного материала, поэтому необходимо проведение дальнейших исследований при увеличении экспозиции в эксперименте.

Выводы

При воздействии испытуемых веществ наблюдается изменение реакции генетического материала по сравнению с личинками, зафиксированными у водоема, при этом диоксидин в остром периоде повышает функциональную активность ПХ сильнее, чем экстракт очитка.

Наиболее чувствительным показателем воздействия экстракта очитка пурпурного является индекс компактности ПХ, а при воздейст-

вии диоксидина – ядрышковый организатор. Наименее чувствительным показателем при действии как экстракта очитка пурпурного, так и диоксидина является коэффициент кольца Бальбиани.

Список литературы

Бабенко В. С. Новые источники лекарственного сырья для получения тканевых препаратов // Изучение и использование растительных ресурсов СССР. Л.: Медицина, 1964. С. 311 – 314.

Гнедков П. А. Биосед и его применение в медицинской практике: материалы юбилейной науч. конф. Киев: Наук. думка, 1967. 240 с.

Гнедков П. А. Исследования некоторых суккулентов-ксерофитов как источников сырья для получения тканевых препаратов // Фарм. журн., 1962. №3., С. 56 – 58.

Гнедков П. А., Шретер А. И. Сравнительное химическое изучение некоторых видов семейства толстяковых // Раст. ресурсы. 1977. Т. 13, вып. 3. С. 548 – 559.

Демин С. Ю., Шобанов Н. А. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в европейской части СССР // Цитология. 1990. Т. 32, № 10. С. 1046 – 1054.

Дурнова Н. А., Курчатова М. Н. Влияние растительных экстрактов на индукцию микроядер циклофосфаном в эритроцитах крови беспородных белых мышей // Цитология. 2015. Т. 57, №6. С. 452 – 458.

Ильинская Н. Б. Согласованность изменений компактности политенных хромосом и их плеч в клетках слюнных желез при акклимации личинок мотыля к различным температурам // Цитология. 1990. Т. 32, № 10. С. 993 – 1001.

Ильинская Н. Б. Характеристика политенных хромосом различной степени компактности у личинок природной популяции хирономуса // Цитология. 1984. Т. 26, № 5. С. 543 – 551.

Кикнадзе И. И. Функциональная организация хромосом // Л.: Наука. Ленингр. отделение. 1972. 211 с.

Кит С. М., Годун В. М. Изучение антимикробных свойств некоторых растений // Фитонциды в народном хозяйстве. Киев: Наук. думка, 1964. С. 16 – 129.

Корякина А. М. Фитохимический анализ травы очитка белого, разработка и стандартизация сиропа очитка // Науки о человеке / под ред. Л. М. Огородова, Л. В. Капилевич. Томск: Изд-во ТГМУ. 2002. 221 с.

Краснов Е. А., Саратиков А. С., Суров Ю. П. Растения семейства толстянковые. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1979. 208 с.

Курпьянук В. А., Пластун В. О. Антимикробная активность экстракта очитка пурпурного *Sedum telephium* L. // Молодые ученые – здравоохранению: 74-я студ. межрегион. науч.-практ. конф.: бюл. мед. интернет-конф. [Электронный ресурс]. 2013. Т. 3, № 2. 380 с.

Куркин В. А. Фармакогнозия: учебник для студентов фарм. вузов. Самара: ООО «Офорт»; ГОУ ВПО «СамГМУ Росздрава», 2007. 1239 с.

ВЛИЯНИЕ ЭКСТРАКТА ОЧИТКА ПУРПУРНОГО И ДИОКСИДИНА

Курчатова М. Н., Ващенко А. А., Бабошкина Л. С. Цитогенетическая активность экстрактов и соков очитка большого и очитка пурпурного // 77-я студ. меж-регион. науч.-практ. конф. : бюл. мед. интернет-конф. 2016. [Электронный ресурс].

Курчатова М. Н., Дурнова Н. А., Полуконова Н. В. Влияние экстрактов, содержащих биофлавоноиды, на индукцию микроядер диоксином в эритроцитах крови беспородных белых мышей // Вестн. ВГУ. Сер: химия, биология. Фармация. 2014. №2. С. 58 – 65.

Курчатова М. Н., Полуконова Н. В., Дурнова Н. А. Определение класса токсичности экстракта *Gratiola officinalis* L. с использованием нового тест-объекта – личинок *Chironomus riparius* // Токсикологический вестник. 2014. №6. С. 40 – 43.

Лычев В. А. Изучение величины и распределения пухов *Drosophila melanogaster* в норме и при влиянии инбридинга и облучения: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Обнинск, 1968. 23 с.

Махлаюк В. П. Лекарственные растения в народной медицине. Саратов: Приволжск. кн. изд-во, 1940. 543 с.

Меркулова Е. П., Комарова Е. Э., Пластун В. О. и др. Влияние очитка большого *Sedum taxitum* L. на активность супероксиддисмутазы печени белых беспородных мышей // Современные проблемы отечественной медико-биологической и фармацевтической промышленности. Развитие инновационного и кадрового потенциала Пензенской области : материалы II Междунар. науч.-практ. конф. [Электронный ресурс]. Пенза. 2012. С. 484 – 486.

Полуконова Н. В. Теоретические и прикладные аспекты исследования функциональной активности политенных хромосом под влиянием разных факторов // Бюл. мед. интернет-конф. 2015. Т. 5, № 6. С. 927 – 937.

Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. Ч.1. / гл. ред. А. Н. Миронов. М.: Гриф и К., 2012. 944 с.

Тихтаджян А. Л. Жизнь растений. Т.5. Ч.2. М.: Просвещение, 1981. 510 с.

Федорова И. А. Характер изменения функционально активных участков и компактности политенных хромосом *Chironomus* (Diptera) под влиянием холинотропных препаратов // автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2009. 25 с.

Федорова И. А., Полуконова Н. В. Эколого-кариологическая оценка последствий действия экологических факторов на хирономид (*Chironomidae*, *Diptera*) // Поволжский экологический журнал. 2006. № 2/3. С. 164 – 175.

Шнякина Г. П., Краснов Е. А. О фитохимической и медико-биологической изученности видов рода *Sedum* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 10, вып. 1. С. 130–135.

Stockert J. C. The normalized Balbiani size as a quatitave parametre for transcription activity in polytene chromosomes // Biol. Zbe. 1990. Vol. 109, № 2. P. 139 – 146.

УДК 58.009

**ФИТОЦЕНОЗЫ И ЗАПАСЫ СЫРЬЯ
АВРАНА ЛЕКАРСТВЕННОГО (*GRATIOLA OFFICINÁLIS* L.)
НА ТЕРРИТОРИИ ОСТРОВА ЧАРДЫМСКОГО р. ВОЛГИ
САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

Н. В. Полуконова, Н. А. Дурнова, Н. Н. Хахулина

Саратовский государственный медицинский университет

им. В. И. Разумовского

Россия, 410012, Саратов, ул. Б.Казачья, д. 112

E-mail: polukonovanv@yandex.ru; ndurnova@mail.ru

Поступила в редакцию: 3.09.2016 г.

Фитоценозы и запасы сырья аврана лекарственного (*Gratiola officinális* L.) на территории острова Чардымского р. Волги Саратовской области – Полуконова Н. В., Дурнова Н. А., Хахулина Н. Н. – Авран лекарственный (*Gratiola officinális* L.) – новое перспективное для фармацевтической промышленности лекарственное растение. Исследованы фитоценозы аврана и проведена оценка урожайности и запасов его сырья на территории о-ва Чардымского р. Волги Саратовской обл. Среднее число видов одного сообщества в фитоценозе – 17. В исследуемом фитоценозе доминируют *Galium album* и *Carex cespitosa* var. *Minuta* L. Средняя величина урожайности на учетных площадках $143.5 \pm 42.3\%$; эксплуатационный запас сырья – 959.4 г; объем возможной ежегодной заготовки – 191.9 г.

Ключевые слова: авран лекарственный, трава, перспективные лекарственные растения, фитоценозы, урожайность, запасы сырья.

Phytocenoses *Gratiola officinális* L., productivity and its inventories of raw materials in the islands Chardymского r. Volga Saratov region – Polukonova N. V., Durnova N. A., Chachulina N. N. – *Gratiola officinális* L. – new promising herb for the pharmaceutical industry. Abstract phytocenoses *Gratiola officinális* and assess yields and stocks of its raw materials on the island Chardymского r. Volga region of Saratov. The average number of species in a community phytocenosis – 17. In the studied phytocenosis dominate *Galium album* and *Carex cespitosa* var. *Minuta* L. The average value of the yield on the areas of accounting $143.5 \pm 42.3\%$; industrial supply of raw materials – 959.4 g; the volume of possible annual harvesting – 191.9 g.

Key words: *Gratiola officinális* L., herba, promising medicinal plants, plant communities, productivity, stocks of raw materials.

ФИТОЦЕНОЗЫ И ЗАПАСЫ СЫРЬЯ АВРАНА ЛЕКАРСТВЕННОГО

Авран лекарственный (*Gratiola officinalis* L., Scrophulariaceae) – ядовитое растение, оказывающее сильное желчегонное, слабительное, мочегонное, противоглистное, рвотное, антисептическое и др. воздействия; входит в состав сбора Здзенко как симптоматическое средство при лечении некоторых форм рака (Куркин, 2007). Установлен наркотический эффект водного извлечения из травы Аврана (Полуконова и др., 2010). Ядовитость растения определяется наличием в его составе сердечных гликозидов и алкалоидов (Куркин, 2007). Предложенный метод экстракции травы аврана позволил получить нетоксичное извлечение из ядовитого сырья (Наволокин, Павлова, 2012; Полуконова и др., 2013; Polukonova et al., 2014; Курчатова и др., 2014). Установлена противоопухолевая, антиапоптозная (Navolokin et al., 2012a, в; Байтман, Наволокин, 2013; Наволокин и др., 2013 а, б, 2014, 2015 а-в, 2016 а-в; Полуконова и др., 2015 а, 2016), противотуберкулезная (Наволокин и др., 2015 б), противовоспалительная, жаропонижающая и антимикробная активность (Полуконова и др., 2013; 2015б). Были изучены содержание маркеров оксидативного стресса под действием экстракта аврана в условиях индуцированного окислительного стресса (Дурнова и др., 2015) и влияние экстракта на индукцию микроядер диоксином и циклофосфаном в эритроцитах крови беспородных белых мышей (Курчатова и др., 2014; Дурнова, Курчатова, 2015). Актуальность и перспективность дальнейшего исследования аврана предполагают и детальный ресурсоведческий анализ его сырья.

Цель работы – исследование фитоценозов аврана лекарственного и оценка урожайности и запасов его сырья на территории острова Чардымского р. Волги Саратовской области.

Материал и методы

Лекарственное растительное сырье (herbae Gratiolae) собирали на территории Саратовской обл. на острове р. Волги у пос. Чардым в 2014 году.

Для аврана, как не крупного травянистого растения, у которого в качестве сырья используют траву, урожайность практичнее определять методом учетных площадок. Площадка представляла собой участок от 0,25 до 10 м², заложенный в пределах промысловой заросли. Собранное сырье взвешивали с точностью $\pm 5\%$. Для проведения статистической обработки рассчитывали среднюю арифметическую урожай-

ности и ошибку средней арифметической: $M_{cp} \pm m$. Объем ежегодных заготовок рассчитывали с учетом периода восстановления заросли (Забалуев, Шевченко, 2005).

Результаты и их обсуждение

Фитоценозы. Анализ видового состава исследованных площадок о-ва Чардымского выявил их значительное сходство по флористическому составу, что связано со сходными условиями произрастания на острове. Значительное видовое богатство объясняется благоприятными условиями заливных лугов. В таксономическом отношении флористический спектр исследованных сообществ включает 31 вид сосудистых растений из 28 родов и 19 семейств. Двудольных растений 68% (21 вид), однодольных – 32% (10 видов). Среднее число видов одного сообщества – 17. Соотношение семейств по числу видов варьирует незначительно. По количеству видов первое место занимает семейство Asteraceae, представленное четырьмя видами (12.9%), что соответствует спектру ведущих семейств Саратовской области (Буланый, 2010).

В исследуемом фитоценозе доминируют *Galium album* и *Carex cespitosa* var. *Minuta* L. Процент их обилия может достигать 80%. Обилие *Lysimachia hummularia* L. варьирует от 0.1 до 70%. До 60% – имеют представители: *Gratiola officinalis* L., *Vicia cracca* L., *Carex stenophylla* L. До 50% обилия отмечается у *Inula britannica* L. Обилие 15 – 25% присуще видам: *Mentha arvensis* L., *Gelium verum* L., *Achillea salicifolia* L. Большинство представителей семейств имеют 10% обилия: *Butomus umbellatus* L., *Allium ramosum* L., *Stachys sylvatica* L., *Artemisia vulgaris* L., *Filipendula ulmaria* L., *Sanguisorba officinalis* L. Процент обилия остальных видов составляет менее 10.

Лидирующие позиции по встречаемости занимают семейства Cyperaceae (65%) и Rubiaceae (43.3%), за ними следует Fabaceae (37,8%). Встречаемость Scrophulariaceae представлено 24.2%; Primulaceae – 22%, – Lythraceae – 13.5%. У других семейств встречаемость не превышает 10%. 29 видов, произрастающий на изученных площадках, относятся к многолетним травянистым растениям. Из малолетников присутствуют один двулетник (*Daucus carota* L.) и один однолетник (*Bidens cernua* L.).

Урожайность и запасы аврана. Учетные площадки, заложенные нами на острове Чардымский, представляют собой открытые про-

ФИТОЦЕНОЗЫ И ЗАПАСЫ СЫРЬЯ АВРАНА ЛЕКАРСТВЕННОГО

странства, с доминированием травянистых жизненных форм и песчаной почвой с наилком. Средняя величина урожайности на исследованных нами учетных площадках составляет $143.5 \pm 42.3\%$; биологический и эксплуатационный запас сырья – 959.4 г; объем возможной ежегодной заготовки – 191.9 г.

Таким образом, полученные данные на учетных площадках острова Чардымский (урожайность и запасы аврана лекарственного) потенциально пригодны для организации промысловых заготовок.

Список литературы

Байтман Т. П., Наволокин Н. А. Влияние экстракта аврана лекарственного на лабораторных животных с перевитой саркомой S-45 // Бюл. мед. интернет-конф. 2013. Т. 3, № 2. С. 374.

Буланый Ю. И. Флора Саратовской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2010. 56 с.

Дурнова Н. А., Афанасьева Г. А., Курчатова М. Н. и др. Содержание маркеров оксидативного стресса в плазме крови под действием экстрактов аврана лекарственного, бессмертника песчаного, антоциановой формы кукурузы обыкновенной в условиях индуцированного окислительного стресса // Эксперимент. и клин. фармакология. 2015. Т. 78, № 7. С. 36 – 40.

Дурнова Н. А., Курчатова М. Н. Влияние растительных экстрактов на индукцию микроядер циклофосфаном в эритроцитах крови беспородных белых мышей // Цитология. 2015. Т. 57, № 6. С. 452 – 458.

Забалуев А. П., Шевченко Е. Н. Ботаническое ресурсоведение (Хозяйственная ботаника): курс лекций / ФГОУ ВПО «Саратовский ГАУ». Изд. 2-е, доп. и перераб. Саратов, 2005. 182 с.

Куркин В. А. Фармакогнозия: учебник для фарм. вузов (факультетов). 2-е изд., перераб. и доп. Самара, 2007. С. 1122 – 1123.

Курчатова М. Н., Дурнова Н. А., Полуконова Н. В. Влияние экстрактов, содержащих биофлавоноиды, на индукцию микроядер диоксидином в эритроцитах крови беспородных белых мышей // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия. Биология. Фармация. 2014. № 2. С. 58 – 65.

Курчатова М. Н., Полуконова Н. В., Дурнова Н. А. Определение класса токсичности экстракта *Gratiola officinalis* L., с использованием нового тест-объекта – личинки *Chironomus riparius* // Токсикол. вестн. 2014. № 6. С. 40–43.

Наволокин Н. А., Павлова А. В. Морфологические изменения в мышцах у лабораторных крыс и определение токсичности при введении экстракта аврана // Бюл. мед. интернет-конф. 2012. Т. 2, № 2. С. 82.

Navolokin N. A., Polukonova N. V., Bucharskaya A. B. et al. Morphofunctional changes in laboratory rats with transplanted liver cancer PC-1 after prolon-

gated per-oral administration of flavonoid containing extracts // Вестн. Рос. гос. мед. ун-та. 2012 а. № 1. С. 277.

Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н. и др. Противоопухолевая активность растительных экстрактов, содержащих биофлавоноиды // Рос. биотерапевт. журн. 2013 а. Т. 12, № 2. С. 59 – 59.

Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н. и др. Морфология внутренних органов и опухоли лабораторных крыс с перевитым раком печени РС-1 при пероральном введении флавоноидсодержащих экстрактов аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) и кукурузы антоциановой (*Zea mays* L.) // Саратов. науч.-мед. журн. 2013 б. Т. 9, № 2. С. 213 – 220.

Наволокин Н. А., Полуконова А. В., Бибикина О. А. и др. Цитоморфологические изменения в культуре клеток почки эмбриона свиньи при воздействии экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) // Фундаментальные исследования. 2014. № 10–7. С. 1369 – 1374.

Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Матвеева О. В. и др. Влияние растительных экстрактов, содержащих флавоноиды, на лейкоцитарную формулу и красный костный мозг лабораторных крыс с перевитой саркомой 45 // Успехи современного естествознания. 2015а. № 4. С. 134 – 140.

Наволокин Н. А., Скворцова В. В., Полуконова Н. В. и др. Противотуберкулезная активность экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) *in vitro* // Эксперимент. и клин. фармакология. 2015б. Т. 78, № 4. С. 10 – 13.

Наволокин Н.А., Полуконова Н.В., Мудрак Д.А. и др. Сравнение противоопухолевой активности экстракта аврана лекарственного и входящего в его состав кверцетина при интратуморальном введении // Рос. биотерапевт. журн. 2015 в. Т. 14, № 1. С. 111.

Наволокин Н.А., Мудрак Д.А., Полуконова Н.В. и др. Оценка противоопухолевой и антиапоптозной активности экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) у крыс с перевитой саркомой // Сиб. онкол. журн. 2016а. Т. 15, № 1. С. 37 – 43.

Наволокин Н.А., Мудрак Д.А., Тычина С.А. и др. Антиапоптозная и противоопухолевая активности флавоноидсодержащего экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) на крысах с перевитой саркомой 45 // Бюл. мед. интернет-конф. 2016б. Т. 6, № 2. С. 291 – 295.

Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова Н. В. и др. Сравнение противоопухолевой и антиапоптозной активности флавоноидсодержащих экстрактов в эксперименте на животных с перевитой саркомой 45 // Рос. биотерапевт. журн. 2016в. Т. 15, № 1. С. 72 – 73.

Полуконова А. В., Кузнецова И. А., Докало В. Е. и др. Условные рефлексы в разных группах животных и модификации экспериментальных установок в зоопсихологических и доклинических испытаниях // В мире научных открытий. 2010. № 4 – 10. С. 63 – 65.

ФИТОЦЕНОЗЫ И ЗАПАСЫ СЫРЬЯ АВРАНА ЛЕКАРСТВЕННОГО

Полуконова А. В., Наволокин Н. А., Бибикова О. А. Цитотоксическая активность *in vitro* экстракта аврана на культуре клеток почек эмбрионов свиньи, зараженных онковирусом // Бюл. мед. интернет-конф. 2013. Т. 3, № 2. С. 375.

Полуконова Н. В., Дурнова Н. А., Курчатова М. Н. и др. Химический анализ и способ получения новой биологически активной композиции из травы аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) // Химия растительного сырья. 2013. № 4. С. 165 – 173.

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Полуконова А. В. и др. Культура клеток почки эмбриона свиньи, инфицированных онковирусом (Sprev-2) как модельный объект для исследования цитотоксического действия противоопухолевых средств на примере экстракта аврана (*Gratiola officinalis* L.) // Бюл. мед. интернет-конф. 2015а. Т. 5, № 6. С. 926 – 928.

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Райкова С. В. и др. Противовоспалительная, жаропонижающая и антимикробная активность флаваноидсодержащего экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) // Эксперимент. и клин. фармакология. 2015б. Т. 78, № 1. С. 34 – 38.

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Мудрак Д. А. и др. Исследование цитотоксической активности экстракта аврана лекарственного и кверцетина на клеточной культуре рака шейки матки // Рос. биотерапевт. журн. 2016. Т. 15, № 1. С. 88 – 89.

Navolokin N. A., Polukonova N. V., Maslyakova G. N. et al. Effect of extracts of *Gratiola officinalis* and *Zea mays* on the tumor and the morphology of the internal organs of rats with trasplanted liver cancer // Rus. Open Med. J. 2012 в. Vol. 1, № 2. P. 0203.

Polukonova N. V., Kurchatova M. N., Navolokin N. A. et al. A new extraction method of bioflavanoids from poisonous plant (*Gratiola officinalis* L.) // Rus. Open Med. J. 2014. Vol. 3, № 3. P. 304.

ГЕНЕТИКА, ЦИТОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.331.2

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА У ГАПЛОИНДУЦИРУЮЩИХ ЛИНИЙ КУКУРУЗЫ И ИХ ГИБРИДОВ

О. В. Гуторова

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Роосия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: olga.gutorova@mail.ru*

Поступила в редакцию: 15.10.2016 г.

Качество пыльцы и особенности строения мужского гаметофита у гаплоиндуцирующих линий кукурузы и их гибридов. – Гуторова О. В. – Одним из методов экспериментальной индукции гаплоидии у кукурузы является опыление растений пыльцой линий-гаплоиндукторов. Создание таких линий – длительный и трудоемкий процесс, интенсификации которого могло бы способствовать знание косвенных диагностических признаков способности к гаплоиндукции. С целью поиска таких признаков был проведён сравнительный цитозмбриологический анализ качества пыльцы и особенностей строения мужского гаметофита у гаплоиндуцирующих линий (ЗМС-8, ЗМС-П, КМС), гибридов F_1 (ЗМgl×ЗМС-П, ЗМgl×ЗМС-8, КМ×КМС, КМ×ЗМС-8, ЗМС-П×КМС) и линий, неспособных к гаплоиндукции (КМ, ЗМgl). Достоверных отличий между изученными линиями по качеству пыльцы, ее морфологическим и морфометрическим характеристикам не обнаружено. Единственной специфичной для гаплоиндукторов особенностью является развитие в пыльниках незначительного процента очень мелкой пыльцы.

Ключевые слова: гаплоиндукция, индукция матроклиных гаплоидов *in vivo*, пыльцевое зерно, *Zea mays*.

Pollen quality and peculiarities of male gametophyte structure in haploinducing corn lines and their hybrids. – Gutorova O. V. – One of the methods of haploidy experimental induction in corn is pollination of haploinducing lines plants pollen. Creation of such lines is a long and laborious process, which intensification

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

could be promoted by knowledge of indirect diagnostic features of haploid induction ability. For the purpose to find a such features comparative cytoembryological analysis of pollen quality and male gametophyte structural features of haploinducing lines (ZMS-8, ZMS-P, KMS), F1 hybrids (ZMgl×ZMS-P, ZMgl×ZMS-8, KM×KMS, KM×ZMS-8, ZMS-P×KMS) and the lines unable to haploid induction (KM, ZMgl) was carried out. Significant differences between the studied lines on pollen quality, their morphological and morphometric characteristics are not revealed. The single feature, specific to haploid inductor, is development of slight percent of very small pollen in anthers.

Key words: haploid induction, *in vivo* induction of matroclinal haploids, pollen grain, *Zea mays*.

Гаплоиды, или особи с одинарным набором хромосом, являются ценным материалом для решения различных прикладных и фундаментальных задач. В селекционном плане использование гаплоидов позволяет быстро оценивать растения по генотипу, поскольку у гаплоидов возможно проявление как доминантных, так и рецессивных признаков; вести окончательный отбор в первом поколении на провокационном фоне; эффективно осуществлять работы по экспериментальному мутагенезу, поскольку у гаплоидов уже в первом поколении проявляются все мутации; в короткий срок создавать гомозиготные линии путем диплоидизации гаплоидных растений и др. В плане фундаментальных исследований гаплоиды используются для решения таких проблем, как генетика количественных признаков и доза генов; генетика и морфология мейоза; изучение генетического груза и элиминации генотипов; гетерозис; получение анеуплоидов и транслокаций; генетическая регуляция полового и апомиктичного способов размножения; управление полом и др. (Тырнов, 2005).

Низкая частота спонтанного возникновения гаплоидов у покрытосеменных растений (0.01 – 0.1%) делает актуальной разработку различных методов экспериментальной индукции гаплоидии. Один из таких методов основан на опылении материнских форм пыльцой растений линий-гаплоиндукторов. Часть завязывающихся семян при этом может содержать нормальный эндосперм и гаплоидный матроклиный зародыш.

Метод гаплоиндукции успешно используется на кукурузе, для которой создан целый ряд линий-гаплоиндукторов (Тырнов, 1984, 2002; Nu et al., 2016), позволяющих получать гаплоиды с частотой до 10%. Вместе с тем, создание новых более эффективных и адаптированных к разным условиям выращивания гаплоиндукторов является важной се-

лекционной задачей. Процесс создания линий-гаплоиндукторов трудоёмок и длителен. Гаплоиндуцирующую способность растений тестируют путем анализа их потомства от многократных скрещиваний с различными материнскими формами. Интенсификации отбора могло бы способствовать наличие фенотипических признаков, сцепленных с гаплоиндуцирующей способностью. В связи с этим нами были начаты работы по поиску возможных маркерных признаков, которые косвенно указывали бы на гаплоиндуцирующую способность. Поскольку способность к гаплоиндукции связывают с особенностями строения и функционирования мужского гаметофита (Еналеева и др., 1977; Былич, Чалык, 2000), мы предприняли попытку найти такие маркерные признаки, прежде всего, в мужской генеративной сфере. Для этого был проведён сравнительный анализ качества пыльцы и особенностей строения микрогаметофитов линий кукурузы, не обладающих гаплоиндуцирующей способностью, с линиями-гаплоиндукторами и их гибридами.

Материал и методы

Объектом исследования послужили растения линий-гаплоиндукторов кукурузы саратовской селекции (ЗМС-8, ЗМС-П, КМС), пяти гибридов F_1 (ЗМgl $\times$ ЗМС-П, ЗМgl $\times$ ЗМС-8, КМ $\times$ КМС, КМ $\times$ ЗМС-8, ЗМС-П $\times$ КМС) и линий, неспособных к гаплоиндукции (КМ, ЗМgl) (контроль). Пыльцу собирали в период открытого цветения растений в полевых условиях и фиксировали ацетоалкоголем (3:1). У каждой линии и гибрида было исследовано по 6000 пыльцевых зерен, окрашенных ацетокармином с предварительным протравливанием в железоаммонийных квасцах (Юдакова и др., 2012). Окрашенные пыльцевые зерна помещали в каплю глицерина и накрывали покровным стеклом. Заклечение пыльцевых зерен в глицерин давало возможность при необходимости поворачивать их и анализировать в разных проекциях. Анализ препаратов проводили с использованием микроскопа LABOVAL 4 при увеличении 10 $\times$ 60 и 10 $\times$ 100. Размеры пыльцевых зерен измеряли с помощью окуляр-микрометра.

Результаты и их обсуждение

Строение зрелых пыльцевых зерен изученных линий и гибридов было типичным для кукурузы. Выполненные пыльцевые зерна содержали вегетативную клетку и два спермия (рис. 1, а).

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

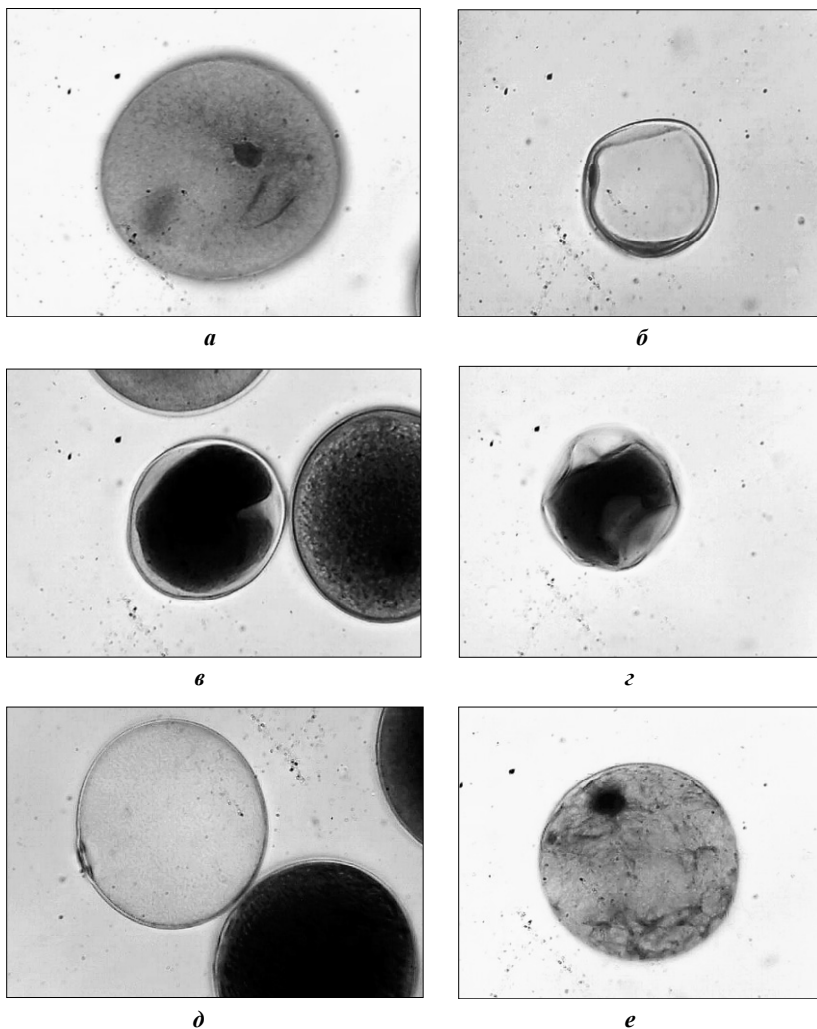


Рис. 1. Пыльцевые зерна кукурузы: *а* – выполненное нормального строения; *б* – пустое; *в, г* – с разной степенью плазмолиза; *д* – с неокрашенной цитоплазмой; *е* – с неоднородной цитоплазмой

Ядро вегетативной клетки имело округлую или слегка лопастную форму. В зависимости от того, в какой проекции находились при анализе пыльцевые зерна, спермии были большими, вытянутыми, веретеновидными или более компактными, широкими, треугольными.

Наряду с выполненными нормальными пыльцевыми зёрнами у всех изученных растений в пыльниках присутствовали дефектные пыльцевые зёрна: пустые, сморщенные, с плазмолизом (рис. 1, б – г). По степени дефектности пыльцы достоверных отличий гаплоиндукторов от других линий не обнаружено. В целом, все изученные линии и гибриды характеризовались высоким качеством пыльцы (табл. 1), характерным для амфимиктичных (половых) форм (Куприянов, 1989).

Таблица 1

Качество пыльцы изученных линий и гибридов кукурузы

Вариант	Количество пыльцевых зерен, %					Степень деф- фектности пыльцы, %	Количество исследован- ных ПЗ, шт.
	с неондо- родной ци- топлазмой	со светлой цитоплаз- мой	пустые	сморщен- ные	с плазмо- лизом		
Контроль							
КМ	0.77	0.12	0.10	0.02	0.79	1.80	6000
3Mgl	3.50	0.11	0.00	2.62	0.95	7.18	6000
Эффективные гаплоиндукторы							
ЗМС-8	1.10	0.17	0.33	0.52	0.43	2.55	6000
ЗМС-П	1.24	0.03	0.19	0.35	1.04	2.85	6000
КМС	1.35	0.04	0.16	0.16	0.00	1.71	6000
Гибриды							
3Mgl×ЗМС-П	0.72	0.20	0.20	0.21	0.00	1.33	6000
3Mgl×ЗМС-8	1.12	0.27	0.10	0.33	0.00	1.82	6000
КМ×КМС	0.73	0.17	0.10	0.03	0.11	1.14	6000
КМ×ЗМС-8	0.30	0.07	0.07	0.07	0.70	0.51	6000
ЗМС-П×КМС	1.02	0.47	0.02	0.15	0.60	2.26	6000

У всех изученных растений среди зрелой пыльцы встречались однопольные, двупольные пыльцевые зерна, а также пыльцевые зерна с

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

вытянутым или фрагментированным вегетативным ядром. Присутствие одноядерной и двуядерной пыльцы, вероятнее всего, является следствием асинхронности развития пыльников в метелке. Фрагментированные вегетативные ядра могли быть результатом дегенеративных процессов, происходящих в пыльцевых зёрнах. Все вышеописанные отклонения носили случайный единичный характер.

Поскольку некоторые исследователи считают, что причиной гаплоиндукции могут быть односпермиевость и разноспермиевость пыльцы (Тырнов, 2002; Былич, Чалык, 2000), особое внимание в нашем исследовании было уделено анализу количества спермиев в пыльцевых зёрнах гаплоиндукторов и их гибридов. Пыльцы с одним спермием обнаружено не было, но в единичных случаях пыльцевые зерна содержали три или даже четыре спермия. Однако эти редкие аномалии были присущи как линиям-гаплоиндукторам, так и обычным линиям. Также у всех изученных линий и гибридов зарегистрированы единичные пыльцевые зерна, в которых спермии незначительно отличались друг от друга размером и интенсивностью окраски. Размеры пыльцевых зерен варьировали от 120.1 ± 7.3 мкм у линии 3Mgl до 141.7 ± 8.8 мкм у гибрида ЗМС-П×КМС (табл. 2).

Таблица 2

Размеры пыльцевых зерен изученных линий и гибридов кукурузы

Вариант	Средний размер пыльцевых зёрен, мкм	Коэффициент вариации, %
Контроль:		
КМ	136.3 ± 7.6	5.57
3Mgl	120.1 ± 7.3	6.10
Эффективные гаплоиндукторы:		
ЗМС-8	129.4 ± 16.9	13.05
ЗМС-П	135.9 ± 9.7	7.17
КМС	137.2 ± 14.7	10.70
Гибриды:		
3Mgl × ЗМС-П	124.1 ± 6.8	5.49
3Mgl × ЗМС-8	132.9 ± 6.6	4.99
КМ × КМС	139.7 ± 14.6	10.46
КМ × ЗМС-8	133.2 ± 11.0	8.27
ЗМС-П × КМС	141.7 ± 8.8	6.22

В пределах каждой изученной формы также наблюдалось варьирование диаметра пыльцы, но, в целом, количество отклоняющейся от нормы пыльцы у всех было небольшим (см. табл. 2, 3). Были выделены следующие размерные классы пыльцевых зерен: очень мелкие (50 – 80 мкм), мелкие (81 – 120 мкм), средние (121 – 140 мкм), крупные (141 – 170 мкм). По показателю «средний размер пыльцевых зерен» линии-гаплоиндукторы и их гибриды достоверно не отличались от контрольных линий (рис. 2). Вместе с тем, очень мелкие пыльцевые зерна, размер которых почти вчетверо был меньше размера средних (рис. 3), встречались, в основном, в линиях с гаплоиндуцирующей способностью (ЗМС-8, ЗМС-П) и гибридах (ЗМgl×ЗМС-П, ЗМgl×ЗМС-8, КМ×КМС) с частотой от 0.58 до 1.67% (табл. 3).

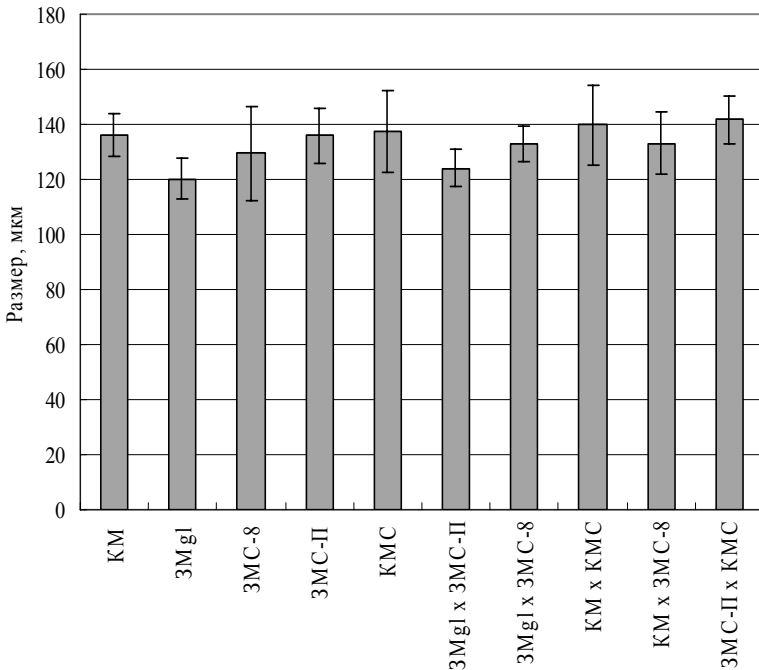


Рис. 2. Размер пыльцевых зёрен изученных линий и гибридов кукурузы

КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ

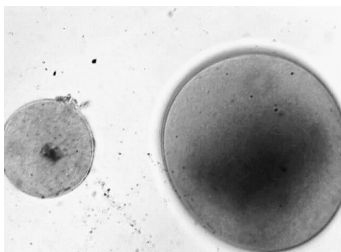


Рис. 3. Очень мелкое пыльцевое зерно и пыльцевое зерно среднего размера у линии-гаплоиндуктора ЗМС-П

Таблица 3

Варьирование размера пыльцевых зерен у изученных линий и гибридов кукурузы

Вариант	Количество ПЗ разного размера, %				Количество исследованных ПЗ
	очень мелкие, 50-80 мкм	мелкие, 81-120 мкм	средние, 121-140 мкм	крупные, 140-170 мкм	
Контроль					
КМ	0.00	3.86	92.72	3.40	6000
ЗМgl	0.00	5.55	91.45	3.00	6000
Эффективные гаплоиндукторы					
ЗМС-8	0.97	1.18	89.36	8.49	6000
ЗМС-П	1.67	3.34	93.28	1.71	6000
КМС	0.00	4.92	86.88	8.20	6000
Гибриды					
ЗМgl × ЗМС-П	0.58	0.15	98.69	0.58	6000
ЗМgl × ЗМС-8	0.88	2.98	93.86	2.28	6000
КМ × КМС	1.27	7.11	84.33	7.29	6000
КМ × ЗМС-8	0.00	0.15	95.36	4.49	6000
ЗМС-П × КМС	0.00	0.07	90.18	9.75	6000

Выводы

Проведенный цитоэмбриологический анализ показал, что по своим морфологическим и морфометрическим характеристикам пыльца линий-гаплоиндукторов кукурузы не отличается от пыльцы линий, не склонных к гаплоиндукции. Единственным специфичным для гаплоиндукторов признаком является развитие у них очень мелких пыльце-

вых зерен, диаметр которых в несколько раз меньше нормы. Однако использовать этот признак в качестве маркерного при отборе растений на гаплоиндуцирующую способность весьма проблематично из-за его крайне низкой частоты, следовательно, работы по поиску косвенных диагностических признаков должны быть продолжены.

Список литературы

Былич В. Г., Чалык С. Т. Наличие разнокачественных спермиев в пыльце у индукторов матроклинных гаплоидов у кукурузы // II съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров 1–5 февраля 2000 г., г. Санкт-Петербург: Тез. докл. 2000. Т. 2. С. 26.

Еналеева Н. Х., Тырнов В. С., Селиванова Л. П. и др. Одинарное оплодотворение и проблема гаплоиндукции у кукурузы // Докл. АН СССР. 1977. Т. 353, № 3. С. 405 – 407.

Курприянов П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.

Тырнов В. С., Завалишина А. Н. Индукция высокой частоты возникновения матроклинных гаплоидов кукурузы // Докл. АН СССР. 1984. Т. 276, №3. С. 735 – 738.

Тырнов В. С. Гаплоидия и апомиксис // Репродуктивная биология, генетика и селекция. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2002. С. 32 – 46.

Тырнов В. С. Гаплоидия у растений: терминология и классификация: учеб. пособие для студентов биол. фак. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2005. 44 с.

Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: учеб.-метод. пособие для студентов биол. фак. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 44 с.

Hu H., Schrag T. A., Peis R. et al. The Genetic Basis of Haploid Induction in Maize Identified with a Novel Genome-Wide Association Method // GENETICS. 2016. Vol. 202, № 4. P. 1267 – 1276. DOI: 10.1534/genetics.115.184234

УДК 581.3

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА НА ПРОЯВЛЕНИЕ АПОМИКСИСА У *POA PRATENSIS* L.

Э. И. Кайбелева, Т. Е. Куренная, О. И. Юдакова

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: kaybeleva-elmira@mail.ru

Поступила в редакцию: 24.09.2016 г.

Влияние продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у *Poa pratensis* L. – Кайбелева Э. И., Куренная Т. Е., Юдакова О. И. – В статье приводятся результаты исследования влияния различной продолжительности светового дня на эмбриологические особенности проявления апомиксиса у *Poa pratensis* L. (Poaceae). Растения выращивали в условиях разной продолжительности светового дня: 15 ч (контроль), 10 и 24 ч. Анализировали частоту встречаемости семязачатков с несколькими зародышевыми мешками, частоту развития партеногенетических проэмбрио, спектр и частоту гаметофитных аномалий. Установлено, что в наибольшей зависимости от длины светового дня находятся процессы индукции яйцеклеток к партеногенетическому развитию. При увеличении продолжительности фотопериода имела место достоверно более ранняя индукция развития партеногенетических проэмбрио по сравнению с контролем. В то же время продолжительность фотопериода не оказывала влияния на частоту заложения апоспорических инициалей.

Ключевые слова: апомиксис, фотопериод, *Poa pratensis* L.

The effect of photoperiod on the manifestation of apomixis in *Poa pratensis* L. – Kaybeleva E. I., Kurennaia T. E., Yudakova O. I. – The article presents the results of study the effect of the light day duration on the embryological features of apomixis in *Poa pratensis* L. (Poaceae). The plants were grown under different day length (15 (control), 10 and 24 hours). The some embryological characteristics (frequency of ovules with a few embryo sacs, frequency of the parthenogenetic proembryo and a frequency and range of the gametophyte anomalies) were analyzed. It was found that the photoperiod provided the most influence on the induction of the egg cells to parthenogenesis as compared to other embryological characteristics. The earlier induction of egg cells to parthenogenetic development was observed with increasing duration of photoperiod compared with the control. At the same time, the photoperiod did not change the number of aposporous initials.

Key words: apomixis, photoperiod, *Poa pratensis* L.

Развитие растений происходит при взаимодействии генетического потенциала и факторов внешней среды. Условия среды могут влиять на реализацию генетической информации и тем самым ускорять или замедлять наступление определенных этапов развития, например, переход растения к цветению. Основными сигнальными внешними факторами, запускающими процессы репродукции, являются температура и продолжительность светового дня. В связи с этим очевидно, что для успешного осуществления селекционно-генетических программ с использованием растений, адаптированных к разным географическим и климатическим условиям, необходимо учитывать те возможные изменения эмбриологических процессов, которые могут быть вызваны нетипичными для растения внешними условиями. Перспективным направлением в современной селекции является использование апомиктичных дикорастущих растений в качестве селекционного материала. Изучение влияния внешних факторов на эмбриологические особенности проявления апомиксиса является актуальным.

Накопленные к настоящему времени данные о влиянии внешних условий на проявление апомиксиса немногочисленны и весьма противоречивы. Так, если результаты экспериментов, проведенных F. Matzk (1997) с коллегами, говорят о существенном влиянии внешних условий на уровень апомиксиса, то исследования A. Mazzucato et al. (1996) показали лишь небольшое варьирование степени проявления апомиксиса при изменении условий окружающей среды. По данным H. W. Novin et al. (1976), у растений *Poa pratensis* L., выращенных в регионах с коротким фотопериодом, наблюдается небольшой сдвиг в сторону сексуальности.

Целью данной работы явилось исследование влияния продолжительности фотопериода на проявление апомиксиса у мятлика лугового (*Poa pratensis* L., Poaceae) на эмбриологическом уровне.

Материал и методы

В качестве модельного объекта для настоящего исследования был использован хорошо изученный факультативно апомиктичный вид *P. pratensis*, который широко распространен на территории Нижнего Поволжья и встречается в широком спектре биотопов. Растения мятлика лугового переносили из мест естественного произрастания (окрестности г. Саратова) в лабораторные условия на стадии формирования

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА

цветочных зачатков. Далее растения выращивали в тепличных условиях при различной длине светового дня. В контрольном варианте длина светового дня составляла 15 ч, что соответствует фотопериоду в естественных условиях произрастания в Нижнем Поволжье в период цветения. Во втором варианте растения выращивали при круглосуточном освещении фитолюминесцентными лампами с двумя пиками светового излучения в красной и синей областях (Osram-77 FLUORA, Германия). В третьем варианте световой день сокращали до 10 ч. Во всех вариантах соцветия фиксировали в начале цветения и в его разгар ацеталколом (3:1). Цитоэмбриологические особенности проявления апомиксиса изучали на препаратах просветленных семязачатков (Юдакова и др., 2012) и анализировали на микроскопе «Axiostar Plus» (C. Zeiss, Германия).

Результаты и их обсуждение

Продолжительность светового дня оказала существенное влияние на скорость зацветания и процессы формирования цветков. Так, в контрольном варианте раскрытие цветков было зарегистрировано на три-четыре дня раньше, чем при коротком фотопериоде, и на один-два дня позже, чем при длинном. Кроме того, при коротком дне наблюдалась массовая дегенерация цветков. Также были выявлены существенные различия между вариантами и в эмбриологических показателях.

У контрольных растений, соцветия которых были зафиксированы в начале цветения, в 20% семязачатков зарегистрировано развитие двух зародышевых мешков, в 10% – трех (таблица). Большинство зародышевых мешков были зрелыми, семиклеточными и восьмиядерными, т. е. морфологически соответствовали *Polygonum*-типу. В части неоплодотворенных зародышевых мешков присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах, что свидетельствует о партеногенетическом развитии яйцеклетки. В 21.4% зародышевых мешков отмечены такие гаметофитные аномалии, как образование трех полярных ядер и нетипичное расположение элементов мегагаметофита. У растений, соцветия которых были зафиксированы в разгар цветения, количество зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио увеличилось до 72.7%, с гаметофитными аномалиями – до 30.2%. Кроме описанных выше аномалий, были обнаружены также случаи образования дополнительных зародышевых мешков вместо антипод.

Структура семязачатков и зародышевых мешков растений *P. pratensis*, выращенных при разной продолжительности светового дня

Длина светового дня, ч	Стадия развития	Количество семязачатков		Количество зародышевых мешков		
		всего	с несколькими зародышевыми мешками, %	всего	Аномального строения, %	с проэмбрио и интактными полярными ядрами, %
15 (контроль)	Закрытые цветки	100	30.0	140	21.4	21.2
	Разгар цветения	240	37.5	330	24.2	72.7
24	Закрытые цветки	380	15.8	460	13.0	87.0*
	Разгар цветения	370	10.8	410	2.4	73.1
10	Закрытые цветки	90	0.0	90	0.0	0.0
	Разгар цветения	40	50.0	60	33.3	66.7

Примечание: * – достоверность различий с контрольным вариантом по критерию Фишера при $p < 0.01$.

В опытном варианте при выращивании растений в условиях короткого фотопериода (10 ч) наблюдалась массовая дегенерация цветков в начале цветения. Количество проанализированных завязей в этом варианте оказалось значительно меньше, чем в других изученных вариантах. В нераскрытых зрелых цветках семязачатки содержали по одному зародышевому мешку (см. таблицу). В одном мегагаметофите наблюдалось нарушение поляризации элементов. Партеогенетического развития яйцеклеток не зарегистрировано. В зрелых раскрытых цветках в 66.7% присутствовал проэмбрио при полярных ядрах, 33.3% зародышевых мешков содержали по два зародыша.

В условиях круглосуточного освещения у исследованных растений множественные зародышевые мешки были зарегистрированы как в семязачатках, зафиксированных до начала цветения, так и в разгар цветения с частотой 15.8 и 10.8%, соответственно (см. таблицу). В по-

ВЛИЯНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ФОТОПЕРИОДА

давлиющем большинстве семязачатков присутствовал проэмбрио при интактных полярных ядрах. Гаметофитные аномалии были представлены только формированием трех полярных ядер (см. таблицу).

Характерной особенностью развития зародыша у псевдогамных апомиктов, к которым относится *Poa pratensis*, является временная остановка эмбриогенеза на стадии глобулы. Данная специфика развития, на наш взгляд, является причиной того, что в разгар цветения количество зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио было практически одинаковым во всех вариантах эксперимента. Проэмбрио, которые начали развиваться раньше, «замирают» на стадии глобулы, и таким образом зародыши, индуцированные к развитию позднее, «догоняют» их.

Во всех вариантах зарегистрировано формирование семязачатков с несколькими мегагаметофитами. Их образование в семязачатках является результатом заложения в нуцеллусе более одной апоспорической инициали. Попарное сравнение частоты образования множественных зародышевых мешков в опытных вариантах и в контроле по критерию Фишера не выявило достоверных отличий.

Выводы

Таким образом, результаты проведенного эксперимента позволяют констатировать, что в наибольшей зависимости от длины светового дня находятся процессы индукции яйцеклеток к партеногенетическому развитию. Увеличение продолжительности фотопериода достоверно ускоряло активацию яйцеклеток к партеногенетическому развитию, не увеличивая при этом общую долю зародышевых мешков с партеногенетическим проэмбрио на более поздних стадиях развития мегагаметофита. В то же время продолжительность фотопериода не оказывала влияния на частоту заложения апоспорических инициалей.

Список литературы

Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений: учеб.-метод. пособие. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.

Matzk F., Oertel C., Altenhofer P. et al. Manipulation of reproductive systems in Poaceae to increase the efficiency in crop breeding and production // Trends in Agronomy. 1997. Vol. 1, № 1. P. 19 – 34.

Э. И. Кайбелева, Т. Е. Куренная, О. И. Юдакова

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass *Poa pratensis* L. // *Euphytica*. 1996. Vol. 92, № 13. P. 19 – 13.

Hovin H. W., Berg C. C., Bashaw E. C. et al. Effects of geographic origin and seed production environments on apomixis in Kentucky bluegrass // *Crop Sci.* 1976. Vol. 16. P. 635 – 638.

УДК 581.15

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

А. С. Кашин, Т. А. Крицкая, Н. А. Петрова, А. С. Пархоменко,
А. О. Кондратьева, И. В. Шилова

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского,
Россия, 410010, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию: 15.08.2016 г.

Морфологическая и генетическая изменчивость популяций видов *Chondrilla* европейской части России. – Кашин А. С., Крицкая Т. А., Петрова Н. А., Пархоменко А. С., Кондратьева А. О., Шилова И. В. – Нумерический анализ морфологической изменчивости в популяциях видов *Chondrilla* методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA) показал, что из 7 видов рода, произрастающих на территории европейской части России, только *C. ambigua* обладает несомненным видовым статусом. С высокой бутстреп поддержкой разделяются между собой *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. brevirostris* и смешанные популяции *C. juncea* / *graminea*, с одной стороны, и все популяции *C. graminea* и *C. acantholepis* – с другой. Однако в целом между собой эти виды слабо изолированы. Факторный анализ методом главных координат (PCO) дал сходные результаты. Предполагается, что запутанная картина межвидовой изменчивости в секции *Chondrilla* обусловлена гибридизационными процессами на базе факультативного апомиксиса и/или отбором под давлением экологических факторов. Методом ISSR анализа изучено генетическое разнообразие в 21 популяции 7 видов *Chondrilla* Европейской части России. Кластерный анализ (UPGMA) и неукорененное дерево, построенное методом Neighbour Joining, сходно разделяют выборку на две группы: 1). *C. ambigua* и *C. brevirostris* в виде двух устойчивых подкластеров; 2). все остальные образцы.

Ключевые слова: *Chondrilla*, Asteraceae, виды, популяции, морфологическая изменчивость, таксономическая структура, ISSR, молекулярная систематика.

Morphological and genetical variability in populations of *Chondrilla* L. (Asteraceae) in European Russia. – Kashin A. S., Kritskaya T. A., Petrova N. A., Parchomenko A. S., Kondratieva A. O., Shilova I. V. – The morphological variability in populations of *Chondrilla* was subject to the numerical analysis using

the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA). The study showed that out of the seven species of the genus found in European Russia, it is only *C. ambigua* that has the status of undoubted species. A distinct difference is observed between the two groups of populations: the first group comprising *C. juncea*, *C. latifolia*, *C. brevirostris*, and the mixed population of *C. juncea* / *graminea*; and the second group comprising the populations of *C. graminea* and *C. acantholepis*. In general, all the species are poorly isolated. The factor analysis using principal coordinate analysis (PCO) yielded similar results. It is assumed that a complex pattern of interspecific variability in *Chondrilla* is due to the hybridization by facultative apomixis and / or the selection impacted by the ecotopic factors. The genetic diversity of twenty-one populations of *Chondrilla* found in European part of Russia was subject to the analysis using the inter-sequence simple repeat method (ISSR). The cluster analysis (UPGMA) and the unrooted tree built using the neighbour joining method yielded similar results according to which the samples were subdivided into the two following groups: the first group comprising *C. ambigua* and *C. brevirostris* as the two stable sub-clusters; and the second group containing the other samples.

Key words: *Chondrilla*, Asteraceae, species, population, morphological variability, taxonomic structure, ISSR, molecular systematic.

В роде *Chondrilla* выделяют около 30 видов, объединяемых в два подрода с четырьмя секциями (Леонова, 1964). Географически род широко распространен в степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки. Большая часть видов имеет обширные ареалы. Например, *C. juncea*, имея ранее и без того обширный естественный ареал в пределах большей части Южной и Центральной Европы, Кавказа и Южной Азии, в последнее время ещё и существенно расширил его. Будучи случайно занесённым в Австралию, Аргентину, Канаду и США, он в настоящее время наносит существенный урон урожаю на полях и пастбищах, демонстрируя чрезвычайно высокий инвазионный потенциал (Gaskin et al., 2013). Из всех видов рода девять произрастает в пределах европейской части России. Семь из них принадлежат к секции *Chondrilla* подрода *Chondrilla* (*C. acantholepis* Boiss., *C. brevirostris* Fisch. et Mey, *C. canescens* Kat. et Kir., *C. graminea* Bieb., *C. juncea* L., *C. laticoronata* Leonova, *C. latifolia* M.B.) и два вида (*C. ambigua* Fisch., *C. pauciflora* Ledeb.) – к подроду *Brachyrinchus*.

В настоящее время нет однозначного представления о таксономической структуре рода *Chondrilla*. В секции *Chondrilla* подрода *Chondrilla* *C. juncea*, *C. graminea* Bieb. и *C. canescens* Kat. et Kir. одни авторы рассматривают как самостоятельные виды (Маевский, 1940, 2014;

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

Леонова, 1964, 1989; Благовещенский и др., 1984; Губанов и др., 1992), другие объединяют в один вид *C. juncea* L. (Ильин, 1930; Еленевский и др., 2008а, б). Ряд авторов относят сюда и *C. latifolia* Bieb. в качестве *C. juncea* var. *latifolia* (Bieb.) Koch (Талиев, 1928; Флора..., 1936) или в качестве *C. juncea* ssp. *canescens* var. *latifolia* (Bieb.) Koch ex Fl. (Ильин, 1930), *C. glabrescent* в виде *C. juncea* ssp. *glabrescent* Iljin (Флора..., 1936), *C. acantholepis* Boiss. в качестве *C. juncea* ssp. *acantholepis* (Boiss.) Takht. (Флора..., 1961; Черепанов, 1995). *C. macrocarpa* некоторые авторы (Ильин, 1930) относят к *C. ambigua* f. *crassicola* Iljin., а сам вид *C. ambigua* Fisch. считают не самостоятельным, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928). Однако по последней системе рода виды *C. juncea* и *C. ambigua* относят к разным под родам (Леонова, 1964, 1989).

Усложняет таксономическую структуру рода распространение среди его видов апомиктического способа воспроизводства, который, как известно, размывает границы видов и порождает сложную картину таксономической структуры, зачастую обретающую черты агамных комплексов (Грант, 1984).

Исходя из вышеизложенного, представляется весьма актуальным изучение биогеографических закономерностей изменчивости морфологических признаков у растений рода *Chondrilla* и их генетической структуры.

Материал и методы

Исследования проводились в 2015 г. в 26 популяциях 7 видов из Астраханской, Волгоградской и Саратовской областей, Краснодарского края, республик Калмыкия и Крым (табл. 1), с 21 популяции из которых собран материал для молекулярно-генетических исследований (рис.1, табл. 2). Расстояние между популяциями варьировало от 33 до 1240 км.

Учитывая то, что в пределах Саратовской области *C. juncea* и *C. graminea* произрастают повсеместно в одних и тех же местообитаниях, и особи в них по большинству признаков образуют непрерывный спектр переходов от одной крайней формы до другой, в большинстве местообитаний этих видов исследовали случайную выборку растений, понимая её как выборку из симпатрических популяций *C. juncea* / *gra-*

Таблица 1

Перечень образцов 7 видов *Chondrilla* L., включенных
в морфометрический анализ

№ п/п	Обозначение ОТЕ	Вид	Место произрастания
1	2	3	4
1	ACA	<i>C. acantholepis</i>	Респ. Крым, окр. г. Коктебель
2	ACA	<i>C. acantholepis</i>	Респ. Крым, окр. г. Феодосия
3	JUN	<i>C. juncea</i>	Респ. Крым, окр. г. Феодосия
4	JUN	<i>C. juncea</i>	Краснодарский край, Ейский р-н, окр. ст. Должанская
5	ACA	<i>C. acantholepis</i>	Краснодарский край, Ейский р-н, окр. ст. Должанская
6	AMB	<i>C. ambigua</i>	Респ. Калмыкия, Яшкульский р-н, окр. пос. Хулхута
7	AMB	<i>C. ambigua</i>	Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. с. До-санг
8	BRE	<i>C. brevirostris</i>	Астраханская обл., Харабалинский р-н, окр. с. Вольное
9	BRE	<i>C. brevirostris</i>	Астраханская обл., Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны
10	GRA	<i>C. graminea</i>	Волгоградская обл., окр. г. Калач-на-Дону
11	LAT	<i>C. latifolia</i>	Волгоградская обл., окр. г. Калач на Дону
12	LAT	<i>C. latifolia</i>	Волгоградская обл., окр. г. Камышин
13	JUN	<i>C. juncea</i>	Волгоградская обл., окр. г. Камышин
14	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Садовое
15	CAN	<i>C. canescens</i>	Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка
16	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка
17	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Калининский р-н, окр. г. Калининск
18	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Аткарский р-н, окр. с. Приречное
19	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. с. Поповка
20	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Марксовский р-н, окр. с. Волково
21	JUN-gr	<i>C. juncea</i> / <i>graminea</i>	Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Кормежка

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

Окончание табл. 1

1	2	3	4
22	JUN	<i>C. juncea</i>	Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка
23	GRA	<i>C. graminea</i>	Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка
24	CAN	<i>C. canescens</i>	Саратовская обл., Хвалынский р-н, гора Беленькая
25	JUN	<i>C. juncea</i>	Саратовская обл., Хвалынский р-н, гора Беленькая
26	GRA	<i>C. graminea</i>	Саратовская обл., Хвалынский р-н, гора Беленькая

Примечание: ОТЕ – операциональная таксономическая единица

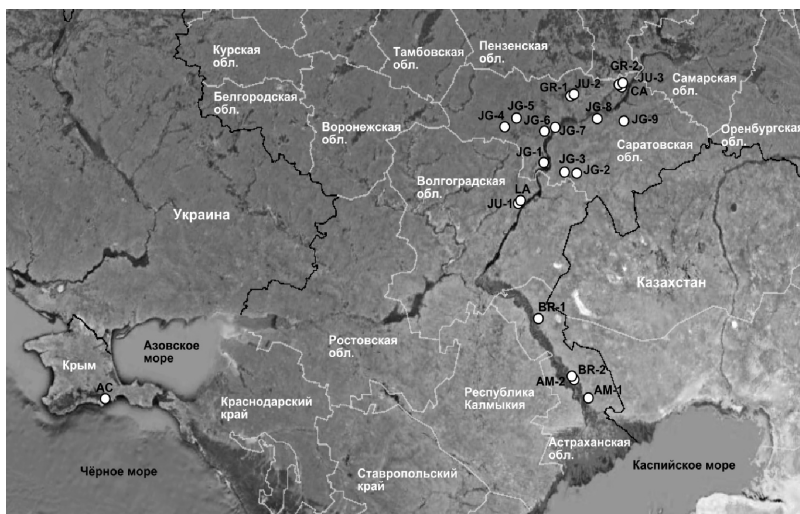


Рис. 1. Географическое положение исследованных популяций на территории европейской части России: AC – *C. acantholepis*, AM – *C. ambigua*, BR – *C. brevirostris*, CA – *C. canescens*, CH-? – *Chondrilla* sp. (невозможно определить видовую принадлежность по морфологическим ключам), GR – *C. graminea*, JU – *C. juncea*, JG – симпатрические популяции *C. juncea* и *C. graminea*, LA – *C. latifolia*

minea. Только в местообитаниях из Б.-Карабулакского и Хвалынского р-нов для анализа взяты крайние формы растений, по совокупности

морфологических признаков близкие, с одной стороны, к *C. juncea*, а с другой – к *C. graminea*.

Таблица 2

Перечень образцов 7 видов *Chondrilla*, включенных в ISSR анализ

Таксон	Популяция
<i>C. ambigua</i>	1 – Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. с. Досанг 2 – Астраханская обл., Харабалинский р-н, окр. с. Вольное
<i>C. acantholepis</i>	1 – Крым, окр. г. Феодосия 2 – Крым, окр. г. Коктебель
<i>C. brevirostris</i>	1 – Астраханская обл., Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны 2 – Астраханская обл., Харабалинский р-н, окр. с. Вольное
<i>C. canescens</i>	1 – Саратовская обл., Хвалынский р-н., гора Беленькая 2 – Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н., окр. с. Алексеевка 3 – Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка
<i>C. graminea</i>	1 – Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н., окр. с. Алексеевка 2 – Саратовская обл., Хвалынский р-н., гора Беленькая
<i>C. juncea</i>	1 – Волгоградская обл., окр. г. Камышин; 2 – Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н., окр. с. Алексеевка 3 – Саратовская обл., Хвалынский р-н., гора Беленькая 4 – Краснодарский край, Ейский р-н, окр. ст. Должанская 5 – Крым, окр. г. Феодосия
<i>C. juncea</i> и <i>C. graminea</i>	1 – Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Садовое 2 – Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка 3 – Саратовская обл., Ровенский р-н, окр. с. Луговое 4 – Саратовская обл., Калининский р-н, окр. г. Калининск 5 – Саратовская обл., Аткарский р-н, окр. с. Приречное 6 – Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. с. Поповка 7 – Саратовская обл., Саратовский р-н, Ботанический сад СГУ 8 – Саратовская обл., Марковский р-н, окр. с. Волково 9 – Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Кормежка
<i>C. latifolia</i>	1 – Волгоградская обл., Камышинский р-н, окр. г. Камышин 2 – Ростовская обл., Тагинский р-н, окр. хут. Верхний Кольцов 3 – Крым, Балаклава, южный берег
<i>Chondrilla</i> sp.	Волгоградская обл., Калачевский р-н, Калач-на-Дону

Анализ морфологических признаков

В нумерическом анализе использовано по 30 образцов из каждой популяции каждого вида. Для целей анализа виды рассматривались как операциональные таксономические единицы (ОТЕ) (см. табл. 1). С целью наиболее широкого охвата изменчивости в пределах каждого

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

вида каждая ОТЕ представлена набором образцов из разных популяций, произрастающих на большом расстоянии друг от друга. Для каждой популяции ОТЕ количественные признаки усреднялись для всех изученных образцов.

В табл. 3 перечислены изученные признаки вегетативных органов, соцветий и плодов, а также их возможные состояния. Всего для каждого образца каждой популяции было измерено 35 признаков: 17 количественных и 18 качественных. Качественным признакам присваивался балл согласно их состоянию.

Так как у некоторых образцов отдельные признаки были недоступны для изучения (на момент изучения отсутствовали листья прикорневой розетки и т.п.), пропущенные значения кодировались в матрице данных как неизвестные («?»). Для каждой популяции рассчитывали среднее значение признаков, стандартное отклонение и ошибку среднего арифметического (Гланц, 1999).

Факторный анализ методом главных координат (PCO) выполнен с помощью программы PAST 3.0. (Hammer et al., 2001). Метод главных координат предпочтен методу главных компонент как более подходящий для качественных параметров и работающий при наличии в матрице отсутствующих данных (Rohlf, 1972). В качестве меры сходства использовали дистанцию Говера и индекс сходства RHO как наиболее приемлемые для анализа качественных признаков. Кластерный анализ также проведен в программе PAST 3.0 методом невзвешенного попарного среднего (UPGMA).

Таблица 3

Признаки и их состояния, использованные в морфометрическом анализе видов *Chondrilla* L.

Анализируемый признак	Состояние признака
1	2
1. Цвет растения	1-серый
	2-сери-зелёный
	3-зелёный
	4-тёмно-зелёный
2. Количество боковых побегов первого порядка	шт.
3. Длина ножек корзинок*	мм
4. Характер опушения у листа (3 снизу)	1-опушения нет
	2-паутинистое
	3-щетинистое

Продолжение табл. 3

1	2
5. Расположение щетинистого опушения у листа (3 снизу)	1 – в верхней части по краю
	2 – по краю и снизу по средней жилке
6. Длина листа (3 снизу)	см
7. Ширина листа (3 снизу)	мм
8. Ширина листа (3 снизу) в выемке	мм
9. Наличие щетинистого покрова стебля	1 – отсутствует
	2 – лишь близ основания стебля
	3 – на всём стебле
10. Направление щетинок на стебле	1 – перпендикулярно стеблю
	2 – вниз отогнутые
	3 – вверх отогнутые
11. Густота щетинистого покрова стебля на вертикальном отрезке 6 мм	шт.
12. Длина щетинок	мм
13. Толщина щетинок	1 – волосовидные
	2 – грубые
14. Опушение корзинки*	1 – отсутствует
	2 – имеется
15. Диаметр бокового побега	мм
16. Количество цветков в корзинке*	шт.
17. Количество внутренних листочков обёртки*	шт.
18. Характер паутинистого опушения корзинки	1 – имеется
	2 – отсутствует
19. Щетинки по средней жилке внутреннего листочка обёртки*	1 нет
	2 есть
20. Характер щетинистого покрова внутренних листочков обёртки*	1 – отсутствуют
	2 – мелкие одиночные
	3 – короткие и редкие
	4 – длинные и густо расположенные жёсткие
21. Число щетинок по средней жилке внутреннего листочка обёртки*	шт.
22. Размер щетинок*	мм
23. Длина расширенной части семянки*	мм
24. Ширина расширенной части семянки*	мм
25. Наличие бугорков и чешуек на семянке*	1. отсутствуют
	2. есть бугорки
	3. есть чешуйки
26. Расположение чешуек на расширенной части семянки*	1 – близ верхушки
	2 – на 1/4–1/3 длины от верхушки

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

Продолжение табл. 3

1	2
27. Форма чешуек на расширенной части семянков*	1 – широкие и цельные
	2 – длинные цельные, налегающие друг на друга
	3 – мелкие и острые бугорки и чешуйки (верхние из которых довольно длинные)
	4 – трёхзубчатые
	5 – трёхлопастные
	6 – с глубокой и широкой выемкой посередине
28. Толщина носика*	1 – тонкий
	2 – толстоватый
	3 – толстый, короткий
29. Длина носика*	мм
30. Ширина носика*	мм
31. Наличие сочленения у носика*	1 – отсутствует (носик не обламывается)
	2 – слабо намечается (носик обламывается неправильно)
	3 – имеется
32. Утолщение носика*	1. нет
	2. слабое утолщение
	3. выраженное булавовидное
33. Размер чешуек коронки*	мм
34. Наличие коронки*	1 – коронка отсутствует или намечается в виде редких бугорков и мелких чешуек
	2 – коронка хорошо развита
35. Характер, коронки (форма чешуек)*	1 – широкие, тупые
	2 – притуплено трёхзубчатые
	3 – трёхлопастные, с более развитой средней лопастью
	4 – широкие и короткие глубоко-трёхлопастные, с лопастями почти одинаковой длины (у отд. Семянков чешуйки редуцированы до мелких бугорков)
	5 – цельные, заострённые
	6 – цельные, яйцевидные или продолговатые

Примечание * таксономически значимые признаки.

Средняя таксономическая дистанция рассчитывалась с использованием дистанции Говера с целью снижения эффектов разного масштаба измерений для разных признаков.

Выделение ДНК и ISSR анализ

Тотальную ДНК выделяли из лепестков, высушенных в силикагеле, с использованием набора реактивов и колонок NucleoSpin® Plant II (MACHEREY-NAGEL, Germany). Концентрацию экстрагированной ДНК определяли с помощью флуориметра Qubit (Invitrogen, США).

Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе Mastercycler gradient (Eppendorf, Germany) с 25 ISSR праймерами, синтезированными ЗАО «Синтол» (Москва). Выбор праймеров производили с учётом уже имеющихся литературных данных по другим родам семейства Asteraceae (Dogan et al., 2007; Escaravage et al., 2011; Ryu, Bae, 2012). Из них отобрали 15 (табл. 4). Для ПЦР были использованы реактивы Ready-To-Load Master-mix 5X Mas^{BD}TaqMIX-2025, (Диалат Лтд., Москва).

Таблица 4
ISSR праймеры, амплифицирующие информативные фрагменты ДНК семи видов *Chondrilla*

Название праймера	Последовательность 5'-3'	Количество полиморфных бэндов	Источник
ISSR 3	(AG) ₉ C	5	Dogan et al., 2007
ISSR 4	(AC) ₉ G	6	
ISSR 5	(AC) ₈ CG	15	
ISSR 18	(ACTG) ₅	7	
“Aster”	(TG) ₈ RC	15	Escaravage et al., 2011
UBC 807	(AG) ₈ T	7	Ryu and Bae, 2012
UBC 809	(AG) ₈ G	5	
UBC 810	(GA) ₈ T	6	
UBC 811	(GA) ₈ C	7	
UBC 813	(CT) ₈ T	7	
UBC 820	(GT) ₈ C	8	
UBC 834	(AG) ₈ YT	9	
UBC 835	(AG) ₈ YC	11	
UBC 836	(AG) ₈ YA	7	
UBC 841	(GA) ₈ YC	15	

Примечание: R = A, G; Y = C, T.

Разделение продуктов амплификации проводили электрофоретически в 1.5%-ном агарозном геле. Фрагменты ДНК визуализировали

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

с помощью трансиллюминатора (Vilber Lourmat, Франция) и фотографировали с помощью гель-документирующей системы (Doc-print VX2, Германия).

Типирование ISSR фрагментов было представлено в виде матрицы наличия или отсутствия бэндов, закодированных как «1» или «0», соответственно. В последующий анализ включались только полиморфные бэнды.

Итоговая матрица включала 127 маркеров и 69 образцов из 21 популяции 7 видов *Chondrilla*. Анализ полученной матрицы проводили в программе PAST ver. 3.0. (Hammer et al., 2001) кластеризацией методом невзвешенного попарно-группового среднего (UPGMA) и главных координат с использованием коэффициента Дайса (Nei, Li, 1979) и в программе SplitsTree 4 v. 4.14.2 (Huson, Bryant, 2006; Kloepper, Huson, 2008) методом Neighbour Joining (NJ). Оценку зависимости потока генов от географических расстояний между популяциями проводили с помощью теста Мантеля в программе Arlequin ver. 3.1.

Результаты и их обсуждение

Морфологический анализ

Кластерный анализ (UPGMA) выявил две основные группы с уровнем связи 0.6 и высокой бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 100%) (I и II кластеры см. на рис. 2). Первый из них (I) с высокой бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа 99%) подразделяется на два подкластера, один из которых включает образцы обоих популяций *C. brevirostris*, обеих популяций *C. latifolia*, всех четырех исследованных популяций *C. juncea*, всех шести симпатрических популяций *C. juncea* / *graminea* и одной из двух популяций *C. canescens*. Ни один из указанных видов этого подкластера не выделяется при анализе методом невзвешенного попарного среднего. Второй подкластер кластера I включает образцы всех трёх популяций *C. graminea*, одной популяции *C. canescens* и всех трёх исследованных популяций *C. acantholepis*. В пределах этого подкластера с умеренной бутстреп поддержкой (индекс бутстрепа более 60%) разделяются между собой две популяции *C. graminea* из Б.-Карабулакского и Хвалынского р-нов Саратовской области, а также две популяции *C. acantholepis* из окр. г. Коктебель и Феодосия Республики Крым. Остальные не выделяются

при анализе данным методом. Второй кластер (II) включает образцы двух исследованных популяций *C. ambigua* с высокой бутстреп-поддержкой (индекс бутстрепа 100%).

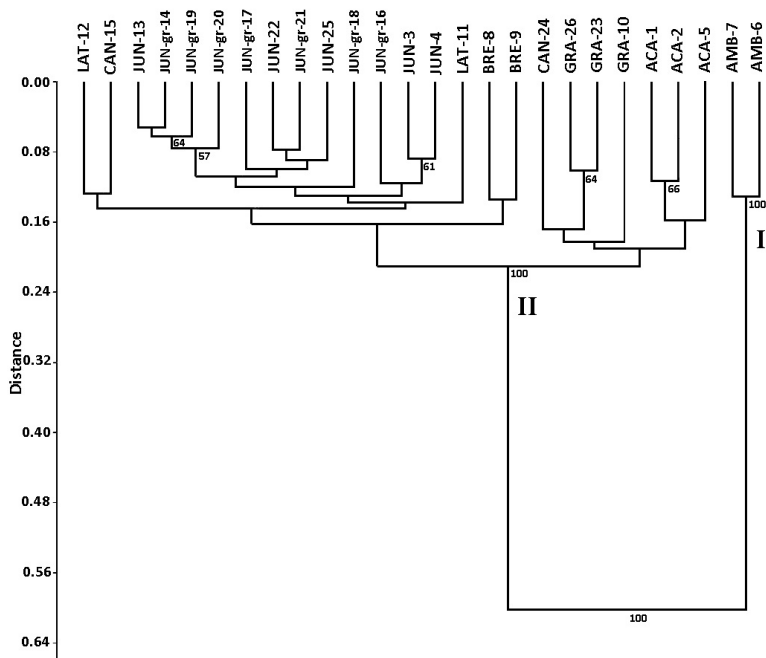


Рис. 2. Фенограмма изученных популяций видов рода *Chondrilla*, полученная при обработке матрицы морфологических признаков (см. табл. 1) методом невзвешенного попарного среднего. Способ объединения – дистанция Говера. Показаны значения бутстреп больше 50%

Результаты факторного анализа всех изученных образцов по 35 признакам позволили выявить те же, что и при кластерном анализе, две отчётливо выраженные группы (рис. 3). При этом первая главная координата объясняет 25.7% вариаций в матрице данных, вто-

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

рая – 6.3%. Первая координата в большей степени отражает изменения растений по форме семянки, вторая – по характеру щетинистого опушения стебля.

В первую группу входят только образцы из двух популяций *C. ambigua*. Вторая группа объединяет в себе представителей 6 видов секции *Chondrilla*. Из рис. 3 видно, что, несмотря на большой разброс, представители *C. brevirostris*, *C. acantholepis*, *C. graminea*, *C. canescens* тяготеют к периферии факторного пространства, центр которого занят в основном представителями *C. juncea*, *C. latifolia* и симпатрических популяций *C. juncea* / *graminea*.

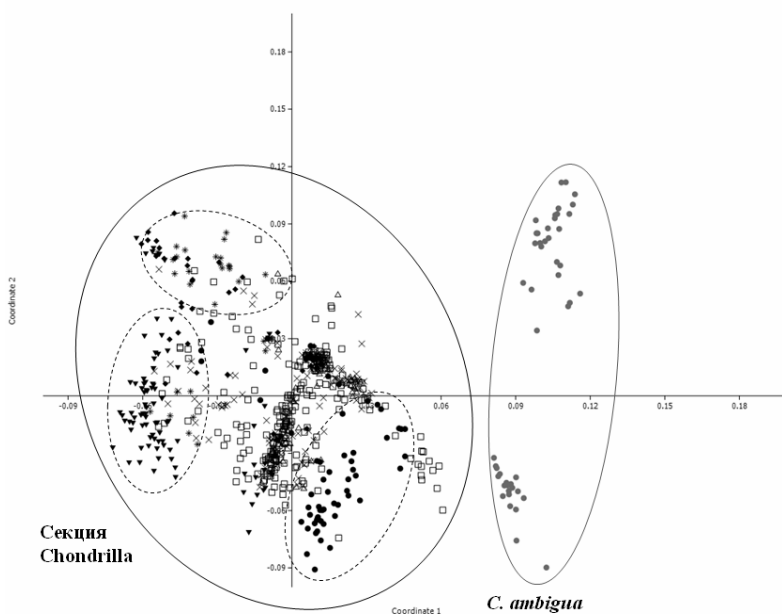


Рис. 3. Диаграмма рассеяния всех изученных представителей рода *Chondrilla* L. методом главных координат по 35 морфологическим признакам. В качестве меры сходства использована дистанция Говера: * – *C. acantholepis*; × – *C. juncea*; ° – *C. ambigua*; • – *C. brevirostris*; ▼ – *C. graminea*; □ – *C. juncea/graminea*; ♦ – *C. canescens*.

Таким образом, обоими использованными методами анализа морфологической изменчивости выделяются два устойчивых кластера: один включает образцы из двух популяций *C. ambigua*, второй – образцы из популяций всех остальных исследованных видов, относящихся к секции *Chondrilla*. Эти данные поддерживают несомненную видовую самостоятельность *C. ambigua*, что согласуется с представлениями большинства авторов и противоречит представлениям некоторых других авторов (Талиев, 1928). В пользу самостоятельности этого вида говорят и принадлежность его к другому, нежели все остальные исследованные виды, подроду *Brachyrynchus* (Леонова, 1964, 1989), и то, что в отличие от остальных исследованных видов ему свойственно облигатно половое воспроизводство (Кашин и др., 2015), препятствующее межвидовой гибридизации и способствующее сохранению единства структуры вида (Кашин, 1998, 2000; Кашин и др., 2000). Во втором кластере существенной обособленностью по морфологическим признакам выделяется *C. brevirostris*, хотя отличия этого вида не являются стопроцентно неперекрывающимися, и один из методов (UPGMA) показал слабую дифференциацию его от остальных видов секции *Chondrilla*, прежде всего от *C. latifolia* и *C. juncea*. Отметим, что исследованные популяции данного вида произрастают в местах отсутствия контакта с другими видами секции, что делает невозможным обмен генами между их генофондами. Это может быть одной из возможных причин его относительной морфологической обособленности.

Для остальных исследованных таксономических единиц данной секции оба использованных метода анализа не поддерживают несомненность их видовой самостоятельности.

ISSR анализ

Всего в результате ISSR анализа представителей рода *Chondrilla* выявлено 143 бэнда, из них 127 были полиморфными (89%). Размер ампликонов варьировал в диапазоне от 300 до 4000 п.н. Количество бэндов, воспроизводимых одним праймером, составило от 5 до 15, в среднем 8.7. У *C. ambigua* выявлено 14 уникальных фрагментов, не встречающихся больше ни у одного вида, 9 – являлись общими только для *C. ambigua* и *C. brevirostris*. Кластерный анализ (UPGMA) показал, что 7 видов *Chondrilla* составляют два основных кластера (рис. 4).

Similarity

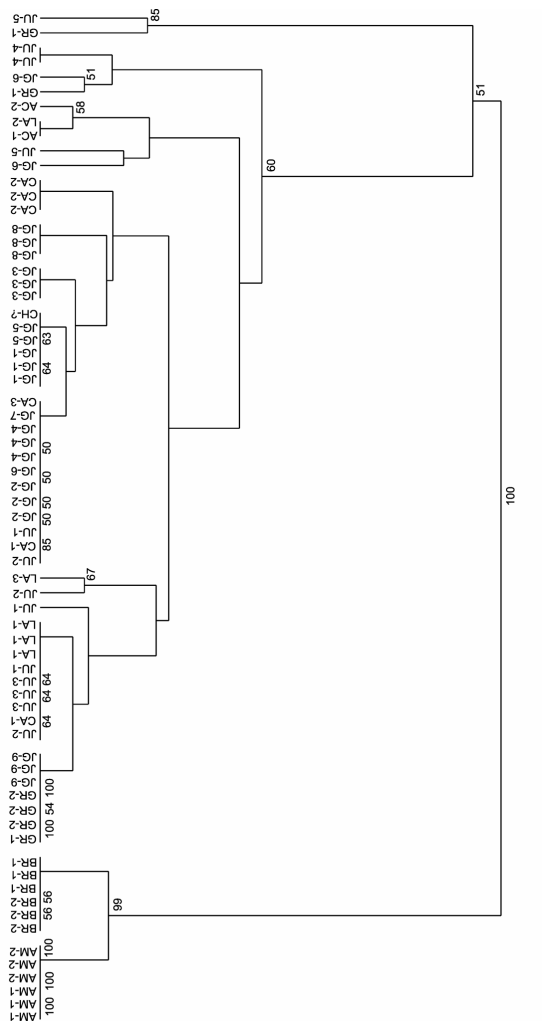


Рис. 4. UPGMA дендрограмма, построенная на основе ISSR данных для 7 видов *Chondrilla* с использованием коэффициента Дайса: AC – *C. asantholepis*, AM – *C. ambigua*, BR – *C. brevirostris*, CA – *C. capescens*, GR – *C. graminea*, JU – *C. juncea*, JG – симпатрические популяции *C. juncea* и *C. graminea*, LA – *C. latifolia*, CH? – *Chondrilla* sp. (невозможно определить видовую принадлежность по морфологическим ключам)

Соответственно, первый кластер, включающий *C. ambigua* и *C. brevirostris*, сходные между собой на уровне около 0.9, имеет поддержку 99%. Сами образцы этих двух видов не обладают внутривидовой изменчивостью и идентичны друг другу. Второй кластер, включающий все остальные образцы, сходные на уровне около 0.42, имеет поддержку 51%. Во втором основном кластере можно выделить пять кластеров второго порядка. Первый кластер на уровне сходства около 0.85 объединил с высокой бутстреп поддержкой (85%) один образец *C. graminea* популяции №1 и образец *C. juncea* популяции №5. Второй кластер объединил на уровне сходства около 0.9 один образец *C. graminea* популяции №1, образец из симпатрической популяции *C. juncea* / *graminea* №6 и все образцы *C. juncea* популяции № 4. Третий кластер сходства на уровне около 0.85 объединил образцы популяций *C. acantholepis* №1 и №2, *C. latifolia* №2 (бутстреп 58%) и с крайне низкой бутстреп поддержкой – образец популяции *C. juncea* №5 и образец из симпатрической популяции *C. juncea* / *graminea* №6. В четвертый кластер вошли часть образцов популяций *C. juncea* №№1, 2, *C. canescens* №1 – 3 и все образцы симпатрических популяций *C. juncea* / *graminea* №1 – 8, кроме популяции №6, из которой в этот кластер попал только один образец. Пятый кластер на уровне сходства около 0.86 объединил по одному образцу из популяций *C. graminea* №1 и *C. canescens* №1, все образцы *C. graminea* №2, *C. juncea* №3, *C. latifolia* №1 и №3, большинство образцов *C. juncea* №1 и №2 и все образцы симпатрической популяции *C. juncea* / *graminea* №9. Некоторые особи или группы особей получали бóльшую бутстреп поддержку в пределах одной популяции, чем популяции между собой.

Предварительные результаты секвенирования пластидной ДНК (регион *trnT-trnF*) образцов 7 исследуемых видов *Chondrilla*, выполненного ЗАО «Синтол» (Москва), также показали сходство между *C. ambigua* и *C. brevirostris*. Число однонуклеотидных замен между всеми семью видами составило 16, из них 8 – общие для *C. ambigua* и *C. brevirostris*. Обнаружено пять 1-3-нуклеотидных делеций и одна делеция последовательности GAAA у всех образцов, кроме *C. ambigua* и *C. brevirostris* (рис. 5).

В целом предварительные данные позволяют сказать, что секвенирование подтверждает результаты ISSR анализа, поскольку и здесь *C. ambigua* и *C. brevirostris* имеют общие замены. Это может быть как

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

результатом межвидовой гибридизации, так и результатом синхронной эволюции (одинаковые замены возникли независимо друг от друга).

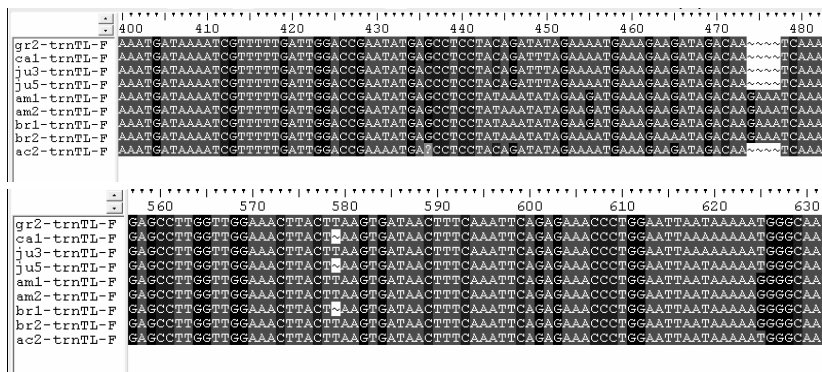


Рис. 5. Фрагменты выравнивания нуклеотидных последовательностей региона пластидной ДНК *trnT-trnF* 7 видов *Chondrilla* в программе Bio Edit:
AC – *C. acantholepis*, AM – *C. ambigua*, BR – *C. breviostris*, CA – *C. canescens*,
GR – *C. graminea*, JU – *C. juncea*, LA – *C. latifolia*
(номера популяций см. табл. 2)

Заключение

Таким образом, в соответствии с вышеизложенным несомненно видовая самостоятельность *C. ambigua* и с меньшей вероятностью – *C. breviostris*. В то же время полученные результаты позволяют предположить, что *C. acantholepis*, *C. canescens*, *C. graminea*, *C. juncea*, *C. latifolia* не являются самостоятельными видами и, скорее всего, представляют собой экотипы или экологические расы, в местах совместного произрастания связанные между собой многочисленными актами гибридизации с последующим воспроизводством путём амфи- или апомиксиса. Наши данные поддерживают мнение ряда авторов (Талиев, 1928; Ильин, 1930; Флора..., 1936; Черепанов, 1995; Еленевский, 2008а, б) о видовой несамостоятельности этих таксонов. *C. juncea*, *C. graminea*, *C. acantholepis*, *C. latifolia* и *C. canescens*, скорее всего, следует считать синонимами с приоритетным названием *C. juncea*. Окончательный статус этих таксонов требует дополнительного уточ-

нения с использованием, прежде всего, молекулярно-генетических методов анализа, в частности секвенирования пластидной и ядерной ДНК большого количества видовобразцов.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15-04-04087).

Список литературы

- Благовецкий В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С. и др. Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 392с.
- Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1999. 459 с.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
- Губанов И. А., Кисилёва К. В., Новиков В. С. и др. Определитель сосудистых растений. М.: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Конспект флоры Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008а. 232 с.
- Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИЦ «Наука», 2008б. 248 с.
- Ильин М. М. *Chondrilla* L. // Бюл. отдела каучуконосных. 1930. № 3. С. 1–61.
- Кашин А. С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 2. С. 171 – 191.
- Кашин А. С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксис // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120, № 1. С. 502 – 512.
- Кашин А.С., Залесная С.В., Титовец В.В., Киреев Е.А. Потенциал формообразования агамного комплекса *Pilosella* (Asteraceae). 2. Естественная межвидовая гибридизация // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 3. С. 1 – 13.
- Кашин А. С., Попова А. О., Угольников Е. В. и др. Некоторые параметры системы семенного размножения в популяциях видов *Chondrilla* L. Нижнего Поволжья // Бот. журн. 2015. Т.100, № 8. С. 828 – 840.
- Леонова Т. Г. Род Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора СССР. М.;Л.: Наука, 1964. С. 560 – 586.
- Леонова Т.Г. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 8. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 57 – 61.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. М.;Л.: Сельхозгиз, 1940. 824 с.
- Талиев В. И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.; Л.: Госиздат, 1928. 630 с.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДОВ *CHONDRILLA*

Флора Азербайджана. Т. 8. Баку: Изд-во АН Азербайджанской ССР, 1961. 676 с.

Флора Юго-Востока Европейской части СССР. Вып. VI. *Pirolaceae* – *Compositae* / под общ. Ред. Б. К. Шишкина. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 484 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Русское издание. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Dogan B., Duran A., Hakki E. E. Phylogenetic analysis of *Jurinea* (Asteraceae) species from Turkey based on ISSR amplification // Ann. Bot. Fennici. 2007. Vol. 44. P. 353 – 358.

Escaravage N., Cambecèdes J., Largier G. et al. Conservation genetics of the rare Pyreneo-Cantabrian endemic *Aster pyrenaicus* (Asteraceae) // AoB PLANTS. 2011. doi:10.1093/aobpla/plr029

Gaskin J. F., Schwarzlönder M., Kinter C. L. et al. Propagule pressure, genetic structure, and geographic origins of *Chondrilla juncea* (Asteraceae): an apomictic invader on three continents // Amer. J. Bot. 2013. Vol. 100 (9). P. 1871 – 1882.

Hammer O., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. 9 p.

Huson D.H., Bryant D. Application of Phylogenetic Networks in Evolutionary Studies // Mol. Biol. Evol. 2006. V. 23, № 2. P. 254 – 267.

Klopper T.H., Huson D.H. Drawing explicit phylogenetic networks and their integration into SplitsTree // BMC Evol. Biol. 2008. Vol. 8. P. 22.

Nei M., Li W. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1979. Vol. 76. P. 5269 – 5273.

Rohlf F. J. An empirical comparison of three ordination techniques in numerical taxonomy // Syst. Zool. 1972. Vol. 21. P. 271 – 280.

Ryu J., Bae C.-H. Genetic diversity and relationship analysis of genus *Taraxacum* accessions collected in Korea // Korean J. Plant Res. 2012. Vol. 25, № 3. P. 329 – 338.

УДК 581.16 + 582.998

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ АПОМИКСИСА У ВИДОВ РОДА *CHONDRILLA* ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Е. В. Угольникова, А. С. Кашин, А. О. Кондратьева

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, ул. Навашина
E-mail: cat.ugolnikova@yandex.ru, kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию: 14.08.2016 г.

Цитоэмбриологическое исследование частоты апомиксиса у видов рода *Chondrilla* Европейской части России. – Угольникова Е. В., Кашин А. С., Кондратьева А. О. – В результате цитоэмбриологического анализа мегagamетофитов *Chondrilla* выявлено, что растения шести исследованных видов (*C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* и *C. acantholepis*) характеризуются способностью к семенному воспроизводству путем апомиксиса. Выявлено, что частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса существенно варьирует по годам и на межпопуляционном уровне. Установлено, что *C. ambigua* является облигатно амфимиктичным видом, т.к. характеризуется отсутствием мегagamетофитов с маркерными признаками апомиксиса.

Ключевые слова: гаметофитный апомиксис, *Chondrilla*, цитоэмбриология.

The Cytoembryological Research of Apomixis Frequency of *Chondrilla* species of European Part of Russia. – Ugolnikova E. V., Kashin A. S., Kondratieva A. O. – As a result of cytoembryological analysis of megagametophytes of *Chondrilla* it was found out, that the plants of six species examined (*C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* and *C. acantholepis*) are characterised by the ability for seed reproduction by apomixis. It was discovered that the frequency of disclosure of cytoembryological signs of apomixis considerably varies year by year and on the interpopulation level. *C. ambigua* is found to be a gamic species because it is characterised by the lack of megagametophytes with marker signs of apomixis.

Key words: gametophyte apomixis, *Chondrilla*, cytoembryology.

Данные о распространении гаметофитного апомиксиса среди видов рода *Chondrilla* (Asteraceae) на сегодняшний день весьма отрывочны (Ильин, 1930; Леонова, 1964, 1989; Поддубная-Арнольди, 1976; Сравнительная..., 1987; Bergman, 1952; Dijk, 2003; Noyes, 2007).

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ

Исследования системы семенного размножения видов рода *Chondrilla* представляются весьма актуальными, так как могут дать дополнительные сведения о степени таксономического родства форм данного рода, а также объяснить причины противоречивости представлений о его таксономической структуре.

Некоторые результаты выявления способности к воспроизводству семян путём гаметофитного апомиксиса у ряда видов *Chondrilla* нами ранее были опубликованы (Добрыничева и др., 2006; Кашин и др., 2006, 2015; Полякова и др., 2015). В данной работе более полно представлены результаты цитоэмбриологического анализа структуры мегагаметофита видов рода, произрастающих на европейской части России.

Материалы и методы

Цитоэмбриологический анализ видов рода *Chondrilla* проводили в 1999, 2003 – 2006, 2013 – 2015 гг. Исследованы популяции растений *C. juncea*, *C. graminea*, *C. juncea/graminea*, *C. canescens*, *C. ambigua*, *C. brevirostris*, *C. latifolia*, *C. acantholepis*, произрастающие в Саратовской (Аткарский, Базарно-Карабулакский, Балаковский, Калининский, Красноармейский, Краснокутский, Марковский, Озинский, Саратовский и Хвалынский районы), Астраханской (Ахтубинский, Красноярский и Харабалинский районы), Волгоградской (Калачевский и Камышинский районы), Ростовской (Тагинский район) областях, Республике Крым (Судакский район, окр-ти г. Феодосия), Краснодарском крае (Ейский район).

Соцветия для цитоэмбриологического анализа за 1 – 3 суток до раскрытия бутона краевых цветков фиксировали в фиксаторе Кларка (96%-ный этиловый спирт – 3 части; ледяная уксусная кислота – 1 часть) и сохраняли до периода изучения. Препараты зародышевых мешков готовили по ускоренной методике П. Г. Куприянова (1989) с использованием мацерирующего агента (цитазы) и микропрепаровальных игл. Материал предварительно окрашивали 2%-ным ацетокармином. Приготовление препаратов осуществляли под стереомикроскопом Stemi-2000 (Karl Zeiss). Структуру зародышевых мешков изучали под микроскопом AxioLab (Karl Zeiss).

Частоту гаметофитного апомиксиса определяли по частоте встречаемости зародышевых мешков с маркерными признаками апомиксиса: развитие зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В среднем по каждой популяции исследовано по 150 зародышевых меш-

ков. В таблице приводятся условные номера популяций полевому журналу.

Результаты и их обсуждение

Итоги мониторинга женской репродуктивной системы видов рода *Chondrilla* представлены в таблице.

Состояние мегагаметофита у растений видов *Chondrilla*
на момент исследования

Вид, условный № популяции и место обитания	Год исследования	дегенерирующие	Зародышевые мешки, %			
			из них с развитием			
			всего	в т.ч.		
1	2	3		про-эмбрио	эндо-сперм	обе структуры
			4	5	6	7
<i>junceae</i> 85 (Сар)	1999	23.88 ± 6.15	19.52 ± 0.53	17.78	0.00	1.74
	2003	32.53 ± 0.75	23.71 ± 0.41	15.47	5.57	2.67
	2004	24.44 ± 0.87	51.78 ± 1.20	31.11	11.33	9.30
	2005	4.63 ± 0.26	8.22 ± 0.26	8.22	0.00	0.00
	2006	2.43 ± 0.14	31.26 ± 0.71	7.85	0.00	23.41
<i>junceae</i> 67 (КркК)	1999	44.52 ± 7.81	19.81 ± 0.52	14.65	0.00	0.00
	2006	35.13 ± 0.79	5.82 ± 0.24	4.37	0.00	1.45
<i>junceae</i> 113 (ХвЛ)	2005	9.55 ± 0.37	1.74 ± 0.12	1.74	0.00	0.00
	2006	6.46 ± 0.29	6.88 ± 0.20	3.32	3.56	0.00
	2013	0.00	3.75 ± 0.25	0.00	2.50	1.25
<i>junceae</i> 1041 (ХвЛ)	2015	0.66 ± 0.01	37.33 ± 0.12	1.33	26.00	10.00
<i>junceae</i> 1044 (БКар)	2015	6.67 ± 1.77	23.33 ± 0.21	12.67	9.33	1.33
<i>junceae</i> 1022 (ФД)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>junceae</i> 1026 (КМш)	2015	0.00	58.66 ± 1.13	5.33	7.33	46.00
<i>junceae</i> 1019 (Ейск)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>graminea</i> 67 ^h (КркК)	1999	77.21 ± 7.57	0.00	0.00	0.00	0.00
	2006	17.70 ± 0.58	16.81 ± 0.49	7.10	1.01	8.70
<i>graminea</i> 85 ^a (Сар)	2003	38.31 ± 8.34	12.40 ± 0.67	10.32	2.08	0.00
	2004	85.97 ± 4.05	1.39 ± 0.14	1.39	0.00	0.00
	2005	20.00 ± 1.33	21.67 ± 1.01	10.00	11.67	0.00
	2006	12.40 ± 0.44	19.26 ± 0.40	14.07	0.00	5.19
	2006	9.16 ± 3.60	26.19 ± 4.84	4.76	7.14	14.29
<i>graminea</i> 115 (ХвЛ)	2006	2.72 ± 0.16	5.07 ± 0.36	1.45	3.62	0.00
	2013	0.00	7.91 ± 0.42	4.49	3.42	0.00
	2015	0.00	22.66 ± 0.11	3.33	17.33	2.00
<i>graminea</i> 1042(ХвЛ)	2015	0.00	41.66 ± 2.45	0.00	23.33	18.33
<i>graminea</i> 1045(БКар)	2015	0.00	27.08 ± 0.80	24.44	1.32	1.32
<i>junceae</i> / <i>graminea</i> 67 (КркК)	2004	17.42 ± 0.79	27.08 ± 0.80	24.44	1.32	1.32
	2005	14.00 ± 0.34	26.66 ± 0.45	10.52	1.25	14.89
	2014	0.00	36.13 ± 0.81	10.00	3.33	22.80
	2015	10.00 ± 1.42	5.33 ± 0.90	0.00	0.00	5.33

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7
<i>juncea / graminea</i> (Атк)	2014	3.21 ± 0.14	12.85 ± 0.37	5.35	0.37	3.92
	2015	0.00	11.25 ± 0.05	10.00	0.00	1.25
<i>juncea / graminea</i> 94 (БКар)	2004	24.83 ± 0.63	14.90 ± 0.30	5.01	5.60	4.29
	2005	13.24 ± 0.81	0.00	0.00	0.00	0.00
	2013	0.00	29.01 ± 3.90	4.55	14.55	10.0
	2014	0.00	22.69 ± 0.66	8.46	0.00	14.23
<i>juncea / graminea</i> (Хвл)	2014	13.52 ± 3.52	5.28 ± 0.80	0.00	1.17	4.11
<i>juncea / graminea</i> 270 (Оз.)	2005	17.05 ± 0.65	19.80 ± 0.50	12.98	0.00	6.82
	2006	0.00	12.82 ± 0.59	12.82	0.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1035 (Клн)	2015	0.00	4.00 ± 0.38	2.00	2.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1036 (КрА)	2015	10.00 ± 2.47	15.33 ± 0.93	3.33	1.33	10.67
<i>juncea / graminea</i> 1037 (Срт)	2015	0.00	1.00 ± 0.02	1.00	0.00	0.00
<i>juncea / graminea</i> 1038 (МР)	2015	0.00	16.00 ± 0.85	2.67	0.00	13.33
<i>juncea / graminea</i> 1039 (БЛк)	2015	14.07 ± 2.79	46.66 ± 1.63	9.63	4.44	32.59
<i>canescens</i> 293 (Хвл)	2005	0	44.45 ± 6.19	27.40	0.00	17.05
	2006	3.01 ± 0.14	54.04 ± 6.24	33.15	0.00	20.89
	2013	0.00	7.50 ± 0.50	0.50	4.00	3.00
	2015	1.66 ± 1.66	60.83 ± 2.50	8.33	0.00	52.5
<i>canescens</i> 1028 (КрК)	2015	0.00	21.76 ± 1.07	16.50	5.26	0.00
<i>ambigua</i> 305 (ХРБ)	2005	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 306 (ХРБ)	2005	11.00 ± 0.51	0.00	0.00	0.00	0.00
	2006	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 403 (БЛх)	2006	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 306 (ДСН)	2013	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2014	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>ambigua</i> 1031 (ХЛтр)	2015	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>breviostriis</i> 298 (БЛх)	2005	29.54 ± 0.81	1.07 ± 0.07	1.07	0.00	0.00
	2006	24.59 ± 0.62	30.81 ± 0.58	23.45	0.00	7.36
	2013	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
	2014	0.00	24.70 ± 4.10	7.24	7.24	10.22
<i>breviostriis</i> 1046 (ХРБ)	2015	3.33 ± 1.05	57.34 ± 2.00	16.67	6.67	34.00
<i>latifolia</i> 300 (КМш)	2005	5.19 ± 0.38	17.26 ± 0.48	17.26	0.00	0.00
	2006	11.59 ± 0.65	19.54 ± 0.38	6.96	4.97	7.61
	2013	0.00	30.00 ± 5.09	6.00	24.00	0.00
	2014	1.60 ± 0.94	47.60 ± 7.32	4.40	13.20	30.00
	2015	0.00	34.00 ± 2.15	0.00	24.00	10.00
<i>latifolia</i> 1032 (КнЛ)	2015	1.18 ± 0.07	61.77 ± 2.01	9.41	28.24	24.12
<i>latifolia</i> 1024 (РСТ)	2015	2.67 ± 1.02	51.67 ± 3.02	12.33	10.67	28.67
<i>acantolepis</i> 1020 (Ейск)	2015	5.00 ± 2.01	11.35 ± 1.02	6.53	2.04	2.78

Окончание таблицы

1	2	3	4	5	6	7
<i>acantolepis</i> 1021 (СДк)	2015	12.30 ± 2.80	23.62 ± 2.50	13.02	0.00	10.60
<i>acantolepis</i> 1023 (ФД)	2015	0.00	3.33 ± 0.25	3.33	0.00	0.00
<i>acantolepis</i> 1025 (КнД)	2015	0.00	53.34 ± 1.29	0.00	7.78	45.56

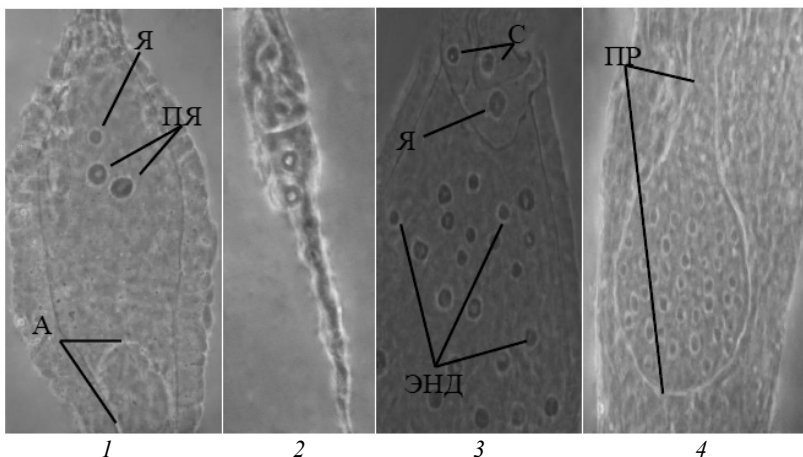
Примечания: Сар – Саратовская обл., Саратовский р-н; Оз – Саратовская обл., Озинский р-н, окр. п. Озинки; ХРБ – Астраханская обл., Харабалинский р-н, Кордон «Харабалинский»; СДк – Республика Крым, Судакский р-н, окр. с. Веселое; ФД – Республика Крым, окр. г. Феодосия, пляж на выезде со стороны г. Керчь; КрК – Саратовская обл., Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка; Атк – Саратовская обл., Аткарский р-н, окр. с. Приречное; БКар – Саратовская обл., Б.-Карабулакский р-н, окр. с. Алексеевка; КМш – Волгоградская обл., окр. г. Камышин; КнД – Волгоградская обл., окр. с. Калачна-Дону; БЛх – Астраханская обл., Ахтубинский р-н, окр. с. Болхуны; ДСН – Астраханская обл., Красноярский р-н, окр. с. Досанг; ХвЛ – Саратовская обл., окр. г. Хвалынский; Клн – Саратовская обл., Калининский р-н, окр. г. Калининск; КрА – Саратовская обл., Красноармейский р-н, окр. с. Садовое; Срт – Саратовская обл., Саратовский р-н, окр. с. Поповка; МР – Саратовская обл., Марковский р-н, окр. с. Волково; БЛк – Саратовская обл., Балаковский р-н, окр. с. Кормежки; Ейск – Краснодарский край, Ейский р-н, окр. с. Должанское; РСТ – Ростовская обл., Тагинский р-н, окр. х. Верхнеколыцов.

В целом частота встречаемости цитоэмбриологических признаков апомиксиса в популяциях видов рода *Chondrilla* была достаточно высокой и варьировала в диапазоне 0 – 62%. В процессе исследования были выделены следующие типы строения зародышевых мешков: нормальный зародышевый мешок Polygonum-типа (рисунок, 1); дегенерирующий зародышевый мешок (рисунок, 2); зародышевый мешок с автономным развитием эндосперма (рисунок, 3); зародышевый мешок с партеногенетическим развитием яйцеклетки (рисунок, 4); зародышевый мешок с одновременным развитием яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

Во всех исследованных местообитаниях растения *C. juncea* и *C. graminea* произрастали в смешанных популяциях. При этом по таксономически значимым морфологическим признакам образовывали непрерывный спектр переходов от одной крайней формы к другой. Так что выделять «чистые» морфы растений того или другого вида с непрекрывающимися признаками было весьма проблематично. По этой причине по целому ряду лет наблюдений в популяциях исследовали смешанную случайную выборку растений этих двух видов, не подразделяя их по видовым признакам (см. таблицу, *C. juncea* / *graminea*). Речь идёт о популяциях: из Краснокутского района по 2004, 2005, 2014 и 2015 гг. наблюдения, из Аткарского района по 2014 и 2015 гг. на-

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ

блюдения, из Базарно-Карабулакского района по 2004, 2005, 2013 и 2014 гг. наблюдения, из Хвалынского района по 2014 г. наблюдения, из Озинского района по 2005 и 2006 гг. наблюдения, а также из Калининского, Красноармейского, Саратовского, Марковского и Балаковского районов по 2015 г. наблюдения.



Состояние мегагаметофитов *Chondrilla* на момент исследования:

1 – дифференцированный нормального строения у *C. acantholepis*; 2 – дегенерирующий у *C. acantholepis*; 3 – с клеточным эндоспермом у *C. graminea*; 4 – с преждевременной эмбрионией у *C. latifolia*. С – синергиды; Я – яйцеклетка; ПЯ – полярные ядра; А – антиподы; ПР – проэмбрио; ЭНД – эндосперм

В исследованных «чистых» популяциях *C. juncea* и *C. graminea*, как и в смешанной популяции этих видов, принципиальных отличий в частоте обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса не наблюдалось, хотя популяции *C. graminea* имели гораздо более узкий диапазон варьирования параметра (0 – 42%), чем популяции *C. juncea* (0 – 59%) (см. таблицу). При этом в большинстве популяций на момент исследования чаще всего наблюдалась преждевременная эмбриония без индукции к развитию центральной клетки зародышевого мешка. Доля зародышевых мешков с развитием центральной клетки (см. рисунок, 3) или зародышевых мешков с развитием обоих элементов

(яйцеклетки и центральной клетки) одновременно была чаще всего значительно ниже.

В популяции *C. canescens* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктического развития варьировала в диапазоне 7.5 – 61%. При этом по трем из четырех лет наблюдения в ней превалировала преждевременная эмбриония, а также одновременное развитие яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

В популяции *C. latifolia* частота обнаружения признаков гаметофитного апомиксиса была относительно высокой и по годам наблюдения варьировала в диапазоне 17 – 48%. При этом по трем из пяти лет наблюдения в популяции на момент исследования преобладали мегагаметофиты с автономным развитием эндосперма или проэмбрио и эндосперма одновременно. В популяциях из Ростовской и Волгоградской областей, исследованных в 2015 г., отмечен высокий процент встречаемости признаков апомиксиса (51.7 и 61.8% соответственно), среди которых мы наблюдали как преждевременную эмбрионию (см. рисунок, 4), эндоспермогенез, так и одновременное развитие обеих структур.

В популяции *C. brevirostris*, исследованной в Астраханской области в 2005 – 2006, 2013 – 2014 гг., доля зародышевых мешков с признаками гаметофитного апомиксиса варьировала в диапазоне 0 – 31%. В популяции, изученной в 2015 г., частота встречаемости признаков апомиксиса была почти в два раза выше (57.3%) и более половины из них приходилось на одновременное развитие яйцеклетки и эндосперма без оплодотворения.

В 2015 г. нами были исследованы растения четырех популяций *C. acantholepis*, произрастающие в Краснодарском крае, Республике Крым и Волгоградской области. В этих популяциях из южных областей нашей страны мы отметили существенную межпопуляционную изменчивость частоты встречаемости признаков гаметофитного апомиксиса (3 – 53%), среди которых в основном превалировала преждевременная эмбриония, а также одновременное развитие яйцеклетки и центральной клетки без оплодотворения.

По итогам цитозембриологического анализа пяти популяций *C. ambigua*, произрастающих в различных районах Астраханской области, выявлено, что все мегагаметофиты имели нормальное строение без признаков апомиктического развития. Такой результат позволяет сделать вывод о том, что данный вид является амфимиктическим.

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧАСТОТЫ

При анализе структуры большого числа семязачатков ни в одной из популяций исследованных видов *Chondrilla* у растений не обнаружено признаков формирования апоспорических инициальных клеток или их производных. Это указывает на то, что видам рода свойственна дипло-, а не апоспория, что соответствует и литературным данным (Dijk, 2003; Noyes, 2007).

Выводы

У растений из популяций *C. juncea*, *C. graminea*, *C. canescens*, *C. brevirostris*, *C. latifolia* и *C. acantholepis* при изучении структуры мегагаметофитов обнаружены цитоэмбриологические маркёрные признаки гаметофитного апомиксиса: чаще всего – преждевременная эмбриония, реже – автономный эндоспермогенез или развитие яйцеклетки и центральной клетки в одном мегагаметофите без оплодотворения.

Во всех исследованных популяциях *C. ambigua* все мегагаметофиты имели нормальное строение без признаков апомиктичного развития. Это однозначно указывает на то, что *C. ambigua* является облигатным амфимиктом.

Частота обнаружения цитоэмбриологических признаков апомиксиса у видов рода *Chondrilla* отличается существенной внутри- и межпопуляционной изменчивостью.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 15–04–04087).

Список литературы

Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, № 3. P. 367 – 369.

Dijk van P. J. Ecological and evolutionary opportunities of apomixis: insights from *Taraxacum* and *Chondrilla* // Phil. R. Soc. Lond. B. 2003. Vol. 358. P. 1113 – 1121.

Noyes R. D. Apomixis in the Asteraceae: Diamonds in the Rough // Functional plant science and biotechnology. 2007. Vol. 1(2). P. 207 – 222.

Добрыничева Н. В., Кочанова И. С., Кашин А. С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения в популяциях рода *Chondrilla* L. // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2006. № 5. С. 307 – 312.

Ильин М. М. *Chondrilla* L. // Бюл. отдела каучуконосных. 1930. № 3. С. 1 – 61.

Е. В. Угольников, А. С. Кашин, А. О. Кондратьева

Кашин А. С., Добрыничева Н. В., Кочанова И. С. и др. Особенности семенного размножения в популяциях *Chondrilla juncea* и *Chondrilla graminea* (Asteraceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 95. С. 729 – 744.

Кашин А. С., Попова А. О., Кочанова И. С. и др. Некоторые параметры системы семенного размножения в популяциях видов *Chondrilla* (Asteraceae) Нижнего Поволжья // Бот. журн. 2015. Т. 100, № 8. С. 828 – 840.

Курпиров П. Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1989. 160 с.

Леонова Т. Г. Род. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора СССР. М.;Л.: Наука, 1964. С. 560 – 586.

Леонова Т. Г. Хондрилла – *Chondrilla* L. // Флора Европейской части СССР. Т. 8. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. С. 57 – 61.

Поддубная-Арнольди В. А. Цитозмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с.

Полякова Ю. А., Угольникова Е. В., Кашин А. С. и др. Качество пыльцы и цитозмбриологические признаки гаметофиного апомиксиса в популяциях видов *Chondrilla* L. Нижнего Поволжья // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2015. Вып. 13. С. 161 – 170.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 392 с.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 633.11: 581.4

СТРУКТУРА ЭЛЕМЕНТОВ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ И ЛИНИЙ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ САРАТОВСКОЙ СЕЛЕКЦИИ

Н. С. Ильин, Е. Л. Гагаринский, С. А. Степанов

*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Поступила в редакцию: 11.09.2016 г.

Структура элементов продуктивности интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы Саратовской селекции. – Ильин Н. С., Гагаринский Е. Л., Степанов С. А. – В течение двух лет, отличающихся по погодным условиям, изучалась структура урожая яровой мягкой пшеницы. Сравнение интрогрессивных сортов и линий с генетически однородными сортами показало их примерное сходство по числу боковых побегов. Длина стебля составляла по годам вегетации растений от 469 до 605 мм, длина колоса – от 63 до 90 мм. Доля колоса от длины побега варьировала от 10.9 до 14.6%. Число колосков колоса в среднем за 2 года изучения составляло от 12.4 до 14.4 шт. Число зерновок в колосе достигало у разных сортов от 16 до 39 шт., число зерновок в колоске колоса – от 1.25 до 2.91 шт. Масса зерновки существенно варьировала по годам вегетации растений – от 23 до 35 мг. Интрогрессивные сорта и линии пшеницы саратовской селекции отличаются по сравнению с генетически однородными сортами большей величиной урожая зерна, что наряду с их устойчивостью к патогенам, включая листовую ржавчину, определяется большей длиной стебля, возрастаньем числа колосков в отдельные годы, меньшей долей неозерненных колосков, увеличением числа зерновок в колоске колоса.

Ключевые слова: побег, стебель, колос, колосок, зерновка, урожай зерна.

Structure of elements productivity introgression cultivars and lines of spring soft wheat of the Saratov selection. – Ilyin N. S., Gagarinskiy E. L., Stepanov S. A. – Within two years differing on weather conditions, the structure

of a crop of spring soft wheat was studied. Comparison introgression grades and lines with genetically homogeneous grades has shown their approximate similarity on number of lateral shoot. The length of a stalk made on years of vegetation of plants from 469 to 605 mm, length of an ear – from 63 to 90 mm. The share of an ear from length of shoot varied from 10.9 to 14.6 %. The number of cones of an ear on the average for 2 years of studying made from 12.4 to 14.4 pieces. Number caryopsis in an ear reached at different grades from 16 to 39 pieces, number caryopsis in an ear spikelet – from 1.25 to 2.91 pieces. The weight caryopsis essentially varied on years of vegetation of plants – from 23 to 35 mg. Introgression grades and lines of wheat of the Saratov selection differ in comparison with genetically homogeneous grades the big size of a grain yield, that along with their stability to pathogens, including a sheet rust, is defined by high values of length of a stalk, great values of number of spikelets in separate years, a smaller share of spikelets without grain, great values of number caryopsis in an ear spikelet.

Key words: shoot, stalk, ear, spikelet, caryopsis, grain yield.

Пшеница является одним из ведущих продовольственных ресурсов, что определяет интерес к особенностям генезиса её продуктивности. Интрогрессивные сорта и линии, содержащие эффективные гены резистентности, позволяют повысить устойчивость пшеницы к грибным патогенам без снижения продуктивности растений (Леонова, Будашкина, 2016).

В полевых условиях урожайность пшеницы всегда варьирует из года в год, что детерминировано биологическими особенностями сортов, отличием климатических факторов и агротехники. Проведение структурного анализа зрелых растений позволяет оценить особенности погодных и технологических условий в период формирования таких элементов продуктивности как количество боковых побегов, колосков, числа и массы зерновок (Морозова, 1986).

Материал и методы

Исследования проводились на кафедре микробиологии и физиологии растений биологического факультета СГУ и в лаборатории физиологии растений НИИСХ Юго-Востока в период с 2012 по 2013 гг. В качестве объекта были взяты 10 интрогрессивных сортов и линий мягкой яровой пшеницы, созданных в разные годы в отделе генетики и цитологии института: Л 503, Л503 *Lr19* + *Lr26*, Л 505, Л 505 656/11, Беянка, Добрыня, Добрыня *Lr19* + *Lr37*, Фаворит, Воевода, Лебедушка.

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ

Посев производился ручным аппаратом конструкции Одесского селекционно-генетического института в полевых мелкоделяночных опытах пристанционного селекционного севооборота НИИСХ Юго-Востока, повторность опытов трёхкратная. Норма высева 400 семян на 1 м², принятая в производственных посевах в Саратовской области. Для проведения структурного анализа продуктивности сортов и линий пшеницы в конце вегетации брали по 30 растений из каждой из трёх повторностей, которые затем объединяли в группу из 90 растений и методом случайной выборки отбирали из неё 30 растений (Морозова, 1983). Определение величины $K_{\text{хоз}}$ осуществляли по В. А. Кумакову (1985). Результаты исследований подвергались статистической обработке в табличном процессоре Excel пакета MS Office 2010.

Результаты и их обсуждение

Основной вклад при принятой норме высева у яровой пшеницы в урожай зерна вносит главный побег, что было отражено в ряде публикаций, включая те из них, которые непосредственно связаны с данным районом исследования физиологии продуктивности пшеницы (Красовская, Кумаков, 1951; Кумаков, 1980, 1985). Однако в зависимости от погодных условий, которые наблюдались в период вегетации растений, и физиологических особенностей сортов часть исследуемых сортов и линий имели некоторое количество боковых побегов, преимущественно продуктивных.

Общее число (продуктивных и непродуктивных) боковых побегов на одно растение в среднем за 2 года изучения составляло от 0.68 (Добрыня *lr19 + lr37*) до 1.32 (Фаворит) шт., т.е. наблюдалось двукратное различие по данному признаку между данными сортами. В среднем по группе сортов меньшее число боковых побегов к концу вегетации растений отмечено в 2012 г., большее – в 2013 г. Более одного бокового побега на одно растение наблюдалось в 2012 г у 3 из 10 сортов: Л503 (1.26 шт.), Лебедушка (1.13 шт.) и Воевода (1.03 шт.). В 2013 г. менее одного бокового побега на одно растение выявлено только у одной линии пшеницы – Добрыня *lr19 + lr37* (табл. 1).

Некоторые интрогрессивные сорта и линии яровой мягкой пшеницы отличались по завершении вегетации в 2013 г. более высокими значениями числа боковых побегов на одно растение: Фаворит (1.73 шт.), Л503 (1.54) и Воевода (1.4 шт.). Размах вариации по числу

боковых побегов за эти годы составлял в среднем 0.44 шт., от минимального значения среди исследуемых сортов и линий у сорта Лебедушка (0.03 шт.) до максимального значения у линии Л 503 *lr19+lr26* (табл. 1).

Таблица 1

Общее число боковых побегов на одно растение
интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы, шт.

Сорта	Годы вегетации растений		Среднее	Размах вариации
	2012	2013		
Л 503	1.26 ± 0.06	1.10 ± 0.06	1.18	0.16
Л 503 <i>lr19+lr26</i>	0.50 ± 0.03	1.37 ± 0.07	0.94	0.87
Л 505	0.76 ± 0.04	1.54 ± 0.08	1.15	0.78
Л505 656/11	0.83 ± 0.04	1.03 ± 0.05	0.93	0.20
Белянка	0.67 ± 0.03	1.16 ± 0.06	0.92	0.49
Добрыня	0.64 ± 0.03	1.00 ± 0.05	0.82	0.36
Добрыня <i>lr19+lr37</i>	0.86 ± 0.04	0.50 ± 0.03	0.68	0.36
Фаворит	0.90 ± 0.05	1.73 ± 0.09	1.32	0.83
Воевода	1.03 ± 0.05	1.40 ± 0.07	1.22	0.37
Лебедушка	1.13 ± 0.06	1.10 ± 0.06	1.12	0.03
Среднее	0.86	1.19	1.03	0.44
НСР _{0.95}	0.11	0.12	—	—

Сравнение интрогрессивных сортов и линий с генетически однородными, за некоторым исключением, сортами, используемыми в эти же годы В. Д. Сигнаевским (2014), показало их примерное сходство по данному признаку. В частности, по данным В. Д. Сигнаевского (2014), общее число боковых побегов составляло среди изучаемых им 33 сортов: 2012 г. – от 0.37 (Прохоровка) до 1.8 (Полтавка) шт.; 2013 г. – от 1.0 (Ершовская 32, ЮВ–2) до 1.87 (Саратовская 73).

Урожай зерна в среднем за 2 года изучения достигал от 2.71 (Л505) до 3.69 (Белянка) т/га. Урожай зерна менее 3 т/га в 2012 г. отмечен только у одного сорта Л503, тогда как в 2013 г. у большинства сортов и линий, кроме Воеводы, Лебедушка и Л505 656/11, соответственно 3.56, 3.16 и 3.16 т/га. Урожай более 4 т/га выявлен в 2012 г. у 2 из 10 сортов и линий – Белянка (4.46 т/га) и Л 503 *lr19+lr26* (4.41 т/га). Размах вариации по урожаю зерна за эти годы составлял в среднем 0.72 т/га, от минимального значения среди исследуемых сор-

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ

тов и линий у Л505 656/11 (0.02 т/га) до максимального значения у линии Л 503 *lr*19 + *lr*26 (2.57 т/га).

Сравнение по величине урожая зерна интрогрессивных сортов и линий с генетически однородными, за небольшим исключением, сортами (Сигнаевский, 2014), показало превосходство интрогрессивных сортов и линий. В частности, у 33 сортов, взятых для изучения В. Д. Сигнаевским (2014), урожай зерна в 2012 г. составлял от 2.36 (Полтавка) до 4.38 (Прохоровка) т/га. Однако у 16 сортов его значения достигали от 2.36 до 2.96 (ЮВ-2) т/га, тогда как у интрогрессивных сортов и линий величина урожая была более 3.0 т/га, за исключением Л 503 (2.78 т/га), а у 2 сортов более 4.0 т/га. В 2013 году 8 из 33 сортов, изучаемых В. Д. Сигнаевским (2014), имели урожай зерна менее 2 т/га, тогда как в наших исследованиях аналогичное значение величины урожая зерна наблюдалось только у линии Л 503 *lr*19 + *lr*26 (1.84 т/га). Одной из причин подобного превосходства является большая устойчивость взятых нами сортов и линий к патогенам, в т.ч. листовой ржавчине.

В генезисе урожая пшеницы каждого из сортов, кроме ассимиляционных процессов в листьях, важную роль играет стебель, осуществляя транспорт воды, минеральных и органических веществ, обеспечивая целостность растения посредством интеграции гормональных и электрофизиологических сигналов, а также выступая в качестве депонирующей структуры при избытке ассимилятов фотосинтеза. Кроме того, стебель также участвует в образовании продуктов фотосинтеза. В неблагоприятных условиях для вегетации растений в стебле может наблюдаться явление лизиса паренхимных клеток с последующим оттоком образующихся продуктов в формирующиеся зерновки.

Среди исследуемых интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы длина стебля составляла по годам вегетации растений: в 2012 г. – от 469 (Л 503 *lr*19 + *lr*26, Л 505) до 583 (Воевода) мм; в 2013 г. – от 514 (Л 505) до 605 (Воевода) мм. В среднем за эти годы минимальное значение длины стебля наблюдалось у Л 505 (491 мм), максимальное – у сорта Воевода (594 мм). Размах вариации средней длины стебля составляет от 14 (Л 503) до 90 (Белянка) мм.

Как показал сравнительный анализ (Сигнаевский, 2014), для основной части интрогрессивных сортов и линий характерна большая длина стебля. Примечательно, что в 2013 г. 2 сорта из 10 имели длину

стебля более 600 мм, что не наблюдалось ранее в отношении генетически однородных сортов в работе В. Д. Сигнаевского (2014).

Длина колоса интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы в среднем за 2 года вегетации растений достигала от 68 (Л 505, Добрыня) до 84 (Лебедушка) мм. В среднем по группе сортов и линий несколько меньшая длина колоса побега отмечена в 2012 г. (74 мм), большая – в 2013 г. (78 мм). Адекватно этому наблюдалось значительное различие сортов по длине колоса в эти годы: в 2012 г. – от 63 (Добрыня) до 80 (Фаворит) мм; в 2013 г. – от 66 (Л 505) до 90 (Лебедушка) мм. Размах варьирования длины колоса составлял от 3 (Л 505) до 11 (Лебедушка) мм. Относительно генетически однородных сортов (Сигнаевский, 2014) интрогрессивные сорта и линии отличаются, как правило, более длинным колосом.

Среди исследуемых интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы доля колоса достигала: в 2012 г. – от 11% (Л 503, Л505 656/11, Добрыня) до 14.6% (Л 503 *lr19* + *lr26*); в 2013 г. – от 10.9% (Л505 656/11) до 13.4% (Лебедушка). Средние значения доли колоса в периоды вегетации растений 2012 и 2013 гг. варьировали в пределах от 10.9% (Л505 656/11) до 13.1% (Л 503 *lr19* + *lr26*, Белянка). Размах варьирования доли колоса от длины побега за эти годы составлял от 0.1% (Л505 656/11, Фаворит) до 3.0% (Л 503 *lr19* + *lr26*). По сравнению с генетически однородными сортами интрогрессивные сорта и линии преимущественно имеют меньшие значения доли колоса относительно длины побега (Сигнаевский, 2014).

Как известно, большая доля колоса сопряжена с большей величиной акцепторной нагрузки в системе донорно-акцепторных отношений побега растений, способствуя более эффективному использованию ассимилятов фотосинтеза, воды и минеральных ресурсов (Мокроносов, 1981). На основании проведённых исследований можно констатировать, что среди интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы саратовской селекции 1/2 часть, 5 сортов из 10, имели колос, доля которого от длины побега в среднем за эти годы составляла от 12.0 до 13.1% – Воевода, Л 505, Фаворит, Лебедушка, Л 503 *lr19* + *lr26*.

Число колосков колоса интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы в среднем за 2 года изучения составляло от 12.4 шт. (Л505 656/11) до 14.4 шт. (Воевода). В среднем по группе сортов и линий меньшее число колосков колоса к концу вегетации растений отме-

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ

чено в 2012 г., большее – в 2013 г. В 2013 г. у 8 из 10 сортов и линий пшеницы число колосков колоса было больше 13,0 шт., а у некоторых из них достигало более 15-и шт.: Добрыня *lr19 + lr37*, Воевода и Фаворит. Размах вариации по числу колосков колоса за эти годы составлял в среднем 1.7 шт., от минимального значения среди исследуемых сортов и линий у сорта Л 505 (0.3 шт.) до максимального – у сорта Добрыня (табл. 2).

Таблица 2

Число колосков колоса интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы, шт.

Сорта	Годы вегетации растений		Среднее	Размах вариации
	2012	2013		
Л 503	11.4 ± 0.57	13.8 ± 0.69	12.6	2.4
Л 503 <i>lr19 + lr26</i>	13.4 ± 0.67	12.7 ± 0.64	13.1	0.7
Л 505	13.0 ± 0.65	13.3 ± 0.66	13.2	0.3
Л505 656/11	12.0 ± 0.60	12.9 ± 0.65	12.4	0.9
Белянка	14.5 ± 0.73	13.3 ± 0.67	13.9	1.2
Добрыня	11.5 ± 0.58	14.4 ± 0.72	12.9	2.9
Добрыня <i>lr19 + lr37</i>	13.4 ± 0.67	15.2 ± 0.76	14.3	1.2
Фаворит	13.0 ± 0.65	15.7 ± 0.78	14.3	2.7
Воевода	13.4 ± 0.67	15.5 ± 0.78	14.4	2.1
Лебедушка	12.2 ± 0.61	14.9 ± 0.75	13.6	2.7
Среднее	12.8	14.2	13.5	1.7
НСР _{0.95}	0.27	0.46	—	—

Как показал сравнительный анализ (Сигнаевский, 2014), в отдельные годы интрогрессивные сорта и линии отличаются большим числом колосков колоса по сравнению с генетически однородными сортами.

По годам исследования наблюдались существенные различия сортов и линий по числу неозерненных колосков, что являлось следствием неблагоприятных условий в период цветения и формирования зерновок. В разные годы вегетации доля неозерненных колосков составляла: в 2012 г. – от 4% (Л 503 *lr19 + lr26*) до 14% (Л 505); в 2013 г. – от 15% (Воевода) до 48% (Л 503 *lr19 + lr26*). В среднем за эти годы доля неозерненных колосков достигала от 11% (Воевода) до 26% (Л 503 *lr19 + lr26*). Размах варьирования наблюдался от 8% (Воевода) до 44% (Л 503 *lr19 + lr26*). Интрогрессивным сортам и линиям пшеницы свойственно

меньшее число неозерненных колосков колоса относительно генетически однородных сортов. В частности, в условиях 2012 г. доля сортов и линий с числом неозерненных колосков 8% и более составляла 20%, тогда как у генетически однородных сортов – 67%. Подобная же тенденция отмечалась и в 2013 г. (Сигнаевский, 2014).

Как показано во многих исследованиях по физиологии продукционного процесса у яровой пшеницы (Кумаков, 1980,1985), в условиях неблагоприятного по влагообеспеченности года, когда засушливый период приходится на момент цветения и формирования зародыша зерновки, наблюдается существенное смещение в сторону увеличения большего числа неозерненных колосков.

Число зерновок в колосе интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы саратовской селекции также существенно варьировало по годам вегетации: в 2012 г. – от 21 (Л 503) до 39 (Л 503 *lr19 + lr26*); в 2013 г. – от 16 (Л 503 *lr19 + lr26*) до 30 (Воевода). В среднем за периоды вегетации 2012 – 2013 гг. число зерновок в колосе составляло от 21.0 (Л 503) до 29.5 (Добрыня *lr19 + lr37*). Большее число зерновок в колосе наблюдалось в период вегетации 2012 г.; у 4 из 10 сортов и линий их число достигало 30.0 шт. и более – Лебедушка, Беянка, Добрыня *lr19 + lr37*, Л 503 *lr19+lr26*. Размах вариации между средними значениями числа зерновок в колосе по годам вегетации растений составлял от 0 (Л 503, Л 505) до 23.0 (Л 503 *lr19 + lr26*) шт.

Интрогрессивным сортам и линиям пшеницы свойственно большее число зерновок в колосе относительно генетически однородных сортов. В частности, в условиях 2012 г. доля сортов и линий с числом зерновок 30 шт. и более составляла 40%, тогда как у генетически однородных сортов 6%. Подобная же тенденция отмечалась и в 2013 г. (Сигнаевский, 2014).

Количество зерновок в колосе в основном определяется длиной колоса, существенно различающейся, как отмечено выше, между сортами; но зависит также от плотности колоса и числа зерновок в колоске (Васильчук, 2001). Их возможное число регулируется скоростью деления и дифференциации клеток в момент формирования цветков соцветия, а также межметамерными взаимосвязями между колосками колоса (Коновалов, 1974).

Число зерновок в колоске колоса по годам вегетации растений достигало: в 2012 г. – от 1.84 (Л 503) до 2.91 (Л 503 *lr19 + lr26*); в

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ

2013 г. – от 1.25 (Л 503 *lr19* + *lr26*) до 1.93 (Воевода). Больше число зерновок в колоске колоса наблюдалось у большинства сортов и линий в 2012 г. В среднем за периоды вегетации растений 2012 – 2013 гг. число зерновок в колоске колоса составляло от 1.66 (Л 503) до 2.17 (Лебедушка). Число зерновок в колоске колоса от 2.0 шт. и более отмечено у 6 сортов из 10. Меньшее их количество свойственно сортам Л 503, Фаворит, Л 505 и Добрыня. Размах варьирования между значениями числа колосков колоса за периоды вегетации растений в 2012 и 2013 гг. достигал от 0.03 (Л 505) до 1.66 (Л 503 *lr19* + *lr26*) шт. (табл. 3).

Таблица 3
Число зерновок в колоске колоса интрогрессивных сортов
и линий яровой мягкой пшеницы, шт.

Сорта	Годы вегетации растений		Среднее	Размах вариации
	2012	2013		
Л 503	1.84 ± 0.09	1.48 ± 0.07	1.66	0.36
Л 503 <i>lr19</i> + <i>lr26</i>	2.91 ± 0.15	1.25 ± 0.06	2.08	1.66
Л 505	1.92 ± 0.10	1.89 ± 0.09	1.91	0.03
Л505 656/11	2.42 ± 0.12	1.61 ± 0.08	2.02	0.81
Белянка	2.21 ± 0.11	1.90 ± 0.10	2.06	0.31
Добрыня	2.09 ± 0.10	1.86 ± 0.09	1.98	0.23
Добрыня <i>lr19</i> + <i>lr37</i>	2.39 ± 0.12	1.77 ± 0.09	2.08	0.62
Фаворит	2.15 ± 0.11	1.51 ± 0.08	1.83	0.64
Воевода	2.09 ± 0.10	1.93 ± 0.10	2.01	0.16
Лебедушка	2.46 ± 0.12	1.87 ± 0.09	2.17	0.59
Среднее	2.25	1.71	1.98	0.54
НСР _{0.95}	0.09	0.06	—	—

Интрогрессивным сортам и линиям пшеницы свойственно большее число зерновок в колоске колоса относительно генетически однородных сортов. В частности, в условиях 2012 г. доля сортов и линий с числом зерновок в колоске 2 шт. и более составляла 80%, тогда как у генетически однородных сортов – 45%. Подобная же тенденция, но с менее выраженным различием, отмечалась и в 2013 г. (Сигнаевский, 2014).

Как показали проведенные исследования, масса зерновки также существенно варьировала по годам вегетации растений: в 2012 г. – от 26 (Добрыня *lr19* + *lr37*) до 34 (Белянка) мг; в 2013 г. – от 23 (Фаворит)

до 35.0 (Л505 656/11) мг. В среднем по группе сортов и линий большая масса зерновки отмечена у растений, вегетирующих в условиях 2012 г. Причём, масса зерновки 30 мг и более наблюдалась у 5-и из 10-и сортов и линий пшеницы: Фаворит, Л 505, Л 503, Добрыня, Белянка. В среднем за период вегетации 2012 – 2013 гг. масса зерновок в колосе составляла от 26 (Добрыня $lr19 + lr37$) до 32 (Л 503 и Л505 656/11) мг. Размах вариации между средними значениями массы зерновок по годам вегетации достигал от 0 (Добрыня $lr19 + lr37$, Лебёдушка) до 7 (Л505 656/11, Добрыня и Фаворит) мг.

Интрогрессивным сортам и линиям пшеницы саратовской селекции не свойственно отличие по массе зерновки относительно генетически однородных сортов. Наоборот, в отдельные годы масса зерновки может быть меньше относительно другой группы сортов (Сигнаевский, 2014).

Как известно, наряду с генотипическими особенностями, определяющими величину массы зерновки, существенное влияние оказывают погодные условия в период налива зерна, площадь флагового листа, сбалансированность донорно-акцепторных отношений (Мокроносов, 1981; Кумаков, 1985).

Одним из главных резервов селекции на ближайшую перспективу рассматривается повышение $K_{хоз}$ (Кумаков, 1985). Увеличить долю выхода зерна от биомассы растений можно различными способами. Эти способы отличны друг от друга, прежде всего, по внутренней физиологической природе. На пройденном этапе селекции яровой пшеницы в Саратове (Гагаринский и др, 2015) рост $K_{хоз}$ был связан с развитием признаков, обеспечивающих большее накопление биомассы в период налива зерна: увеличением размеров верхних листьев, продолжительности их жизни, возрастанием доли ФП растений, приходящейся на период налива зерна.

Для исследуемых нами интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы саратовской селекции величина $K_{хоз}$ по годам вегетации составляла: в 2012 г. – от 39.6 (Добрыня $lr19 + lr37$) до 50.0 (Белянка) %; в 2013 г. – от 25.3 (Л 503 $lr19 + lr26$) до 38.0 (Л 505) %. В среднем за периоды вегетации растений в 2012 – 2013 гг. величина $K_{хоз}$ достигала от 33.40 (Добрыня $lr19 + lr37$, Фаворит) до 40.1 (Белянка) (табл. 4).

ЭЛЕМЕНТЫ ПРОДУКТИВНОСТИ ИНТРОГРЕССИВНЫХ СОРТОВ

Таблица 4

Коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза
интрогрессивных сортов и линий яровой мягкой пшеницы, %

Сорта	Годы вегетации растений		Среднее	Размах вариации
	2012	2013		
Л 503	44.5	28.1	36.3	16.4
Л 503 <i>lr19 + lr26</i>	49.8	25.3	37.5	24.5
Л 505	41.0	38.0	39.5	3.0
Л505 656/11	40.9	30.7	35.8	10.2
Белянка	50.0	30.2	40.1	19.8
Добрыня	45.7	30.7	38.2	15.0
Добрыня <i>lr19 + lr37</i>	39.6	27.3	33.4	12.3
Фаворит	41.2	25.6	33.4	15.6
Воевода	42.4	33.0	37.7	9.4
Лебедушка	41.6	29.3	35.4	12.3
Среднее	43.7	29.8	36.7	13.8

Как следует из данных по величине $K_{хоз}$, по годам вегетации может наблюдаться его существенное варьирование, что отражает влияние прежде всего внешних экологических факторов (температуры, наличия влаги) на фоне генотипических особенностей донорно-акцепторных отношений в период формирования элементов продуктивности колоса (Левицкая и др., 2009). В частности, размах вариации между средними значениями $K_{хоз}$ по итогам вегетации в 2012 – 2013 гг. достигал от 3.0 (Л 505) до 24.5 (Л 503 *lr19 + lr26*)% (см. табл.4). Сравнение интрогрессивных сортов и линий с генетически однородными, за небольшим исключением, сортами саратовской селекции, по величине $K_{хоз}$ (Сигнаевский, 2014) показало превосходство интрогрессивных сортов и линий в отдельные годы.

Таким образом, можно заключить, что интрогрессивные сорта и линии пшеницы саратовской селекции по сравнению с генетически однородными сортами характеризуются большей величиной урожая зерна, что наряду с их высокой устойчивостью к патогенам, включая листовую ржавчину, определяется возрастающей длиной стебля, увеличением числа колосков в отдельные годы, меньшей долей незерненных колосков, большим числом зерновок в колоске колоса.

Список литературы

Васильчук Н. С. Селекция яровой твердой пшеницы. Саратов, 2001. 123 с.

Гагаринский Е. Л., Степанов С. А., Сигнаевский В. Д. Микроэволюция элементов продуктивности побега яровой мягкой пшеницы саратовской селекции // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2015. № 13. С. 171 – 181.

Коновалов Ю. Б. Взаимовлияние зерновок в наливающемся колосе как следствие их аттрагирующей способности // Изв. ТСХА. М., 1974. Вып. 4. С. 63 – 76.

Красовская И. В., Кумаков В. А. Взаимоотношения главного и боковых побегов яровой пшеницы // Тр. ИФР им. К. А. Тимирязева. 1951. Т. VII, вып. 2. С. 193 – 211.

Кумаков В. А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы. М.: Агропромиздат, 1985. 270 с.

Кумаков В. А. Физиология яровой пшеницы. М.: Колос, 1980. 207 с.

Левицкая Н. Г., Шаталова О. В., Иванова Г. Ф. Обзор средних и экстремальных характеристик климата Саратовской области во второй половине XX – начале XXI века // Аграрный вестник Юго-Востока. 2009. № 1. С. 30 – 34.

Леонова И. Н., Будаишкина Е. Б. Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *Triticum aestivum*/*Triticum timopheevii*, устойчивых к грибным болезням // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016. Т. 20, №3. С. 311 – 319.

Мокроносов А. Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 195 с.

Морозова З. А. Морфогенетический анализ в селекции пшеницы. М.: Изд-во МГУ, 1983. 77 с.

Морозова З. А. Основные закономерности морфогенеза пшеницы и их значение для селекции. М.: МГУ, 1986. 164 с.

Сигнаевский В. Д. Морфогенетические аспекты продуктивности яровой мягкой пшеницы сортов саратовской селекции: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2014. 20 с.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 339.13.012

ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ У *AZOSPIRILLUM BRASILENSE* – БАКТЕРИЙ-СИМБИОНТОВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Л. П. Антонюк¹, Н. И. Старичкова², Е. А. Славкина¹,
М. А. Ханадеева¹

¹ Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов
Российской Академии наук
Россия, 410049, Саратов, пр. Энтузиастов, 13
E-mail: antonyuk_l@ibppm.ru

² Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410010, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: natstar-12@mail.ru

Поступила в редакцию: 15.06.2016 г.

Изучение состояния покоя у *Azospirillum brasilense* – бактерий-симбионтов травянистых растений. – Антонюк Л. П., Старичкова Н. И., Славкина Е. А., Ханадеева М. А. – Проведена оценка жизнеспособности бактериальных клеток в покоящихся (длительно-хранящихся) культурах *Azospirillum brasilense* и изучено возобновление их размножения в присутствии белка АЗП – компонента корневых выделений растения-хозяина. Установлено, что культура *A. brasilense* в течение 3.5 лет сохраняет число жизнеспособных клеток, достаточное для возобновления роста бактерий в свежей среде. Азоспириллы также не утрачивали жизнеспособности при персистенции в стрессовых условиях. Белок АЗП (агглютинин зародышей пшеницы) стимулировал реактивацию роста *A. brasilense* Sp245, поддерживаемой в условиях стресса в течение 1 года.

Ключевые слова: симбиоз у высших растений, *Azospirillum brasilense*, состояние покоя, корневые выделения, агглютинин зародышей пшеницы (АЗП).

Study of a dormant state in *Azospirillum brasilense*, symbiotic bacteria herbaceous plants – Antonyuk L. P., Starichkova N. I., Slavkina E. A., Khanadeeva M. A. – The evaluation of the viability of the bacterial cells in dormant

(long-stored) cultures *Azospirillum brasilense* and the renewal of their reproduction in the presence of the protein WGA, a component of root exudates of the host plant, were studied. It was found that for 3.5 years the number of viable *A. brasilense* cells the culture retained sufficient to resume growth in fresh medium. Azospirilla also not lose viability when persisted under stress conditions. Protein WGA (wheat germ agglutinin) stimulated the reactivation of growth *A. brasilense* Sp245, supported under stress for 1 year.

Keywords: symbiosis in higher plants, *Azospirillum brasilense*, dormant state, root exudates, wheat germ agglutinin (WGA).

Бактерии рода *Azospirillum* – естественные обитатели корневой системы многих травянистых растений, обладающие способностью к стимуляции роста и развития растения-хозяина (Bashan et al., 2004; Pii et al., 2015). На основании этой выраженной их способности большинство представителей рода относят к функциональной группе рост-стимулирующих ризобактерий (PGPR – plant growth promoting rhizobacteria). Азоспириллы имеют две фазы жизненного цикла: фазу активной жизнедеятельности, сопряженную с вегетацией растения-хозяина, и фазу покоя. Считается, что период зимнего покоя эти бактерии-симбионты переживают на семени (Волкогон и соавт., 1995). Учитывая то, что колонизация корней микробами происходит в первые дни после прорастания семян и в условиях жесткой конкуренции, очевидно, что преимущество имеют те бактерии, которые быстро выходят из состояния покоя.

Экспериментальные данные по физиологии, биохимии и генетике *A. brasilense* получены почти исключительно в экспериментах с вегетативными, т.е. размножающимися клетками (Игнатов, 2005; Bashan et al., 2004; Pii et al., 2015). Что касается покоящихся форм этих бактерий, то публикации по ним пока единичны и связаны с изучением в лабораторных условиях непролиферирующих (не размножающихся) культур *Azospirillum brasilense* (Мулюкин и соавт., 2009; Ильчукова и соавт., 2010). Такие культуры называют также персистирующими или длительно-хранящимися. Известно, что азоспириллы при длительном хранении образуют цисты, которые сохраняют высокий ростовой потенциал и в благоприятных условиях быстро переходят к размножению (Мулюкин и соавт., 2009).

Накоплены сведения, позволяющие предположить, что симбиозы высших растений с азоспириллами и другими PGPR формируются в основном с участием покоящихся бактерий семени, а не почвы (Волко-

гон с соавт., 1995; Bacilio-Jimenez et al., 2001; Антонюк, 2007). Актуальность изучения непролиферирующих состояний у азоспирилл и разработка протокола получения покоящихся форм связана также с необходимостью проверки предположения, касающегося одной из функций лектина пшеницы (агглютинина зародышей пшеницы, АЗП), входящего в состав корневых выделений. Предполагается, что этот лектин является не только фактором роста для *A. brasilense*, но и фактором оживления покоящихся форм азоспириллы (Игнатов, 2005).

В связи с вышесказанным была проведена работа по оценке жизнеспособности длительнохранившихся (персистирующих) культур *A. brasilense* и изучение реактивации их роста в присутствии АЗП.

Материал и методы

Эксперименты были проведены с *A. brasilense* Sp245 – природным симбионтом пшеницы. Штамм был получен из коллекции Института биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН (ИБФРМ РАН г. Саратов). Бактерии выращивали при температуре 31°C в жидких культурах на малатной синтетической среде (МС) и на среде Доберейнер модифицированной (ДМ).

Среда МС имела следующий состав (г/л): Na_2HPO_4 – 3.6; NaH_2PO_4 – 2.4; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.2; $\text{CaCl}_2 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ – 0.02; NaCl – 0.1; $\text{Na}_2\text{MoO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$ – 0.002; дрожжевой экстракт – 0.1; NH_4Cl – 0.5; $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.02; яблочная кислота – 3.76; NaOH – 2.24 (указанные количества яблочной кислоты и NaOH соответствуют 5 г малата Na). Значение pH доводили до 6.8 перед автоклавированием, используя 10 М NaOH . Среду МС автоклавировали в течение 30 минут при 1 атм. Соли $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ и CaCl_2 были приготовлены в виде стоковых, 500-кратных стерильных растворов, которые добавлялись в среду культивирования после ее автоклавирования из расчета 200 мкл на 100 мл среды. Железо в среду вносили в хелатной форме из расчета 10 мл раствора на литр среды перед автоклавированием. Раствор хелатного железа содержал, г/л: $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 2.0; нитрилтриуксусная кислота – 5.6. Смесь FeSO_4 и кислоты растворяли в небольшом количестве дистиллированной воды, добавляли по каплям 1N NaOH до полного растворения компонентов и появления характерной темно-янтарной окраски.

Среда ДМ имела следующий состав (г/л): K_2HPO_4 – 0.1; KH_2PO_4 – 0.4; $NaCl$ – 0.1; $MgSO_4 \times 7H_2O$ – 0.2; $CaCl_2 \times 2H_2O$ – 0.2; $Na_2MoO_4 \times 2H_2O$ – 0.002; глюкоза – 2.5; триптофан – 0.14; $FeSO_4 \times 7H_2O$ – 10 мл/л. Значение pH доводили до 6.8 перед автоклавированием, используя 10 М NaOH. Режим стерилизации среды, способ внесения солей $MgSO_4 \times 7H_2O$, $CaCl_2$, $MnSO_4 \times 5H_2O$ и $FeSO_4 \times 7H_2O$ были такими же, как в случае малатной синтетической среды.

При выращивании *A. brasilense* Sp245 на чашках Петри использовали среду МС, в которую перед автоклавированием добавляли агар до конечной концентрации 2%.

При работе с вегетативными культурами штамма Sp245, прекультуру выращивали при 31 – 32°C в аэробных условиях на качалке (180 об/мин) в колбах Эрленмейера в течение 24 ч на среде МС. При работе с персистирующими культурами, их пересеивали непосредственно в жидкие культуры (на среду МС или ДМ) или на чашки Петри. Экспериментальные культуры засеивали с таким расчетом, чтобы в стартовой точке роста плотность бактерий составляла 10^2 или 10^3 клеток на миллилитр. Контроль чистоты культуры во всех экспериментах осуществлялся методом раздавленной капли с использованием микроскопа «Olympus» (модель C011, Япония) при увеличении в 400 раз.

Анализ числа жизнеспособных клеток (колониеобразующих единиц, КОЕ) проводили по общепринятой методике: после окончания культивирования стерильно готовили последовательные десятикратные разведения суспензий бактерий в физрастворе (0.85% NaCl), которые высевали на чашки с плотной агаризованной средой МС, и после двухсуточной инкубации при 31°C проводили подсчет числа образовавшихся колоний.

Для оценки оптических параметров роста культур измеряли оптическую плотность бактериальных культур при длине волны 595 нм на спектрофотометре Specol 221 (Carl Zeiss, Германия).

В работе использовали две персистирующие культуры *A. brasilense* Sp245, одна из которых перед закладкой на хранение была выращена в оптимальных условиях, другая – в стрессовых. Первую, нестрессированную культуру культивировали в темных 1-литровых бутылках на среде МС, из которой был исключен NH_4Cl для индукции у азоспириллы азотификации. *A. brasilense* Sp245 культивировали без использования качалки, сначала 1 месяц при 31°, а затем – при комнатной температуре.

ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ У *AZOSPIRILLUM BRASILENSE*

Для второй, стрессированной, культуры среда МС была модифицирована для создания стресса по 3 следующим параметрам: содержание фосфатов было снижено 5-кратно (K_2HPO_4 – с 3 до 0.6 г/л; KH_2PO_4 – с 2 до 0.4 г/л); содержание дрожжевого экстракта также было снижено 5-кратно (с 0.1 до 0.02 г/л); NH_4Cl был исключен из среды; температура культивирования была снижена и составляла вначале +10°C, затем была снижена до – 1°C. После инкубации бактерий в таких условиях стрессированные культуры была разделена на два варианта по температурному режиму – С1 и С2; в каждом из них тестировали число жизнеспособных клеток.

Все эксперименты проводились в трехкратной повторности, статистическую обработку полученных данных проводили с использованием статистического пакета анализа данных программы Microsoft Office Excel 2003.

Результаты и их обсуждение

В связи с тем что многие бактерии при длительном хранении в лабораторных условиях теряют жизнеспособность и не образуют колоний при пересеве на твердые среды, в задачу исследования входила оценка жизнеспособности бактерий в персистирующих культурах *A. brasilense* при очень длительных сроках хранения и пересева – более трех лет. Кроме того, важно было выяснить, насколько долго азоспириллы сохраняют жизнеспособность в условиях жесткого стресса. Полученные результаты представлены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Анализ числа жизнеспособных клеток в длительно хранящейся культуре *Azospirillum brasilense* Sp245, выращенной в оптимальных условиях

Культура, возраст	Число жизнеспособных клеток, КОЕ/мл
Вегетативная*, 18-часовая	$(7.85 \pm 0.082) \times 10^8$
Персистирующая*, 2 года 2 мес.	$(2.13 \pm 0.07) \times 10^4$
Персистирующая, 3.5 года	$(1.45 \pm 0.28) \times 10^3$

Примечание: В вариантах, отмеченных *, приведены данные, полученные для данной культуры ранее (Ильчукова и соавт., 2010).

На первом этапе исследования культура штамма Sp245 выращивалась в оптимальных условиях и хранилась при комнатной (т.е. не-стрессовой для азоспириллы) температуре.

Как видно из данных в табл. 1, после 26 месяцев персистенции выживает примерно 1 из 10000 клеток – КОЕ снижается с $\sim 8 \times 10^8$ до $\sim 2 \times 10^4$ кл./мл. Проведенный подсчет показал, что с течением времени происходит дальнейшее падение жизнеспособности, и к достижению возраста 3,5 года число жизнеспособных клеток составляет $\sim 1,5 \times 10^3$ кл./мл, т. е. жизнеспособность сохраняет каждая сотысячная клетка азоспириллы.

Таблица 2

Оптическая плотность *Azospirillum brasilense* Sp245 на среде ДМ

Время культивирования, час	Стартовая плотность бактериальной культуры	
	10^2 кл./мл	10^3 кл./мл
0–67	0	0
116	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
142	0.04 ± 0.01	0.05 ± 0.01
163	0.05 ± 0.02	0.07 ± 0.02
186	0.05 ± 0.02	0.08 ± 0.03
260	0.11 ± 0.02	0.11 ± 0.04
290	0.38 ± 0.11	0.36 ± 0.10
427	0.71 ± 0.28	0.74 ± 0.12

На среде ДМ азоспирилла росла значительно хуже, анализ жизнеспособности проводили по изменению оптической плотности культуры в первые 500 ч роста (см. табл. 2). Оптическую плотность культур измеряли в течение 61 дня. В первые несколько суток (до 67 ч, см. табл. 2) рост азоспириллы не фиксировался, затем оптическую плотность уже можно было зарегистрировать, однако она была очень низкой (до 260 ч). Экспоненциальный рост культуры начинался примерно с 290 ч (~ 12 суток). Как видно из данных табл. 2, снижение стартовой плотности с 10^3 до 10^2 кл./мл не оказывало существенного влияния на рост культуры.

Таким образом, в целом *A. brasilense* Sp245, выращенная и хранящаяся вне стресса, хорошо переживает пролонгированное хранение и сохраняет жизнеспособность, достаточную для восстановления роста популяции при наступлении благоприятных условий.

Оптимальные условия роста лабораторных культур не всегда моделируют природные условия, т.к. в природе бактерии повсеместно подвержены стрессу. Как правило, в стрессовом диапазоне значений

ИЗУЧЕНИЕ СОСТОЯНИЯ ПОКОЯ У *AZOSPIRILLUM BRASILENSE*

бывает не один фактор, а несколько. Наиболее частыми стрессами являются нехватка тех или иных питательных веществ, неоптимальная температура, неблагоприятные значения pH, наличие токсических веществ. В наших экспериментах для создания комплексного стресса была использована модифицированная среда МС и два варианта температурного режима.

Азоспириллам создавали трофический и температурный стресс (см. «Материал и методы»). Затем дополнительно, чтобы проверить, приводит ли к улучшению жизнеспособности азоспириллы изменение температурного фактора от неблагоприятного (-1°C) к благоприятному ($+20 - +25^{\circ}\text{C}$), одну из колб перенесли из холодильника в лабораторное помещение и рассматривали ее как культуру с комбинированным температурным режимом (С1). Вторая культура оставалась все время наблюдения в холодильнике при $+10^{\circ}\text{C}$, и ее рассматривали как культуру с холодовым температурным режимом (С2). Полученные результаты приведены в табл. 3.

Таблица 3

Жизнеспособность *A. brasilense* Sp245 в 1-годичных культурах, поддерживаемых в стрессовых условиях

Культура	Число жизнеспособных клеток, КОЕ/мл
1-годичная, с холодовым температурным режимом	$(3.6 \pm 0.74) \times 10^8$
1-годичная, с комбинированным температурным режимом	$(2.3 \pm 0.35) \times 10^8$

Как видно из данных, приведенных в табл. 3, стрессированные культуры имели исключительно высокий титр жизнеспособных клеток – от 2.3×10^8 до 3.6×10^8 клеток в 1 мл культуры.

Далее 1-годичную культуру *A. brasilense* Sp245 с комбинированным температурным режимом (С1) пересевали на среду ДМ с тем, чтобы оценить реактивацию роста азоспириллы в присутствии и отсутствии АЗП. Для этого в 20 мл среды вносили 2 мл 1-годичной культуры. В ходе эксперимента выращивали контрольную культуру, в которую АЗП не добавляли и три варианта опытной культуры, в которые добавляли АЗП в следующих концентрациях – 1 нг/мл, 1 мкг/мл и 0.1 мкг/мл. Результаты оценки жизнеспособности бактерий в семи-дневных культурах азоспириллы представлены в табл. 4.

Как видно из представленных данных, контрольная культура за одну неделю достигает плотности 5×10^6 клеток в 1 миллилитре. АЗП, внесенный в среду роста вместе с инокулятом, во всех случаях вызывал увеличение числа жизнеспособных клеток в культуре. Эффект лектина пшеницы был наиболее выраженным при концентрации АЗП 1 нг/мл: число КОЕ в этом случае увеличилось с 5×10^6 до $0.9 \times 10^8 - 3.4 \times 10^8$, т.е. в 18–68 раз.

Таблица 4

Реактивация роста 1-годовалой стрессированной культуры *A. brasilense*

Концентрация АЗП в среде	Высев из 5-го разведения	Высев из 6-го разведения
Культура до посева на свежую среду	$(3.4 \pm 0.45) \times 10^7$	$(1.7 \pm 0.04) \times 10^8$
Культура без АЗП	$(5.0 \pm 0.13) \times 10^6$	$(5.3 \pm 0.6) \times 10^6$
1 мкг/мл	$(6.2 \pm 0.36) \times 10^7$	$(4.1 \pm 0.61) \times 10^8$
0.1 мкг/мл	$(3.3 \pm 0.53) \times 10^7$	$(1.5 \pm 0.16) \times 10^8$
1 нг/мл	$(9.0 \pm 0.58) \times 10^7$	$(3.4 \pm 0.81) \times 10^8$

Таким образом, полученные экспериментальные данные свидетельствуют о том, что лектин АЗП способен ускорять «оживление» непродифференцируемых азоспирилл. Представленные в работе результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Ризобактерия *A. brasilense* Sp245 отличается хорошей персистенцией: в течение 3,5 лет культура азоспириллы сохраняет число жизнеспособных клеток, достаточное для возобновления роста при наступлении благоприятных условий.

2. *A. brasilense* Sp245 не теряет жизнеспособности при комплексном стрессе, включая жесткий низкотемпературный стресс, сохраняя высокий уровень жизнеспособных клеток в течение года.

3. АЗП в концентрационном диапазоне 1 нг/мл – 1 мкг/мл стимулирует реактивацию роста 1-годовалой стрессированной культуры *A. brasilense*.

К настоящему времени охарактеризовано значительное число представителей *A. brasilense* и *A. lipoferum*, колонизирующих корни высших растений (Игнатов, 2005; Bashan et al., 2004). Учитывая сходство в строении и физиологии различных штаммов азоспирилл, можно предположить, что выявленные нами закономерности характерны не

только для *A. brasilense* Sp245, но и для других азоспирилл, обитающих в корневой системе и семенах травянистых растений.

Список литературы

Антонюк Л. П. Микрофлора семян – источник ризобактерий при формировании симбиозов у пищевых и кормовых растений // Вавиловские чтения – 2007: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 120-й годовщине со дня рождения акад. Н. И. Вавилова. Саратов: ИЦ «Научная книга», 2007. Ч. 3. С.10 – 12.

Волкогон В. В., Мамчур А. Е., Лемешко С. В., Миняйло В. Г. Азоспириллы – эндофиты семян злаковых растений // Микробиол. журн. 1995. Т. 57, № 1. С. 14 – 19.

Игнатов В. В (ред.). Молекулярные основы взаимоотношений ассоциативных микроорганизмов с растениями. М.: Наука, 2005. 262 с.

Ильчукова А. В., Тугарова А. В., Антонюк Л. П. Изучение покоя у ризобактерий *Azospirillum brasilense* при длительном культивировании // Вестн. Сарат. агроун-та. 2010. № 2. С. 7 – 9.

Мулюкин А. Л., Сузина Н. Е., Погорелова А. Ю. и др. Разнообразие морфотипов покоящихся клеток и условия их образования у *Azospirillum brasilense* // Микробиология. 2009. Т. 78, № 1. С. 42 – 51.

Bacilio-Jimenez M., Aguilar-Flores S., del Valle M. V. et al. Endophytic bacteria in rice seeds inhibit early colonization of roots by *Azospirillum brasilense* // Soil Biol. Biochem. 2001. Vol. 33, № 2. P. 167 – 172.

Bashan Y., Holguin G., de-Bashan L. E. *Azospirillum*-plant relationships: physiological, molecular, agricultural, and environmental advances (1997–2003) // Can. J. Microbiol. 2004. Vol. 50, № 8, P. 521 – 577.

Pii Y., Mimmo T., Tomasi N., Terzano R. et al. Microbial interactions in the rhizosphere: beneficial influences of plant growth-promoting rhizobacteria on nutrient acquisition process // Biol. Fertil. Soils. 2015, Vol. 51, № 4. P. 403 – 415.

УДК 581.8: 674.031.623.234.9

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

С. А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru

Поступила в редакцию: 22.09 2016 г.

Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. – Степанов С. А. – Изучалась анатомия стебля однолетнего побега *Populus nervirubens* Alb. Установлены специфические особенности анатомии сердцевины, ксилемы и флоэмы тополя. Выявлено два типа клеток в центре сердцевины и многообразие клеток в зоне, граничащей с ксилемой. Ситовидные клетки флоэмы имеют ядро. Отмечено наличие цитоплазмы, ядер и пор клеточной стенки в флоэмных волокнах и склереидах. Волокна располагаются группами с различным числом отдельных волокон в группах. Между волокнами выявлено наличие межклетников. Поры многослойных клеточных стенок волокон расположены под разным углом к их продольной оси. Отдельно взятому волокну присущ свой тип и размер пор. Клеточные стенки склереид отличаются ярко выраженной слоистостью. Рядом с флоэмными волокнами и склереидами, как правило, расположены клетки кристаллоносной паренхимы. Разнообразием размеров и формы отличаются также клетки коровой паренхимы – от шарообразной до прямоугольной, от паренхимных до прозенхимных, с очень значительными межклетниками между ними. Феллема представлена 4 – 5 рядами клеток.

Ключевые слова: тополь, стебель, анатомия, ксилема, флоэма, склеренхима.

Anatomy of the stalk of shoot *Populus nervirubens* Alb. – Stepanov S. A. – The anatomy of a stalk of annual runaway *Populus nervirubens* Alb was studied. Specific features of anatomy of a core, ксилемы and флоэмы a poplar are established. It is revealed two types of cages in the centre of a core and variety of cages in a zone adjoining with xylem. Sieve phloem elements have a kernel. Presence of cytoplasm, kernels and a time of a cellular wall in phloem fibres and sklereid is noted. Fibres settle down groups with various number of separate fibres in groups. Between fibres presence intercellular space is revealed. A time of multilayered cellular walls of fibres is located under a different corner to their longitudinal axis. The type and the size of a time is inherent in separately taken fibre. Cellular walls sclereids differ strongly pronounced lamination. Near to phloem fibres and sclere-

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

sclereids cages crystalline parenchyma, as a rule, are located. A variety of the sizes and forms differ also cages a cow паренхимы - from spherical to rectangular, from parenchymal to prozenhimny, with very considerable intercellular space between them. Phellem it is presented by 4 – 5 numbers of cages.

Keywords: poplar, stalk, anatomy, xylem, phloem, sclerenchyma.

Род *Populus*, как отмечал В. Л. Комаров (1934), очень древний род, появившийся на Земле уже с периода первого расцвета покрытосеменных. Однако и в настоящее время у рода *Populus* наблюдается процесс интенсивного видообразования (Богданов, 1965). Все виды рода *Populus*, число которых насчитывается порядка 110, являются самыми быстрорастущими древесными породами умеренной зоны. В России и на сопредельных территориях произрастает 34 вида и 8 гибридов тополей. Для разных видов тополей характерен длительный рост в течение вегетационного периода, более интенсивный фотосинтез, высокая активность образовательных тканей по сравнению с другими видами деревьев (Редько, 1975; Черепанов, 1995). Среди других видов тополей *Populus nervirubens* Alb., являясь гибридом между канадским и волосистоплодным видами тополей, отличается наибольшей энергией роста (Редько, 1975). Описание анатомии стебля побега данного вида в литературе нами не выявлено, что и послужило основанием для нашей работы.

Материал и методы

Для анатомических исследований использовали однолетние образцы стебля длиной 1.5 – 2 см из зоны 5-го междоузлия от апикальной части главного или боковых побегов *P. nervirubens* Alb., произрастающего на территории Ботанического сада СГУ. Для фиксации объектов, взятых в феврале и марте, использовали фиксатор Навашина (Прозина, 1960). Время фиксации составляло 24 ч, после чего осуществлялось промывание образцов в проточной воде не менее 24 ч. Затем они помещались на 3 – 4 недели в раствор глицерина и этилового спирта (96%) в соотношении 1:1. В дальнейшем отдельные блоки объектов обезвоживались, пропитывались парафином по общепринятой методике (Дженсен, 1965). Резка блоков производилась на салазочном микротоме. Толщина срезов 15–20 мкм. Срезы окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим, а также комплексным красителем сафранин – светлый зелёный (Дженсен, 1965).

Результаты и их обсуждение

Для *P. nervirubens*, как показали исследования, характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега (Эсау, 1969). Центральная часть стебля представлена сердцевинной, отграниченной от ксилемы перимедулярной зоной. Камбий отделяет ксилему от коровой части стебля, где различают участки проводящей и непроводящей флоэмы, коровую паренхиму, колленхиму и покровные ткани (рис. 1).

Установлены некоторые специфические особенности анатомии стебля побега данного вида. В частности, в хорошо выраженной сердцевине выявлено наличие двух типов клеток: 1 тип – клетки имеют простые поры, расположенные группами в клеточной стенке, и зернистые овальные включения; 2 тип – поры и включения отсутствуют.

На поперечных срезах стебля клетки центральной части сердцевины, имеющие включения, расположены одиночно или чаще группами из 2 – 5 клеток, на продольных срезах – в виде нестрогих вертикальных рядов.

В перимедулярной зоне сердцевины выявлены различные по размерам и форме клетки. Отмечены одревесневшие клетки, не имеющие цитоплазматического содержимого и располагающиеся в лучах «звезды»

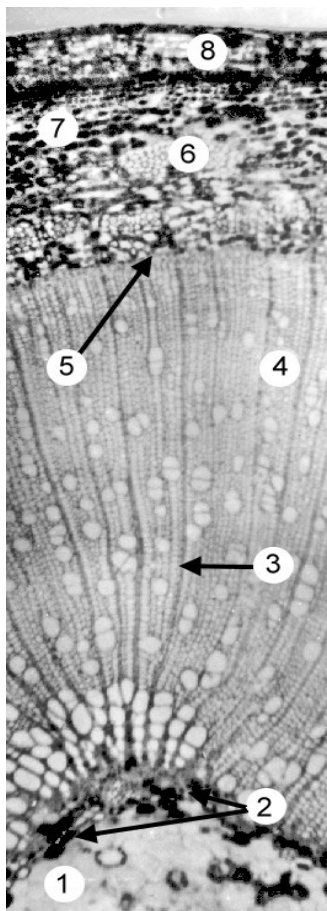


Рис. 1. Поперечный срез стебля тополя: 1 – сердцевина; 2 – перимедулярная зона; 3 – ксилемный луч; 4 – ксилема; 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – коровая паренхима; 8 – перидерма

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

сердцевины. Одревеснение клеточных стенок данного типа клеток чётко просматривалось на поперечных и продольных срезах в поляризованном свете, а также при прокрашивании комплексным красителем сафранин–светлый зелёный. Установлено, что клеточные стенки подобных клеток тонкие и образуют боковые спиральные утолщения.

Другой тип клеток перимедулярной зоны – это клетки различных размеров (от небольших до сравнительно крупных), интенсивно окрашивающихся гематоксилином Гейденгайна. В отличие от этого типа наблюдались также маленькие клетки, не окрашивающиеся данным красителем, располагающиеся по периферии перимедулярной зоны, рядом с ксилемой. Наибольшее их число отмечено в лучах «звезды» сердцевины (см. рис. 1).

Ксилема *P. nervirubens* представлена лучевыми и осевыми паренхимными клетками, волокнами и трахеальными элементами – трахеидами и члениками сосудов. На поперечных срезах лучевые клетки ксилемы в большинстве своём однорядны, но отмечаются и двурядные лучи. Выявлено, что лучи ксилемы не обязательно связывают непрерывным рядом клеток камбий и сердцевину. Это позволяет считать, что высота луча меняется по направлению от камбия к сердцевине с уменьшением числа клеток, составляющих луч (см. рис. 1).

На продольных тангентальных срезах высота луча различна в зависимости от числа клеток, имеющих в луче. По типу клеток лучи гетерогенны, т.е. клетки луча имеют самую разную длину и ширину. Клетки ксилемного луча хорошо прокрашиваются гематоксилином, имеют крупные поровые поля с плазмодесмами и ядра различной формы: округлые и вытянутые, ланцетовидные (рис. 2).

Тип расположения клеток ксилемной паренхимы *P. nervirubens* скудно-вазицентрический, т.е. клетки, как правило, располагаются рядом с сосудами. Для клеток ксилемной паренхимы отмечено наличие ядра и хорошо выраженной цитоплазмы. По расположению сосудов ксилема *P. nervirubens* отнесена к рассеяно-сосудистому типу. Размер сосудов может быть различным (см. рис. 1, 2).

В весенней ксилеме наблюдается значительное число более крупных сосудов, меньше трахеид и волокон ксилемы. Большинство сосудов расположено рядом с лучами ксилемы и около лучей «звезды» сердцевины. В боковых побегах наибольшее число сосудов отмечается с нижней стороны стебля. Сосуды имеют простые перфорации и раз-

личного типа поровость: супротивную и очередную (со свободными, сближенными и сомкнутыми порами), лестничную и спиральную.

На поперечном срезе трахеиды и волокна располагаются в ксилеме, как правило, более или менее правильными рядами в направлении от камбия к сердцевине. Причём строгая радиальная направленность рядов трахеид и волокон четко прослеживается в зоне камбия и прилегающих к нему дифференцирующихся клетках со стороны ксилемы. В дальнейшем по направлению к сердцевине четкая радиальная направленность нарушается вследствие формирования сосудов рядом с трахеидами (см. рис. 1).

На продольных срезах побега выявлено наличие в трахеидах окаймленных пор с торусом. Ксилемные волокна имеют различную длину с более или менее заостренными концами, характерную штриховатость клеточных стенок, толщина которых незначительна, цитоплазму, простые, косо расположенные поры. В некоторых волокнах ксилемы нами отмечено наличие септ, ядра ланцетовидной формы (рис. 2).

Камбиальная зоны на поперечных срезах представлена 2–3 рядами инициалей и их производных. Следует отметить, что число веретеновидных инициалей камбия несколько больше числа лучевых инициалей (см. рис. 1). На продольных срезах лучевые инициали камбия просматриваются как прямоугольной формы клетки с шарообразным ядром. Вереновидные инициали камбия, концы которых скошены и налегают друг на друга, имеют значительную длину с ядром ланцетовидной формы. На поперечном срезе стебля производные лучевого камбия, клетки лучевой паренхимы флоэмы, имеют несколько большие размеры по сравнению с остальными клетками флоэмы (рис. 3).

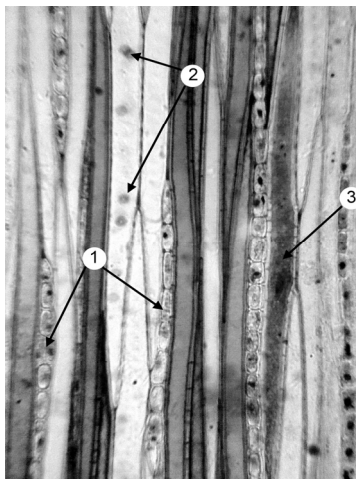


Рис. 2. Продольный срез ксилемы стебля: 1 – лучевая паренхима ксилемы; 2 – окаймленные поры трахеид; 3 – волокна ксилемы

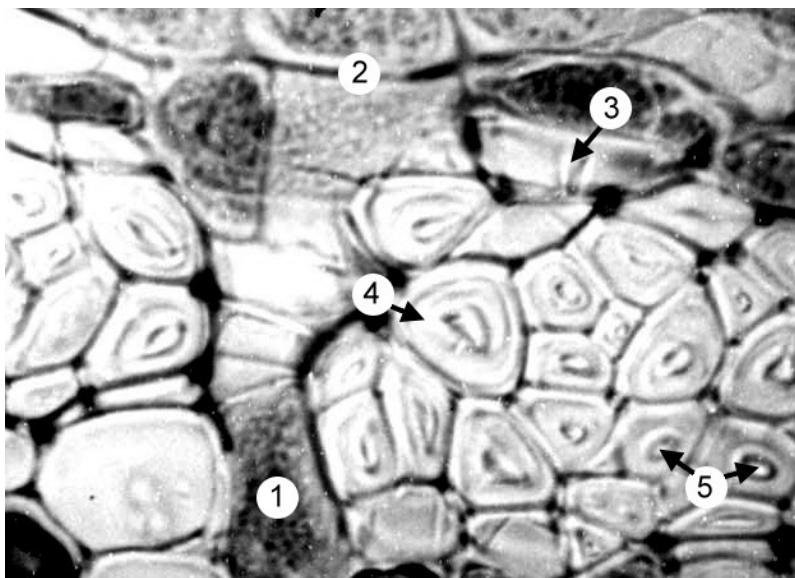


Рис. 3. Поперечный срез флоэмы стебля тополя: 1 – флоэмный луч; 2 – паренхимные клетки флоэмы; 3 – кристаллоносная паренхима; 4 – клеточная стенка флоэмного волокна склеренхимы; 5 – цитоплазма флоэмного

Отмечено, что флоэма у изученного вида представлена как последовательное чередование полос мягкого и твёрдого луба (склеренхимы). Мягкий луб в коре побега *Populus nervirubens* представлен ситовидными трубками, клетками-спутниками, клетками флоэмной паренхимы – лучевой и осевой, клетками кристаллоносной паренхимы, твёрдый луб – флоэмными волокнами и склереидами (см. рис. 3). На поперечном срезе стебля бокового побега тополя тяжи флоэмных волокон обычно залегают в определенной последовательности, при которой их большая часть располагаются в основном в верхней части и по боковым сторонам стебля.

Флоэмные волокна на поперечном срезе стебля располагаются группами с различным числом отдельных волокон в группах. Между волокнами в группах выявлено наличие межклетников, заполненных, видимо, каким-то связующим веществом, приобретающим при окра-

шивании гематоксилином Гейденгайна черный цвет. Эти группы волокон могут разделяться флоэмными лучами. В клеточной стенке флоэмного волокна на поперечном срезе установлено наличие нескольких слоёв (см. рис. 3). На продольных срезах стебля выявлено, что отдельные волокна склеренхимы располагаются со смещением относительно друг друга вдоль оси стебля.

Флоэмные волокна склеренхимы тополя отличались следующими особенностями: 1) наличием мелких или крупных пор, расположенных под косым или прямым углом к продольной оси волокна. Отмечено, что отдельно взятому волокну присущ свой тип пор; 2) присутствием цитоплазмы и ядра в полости клеток. Цитоплазма каждой из клеток связана посредством пор и, очевидно, плазмодесм (Гамалей, 1985; Sager, Lee, 2014), образуя непрерывную сеть вдоль продольной оси стебля. Рядом с флоэмными волокнами склеренхимы расположены клетки, содержащие кристаллы, возможно, оксалата кальция (рис. 4, 5).

Другим элементов твёрдого луба (склеренхимы флоэмы) являются склереиды. Как на поперечном, так и на продольном срезах стебля побега тополя нами наблюдалась концентрическая слоистость клеточной стенки склереид (рис. 6).

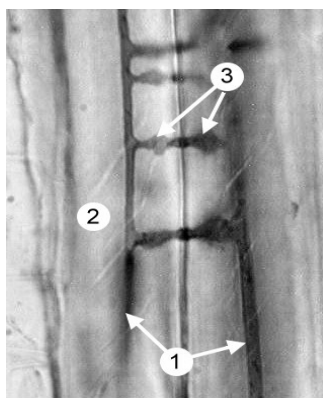


Рис. 4. Флоэмные волокна склеренхимы на продольном срезе:
1 – цитоплазма; 2 – клеточная стенка; 3 – расширения в клеточной стенке напротив пор

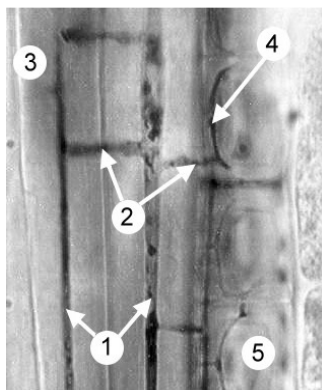


Рис. 5. Флоэмные волокна:
1 – цитоплазма; 2 – поры клеточной стенки; 3 – клеточная стенка; 4 – цитоплазматический тяж в клетке кристаллоносной паренхимы; 5 – кристалл в клетке кристаллоносной паренхимы

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

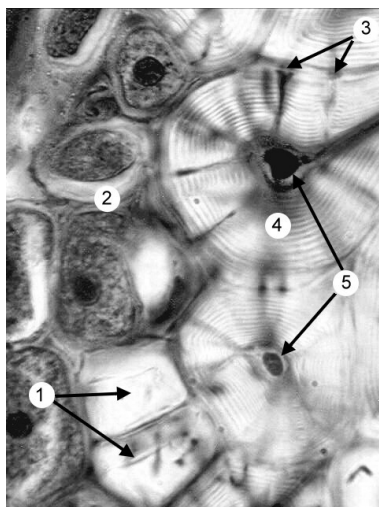


Рис. 6. Склерейды стебля тополя:
1 – кристаллоносная паренхима;
2 – клетки паренхимы; 3 – поры;
4 – клеточная стенка склерейды;
5 – ядро и цитоплазма склерейд

В склерейдах выявлено наличие ядра и цитоплазмы с множеством ответвлений через поровые поля, соединяющих склерейды или склерейды и флоэмные волокна в единой целое. В месте соединения склерейд цитоплазмные тяжи расширяются (рис. 6). Склерейды распределены в коре стебля одиночно или группами по 3 и более клеток вместе. Отмечено наличие склерейд также в коровой паренхиме и колленхиме.

Клетки, составляющие мягкий луб, значительно отличаются друг от друга в анатомо-морфологическом отношении. На поперечных срезах стебля *P. nervirubens* отмечено, что клетки лубяных лучей по мере их удаления кнаружи от камбиальной зоны вытянуты по периметру стебля и крупнее предыду-

щих флоэмных производных лучевого камбия. По мере удаления от камбиальной зоны постепенно наблюдается удлинение клеток лубяного луча вдоль продольной оси побега. Видимо, эти клетки обогащены каким-то веществом, т.к. более интенсивно прокрашиваются гематоксилином Гейденгайна. На продольных тангентальных срезах лубяные лучи однорядны. На продольных радиальных срезах клетки лубяных лучей имеют различную морфологию: короткие и вытянутые по оси органа, а также шарообразные.

Ситовидные клетки флоэмы имеют значительные размеры и вытянуты вдоль продольной оси стебля. Каждая из ситовидных клеток отделена от другой «косой» ситовидной пластинкой. На продольных срезах выявлено наличие сложных ситовидных полей в ситовидных клетках, ядер вблизи ситовидных пластинок (рис. 7).

К ситовидным клеткам, образующим в комплексе с другими такими же ситовидными клетками трубки, примыкают паренхимные

клетки с развитым протопластом, ядром с ядрышками, имеющие на продольном срезе форму вытянутых и узких клеток по сравнению с другими клетками флоэмной паренхимы. Вероятно, их можно отнести к клеткам-спутникам. Как правило, на одну ситовидную клетку приходится на продольном срезе несколько клеток-спутников.

Остальные клетки флоэмной паренхимы имеют разнообразную форму – короткие и длинные, узкие и широкие. На поперечном срезе стебля *P. nervirubebs* наблюдается последовательное чередование ситовидных трубок и клеток флоэмной паренхимы.

Разнообразием размеров и формы отличаются также клетки коровой паренхимы – от шарообразной до прямоугольной, от паренхимных до прозенхимных, с наличием очень значительных межклетников. Наиболее крупные шарообразные клетки расположены рыхло в средней части коровой паренхимы. Для клеток коровой паренхимы характерно наличие простых пор. Отдельные клетки коровой паренхимы содержат кристаллы. Форма кристаллов этих клеток отличается от формы кристаллов клеток кристаллоносной паренхимы флоэмы.

Колленхима стебля *P. nervirubebs* отмечается отдельными группами клеток под перидермой, отличаясь от клеток феллодермы более крупными размерами и сильным развитием межклетников. На продольных срезах форма клеток колленхимы различна – от типично паренхимной до прозенхимной со скошенными дистальными концами.

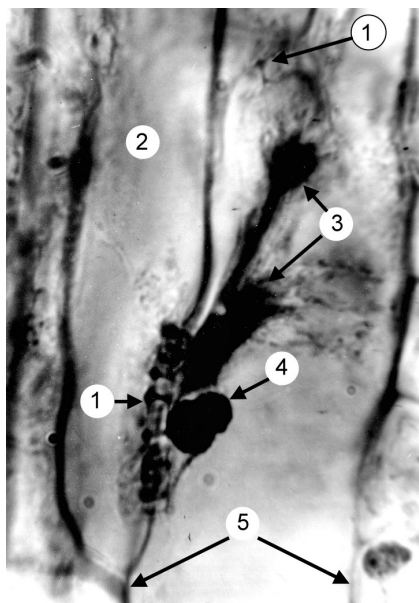


Рис.7. Ситовидные клетки флоэмы:
1 – ситовидная пластинка; 2 – полость ситовидной клетки; 3 – Ф-белок; 4 – ядро;
5 – клеточная стенка

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ПОБЕГА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.

Перидерма стебля *P. nervirubebs* окрашена в желто-коричневый цвет вследствие присутствия танина в клетках. Феллоген представлен одним рядом клеток. Так же как и клетки камбия, клетки феллогена имеют хорошо окрашиваемое ядро и гранулированную цитоплазму. Феллема представлена 4 – 5 рядами клеток. Межклетники отсутствуют. В клетках феллемы присутствует цитоплазма и ядро. Отмечено наличие пор. Клеточные стенки клеток феллемы, граничащие с эпидермисом, несколько утолщены.

Список литературы

- Богданов П. Л. Тополя и их культура. М.: Лесн. пром-сть, 1965. 104 с.
- Гамалей Ю. В. Плазмодесмы – межклеточные связи // Физиология растений. 1985. Т. 32, вып. 1. С.176 – 190.
- Джensen У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Комаров В. Л. Тополя СССР // Бот. журн. СССР. 1934. Т. 19, №5. С. 495 – 511.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.
- Редько Г. И. Биология и культура тополей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 175 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
- Sager R., Lee J.-Y. Plasmodesmata in integrated cell signalling: insights from development and environmental signals and stresses // J. Exp. Bot. 2014. Vol. 65, № 22. P. 6337 – 6358.