

Федеральное агентство по образованию Российской Федерации
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

БЮЛЛЕТЕНЬ

БОТАНИЧЕСКОГО САДА САРАТОВСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

ВЫПУСК 4

Издательство «Научная книга»
Саратов 2005

УДК 58
ББК 28.0Я43
Б 63

Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. – Саратов: Изд-во «Научная книга», 2005. – Вып. 4. – 276 с.: ил.

В четвертом выпуске «Бюллетеня Ботанического сада Саратовского государственного университета», посвященном 100-летию со дня рождения д.б.н., профессора А.А. Чигуряской опубликованы материалы научных исследований проводимых учеными различных вузов и научных организаций на современном этапе. Рассмотрены вопросы изучения палинологии, палеоботаники, флоры и растительности, охраны растительного мира, интродукции, анатомии и физиологии, репродуктивной биологии, генетики, цитологии и эволюции растений.

Для специалистов в области естествознания, студентов, аспирантов, педагогов, научных сотрудников, сотрудников природоохранных структур.

Редакционная коллегия:

д.б.н., профессор *M.A. Березуцкий* (флористика),

д.б.н., профессор *V.A. Болдырев* (отв. редактор выпуск; экология растений и геоботаника);

к.б.н., доцент *V.I. Горин* (интродукция растений);

д.б.н., профессор *N.X. Еналеева* (отв. редактор);

к.б.н., доцент *A.P. Забалуев* (палинология, палеоналипнология и палеоботаника);

д.б.н., профессор *A.C. Каширин* (эволюция растений); к.б.н. *A.B. Панин* (отв. секретарь),

д.б.н., профессор *C.A. Степанов* (анатомия и физиология растений);

д.б.н., профессор *B.C. Тырнов* (генетика, цитология и репродуктивная биология растений);

к.б.н., доцент *I.V. Шилова* (охрана растений); д.б.н., профессор *G.B. Шляхтин*

УДК 58
ББК 28.0Я43

ISSN 1682-1637

ISBN 5-9758-0104-4



**Анастасия Андреевна Чигуриева
(1905-1987)**

Родилась 31 декабря 1905 года в с. Лопатино Петровского уезда Саратовского губерната, в бедной мордовской семье.

В 1926 году окончила биологический факультет Саратовского государственного университета по специальности ботаника. С 1939 г. – кандидат, а с 1952 г. – доктор биологических наук.

После окончания университета работала учителем в школе, затем в Петровском педагогическом техникуме. С 1935 г. ассистент, а с 1939 г. – доцент кафедры морфологии и систематики растений СГУ. Вся ее последующая научно-педагогическая деятельность в течение более 50 лет была

неразрывно связана с Саратовским университетом. С 1953 г. а А.А. Чигуряева профессор, а с 1961 по 1987 г.г. - заведующая кафедрой морфологии и систематики растений.

Научное наследие А.А. Чигуряевой велико. Она одна из основателей метода спорово-пыльцевого анализа. Еще в довоенное время этот метод был ею использован для изучения толщ торфа, а в дальнейшем и более древних отложений (в основном третичного возраста). В период руководства кафедрой А.А. Чигуряевой проделана огромная работа по реконструкции флоры, растительности и палеогеографической обстановки на Юго-Востоке европейской части России. Помимо основных публикаций по палеогеографии ею также разрабатывались проблемы аэропалинологии, мелисопалинологии, морфологии пыльцы современных растений. А.А. Чигуряева умело сочетала научную и педагогическую работу. Она на высоком уровне читала лекционные курсы: низших и высших растений, экологии, ботанической географии, палеоботаники и палинологии.

А.А. Чигуряева являлась членом Центрального Совета и председателем Юго-Восточного филиала Всесоюзного Ботанического общества; с 1961 г. входила в состав Волго-Уральской комиссии по изучению четвертичного периода; являлась членом Совета Ботанических садов. Участвовала в работе IV, V, VI, VII и VIII съездов Всесоюзного Ботанического общества, а также в работе VII Международного Ботанического конгресса в Ленинграде в 1975 г.

Многолетняя и плодотворная деятельность А.А. Чигуряевой отмечена наградами Родины – орденом Ленина, медалями и Почетными грамотами Президиума Верховного Совета СССР.

А.А. Чигуряевой опубликовано более 70 работ. Первая вышла в 1937 г. в Ученых записках СГУ т. 1(14), серия биол., Вып. 1., последняя – в 1987 г. В 19856 г. опубликован Атлас микроспор из третичных отложений СССР (Харьков: Изд-во Харьковского ун-та). Полный список работ А.А. Чигуряевой приведен в Ботаническом журнале (Т. 74, № 12, 1987 г., С. 1812-1820).

*Саратовское отделение Русского Ботанического общества,
Биологический факультет Саратовского государственного университета*

ПАЛИНОЛОГИЯ, ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИЯ И ПАЛЕОБОТАНИКА

УДК 56:581

ПАЛИНОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В Г. САРАТОВЕ

А.П. Забалуев, Н.Н. Подгайная, М.В. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Зарождение и развитие палинологических исследований в г. Саратове связано с именем Анастасии Андреевны Чигуряевой. Палинология, как отдельное направление научной деятельности, появилась в г. Саратове в 30-х годах прошлого века. Началом внедрения палинологического метода в практику научных изысканий стало выполнение темы «История развития растительности голоцен на юго-востоке Европейской части СССР», предложенной Саратовским краеведческим музеем. Руководителем темы была назначена молодой сотрудник кафедры морфологии и систематики растений биологического факультета СГУ А.А. Чигуряева. Основными объектами изучения явились болота и торфяники. А.А. Чигуряевой (1937, 1941) при изучении болот Саратовской области в период 30–40-х годов позволили показать развитие растительного покрова за весь период формирования торфяников, выделить основные этапы развития растительности, установить их возраст, реконструировать климат.

Особенно интенсивно спорово-пыльцевой анализ стал развиваться в Саратове в конце 40-х годов. Он был единственным методом, позволяющим расчленять, датировать и коррелировать фаунистически чистые разнофациальные геологические отложения морского и континентального генезиса. В стране было мало специалистов этого профиля. Поэтому в этот период на биологическом факультете А.А. Чигуряевой, а позднее в Научно-исследовательском институте геологии Саратовского университета В.Г. Камышевой-Елпатьевской были организованы палинологические лаборатории.

Палинологические исследования на биологическом факультете СГУ

Сначала основными направлениями исследований лаборатории биологического факультета были биостратиграфическое и палеофлористическое. В дальнейшем к ним присоединились эволюционно-морфологическое, мелиссопалинологическое и аэропалинологическое.

Биостратиграфическое направление развивалось в связи с интенсивным изучением перспективных на нефть и газ мезозойских и палеозойских отложений юго-востока Русской платформы.

С конца 40-х годов в связи с потребностями народного хозяйства в расширении топливно-энергетической базы СССР в Башкирии и Оренбуржье

начались поиски и разведка месторождения бурого угля, для которых А.А. Чигуряевой (1951) были описаны характерные спорово-пыльцевые комплексы эоценена и олигоцена, позволившие определить возрастную принадлежность отложений вмещающих углей, а также сделать вывод о том, что флора олигоцена принадлежала к тургайскому типу, а на рубеже верхнего олигоцена – нижнего эоценена – к полтавскому и средиземноморскому типам.

В 1951 году на Ученом Совете при Ботаническом институте АН СССР А.А. Чигуряевой была защищена докторская диссертация, посвященная развитию растительности Южного Предуралья в третичном периоде. Растительность была восстановлена на основании изучения ископаемых спор и пыльцы. Это была одна из первых в Советском Союзе докторских диссертаций по спорово-пыльцевому анализу. Результатом этих исследований явилось издание Атласа миоспор из третичных отложений СССР (Чигуряева, 1956). Этот атлас был главным, а зачастую и единственным пособием позволяющим определять пыльцу и споры (миоспоры), выделенные из третичных отложений.

В период с 1952 по 1956 годы А.А. Чигуряева и В.Г. Сумарева в сотрудничестве с геологами НИИ геологии СГУ занимались изучением неогеновых (миоценовых, особенно плиоценовых) отложений Саратовского и Волгоградского Поволжья, а также Северного Прикаспия. Авторами проведено расчленение акчагыльской толщи на нижний, средний и верхний подотделы. Впервые были описаны палинокомплексы акчагыльских, аппиеронских, хазарских отложений Нижнего Поволжья, и на их основе была сделана реконструкция растительности и климата (Чигуряева, 1955, 1956).

В трудах 50–60-х годов А.А. Чигуряевой и В.А. Сумаревой (1959), Е.А. Скидановой с соавторами (1960), К.В. Ворониной (1961), даны описания палинокомплексов палеогена, плиоцена и голоцена. Палеопалинологический анализ образцов из названных отложений позволил реконструировать флору и растительность, палеогеографическую обстановку, уточнить возраст целого ряда отложений. Эти стратиграфические разработки сыграли существенную роль в открытии нефтяных месторождений Башкирии.

В 1961 году А.А. Чигуряева возглавила кафедру морфологии и систематики растений. Под ее руководством сотрудниками кафедры и палинологической лаборатории в 60–80 годы были установлены научно-производственные связи с геологическими организациями: Всесоюзным Аэрогеологическим трестом, с Сибирским научно-исследовательским институтом геологии, геофизики и минерального сырья, с Башкирским филиалом АН СССР и др. В составе лаборатории в это время работали: Р.Е. Рубина – зам. зав. лаб., С.С. Федорова, Н.Н. Подгайная, Г.М. Павленко, Л.М. Медведева, Т.И. Завишенская – проводили анализ спорово-пыльцевых спектров. Мацерирование образцов пород осуществляли Л.М. Медведева и Е. Швецова. Приготовление постоянных препаратов обеспечивали Р.С. Федорова, Л.А. Норовкова, М.П. Савкина – занималась графикой, И.В. Чурашова – зарисовкой миоспор. Микрофотографированием пыльцы занимались, В.С.

Дайковский, Е. Шамиев, А.П. Забалуев. Инженером по снабжению была И.К. Соколова.

Наряду с выполнением производственных заданий, некоторые из сотрудников лаборатории под руководством профессора А.А. Чигуряевой занимались научными исследованиями. Так, Л.М. Медведева (1968, 1970, 1975) изучала пыльцу меловых покрытосеменных. Для бассейна р. Эмбы ею было установлено появление покрытосеменных в верхах апта – низах альба, увеличение их содержания и видового разнообразия в верхнем альбе. Выявлены одна из причин эволюции пыльцы покрытосеменных.

После перехода в НИИ геологии СГУ Л.М. Медведева стала заниматься палиностратиграфией преимущественно красноцветных отложений верней Перми севера Русской плиты и Приказанского Поволжья. Впервые ею описаны казанские и татарские палинокомплексы на основе окварцированной пыльцы. По результатам этих исследований было опубликовано 24 статьи и защищена кандидатская диссертация.

Палинокомплексы палеогена были изучены А.А. Чигуряевой и В.С. Дайковским (1978, 1981) для Саратовской и Пензенской областей.

А.П. Забалуев (1975, 1976), изучая пестроцветные отложения Северного Прикаспия описал миоцен – плиоценовые спорово-пыльцевые комплексы Северного Прикаспия и выделил в изученных отложениях четыре горизонта. Впервые на палинологическом материале им был применен метод вычисления коэффициентов множественной корреляции и построения корреляционных плейд. Анализ плейд показал, что в них группируются таксоны, имеющие близкую реакцию на изменяющиеся условия среды.

По материалам проведенных исследований В.С. Дайковский, И.Г. Колоскова, Т.П. Рябова, А.П. Забалуев защитили кандидатские диссертации.

Многие из сотрудников лаборатории – (К.В. Воронина, И.Г. Колоскова, Т.П. Рябова, И.П. Наполов, В.С. Дайковский, А.П. Забалуев), впоследствие стали преподавателями кафедры морфологии и систематики растений.

В 60–80 годы на территории Советского Союза активизировались 200-тысячная геологическая съемка и картирование, а также поисково-разведочные работы на разные виды полезных ископаемых, поэтому существенно увеличился приток кернового материала на палинологический анализ.

В это время на биологическом и геологическом факультетах в учебный процесс был включен спецкурс «Палинология», началась подготовка специалистов-палинологов. В этой связи сотрудниками лаборатории биофака были разработаны учебно-методические пособия по палинологии (Чигуряева, Колоскова, Дайковский, 1975, 1976, 1977). Производственной необходимостью былопродиктовано расширение состава лаборатории. В лабораторию пришли молодые сотрудники.

Характерной чертой всей деятельности палинологов в это время являлась практическая направленность исследований. Полученные результаты систематически передавались всем заинтересованным организациям и внедрялись в практику геологических работ.

В контакте с археологами в лаборатории на биофаке велось изучение флоры времени появления человека на юго-востоке Европейской части Союза, состав растительности Волгоградской области эпохи бронзы (Чигуряева, 1960).

Помимо основных работ в области палинологии на кафедре морфологии и систематики растений велось изучение морфологии пыльцы современных растений различных систематических групп, цист зеленых водорослей, разработки современных проблем аэропалинологии и мелиссопалинологии.

Так, А.А. Чигуряевой, К.В. Ворониной, Т.В. Терешковой (1975, 1976, 1979, 1981, 1983, 1993) описано морфологическое строение пыльцы представителей сем. Сложноцветных, которая является своеобразным объектом для палиноморфологии, благодаря многообразию скульптуры спородермы. Авторами была доказана возможность определения родов по особенностям морфологического строения пыльцевых зерен, а также использование их в детальных стратиграфических и палеогеографических исследованиях.

В эти же годы сотрудниками кафедры С.С. Федоровой, Р.С. Федоровой, С.И. Гребенюк, В.В. Маевским проводилось изучение морфологии пыльцы голосеменных и покрытосеменных растений сем. Свинчатковых, Зонтичных, Пасленовых и др. В.В. Маевский, О.Г. Соколов (1979) изучали морфологию пыльцы рода Жабрица на юго-востоке Европейской части СССР.

Е.С. Романова (Савенкова) (1979, 1983, 1988) занималась изучением особенностей морфологического строения пыльцевых зерен растений сем. Губоцветных Поволжья. Ею было установлено, что для изученной пыльцы характерна большая степень полиморфизма и дефектности.

С помощью распространенного в аэропалинологии метода воздушных проб изучались особенности «пыльцевого дождя» в пределах Саратовской области и г. Саратова. Совместно с Саратовским областным аллергоцентром выявлены закономерности возникновения аллергических заболеваний и растения-аллергены. Результаты этих исследований легли в основу диссертационной работы Н.С. Гуриной.

За всю историю палинологических исследований на биологическом факультете научными сотрудниками, преподавателями, аспирантами, студентами было опубликовано более 300 работ, подготовлено более 150 специалистов-палинологов. Некоторые из них работают в крупных научно-исследовательских палинологических лабораториях. Так выпускница А.А. Чигуряевой, Л.П. Жарикова (Тимофеева) работает в г. Якутске в Центральной поисково-съемочной экспедиции, Н.В. Кулагина – в г. Иркутске в институте земной коры СО РАН, где ею защищена кандидатская диссертация. Т.Г. Семочкина успешно трудилась в г. Тюмени в отделении ЗапСиБНИГНИ. Е.Ф. Шаткинская возглавляла палинологическую лабораторию в НИИ геологии СГУ.

Палинологические исследования в НИИ геологии СГУ

В 1949 году в ИИИ геологии профессором В.Г. Камышевой-Елпатьевской была организована палинологическая лаборатория, руководство которой до 1975 года, осуществлялось кандидатом геолого-минералогических наук Е.Ф. Шаткинской, а впоследствие кандидатами геолого-минерологических наук

Е.Д. Орловой, Н.И. Кузнецовой и О.И. Пахомовой (Киселевой). Главным направлением работы этой лаборатории было стратиграфическое. Основной целью исследований являлось изучение перспективных на нефть и газ мезозойских и палеозойских отложений юго-востока Русской платформы и севера Европейской части Союза. С помощью палинологического метода решался один из главных вопросов геологической практики – расчленение миоценовых фаунистически немых толщ. Исследованиями лаборатории охвачен большой интервал геологического разреза от девона до квартера включительно.

Изучением пермских и юрских палинокомплексов Ставропольского Поволжья и Актюбинского Приуралья в 50–60 годы занималась Е.Ф. Шаткинская. Ею впервые были выделены палинокомплексы из нижнепермских (сакмарский, артинский и кунгурский ярусы), средне- и верхнеюрских отложений.

Е.Д. Орлова (1955, 1961, 1964 и др.) исследовала комплексы пыльцы и спор юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Проведена корреляция выделенных палинокомплексов с таковыми Западного Казахстана.

Л.М. Варюхиной (1955, 1958) для района г. Балаково приведена характеристика спорово-пыльцевых комплексов байосских, батских и келловейских отложений.

Описанию нижнемеловых комплексов различных участков Нижневолжского региона посвящены работы В.А. Бегучева (1964) и И.К. Петряковой (1967).

Палинокомплексы из отложений палеогена юго-востока Русской платформы изучены Т.С. Слободкиной.

С 1961 года в палинологической лаборатории НИИ геологии СГУ Н.Д. Коваленко, Н.И. Кузнецова и Л.С. Березовчук начали изучение неогеновых и четвертичных отложений Нижнего Поволжья и Оренбургского Предуралья.

Н.Д. Коваленко для нижнего, среднего и верхнего миоцена Приуралья выявлены характерные спорово-пыльцевые комплексы, а также выделены четыре пачки с эталонными палинокомплексами миоцена на территории Пензенской области и Мордовской АССР.

Кроме выше перечисленных сотрудников в лаборатории работали И.П. Кирячук, Т.В. Короткова, И.С. Макарова. В разные годы кандидатские диссертации защитили Л.С. Березовчук, Л.М. Варюхина, О.И. Пахомова (Киселева), Н.Д. Коваленко, Н.И. Кузнецова, Л.М. Медведева, Е.Д. Орлова.

Палинологические исследования лаборатории НИИ геологии позволили решить ряд принципиальных вопросов стратиграфии осадочных толщ фанерозоя. Основные результаты этих работ отражены в монографиях, палинологических отчетах, статьях. Работа велась в тесном контакте с такими ведущими специалистами страны, как Е.Д. Заклинская, В.П. Гричук, И.М. Покровская, Л.А. Куприянова, Н.А. Болховитина и др.

Признанием заслуг лаборатории в решении палинологических проблем явилась организация и проведение на ее базе V Всесоюзной и VII Всероссийской палинологических конференций (1985, 1993 гг.), в которых активно участвовали сотрудники лаборатории. К V ВПК коллектив

лаборатории опубликовал обзор литературы и аннотированную библиографию по палинологическим исследованиям юго-восточной части СССР за период 1904–1982 гг. Итоговой работой палинологов стало создание атласа «Пыльца и споры мезокайнозоя юго-востока Европейской части России».

Палинологи Н.И. Кузнецова, Н.Д. Коваленко, Л.С. Березовичук приняли участие совместно с геологами института в разработке унифицированной и региональной схем четвертичных отложений Нижневолжского региона, а также местной схемы четвертичных отложений Оренбургского Приуралья, принятых в 1984 году Межведомственная стратиграфическая комиссия.

Экономические перемены в стране вызвали резкое сокращение бюджетного финансирования, объема договорных работ и, следовательно, сокращения штата лаборатории: сейчас в ней работают всего два человека.

Палинологические исследования в Нижневолжском НИИ геологии и геофизики

В начале 60-х годов прошлого столетия в отделе стратиграфии и литологии НВ НИИГТ работали палинологи И.П. Наполов, Н.Н. Маркина, Л.А. Кононова. Позднее к ним присоединились Т.И. Завришенская и Г.М. Павленко. В настоящее время палинологическими исследованиями занимаются Л.М. Кухтинова и Л.В. Трусова.

Главными объектами изучения были полифациальные толщи мезозоя и палеозоя Прикаспийской впадины и прилегающих районов Восточно-Евразийской платформы. Наряду с разработкой стратиграфии разбуриваемых нефтегазоносных образований основной задачей палинологических исследований является обоснование возрастной принадлежности промысловогеофизических реперов и корреляции по литолого-геофизическим данным. Палинологи НВ НИИГТ активно участвовали в создании региональных и унифицированных стратиграфических схем девона, карбона, перми, триаса, юры и мела. Их определения, в качестве материалов, подтверждающих выделения и обоснование тех или иных стратонов, включены во многие научные отчеты НВ НИИГТ и коллективные монографии института. Большую роль в детальном расчленении сложных образований перми Прикаспийского региона сыграли работы Н.Н. Маркиной (1973). Ею обоснован казанский возраст соленосных отложений Оренбуржья (1978, 1986) в отличие от распространенного мнения о преимущественно кунгурском возрасте солей Прикаспия.

Палинологические исследования в Государственном Геологическом Предприятии СГГП «Нижневолжскгеология»

В начале 70-х годов прошлого столетия на территории Астраханско-Калмыцкого Прикаспия (АКП) и в Дальнем Саратовском Заволжье развернулись интенсивные геологоразведочные работы по поискам нефти и газа, строительных материалов и других полезных ископаемых. Большие объемы кернового материала, необходимость быстрого и оперативного

определения возраста разбуриваемых фаунистически немых толщ подсолевого, солевого и надсолевого мегакомплексов пород, а также необходимость создания детальной стратиграфической основы для литолого-геофизических корреляций потребовали создания в системе ГГП производственной научно-исследовательской палинологической лаборатории. Организация лаборатории и ее руководство были поручены к.г.-м.н. В.А. Бегучеву – известному специалисту по макро- и микрофлоре девона и мезозоя. После перехода В.А. Бегучева на преподавательскую работу руководителем лаборатории стала В.С. Белик.

В разное время в лаборатории работали следующие палинологи: исследованиями кайнозойских отложений занимались В.С. Белик, Л.П. Канаева, юры-мела – к. г.-м.н. З.В. Мархасева, Р.С. Федорова, триаса – Н.Н. Подгайная, И.Л. Тер-Асатурова, палеозоя – Г.И. Белова, Н.Н. Подгайная. Нанопланктон палеогеновых отложений юго-запада Русской платформы изучался В.А. Мусатовым, впоследствии перешедшим на работу в Нижневолжский НИИ геологии и геофизики и там защитившим кандидатскую диссертацию. Макерапию образцов пород и приготовление постоянных препаратов осуществляли техники Т.В. Самохвалова и Н.Б. Терентьева.

Результаты исследований коллектива лабораторий широко использовались в практике геологоразведочных работ ГГП и включены в многочисленные фондовые отчеты (1970–1994 гг.) и статьи.

В связи с тем, что главным объектом поисков нефти и газа являлись палеозойские толщи, большое внимание уделялось палинологическим исследованиям этих отложений. Первые сведения о палинологическом составе верхнекаменноугольных, нижне- и верхнепермских образований АКП принадлежат Г.И. Беловой. Ею описаны палинокомплексы оренбургского, сакмарского, артинского, кунгурского и казанского ярусов перми (Белова и др. 1974, 1975, 1978).

С 1976 года изучением миоспор девона, карбона, перми и нижнего триаса занималась Н.Н. Подгайная. Ею осуществлено детальное расчленение средне-верхнекаменноугольных отложений, шлифоидно-молассовых, битуминозных, проблематичной верхнеадинско-кунгурской и верхнепермско-триасовой толщ АКП с определением палинологических критериев выделения всех ярусов, а для карбона и нижней перми – выделение горизонтов унифицированной шкалы. Эти материалы вошли в региональные и унифицированные стратиграфические схемы карбона и перми АКП и Восточно-Европейской платформы. Создан атлас характерных палинокомплексов, карбона, перми и нижнего триаса, содержащий 47 таблиц с фотоизображениями 1200 миоспор из типовых разрезов. Кроме того, впервые для АКП по палинологическим данным по методике Л.В. Ровиной изучен микрокомпонентный состав и степень зрелости рассеянного органического вещества нефтегазоносных и нефтегазогенерирующих толщ и определено значение отдельных микрокомпонентов для восстановления палеофациальных и палеоклиматических обстановок (Подгайная, 1993 а, б). По результатам

перечисленных исследований защищена кандидатская диссертация Н.Н. Подгайной.

В 1991 году Н.Н. Подгайная приняла участие в работе Международного Геологического Конгресса по пермской системе, состоявшегося в г. Перми. Ее доклад впоследствии был опубликован в Трудах Геологического Конгресса в США (Podgainaja, 1994).

В 1994 году в связи с резким сокращением объема бурения и отсутствием финансирования палинологическая лаборатория ГГО «Нижневолжскгеология» была закрыта, богатая материально-техническая база разрушена, а сотрудники уволены.

После закрытия лаборатории Н.Н. Подгайная приложила все усилия к завершению незаконченных исследований. Ею выделены, описаны и иллюстрированы атласом миоспор одиннадцать палинозон башкирского, московского, касимовского и гжельского ярусов карбона. Палинозоны АКП сопоставлены с таковыми эталонного разреза Донбасса, а также с палинозонами Западно-Европейской унифицированной шкалы. Эта работа одобрена членами Международной комиссии по микрофлоре палеозоя С. Лобозяком (S. Loboziak, Франция) и Б.Оуэнсом (Owens, Англия) и опубликована во Франции (Podgainaya et all. 1996). Впоследствии палинозоны АКП были скоррелированы с ассоциациями Силезского угольного бассейна Польши (Подгайная, 2004).

В рамках программы «Биоразнообразие» изучалась история развития феномена стриатности миоспор фанерозоя. Выявлены особенности распределения стриатных миоспор во времени от силура до четвертичного периода. Установлена их индикаторная роль в определении экологических обстановок и этапности развития палеофлор (Подгайная, 1993, 2004 а, б).

Специалисты палинологических лабораторий г. Саратова активно участвовали в работе Всесоюзного и Всероссийского Палеонтологических Обществ, выступали с докладами на Межведомственных геологических совещаниях, различных геологических и палинологических конференциях, Международных Конгрессах. Пользовались консультациями ведущих специалистов страны.

Обзор литературы и развернутые аннотации палинологических работ по юго-востоку Европейской части СССР, вышедших в свет с 1904 по 1982 год, смотри в кн.: Палинология верхнепалеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений юго-востока Русской платформы. Саратов, 1985.

Литература

Белова Г.И., Левина В.И., Степанов В.В. К вопросу об объеме верхней перми в Астраханско-Калмыцком Прикаспии // Геологическое строение и полезные ископаемые Нижнего Поволжья. Саратов: 1978. Вып. 3. С. 28-32.

Белова Г.И., Левина В.И., Степанов В.В. Расчленение и корреляция нижнепермских подсолевых толщ Астраханского Прикаспия по данным палинологии // Основные вопросы палинологии перми и триаса СССР. Белова

Г.И. о возрасте пермских отложений Каракульского вала // Геология и полезные ископаемые Калмыцкой АССР. Элиста: 1974. Вып. 2. С. 40-43. Сактыквар: 1973. С. 10-11.

Белова Г.И., Левина В.И., Степанов И.И. Палинологическая характеристика нижнепермских отложений Астраханского Прикаспия // Геологическое строение и полезные ископаемые Нижнего Поволжья. Саратов: 1975. Вып. 1. С. 82-89.

Замаренов А.К. Седиментационные модели подсолевых нефтегазоносных комплексов Прикаспийской впадины. М.: Недра, 1986. 137 с.

Киселева О.И., Орлова Е.Д. Развитие палинологии в Саратовском государственном университете им. Н.Г. Чернышевского. Л. Палинологии России (справочник) М.: ИГиРГИ, 1999. С. 105-106.

Кононов Ю.С. и другие геолого-геофизические модели и нефтегазоносность палеозойских рифов Прикаспийской впадины. М.: Недра, 1986. 140 с.

Маевский В.В., Соколов О.Г. Морфология пыльцы рода Жабрица на Юго-востоке Европейской части СССР/ Вопросы прикладной биологии растений. Саратов: Изд. СГУ. 1979. С. 35-37.

Маркина Н.Н. Значение палинологических исследований для биостратиграфии нижней перми и триаса СССР. Сыктывкар, 1986. С. 67-76 – Деп. в ВИНТИ № 4839-В 86.

Маркина Н.Н. Палинологическое обоснование и корреляция дробных стратиграфических подразделений галогенной формации Прикаспийской впадины и ее северного и северо-западного обрамления // Современное значение палинологии для стратиграфии. Л.: 1978. С. 51-52.

Маркина Н.Н. Спорово-пыльцевые комплексы и их значение для стратиграфического расчленения и корреляции перми Саратовского Поволжья и сопредельных территорий юго-востока Русской платформы // Основные вопросы палинологии перми и триаса СССР. – Сыктывкар, 1973. С. 12-13.

Подгайная Н.Н. Новое о феномене стратиности // Палинология и проблемы детальной стратиграфии. Тез. докл. VII ВПК. Саратов, СГУ 1993 в. С. 68-69.

Подгайная Н.Н. Опыт прогнозной оценки пермских нефтегазоматеринских толщ Прикаспия по палинологическим данным // Палинологический метод в геологии. М.: ИГиРГИ, 1993 б. С. 145-151.

Подгайная Н.Н. Особенности эволюции основных типов стратиности миоспор фанерозоя // Стратиграфия. Геолог. корреляция. 2004. Т. 12. № 3. С. 12-25.

Подгайная Н.Н., Курышева А.Д. Прогностические аспекты палинологических исследований в нефтегазовой геологии // Геология и разведка. №4, 1993. С. 75-82.

Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Л.: 1988. Каменноугольная система. Пермская система. Схемы. Л.: 1990.

Podgaiinaya N.N. On the problem of dividing the Permian System into series based on palynologis data // Contributions to Eurasian Geology, 11B, Papers

presented at the International Congress on to Permian System of the World, Perm, Russia, 1991, Part III, Earth Sciences and Resources Institute, University of South Carolina, University of Utah/. 1994. P. 67-71.

Podgainaya N.N., Loboziak S., Owens B. Assemblages of Middle and Upper Carboniferous zonal miospores from the South-Western Precaspian Depression, Russia // Bull. Center Rech/ Explor. Prod. Elf Aquitaine. 1996. V.20. №1, P. 91-129.

УДК 56:581

ИЗ ВОСНОВИНАНИЙ О ПРОФЕССОРЕ А.А. ЧИГУРЯЕВОЙ И О ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ БУДНЯХ И ПРАЗДНИКАХ

Н.Н. Подгайная

Государственное геологическое предприятие «Нижнекамскгеология», г. Саратов

Впервые о науке палеонтологии и профессоре Анастасии Андреевне Чигуряевой я услышала от бывшего студента геологического факультета Виктора Москальчука, переведенного на биофак в связи с закрытием на геологическом факультете отделения нефтяников. Этот рассказ мне запомнился и, когда пришло время распределения по кафедрам, я постаралась попасть на кафедру морфологии и систематики растений в группу А.А.Чигуряевой. Желающих стать палеонтологами набралось 7 девушек: Нина Бутина, Алла Ванюшина, Галина Гайдамаченко, Галина Павленко, Ирина Петрякова, Нелли Подгайная, Людмила Тимофеева.

Профессором оказалась довольно суровая, неулыбчивая, с нервным лицом женщина средних лет. Она прочитала нам краткий вводный курс, и у нас начались практические занятия. Нас учили различным методам мациерации образцов пород, ацетолизному методу обработки современной пыльцы, различным способам приготовления препаратов и технике микрокопирования. Занятия вела очень доброжелательная и внимательная ученица, и помощница профессора Клавдия Васильевна Воронина. Нам открылся совершенно неведомый и невидимый мир красоты и гармонии. Споры и пыльца каждая по своему удивительно окрашены, устроены и красивы.

Вскоре А.А.Чигуряева предложила нам на выбор целый ряд будущих дипломных работ. Тут были темы и стратиграфического порядка, по морфологии миоспор и по появившемуся в то время новому направлению – мелиссоналеонтологии. Именно в рамках мелиссопалинологии мне досталась тема «Палинологический состав пчелиных обножек».

По окончания экзаменационной сессии началась подготовка к преддипломной практике. Каждой из нас профессором было определено место для производственной практики. Подробно было рассказано об особенностях предстоящей работы, о людях, с которыми мы столкнемся и много других практических и житейских советов. Я была направлена на пасеку в Золотой долине в окрестностях г. Саратова. Мне предстояло в течение всего июля через день посещать пасеку и отбирать обножки у прилетающих к ульям пчел, а на другой день в лаборатории делать ацетолиз собранного материала. Анастасия

Андреевна очень строго следила за планомерностью сборов и порой журтила за проявляемую мной торопливость.

Осенью 1960 года начался наш последний университетский год. Анастасия Андреевна требовала, чтобы мы постепенно, без спешки и добросовестно готовили свои дипломные работы. Микроскопы для нас освобождались по вечерам после ухода сотрудников спорово-пыльцевой лаборатории. Мы подсчитывали, зарисовывали и определяли ископаемые и современные споры и пыльцу. Наши определения тщательно проверяли Анастасия Андреевна и Клавдия Васильевна. Запомнился один комический эпизод наших преддипломных вечерних бдений. Засиделись в гербарии допоздна, т.к. в тот вечер нам хорошо работалось. Но постепенно все стали изнемогать от голода. Еды ни у кого не осталось. Мы смеялись и дурачнем старались унять муки голода. Но голод не проходил, а на окне между рамами стояла и манила к себе наши взгляды 3-х литровая банка с маринованными грибами. Не помню, как мы решились, но скоро банка была открыта, а грибы моментально проглоchenы. А утром следующего дня все были расстроены и угнетены, т.к. узнали, что грибы были куплены в буфете для Анастасии Андреевны. С трепетом мы ждали неминуемой расплаты, изнемогали от вины и невозможности возместить потраву. Но нас простили без гнева, не сказав ни слова упрека.

Быстро пролетели университетские годы, защита, и вот мы – молодые специалисты с дипломами на руках. Думали, что расстаемся надолго, а то и навсегда. Но в 1962 году многие из нас – «детей гнезда Настасьи», как мы себя называли, постепенно опять собирались в лаборатории под ее крылом. В то время началась 200-тысячная геологическая съемка территории СССР и в лабораторию из Казахстана и Прикаспия стало поступать много кернового материала для определения возрастной принадлежности отложений. Поэтому потребовались палеонтологи и А.А. Чигуряева пригласила на работу нас, своих бывших выпускников. Состав лаборатории расширился до 25 человек. Все мы были молодые и беззаботные люди. Работалось весело и хорошо. Мы исследовали мезо-кайнозойские образцы пород. В перерывах между работой было много интересных бесед на самые разные темы, шуток, смеха, розыгрышей. Это было время «Хрущевской» оттепели. После долгого «Лысенковского» гната, начался подъем генетики и всей биологии вообще. Появились много новых публикаций. С какими переживаниями читали мы статью академика А.Л. Тахтаджяна о судьбе Н.И. Вавилова. Мы стали лучше понимать, почему некоторые из наших педагогов такие скрытные и немногословные. Но минуты грусти у нас проходили быстро и опять разгорались шумные споры и тогда из-за шкафов появлялась профессор и призывала нас к порядку. Иногда кое-кому здорово доставалось, но ни разу не были применены строгие административные взыскания.

Постепенно нам стал открываться широкий круг научных интересов нашего шефа: палеонтостратиграфия, аэро-, марино-, мелиссопалеонтология, генетическое, эволюционное, популяционное, морфологическое и систематическое направления палеонтологии и многое другое. К сожалению не

все нашло полное отражение в публикациях. Тогда очень трудно было опубликоваться. Наша Настя (так ласково мы ее называли) любила приговаривать: «Это так интересно!» Она была талантливым и разносторонним человеком. Однажды она мне поведала, как, будучи аспиранткой, на спор, без словаря, довольно быстро, публично перевела текст с незнакомого ей языка. Выручили блестящие аналитические способности и умение сосредоточиться. Ее научные занятия и любовь к палеонтологии осложнялись непониманием самых близких людей.

Ей часто вспоминался случай, когда она сидела в яме на торфянике и отбирала пробы для диссертации, а ее муж, стоя на краю ямы, ругал ее и требовал прекращения ее занятия. Однако, несмотря на эти трудности, она защитила кандидатскую и докторскую диссертации и вырастила двух прекрасно образованных сыновей. Один сын был философом – преподавателем кафедры философии СГУ, другой – архитектором-проектировщиком.

Вопреки внешней суровости и нелюдимости Анастасия Андреевна любила молодежь и живо интересовалась всеми напоми делами. Какие у нас были кафедральные дни (когда она стала зав. кафедрой), доклады, конференции, защиты диссертаций, какие праздники!

С каким наслаждением мы украшали наш любимый гербарий к новогоднему празднику, как изобретали необыкновенные блюда к торжественному праздничному застолью. Вспоминается, как однажды, на 8 марта наши парни - Игорь Наполов, Володя Дайковский, Владик Маевский, Толя Забалусев на больших салазках привезли огромный торт! Конечно пели, танцевали, влюблялись! Запомнился один такой вечер на квартире у шефа, а также выезд в лес в окрестностях ее дачи. Тогда мы съели целый тазик салата из будры плющевидной!

Анастасия Андреевна очень любила экспедиционные поездки, в различные районы области. Собирался гербарный материал, изучалось флористическое биоразнообразие района, собирались почвенные и воздушные пробы «пыльцевого дождя» и много других интересных материалов. Анастасия Андреевна была неутомимый ходок. Помню заливные пойменные луга Медведицы, буйно цветущее разнотравье и тучи гнуса. Нас просто заедали комары и мошки и мы не знали, как отбиться от них. А наша Настя спокойно шла и гнус ее не трогал!

Есть поговорка: «Нельзя научить, можно научиться». О том сколь многому я научилась в университете и у Анастасии Андреевне я поняла, когда перешла на работу в палеонтологическую лабораторию производственного геологического объединения (ПГО) «Нижневолжскгеология». В ПГО тогда осуществляли интенсивные геологоразведочные работы по поискам нефти и газа на территории Астраханско-Калмыцкого Прикаспия. Бурение производилось до 5 тыс. м и глубже. Главным объектом для поисков был верхнепамозойский комплекс пород. Изучением именно этих отложений мне пришлось заниматься. Для меня это был совершенно новый объект. Но, палеонтологическими методами исследования, я преодолела все трудности, связанные с разногласиями с геологами в оценке возрастной принадлежности

отложений и доказала правильность своих датировок. Кроме датировок геологов интересуют и палеофациальные, палеоландшафтные, палеоэкологические, палеоклиматические обстановки и прогнозные оценки рассеянного органического вещества (РОВ), содержащегося в породе. По всем эти вопросам палеонтологические исследования могут дать изрядную, а порой просто уникальную информацию. Ведь органомацерат, полученный в результате химического растворения породы, есть ни что как матрица, содержащая информацию обо всех природных процессах, происходивших во время накопления вмещающих осадков. И тут я поняла, почему наш профессор так интересовалась «немыми» препаратами, т.е. препаратами не содержащими миоспор. Ведь немых образцов в природе вообще нет!

Из каждого образца опытный исследователь может извлечь ценную информацию. В опытных руках палеонтологический материал подобен природному алмазу в руках искусного гравильщика! Как тут опять не вспомнить любимое Настино: «Это так интересно!»

Когда я, добивалась детального стратиграфического расчленения изучаемых толщ, мне помогал метод построения схем распространения палеонтологических таксонов по глубинам. Этот метод широко применялся А.А. Чигуряевой при исследовании мезо-кайнозойских толщ. Особенно хорошо этот метод зарекомендовал себя при выделении и описании мою палинозон среднего и верхнего карбона.

При воссоздании палеоклиматических, палеоэкологических обстановок мне очень помогали наблюдения за изменениями морфологического строения миоспор, фиксация уродливых форм. Первые навыки подобных исследований я получила, выполняя задания А.А. Чигуряевой по измерению и биометрической обработке пыльцы многих родов и видов, собранных в разных районах СССР. Тогда мне необходимо было также отмечать мономорфизм, диморфизм, полиморфизм видов, а также подсчитывать уродливые зерна, для установления аномиктических видов. Эти исследования частично отражены в публикациях А.А. Чигуряевой. Тератоморфность палиноморф А.А. Чигуряева связывала с глубокими нарушениями ядерного вещества, вызванными резкими изменениями среды обитания.

Еще в студенческие годы меня поразила статья А.А. Чигуряевой о пыльце вельвичиевых, с которой она сравнивала пыльцу пермских *Vitatina*. С тех пор я с особым пристрастием всегда обращала внимание на полосатые миоспоры. С годами эти наблюдения были отражены в серии публикации по истории развития феномена стриатности миоспор фанерозоя. Мной было установлено, что первые полосатые (стриатные) миоспоры появились в конце силура, когда началось формирование наземной флоры экологических обстановок, а также изучены особенности эволюции и морфогенеза стриатных миоспор фанерозоя. Эта работа была награждена в 1994 году премией Академии Естественных наук и фонда Д. Сороса.

Так на протяжении всей моей трудовой жизни незримо мне помогали ненавязчивые уроки А.А. Чигуряевой. Именно ей я обязана своим пожизненным увлечением палеонтологией.

В последние годы жизни Анастасии Андреевны я несколько раз встречала ее в сквере на улице Рахова, и каждый раз она спрашивала меня, не защищалась ли я, хотя в то время я еще и не собиралась защищаться. Кандидатскую диссертацию я защитила в 1988 году, уже после ухода моего мудрого профессора. Я не успела поблагодарить ее за науку. И вот теперь этими воспоминаниями я хочу исправить свою ошибку. Лучше поздно, чем никогда...

УДК 59.089 (56.074.6)

КОЛЛЕКЦИЯ ПАЛЕОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ КАМЫШИНА НА КАФЕДРЕ БОТАНИКИ КГУ

М.А. Андреева

Казанский государственный университет, г. Казань

В природе редко встречаются такие ископаемые флоры, где каждый образец является ценной находкой и несравненным музеинм экспонатом. Своим появлением в палеоботаническом музее кафедры ботаники Камышинская флора обязана замечательному ученому и человеку профессору Владимиру Исааковичу Баранову (1889–1967). Он возглавил кафедру в 1932 году и проработал здесь до конца своей жизни. Результатом его экспедиционных поездок и сборов и явилось создание палеоботанического музея. Особая гордость музея — коллекция палеоценовой флоры Камышина. Во всем мире существуют лишь четыре подобные коллекции — в Волгоградском краеведческом музее, в Санкт — Петербурге, в Московском Геологическом институте и у нас, в КГУ.

Отметим, что Камышинская флора является самой древней среди палеогеновых флор России.

История изучения данной флоры тесно связана с именами таких ученых, как R. Murchison, H. Goerppert, E.W. Ветту, Н.А. Trautschold, А. П. Павлов, И. В. Шалибин и многих др.

Новый этап в изучении флоры Нижнего Поволжья связан с именем В. И. Баранова, о котором мы уже говорили выше. В 1949 году он собрал здесь большой материал для своей коллекции. В связи с разработкой кварцитовидных песчаников горы Уши Казанский Государственный университет в 1954–1955 гг. организует новые поездки в Камышин. В составе последней экспедиции принимала участие О.М. Мокшина. Во время этой поездки она сделала большой сбор отпечатков растений, хорошо дополнивших предыдущие коллекции. В составе этой коллекции были определены несколько новых видов, ранее неизвестных во флоре Уши.

Мы, со своей стороны, попытались внести свой вклад в эти интересные исследования, проведя типательную ревизию коллекции флоры Камышина, имеющейся на кафедре ботаники КГУ в 1998–2005 гг.

Особо следует сказать о классификации ископаемых растений. Сложность состоит в том, что распространено множество самых разных

классификаций ископаемых растений, которых придерживаются разные авторы. Например, В.И. Баранов (1952–1959), А. Л. Тахтаджан (1982), Н. М. Макулбеков (1977) и многие другие следуют традиционно принятой системе, когда определяемое ископаемое растение относят к вымершему или одному из современных семейств, обнаруживая некоторые разногласия лишь на уровне отделов. Henry N. Andrews, в своей работе (1961) приводит собственную классификацию. С.В. Мейен (1991) высказывает озабоченность этими обстоятельствами. “Только когда, когда развиваются до необходимого уровня все органы, можно сказать “Это сосна (дуб, капуста)” — пишет он. Иначе говоря, ископаемое растение только тогда можно отнести к определенному таксону, когда у нас есть в наличии все его органы (что большая редкость), а не по одному только отпечатку листа, даже если этот отпечаток очень похож на представителей какого-либо семейства или класса. Мейен предлагает свой выход из подобной ситуации, осторожно относясь к порядкам и семействам, и при малейшем сомнении оперируя понятиями сателлитные роды, форм — роды и форм — виды.

Мы также решили придерживаться данного взгляда, и, чтобы не усиливать путаницы в классификации ископаемых растений, описываем наши образцы как форм — виды. Приверженцы иных точек зрения могут сами продолжить классификацию, отнеся их к определенному семейству или классу, пользуясь соответствующей литературой.

Всего проанализировано 568 образцов, из них 418 отпечатков листьев на камне, 69 образцов древесины, 56 отпечатков на камне, представленных в виде негативов на стекле, 3 плода *Oxycarpia bifaria* и др. Определено 509 образцов.

Далее мы остановимся на самых интересных видах:

По количеству отпечатков в палеоценовой флоре Камышшина преобладают *Ushia* (283 экз., около 50% от общего количества образцов в нашей коллекции). Это вымерший род, введенный искусственно А.А. Колаковским и объединивший в себе множество сходных по внешнему облику орган-родов, отнесенных в настоящее время к семейству буковых. Следует отметить полиморфность данного вида — размеры отпечатков, детали жилкования листьев сильно варьируют. Тем не менее, мы не сочли возможным выделять новые вариации и виды, объясняя подобный разброс признаков присутствием в нашей коллекции различных возрастных генераций листьев *Ushia*. Так, более крупные листья с толстыми жилками и многочисленными их ответвлениями — более старые; мелкие, с прямыми базальными жилками, без промежуточных, с одним — двумя ответвлениями или без них — молодая генерация.

Отпечатки листьев с вариациями известны из палеоцен — среднезоценовых отложений Нижнего Поволжья, Южного Урала, Казахстана, Сезанна, Гелиндена, многих других районов. По последним данным (Mai, 1995), отпечатки листьев *Ushia* описаны даже для палеоцена Гренландии и Шпицбергена.

Очевидно, это были высокие деревья, составляющие первый ярус палеоценового леса Поволжья и вышеупомянутых регионов.

На втором месте (76 экз., около 13%) – группа растений, также не имеющих аналогов в современной флоре, загадка которых не раскрыта до сих пор. Это так называемые «растения неопределенного систематического положения». Эти растения мы отнесли к трем родам – *Dewalquea*, *Dihotoma*, и *Oxycarpia*.

Dewalquea по традиции считается спутником ушиевых лесов. Но это единственное утверждение, с которым согласны большинство палеоботаников. Систематическое положение и внешний облик этого растения вызывает многочисленные споры. Некоторые сближают с *Heleborus* (сем. лютиковых). Но в таком случае это должно было быть травянистое растение, что исключается, так как у большинства отпечатков как данной коллекции, так и других, кожистая текстура, что придает им сходство с листьями древесных пород. Поэтому считают более правильным соотносить вид с *Aralia*, листья которых также сложные, и, кроме того, встречаются как кустарниковые, так и древесные формы.

Dihotoma problematica – не менее спорные образцы нашей коллекции. Данный вид был впервые введен Павловым, затем упоминается в трудах А.Н. Краснова (1910) и В.И. Баранова (1959). Более полное описание его Владимир Исаакович дает в одной из своих рукописей: "...Близ г. Камышина в песках встречаются ... достигающие в длину до 20 см цилиндрические палочки, формой похожие на корни панданусов или воздушные корни мангровых. На шлифах определенной структуры не обнаружено, предполагаем, что это паренхимная ткань, следовательно, делаем предположение, что перед нами корни панданусов..."

Однако многие ученые не согласны с этим утверждением. В 2003 году автор, работая с коллекциями ГИН РАН, ПИНРАН и музея им. Вернадского в Москве, консультировалась по этому вопросу со многими палеоботаниками. Так, М.А.Ахметьев считает, что часть данных образцов скорее напоминает воздухоносные корни растений, характерных для мангровых зарослей, а часть – минеральной природы, представляет собой ходы десятиногих раков палеоценена. Макулбеков согласен с нерастительным происхождением данных образцов и относит их к роду *Teredo* sp., которые обозначает как ходы древоточцев. Мы, в свою очередь, тщательно проанализировав всю совокупность образцов, этикетированных Барановым и Мокшиной как *Dihotoma problematica*, сочли вероятной следующую ситуацию: образцы, описанные как цилиндрические палочки различного диаметра, и комплектные им образцы с отверстиями соответствующего диаметра, мы относим к группе *Dihotoma*, так как это действительно напоминает корни, или несколько тканей корня. Более сложные по очертаниям и формам образцы мы отнесли к группе *Teredo* sp, согласно мнению Ахметьева и Макулбекова.

Oxycarpia bifaria – загадочный плод флоры Камышина. Вымерший род. Таксономическое положение этих плодов с момента первоописания в 1875 году так и остается нерешенным. Было много предположений, не имеющих достаточного обоснования. Сам Trauteshold относил их к плодам *Dryophyllum*, не имея на это никаких доводов; они лишены признаков плодов буковых, а

каштанодуб является промежуточным звеном в развитии дубов-каштанов. Палибин, на том основании, что на некоторых отпечатках видны два столбика завязи, полагал, что здесь идет речь о растении из семейства Hamamelidaceae, однако крупнейшая исследовательница плодов и семян Е. М. Reid не согласна с этим. В свою очередь, А.Н. Криштофович считает *Oxycarpia* семенем какого-либо плода, или плодиками из соплодия. Наконец, последнюю, более современную версию, выдвигает Макулбеков. Он предполагает, что данное ископаемое не что иное, как фруктификации доминанта флоры – рода *Ushia*. Однако все это не более чем версии, и загадка этого редкого вида до сих пор не разгадана.

Третье место в нашей коллекции занимают ископаемые остатки семейства лавровых (18 экз., около 4%). Они представлены здесь пятью родами, большинство из которых имеют аналоги в современной флоре. Вероятно, это были небольшие деревья или кустарники, составляющие второй ярус ушиевого леса Камышина.

Интересна также небольшая группа растений, отнесенных к семейству чайные. Следует отметить, что Баранов и Мокшина в 1956 году описали эти образцы как *Magnolia sukatsevii*, но Макулбеков отметил, что среди ископаемых и современных *Magnolia* до сих пор неизвестны зубчатые листья. Поэтому описываемые листья он отнес к орган-роду *Ternstroemiacites*, по аналогии с современным родом *Ternstroemia*.

Образцы, описываемые Барановым как *Magnolia putivlensis*, Макулбеков переопределяет как *Ficus mirczisonii*, основания для подобного шага приведены нами выше.

Но, вместе с тем, в нашей коллекции представлен и род *Magnolia*. Листьям, отнесенными нами к *Magnolia sukaczewii*, присущи большинство признаков, характерных для листьев современных аналогов этих растений. Интересен также вид, впервые приведенный для данной флоры Мокшиной, обозначенный ею как *Evolypus katyschinensis*. Следует заметить, что виды *Evolypus* встречаются в палеогене Гренландии и Европы, для данного региона этот род довольно необычен. В.И. Баранов впервые обозначил для данной флоры виды кустарников - *Butelia oblongifolia* и *Viburnum giganteum Sap var. uralensis*.

Что касается определенного нами отпечатка листа *Trocodendroides*, данный род не приводился ранее исследователями для данной флоры. Но он известен с нижнего мела и довольно распространен в палеоценовых отложениях Европы и Дальнего Востока. Современный аналог - *Trocodendron aralioides*, произрастает в Японии, где приурочен к буковым или смешанным лесам (Тахтаджан, 1980). Род *Ulmis*, который мы определили для данной флоры, уже в палеоцене начинает распространяться по флорам Европы и Америки.

Интересны остатки *Posidonia volgensis*, современные аналоги которой – морские травы, полностью погруженные в воду. О достаточно хорошем увлажнении свидетельствует и другое однодольное растение, сведений о котором во флоре Камышина до сих пор не приводилось. Это половинка ископаемого плода, определенного нами как *Nypa sp.*

Голосеменные в нашей коллекции представлены исключительно древесиной (49 экз., около 9%), определенной как *Cupressinoxylon belgica*. Однако нужно отметить, что, согласно данным коллекции Краснова, для флоры Камышина определяются и такие виды, как *Pinus elliptica* (отпечаток шишки).

Царство грибов представлено здесь паразитическим грибком *Sclerotium cinnamomi*, отчетливые следы заражения которым видны на образце как нашей коллекции, так и экземпляре коллекции, хранящейся в МГРИ.

Литература

Баранов В. И. Итоги изучения ископаемых третичных флор СССР за 35 лет (1917 — 1935) // Уч. зап. КГУ т. 114 кн.4, 1954. стр. 11, 22-33

Баранов В.И., О чём говорят песчаники Камышина и пески Ергеней. Сталинград, 1952. с. 3-21.

Баранов В.И. К познанию палеоценовой флоры Камышина // В сб.: Академику В.Н.Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М., АН СССР, 1956. С. 64-69.

Баранов В.И. Этапы развития флоры и растительности в третичном периоде на территории СССР. Москва, 1959. с. 22-31

Жизнь растений. Т.5(1). Цветковые растения. / Под ред. А. Л. Тахтаджана, М. 1980. 229 с.

Ископаемые цветковые растения СССР / Под ред. А. Л. Тахтаджана. Ч. 1. М. 1974. 188 с; 1982. Ч. 2. 217 с.

Краснов А.Н. Начатки третичной флоры юга России. Харьков. 1910.

Макулбеков Н.М. Палеогеновые флоры Западного Казахстана и Нижнего Поволжья. Алма-Ата, 1977. 233 с.

Мейен С.В. Некоторые теоретические проблемы палеоботаники. Москва. 1991. 244 с.

Andrews, Henry N. Studies in paleobotany. New York and London, 1961. 385 с.

Mai D. Tertiare vegetationsgeschichte Europas. Jena, Stuthgart, New York, 1995, 691 с.

УДК 561:551.781.5

ПОЛВЕКА ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ БУРЫХ УГЛЕЙ СЕЛА ПАСЕКОВА (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛ., МИХАЙЛОВСКИЙ Р-Н)

С. В. Викулип

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

Пасековская позднеэоценовая-раннеолигоценовая флора — одна из важнейших третичных флор Европейской России. Она представляет собой переходный этап от субтропических к теплоумеренным флорам палеогена. Сохранность комплекса растительных остатков (пыльца, отпечатки листьев с фитолеймами, карпоиды, древесины) из бурых углей пасековского карьера

(координаты $49^{\circ} 45'$ с.ш., $39^{\circ} 48'$ в.д.) – очень высокая, что позволило мне в результате комплексных палеоботанических исследований последних 20 лет провести достоверную реконструкцию ранне-третичной флоры и растительности юга Центральной России (Vickulin, 1999). Фитоценологическая растительная группировка, существовавшая на юге Воронежской обл. около 40 млн. лет назад, представляет собой древний вариант раннепалеогеновый ассоциации *Taxodium balticum* – *Nyssa* – *Alangium* – *Epacridicarpum rossicum* – *Arcosupophyllum helveticum* / *A. firmum*, возникшей в связи с отступанием европейского эпиконтинентального моря в раннем олигоцене. Это были таксодиево-ниссовые болота с обилием вечнозеленых видов и с усилившимся (по мере похолодания) к концу олигоцена теплоумеренным элементом (*Sorbus*, *Rorippa*, *Acer*).

Примечательно, что одно из первых палинологических опробований бурых углей пасековского разреза было проведено А. А. Чигуряевой (1956: 17, 18) по образцам «углистых глин», залегающих, в интерпретации Я. М. Ковалия (1940), между песками pontического яруса и глауконитовыми осадками харьковского яруса, датируемые им верхним олигоценом (полтавский ярус). Чигуряева обнаружила: остатки грибов в виде конидий и спор; споры *Polypodiaceae*, *Schizeaceae*; пыльцу *Pinus*, *Abies*, *Tsuga*, *Cupressaceae*–*Taxodiaceae*, *Glyptostrobus*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Palmae*, *Gramineae*, *Monocotyledoneae*, *Myrica*, *Pterocarya* пятнистые и трехпоровые, *Carya*, *Betula*, *Corylus*, *Alnus*, *Fagus*, тип *Quercus*, *Quercus*, *Ulmaceae*, *Zelkova*, *Ulmus*, *Celtis*, тип *Proteaceae*, *Cercidiphyllum*, тип *Lindera*, тип *Magnolia*, тип *Liriodendron*, тип *Platanus*, *Plex*, *Acer*, тип *Sapindaceae*, *Tilia*, *Thymelaeaceae*, *Punica*, *Nyssa*, *Myrtaceae*, тип *Hedera*, *Ericaceae*, *Dyospyros*, *Ligustrum*, *Oleaceae*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Lonicera*. К сожалению, в своих выводах о возрасте пасековских бурых углей и углистых глин (они залегают в основании угольной толщи – С. В.) А.А. Чигуряева руководствуется устаревшими ныне представлениями Ковалия (1935, 1939, 1940, 1950) о полтавском ярусе и на его ошибочном мнении о том, что флора Пасекова одновозрастна флоре Змиева, Харьковская обл. (позднеолигоценовой). Коваль ошибочно считал, что «флора Змиева (по отпечаткам) содержит в себе 80% флоры Пасекова. Однако, по мнению А. Б. Стотланда (устное сообщение, 1986), Чигуряева делает выводы, касающиеся не Пасекова, а «полтавской» («волынской») и тургайской флор в целом. Кроме того, возможности спорово-пыльцевого анализа в 50-е годы были ограничены сравнительно с современными. Вместе с тем, целый ряд определений пасековской пыльцы, сделанный Анастасией Андреевной нашел свое подтверждение в последующих работах по флоре Пасекова. Так, блестящие подтвердились последующими полувековыми исследованиями ископаемой пыльцы (Е. Д. Заклинская, Л. А. Панова, А. А. Михелис, А. Б. Стотланд), отпечатков и фитолейм листьев (С. В. Викулин) и карпоидов (П.И. Дорофеев, К. П. Проскурин, Викулин) наличие в этой флоре таксонов кипарисовых, таксодиевых, лавровых, кленов, сапиндовых, ниссы, миртовых, вересковых, обозначенных Чигуряевой ранее как: *Cupressaceae*–*Taxodiaceae*: *Glyptostrobus*,

Taxodium, Sequoia, различные *Fagaceae* (*Fagus, Quercus*, тип *Quercus*), тип *Lindera, Acer*, тип *Sapindaceae, Nyssa, Myrtaceae, Ericaceae*.

Пыльцу и споры «из верхнего, среднего и нижнего отделов» бурого угля пасековского карьера изучала также Е. Д. Заклинская (1953: 61 – 63). Она совершенно справедливо характеризует флору как промежуточную между тропической эоценовой и умеренной миоценовой. Согласно ее выводам пыльца древесных растений из Пасекова характеризует «лесной тип растительности, обычный для средне - и верхнеолигоценовой флоры Волыни, Подолии и Харькова (Заклинская, 1953: 60). В составе палинофлоры были определены разнообразные хвойные: *Keteleria, Abies, Picea*, виды *Pinus, Dacrydium, Podocarpus, Tsuga, Taxodium*, виды *Sequoia, Cryptomeria, Cupressus, Chamaecyparis, Libocedrus, Torreya*; цветковые: *Laurus*, 2 вида *Myrtaceae, Magnolia, Palmae, Ericaceae, Olea, Ilex, Cornus, Moraceae, Capparis, Aralia, Vitis, Cotinus, Rhus*, 2 вида *Nyssa, Carya, Juglans, Pterocarya, Engelhardtia, Platycarya*, виды *Quercus, Pasania, Fagus, Castanea, Myrica, Carpinus, Ostrya, Betula, Corylus, Alnus, Ulmus, Acer, Liquidambar, Pirolaceae (?)*, *Rosaceae, Urticaceae (?)*, *Ranunculaceae, Umbelliferae, Leguminosae, Caprifoliaceae, Staphyleaceae, Sapotaceae, Puniceae, Potamogeton, Myriophyllum, Sparganiaceae*, а также папоротники – *Polypodiaceae, Lygodium, Ophioglossum*. Заклинская отмечает, что наряду с нарастающими от 2-8 % до 15-20% (в направлении снизу – вверх угольной залежи) теплоумеренными тургайскими элементами флоры (*Betulaceae/Fagaceae*), до самого верха угольной линзы сохраняется участие таких парапротических форм как *Myrtaceae, Palmae, Staphyleaceae, Lauraceae* и др. термофилов, что свидетельствует о том, что полная смена тропических форм, широко распространенных в эоцене, и исчезающих в миоцене, еще не произошла».

В 1965 г. в монографии В. П. Семёнова «Палеоген воронежской антеклизы» были опубликованы данные палеопалинологического анализа пасековского бурого угля, проведенного Л.А. Пановой: *Pinus ex genus Haploxyylon, Pinus ex genus Diploxyylon, Taxodiaceae, Sequoia sp., Quercus cf. glauca Thunb., Quercus. cf. converta Boitz., Castanea sp., Castanopsis sp., Ilex sp., Triatropollenites myricoides Kremp, Tricolpopollenites microhenrici ub. sp. intrabaculatus R. Pot.* Этот комплекс, по заключению Пановой, типично верхнеэоценовый, близкий комплексам киевской свиты Украины и чеганской свиты Приаралья (Семёнов, 1965: 185; 1972: 202—229).

В 1980 г. М.Я. Бланк, В.Ю. Зосимович и А.А. Михелис в статье «О верхнеэоценовых и олигоценовых образованиях Северо-восточной Украины» также приводят палеопалинологические сведения по исследованию «бурых углей на границе киевской и харьковской свит в Пасековском карьере» (Бланк, Зосимович, Михелис, 1980: 29). По данным Михелис «группа спор представлена только единичными зернами *Polypodiaceae* и *Sphagnum*; группа голосеменных обильна по содержанию и представлена в основном пыльцой семейства *Pinaceae* и *Taxodiaceae*: *Pinus*, spp., *Picea* spp., *Abies* spp., *Sequoia* spp., *Glyptostrobus* spp., а также единичными пыльцевыми зернами *Podocarpus* sp. Наиболее разнообразна и обильна группа покрытосеменных: *Corylus* sp.,

Alnus sp., *Betula verrucosa* Ehrhart, *B. middendorffii* Trautv. et Meyer, *Carpinus* sp., *Ilex* sp., *Nyssa* sp., *Quercus* sp., *Carya* sp., *Myrica* sp., *Comptonia* sp., *Sterculiaceae*, *Symplocaceae*, *Hamamelidaceae*, *Ericaceae*, *Palmae*, *Gramineae*, *Triatropollenites coryphaeus* Pfl., *Triporopollenites coryloides* Pfl., *T. megagranifer* R. Pot., *Tricolporopollenites liblarensis* Thunb., *Tricolporopollenites vilensis* Thunb., *T. cingulum* (R. Pot.) Thunb. et Pfl., *T. pseudocingulum* (R. Pot.) Thunb. et Pfl., *T. edmundii* (R. Pot.) Thunb. et Pfl., *T. megaexactus* ssp. *exactus* (R. Pot.) Thunb. et Pfl., *Subtriporopollenites* sp. Михелис приходит к заключению, что в количественном отношении в приведенном комплексе преобладает пыльца сосновых, таксодиевых, а среди покрытосеменных – различная трехбороздная и трехборозднопоровая пыльца (*liblarensis* – cf. *Quercus*, *vilensis* *cingulum* – cf. *Castanea* – *Castanopsis*, *megaexactus* – cf. *Cyrilla*, а также *Nyssa* и *Ilex*. Совершенно справедливо Михелис отмечает, что змиевский комплекс палинофлоры значительно отличается от комплекса угольного пласта из Пасековского карьера. Змиев, в Харьковской обл. (местонахождение Городищенская гора на р. Северский Донец) представляет как бы следующую ступень развития, отражая более близкую к современной флору, значительно обедненную таксонами морфологической (искусственной) системы и в целом субтропическим элементами. В сравнении с пасековской флорой, в змиевской,

– возрастает роль boreальных элементов: сережкоцветных и широколиственных листопадных пород (Бланк и др., 1980: 30). Позднее, в 1983 – 1988 г.г. мною (С.В.) был собран богатый и разнообразный палеоботанический материал из бурых углей Пасекова (Викулин, 1987, 2001; Викулин и др., 2002, 2005; Vickulin, 1999а, б). Панова (ВСЕГЕИ) в начале 1986 г. провела анализ собранных мною образцов (сборы С.В. Викулина, колл. 1392, БИН). В процессе изучения бурого углистого алевролита «с флорой» выделен очень богатый и разнообразный как в систематическом, так и в экологическом отношении комплекс спор и пыльцы. Споровые растения представлены в небольших количествах – *Sphagnum*, *Polypodiaceae*, *Lycopodium* cf. *abundans* W. Kr., *Osmunda*. Из голосеменных растений доминирует пыльца сем. *Pinaceae*, различных видов *Pinus* (*P. cristata* Parr.), *Picea*, меньше – *Abies*, *Tsuga crispa* Zakl., *Keteleeria*, *Cedrus*. Также широко представлено сем. *Taxodiaceae*, где довольно много *Sequoia* (несколько видов!), меньше отмечено *Taxodium* и *Glyptostrobus*. Из других голосеменных в единичных экземплярах отмечена пыльца *Ginkgo*, *Podocarpus*, *Sciadopitys*. Покрытосеменные очень разнообразны и в основном представлены субтропическими формами (!). Доминирующими являются различные виды *Rhus*, *Ilex*, *Nyssa*, а также пыльца формального рода *Tricolporopollenites* cf. *cingulum* и *T. pseudocingulum*, справедливо сближаемая Пановой с современными родами *Pasania* и *Castanopsis*. В небольших количествах отмечены *Palmae*, *Juglans*, *Carya*, *Quercus*, *Moraceae*, *Laurus*, *Leguminosae*, *Schinus*, *Rutaceae*, *Euphorbiaceae*, *Oleaceae*, *Araliaceae* и др. Из теплоумеренных форм встречена пыльца *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Fagus*, *Ulmus*, *Tilia* и др. Довольно много пыльцы сем. *Ericaceae*, а также пыльцы, относящейся к формальным родам *Tricolporopollenites*, *Seabratricolporites*, *Tricolporopollenites*. В целом выявленный комплекс отражает развитие богатой

субтропической растительности, представленной различными типами лесных формаций: сосновых и хвойно-лиственных, а также болотных – таксодиево-ниссовых лесов с различным по составу подлеском. По систематическому составу данная флора наиболее близка позднезоценовым флорам (особенно – Крыма), и Панова датировала ее концом позднего эоцена, считая флору Пасекова переходной от эоцена к олигоцену. В начале 1986 г. в адресованном мне письме, А.Б. Стотланд (ИГН АН УССР) сообщил, что предпринял исследование 39 образцов из скважин, пробуренных московской ГРЭ под руководством Ю.И. Иосифовой (ПГО «Центргеология»). Скважиной № 2 пройдены породы, залегающие под угольной толщей (с признаками углистости), скважинами № 6 и 7 – нижняя, средняя и верхняя части угольного пласта. Было установлено два разновозрастных комплекса микрофосилий: в под-угольном комплексе обнаружен комплекс динофлагеллят/цист, а также спор и пыльцы, сопоставимым с комплексами верхнезоценовых отложений СССР. Преобладают покрытосеменные: *Fagaceae*: *Quercus gracilis*, *Q. graciliramis*, *Quercus* spp., *Castanopsis pseudocingulum*, *Araliaceae* - *Aralia cf. varius* Panova и др. виды, *Anacardiaceae*. Второй комплекс характеризуется преобладанием голосеменных (*Pinaceae*, *Taxodiaceae*) над покрытосеменными. Комплекс спор и пыльцы собственно буровугольной толщи позволили Стотланду сопоставить его с таковым межигорской свиты Днепровско-Донецкой впадины, кызылджарского горизонта Крыма и возрастных аналогов на юге СССР, датируя саму угольную толщу началом раннего олигоцена («ранний+средний олигоцен» в его терминологии).

Сравнение ихнофитологических, палеокарпологических и палинологических данных указывает как на черты сходства, так и на определенные различия между ними. Палеопалинология свидетельствует о наличии, по крайней мере, двух видов *Sequoia*, представленных большим числом экземпляров зерен пыльцы (40 зерен – до 8.2 %), *Taxodium*, *Nyssa* (2 вида), что подтверждается данными исследования отпечатков листьев, их фитолейм и семян (Викулин и др., 2005). Например, наличие большого количества пыльцы *Ericaceae* подтверждается карпологией – плоды *Epacridicarpum rossicum* (Прокурин, Викулин, 1990). Наличие пыльцы *Moraceae* подтверждается находкой плодов *Moroidea* spp. Примечательно, что наряду с пыльцой сем. *Myrtaceae*, *Lauraceae* в пасековских углях обнаружены также великолепно сохранившиеся фитолеймы отпечатков листьев представителей миртовых – *Rhodomyrtophyllum rossicum* и лавровых – *Laurophyllum hypoleiatum* (Vickulin, 1999a, b)!

Литература

- Бланк М. Я., Зосимович В. Ю., Михелис А. А. О верхнезоценовых и олигоценовых образованиях северо-восточной Украины // Геол. журн. 1980. Т. 40, № 4. С. 25 – 33.
- Викулин С. В. О раннеолигоценовой флоре Пасекова (юг Среднерусской возвышенности) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 2, С. 146 – 154.

- Викулин С. В. О западных и восточных связях палеогеновых флор Русской равнины // Криштофовические чтения. Вып. 2. Л. 1991. С. 89 – 97.
- Викулин С. В. Первая находка рода *Rhodomyrtophyllum* (Myrtaceae) в палеогене Восточной Европы // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 9. С. 27 – 37.
- Викулин С. В., Бен А. Лепаж, В. Ю. Шалиско. *Taxodium balticum* (Taxodiaceae) в палеогеновой флоре Пасекова (Воронежская область) / Бот. журн. 2005. Т. 90. № 4. С. 509 – 526.
- Заклинская Е. Д. Описание некоторых видов пыльцы и спор, выделенных из третичных отложений пасековского карьера Воронежской области // Тр. ин-та геол. наук АН СССР. 1953. Вып. 142. Сер. геол. № 59. С. 60 – 116.
- Прокурик К. П., Викулин С. В. Новый вид *Epacridicarpum rossicum* (Epacridaceae) из раннеолигоценовой флоры села Пасекова Воронежской области // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 2. С. 215 – 220.
- Семенов В. П. Палеоген Воронежской антеклизы. Воронеж. 1965. 278 с.
- Семенов В. П. Палеогеновая система // Геология, Гидрогеология и железные руды бассейна Курской магнитной аномалии. Т.1. Геология, Кн. 2. Осадочный комплекс. М., 1972. С. 202 – 229.
- Чигуряева А. А. Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Харьков, 1956. 118 с.
- Vickulin S. V. Palaeogene leaf compressions of myrtaceous affinity from Pasekovo, Middle Russian Upland, southern European Russia // Bot. Journ. Linn. Soc. London. 1999 a. Vol. 131, № 1. P. 65 – 98. With 92 figures.
- Vickulin S. V. The Eocene and Early Oligocene floras of Russian Plain and their relation to palaeofloras of Central Europe // Proc. 5 Europ. Palaeobot. Palynol. Conf., June 26–30. 1998, Krakow, Poland. – Acta Palaeobot. Suppl. 2. 1999 b. P. 429 – 445.
- УДК 551.782
- ПАЛИНОКОМПЛЕКСЫ ПЕОГЕННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ВОСТОЧНОГО ЗАКАМЬЯ (МЕЖДУРЕЧЬЕ РЕК МЕНЗЕЛЯ И ИК)
- Л.И. Линкина
Казанский государственный университет, 420008 Казань, ул. Кремлевская, 18
- Палинологическое изучение неогеновых отложений восточного Закамья проводилось по разрезам пяти скважин расположенных в междуречье рек Мензеля и Ик (рис. 1).
- В ходе работы выделены палинокомплексы, характеризующие отложения шемминского, челинского, сокольского и чистопольского горизонтов неогена, которые сопоставлялись с палинокомплексами, выделенными ранее в одновозрастных толщах неогеновых отложений на территории Нижнего Прикамья и Среднего Поволжья Е.Н. Анановой (Горецкий, 1964),

Т.А. Кузнецовой (1964), Л.М. Ятайкиным и В.Т. Шаландиной (1975), Е.А. Блудоровой и К.В. Николаевой (1986), Л.И. Линкиной (1999).



Схема расположения скважин

Результаты анализа показали, что в целом для неогеновых отложений территории характерно доминирование пыльцы деревьев и кустарников (30-98%). Пыльца трав и кустарничков составляет 1-20%, а споры 1-29%. Среди древесных преобладает пыльца хвойных пород, в основном ели и сосны. В группе травянистых растений доминирует то пыльца ксерофитов (полынь и маревые), то группы мезофильного разнотравья, представленного пыльцой растений из семейств *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Apiaceae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Brassicaceae*, *Asteraceae*. Споровые растения представлены большей частью спорами зеленых и сфагновых мхов, а также напоротников из п/кл. *Polypodiidae*.

Шешминский горизонт. Мощность горизонта 7 м. Охарактеризован двумя палинокомплексами. Первый широколиственно-сосново-еловый палинокомплекс выделен из слоя песчаников коричневато-серых в скв. 10. Доминирует пыльца хвойных: ели и сосны. Сумма пыльцы широколиственных пород составляет 19% (в основном дуб и липа), немногого бересклета и ольхи.

Второй еловый палинокомплекс выделен из слоя песчаников серовато-коричневых в скв. 9. Преобладает пыльца ели, а сосны и широколиственных снижается, среди последней преобладает пыльца хмелеграба, дуба и липы, также немногого пыльца ольхи и бересклета.

Челнинский горизонт имеет мощность 10-50 м и охарактеризован двумя палинокомплексами.

Третий сосново-еловый палинокомплекс выделен в глинах темно-серых и серовато-коричневых в разрезах скв. 10; скв. 9; скв. 51 и скв. 49. Доминирует ель, но вместе с тем увеличивается содержание сосны. В небольшом количестве встречается пыльца пихты, лиственницы, кедровника, и единично тусяги и спиадоцитиса. Сумма пыльцы широколиственных пород в среднем составляет 1-6% (иногда до 15%) большей частью это орешник, хмелеграб, граб, дуб и липа. Мелколиственные породы представлены пыльцой бересклета и ольхи.

Четвертый елово-сосновый палинокомплекс выделен в глинах коричневых, темно-коричневых, коричневато-серых и серых, иногда с прослойками песчаника

серо-коричневого в разрезах скв. 10; скв. 9; скв. 51; скв. 49 и скв. 42. Доминирует пыльца сосны, а содержание ели снижается. Встречается пыльца пихты и тсуги и единично лиственницы, сциадопитиса и кетелеерии. Содержание пыльцы лиственных пород практически не изменяется.

Сокольский горизонт. Мощность горизонта 30-65 м. Характеризует эти отложения один пятый широколиственно-сосново-еловый палинокомплекс, выделенный в слое с переслаиванием песков или песчаников серо-коричневого цвета с глинами серого или коричневого цвета в разрезах скв. 10; скв. 9; скв. 51; скв. 49 и скв. 42. Преобладает пыльца ели. Характерно возрастание содержания пыльцы широколиственных пород до 14-40% (в основном липы, меньше орешника) и тсуги до 11%.

Чистопольский горизонт имеет мощность 23-53 м. Горизонт отличается более частой сменой палинокомплексов, здесь их было выделено пять (рис. 2-4).

Шестой елово-сосновый палинокомплекс выделен в слое коричневых глин в разрезе скв. 9. Доминирует пыльца сосны, меньше ели, березы и ольхи, а широколиственные породы и тсуга отсутствуют.

Седьмой сосново-еловый палинокомплекс выделен в слое темно-коричневых и темно-серых глин в разрезах скв. 10; скв. 51; скв. 49 и скв. 42. Преобладает пыльца ели, а сосны снижается. Встречается пыльца пихты, березы и ольхи и вновь появляется пыльца тсуги и широколиственных (в основном орешник).

Восьмой елово-сосновый палинокомплекс выделен в слое светло-коричневых глин в разрезе скв. 51. Преобладает пыльца сосны и меньше ели. Встречается пыльца тсуги, пихты, кетелеерии и лиственных пород.

Девятый широколиственно-сосново-еловый палинокомплекс выделен в слое переслаивания глин темно-серых и темно-коричневых с песчаниками серовато-коричневыми в разрезах скв. 10; скв. 9; скв. 51. Преобладает пыльца хвойных: ели, сосны, пихты и тсуги. Сумма пыльцы широколиственных пород за счет липы, вяза и дуба достигает 20%.

Десятый сосново-еловый палинокомплекс выделен в слое переслаивания глин темно-серых с песчаниками серо-коричневыми и в суглинках желтовато-коричневых в разрезах скв. 10; скв. 9 и скв. 51. Доминирует пыльца ели и сосны. Содержание пихты, березы, ольхи и широколиственных пород, представленных в основном пыльцой орешника и дуба, снизилось.

Результаты палинологического анализа образцов из разрезов неогенового возраста расположенных в Закамье, позволяют говорить о господстве хвойных лесов таежного типа. Это были полидоминантные леса, состоящие из ели, сосны, пихты, тсуги и с участием лиственницы, сциадопитиса, кетелеерии. Широколиственные породы, чаще входили в состав смешанных лесов, но передко образовывали и отдельные формации. В качестве примеси присутствовали береза, ольха, ива. В подлеске произрастали лещина и вечнозеленые кустарники.

На протяжение неогенового времени наблюдались ритмические изменения климата. Широколиственные и хвойно-широколиственные леса отвечали

периодам более теплого и влажного климата, темнохвойно-таежные – этапам умеренно-теплого и влажного климата, а в сухие периоды большее распространение получали сосновые леса.

Литература

Блудорова Е.А., Николаева К.В. Геологическая и палинологическая характеристика плиоценовых отложений Казанского Поволжья и Прикамья. // Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1986. 135 с.

Горецкий Г.И. Аллювий великих антропогеновых прарек Русской равнины. // М.: Наука. 1964. 414 с.

Кузнецова Т.А. Флора верхнеплиоценовых отложений Среднего Поволжья и ее стратиграфическое значение. // Труды Каз. филиала АН СССР, сер геол. наук. 1964. Вып. 10. 165 с.

Линкина Л.И. Палинологическая характеристика плиоценовых отложений бассейна реки Вятка. // Актуальные проблемы палинологии на рубеже третьего тысячелетия. М. 1999. С.53-62.

Ятайкин Л.М., Шаландина В.Т. История растительного покрова в районе Нижней Камы с третичного времени и до современности. // Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1975. 198 с.

УДК 561.26(470.4)

ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ *TASMANITES NEWTON* В ОТЛОЖЕНИЯХ НИЖНЕЙ ПЕРМИ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРИКАСПИЙСКОЙ ВЛАДИНЫ

Е.Н. Здобнова

ООО «ЛУКОЙЛ-ВолгоградНИИморнефть», г. Волгоград

Тасманитесы, распространенные с докембрия, являются интереснейшим объектом исследования в виду приуроченности их массовых скоплений в нефтеносных комплексах углеводородов.

1. Морфология

Представители родов *Tasmanites* и *Jnderites*, которым посвящена эта работа, относятся к семейству *Tasmanitaceae*, входящему в класс *Prasinophyceae* отдела *Chlorophyta*.

Как известно, современные тасманитовые имеют две стадии жизненного цикла: подвижную жгутиковую и неподвижную цистовую. Образование цисты является неотъемлемой частью репродуктивного цикла, что, вероятно, связано с адаптацией к неблагоприятным условиям. В тропических зонах Атлантического и Индийского океанов современные виды этих водоросли заселяют слой воды от 60 до 80 м (Гарран, 1981). Находки живых цист иногда встречаются на глубине 2000 м (Яшиов, 1965).

Тасманитесы - зеленые эукариотные микрофоссилии дискообразной формы. Размеры их варьируют от 60 до 200 и более микрон в диаметре с

толстой оболочкой (от 2 до 30 мк). В поле зрения микроскопа они круглые со складками или трещинами. Толщина оболочки микрофоссилий хорошо видна на оптическом разрезе. Оболочка зрелой цисты пронизана тонкими каналами, прослеживающимися на поверхности в виде закономерно расположенных точечных отверстий (пор). Они могут быть поверхностными или проходящими через всю оболочку. У хорошо сохранившихся экземпляров каналы легко просматриваются в оптическом разрезе. У незрелых форм чаще всего каналов не наблюдается (Ефремова, 1987). Структура оболочки может быть сетчатая или гладкая. Некоторые формы могут иметь пилом, который чаще всего встречается у *Leiosphaeridia Eisenack* и почти не встречается у *Tasmanites Newton*. Установлено, что цисты тасманитесов имеют биполярную симметрию, их зрелые формы могут разделяться на две половинки. На месте их соединения по экватору наблюдается углущенная полоска, которая хорошо видна при боковом положении полусферы. Иногда можно наблюдать отрывание и отслоение этих полосок. У недозревших нерастворившихся цист экваториальные полоски плохо различимы. Многие цисты лишены этих полосок и имеют неровный край.

Микроскопические исследования позволили выяснить степень и формы сохранности оболочек цист, которые в одном и том же образце могут отличаться. В некоторых образцах отмечается неодинаковая степень сохранности у отдельных форм, что, вероятно, можно объяснить различной сохранностью цист к моменту поступления в осадок. Лучше всего сохраняются недозревые и нерастворившиеся цисты.

В процессе фоссилизации поверхность цист часто подвергается разъеданию микробами, что приводит к изменению ее первоначальной структуры. В первую очередь разрушению подвергаются структурные элементы оболочки цисты. В области каналов и венчающих эти каналы пор могут появиться дырчатые образования. Сетчатая структура индеритесов может быть также сильно изменена, при этом образуется вторичная сетчатость.

Высокие температуры, возникающие в процессе катагенеза, в глубоконагруженных отложениях, могут привести к частичному или полному оплавлению оболочек цист, при этом их каналы становятся трудно различимыми, а иногда и совсем не просматриваются. В отдельных случаях разложение оболочек вследствие комплекса физических, химических и биотических воздействий может быть настолько сильным, что присущие морфологические признаки становятся неразличимыми.

2. История изученности празинофитов

Впервые микрофоссилии *Tasmanites punctatus* Newt. были обнаружены Newton в 1875 г. в уникальной толще в Тасмании. В 1938 г. Eisenack открыл сходные формы в силуре Балтики, включил их в род *Leiosphaeridium Krausei* и классифицировал их как ископаемый фитопланктон. В 1956 г. Sommer из девонских отложений Южной Америки описал спороморфы рода *Tasmanites Newton* и классифицировалих вслед за Schopf *Algae incertae sedis*. Felix (1959), изучая эти микроводоросли из третичных и современных осадков Америки,

подтвердил высказанное ранее предположение Sommer о принадлежности тасманитесов к ископаемым водорослям. Jodry и Сатрау (1961) также поддержали это мнение. И все же некоторые исследователи, в том числе Jones (1956), поддерживали споровую гипотезу. Работа Wall (1962) окончательно разрешила этот вопрос. Новые данные биологического рода *Tasmanites cf. tardus* Eisenack и *Leiosphaeridia* Eisenack (из Британского лейаса) с рецензенным фитопланктоном (*Pachysphaera pelagica* Ostenfeld и *Halosphaera minor* Ostenfeld) доказали принадлежность этих микрофоссилий к семейству Chlorophyceae. В предложенной в 1963 г. Dawnie, Evitt и Sarjeant классификации рода *Tasmanites* Newton и *Leiosphaeridium* Eisenack отнесены наконец-то к семейству Chlorophyceae.

Попытку палинологии России, отмечая присутствие подобных спороморф в палеозойских отложениях, не всегда связывали их с родами *Tasmanites* Newton и *Leiosphaeridium* Eisenack (Ефремова, 1967). Наумовой (1953) из верхнедевонских отложений Русской платформы был описан вид *Perissacus reticulatus*; в большом количестве такого типа формы встречены в нижнем карбоне Волго-Уральской нефтегазоносной провинции (Бывшева, 1962). А.А. Любера (1941), С.Р. Самойлович (1953) и Г.Д. Ефремова (1962) отмечали присутствие такого типа микрофоссилий в отложениях артинского яруса. Подобные водоросли отмечались в сакмарских, артинских и нижнекунгурских отложениях Западного Примурья, в кунгурских и артинских отложениях Пермского Прикамья и Актюбинского Приуралья (Ефремова, 1967), и, по всей видимости, их присутствие характеризует определенные экологические и палеогеографические условия, а не только возраст отложений.

Наиболее богатые спорово-пыльцевые комплексы с преобладанием *Tasmanitaceae*, которыми располагает автор, выделены из разнофациальных нижнепермских отложений западной части Прикаспия, которые близки с тасманитесами из отложений нижней перми юго-западной частей Прикаспийской впадины (Подгайная, Левина, 1990). Среди них встречаются толстостенные, гладкие и сетчатые (сотовидные) оболочки (*Tasmanites aff. sommeri* Winslow, *T. huronensis* (Dawson) Winslow, *Inderites spinireticulatus* Abr. & Mar., *I. compactus* (Lub.) Abr. & Mar.) и виды с тонкостенными оболочками (*Leiosphaeridia* sp., *I. microreticulatus* Djup., *I. robustus* (Lub.) Abr. & Mar., *I. bulbiferus* (Mal.) Abr. & Mar. и др.).

3. Экологические особенности

Ископаемые зеленые водоросли ископаемого семейства *Tasmanitaceae* - это планктонные организмы, обитатели относительно больших глубин моря с нормальной соленостью. Они обладали, вероятно, высокой степенью адаптивности, и при поступлении пищевых ресурсов, главным образом, азота и фосфора, быстро увеличивали численность популяции.

Часто именно тасманитесы были первоходцами в освоении необжитых морских пространств. Способность к вертикальной миграции и миксотрофность питания, которые обеспечивали, по-видимому, особенности морфологии, дали возможность водорослям приспособливаться к труднейшим

условиям обитания. При отсутствии организмов – консументов и достаточного количества питательных веществ развилась моновидовая популяция с высокой биопродуктивностью.

4. Палеогеографические особенности

Эпиконтинентальное море в начале перми располагалось на юго-восточной окраине Русской плиты и имело периодическую связь с Бореальным бассейном на севере Палеотетисом на юге. В раннепермском море, унаследованном от каменноугольного периода, с рифами, архипелагами и относительно глубоководными окраинными прогибами преобладали условия нормальной солености. С прилегающей нагорной суши водными потоками привносились огромное количество терригенного материала, обогащенного питательными веществами. Для изученного района в раннепермское время характерны проявления вулканической деятельности, где в осадок поступали вместе с пелитовым материалом тяжелые металлы и уран (Неручев, 1982).

Для палеобассейна изученного района установлено два типа обстановок, с которыми связаны вспышки биопродуктивности тасманицей.

1. Участки развития авандельта крупных палеорек.

Терригенный материал, поступающий с суши, обогащенный пелитовой фракцией, способствовал быстрому захоронению в преимущественно пелитовом материале оболочек цист, свидетельствующих о масштабах продуктивности фитопланктона в позднепалеозойских морских бассейнах. Отмечена неравномерная встречаемость тасманицей (от единичных находок до 99% в палинологическом комплексе). Терригенно-карбонатная толща верхнеаргинских отложений внутренней прибрежной зоны Прикаспийской впадины.

2. Участки палеобассейна с максимальным развитием трангрессий. Обогащение биогенными веществами поступает с затопленных участков суши. Терригенно-карбонатная толща верхнеаргинских отложений внутренней прибрежной зоны Прикаспийской впадины.

Выводы

На основании вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

- распределение тасманитесов неравномерно и связано с эволюцией и периодичностью осадконакопления.
- экстремальное обогащение пород тасманитесами связано с кульминациями трангрессивных циклов и приурочено к тектонически активным районам.

Литература

Ефремова Г.Д. Палинологическое изучение нижнепермских отложений в районе Астраханского поднятия //Ископаемые споры и пыльца Европейской части СССР и Средней Азии. Тр. ВНИГНИ. М., 1967. Вып. 52. С.58-62.

Ефремова Г.Д. Верхнепалеозойские празинофиты востока и юго-востока Русской плиты //Стратиграфия и палеонтология палеозоя Прикаспийской впадины. М., 1987. С.93-102.

Подгайная Н.Н., Левина В.И. Одноклеточные водоросли нижнепермских сапропелитов и их значение для процессов нефтегенерации //Проблемы современной микропалеонтологии. Тр.XXXIV сессии ВПО. Л., 1990. С.208-211.

Яшнов В.А. *Halosphaera viridis* как индикатор Средиземноморских вод в Северной Атлантике. //Океанология АН СССР.1965. Т.5. С.884-890.

Tappan H. The paleobiology of plant Protist. San Francisco. 1981.W.H.Freeman and C^o. P.1028

ФЛОРИСТИКА

УДК 581.9 (470.44)

О СОВРЕМЕННЫХ МИГРАЦИОННЫХ ПУТЯХ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.А. Березуцкий, И.В. Скворцова

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, г. Саратов

Флора представляет собой сложное и динамичное объединение видов, возникших в процессе эволюции в различных местах земной поверхности и разновременно появившихся на исследуемой территории (Голмачев, 1974). Изменения в составе флоры происходят непрерывно, но особенно сильное ее преобразование, коренная перестройка, вызывается значительными изменениями климатических условий. В современный исторический период большое влияние на видовой состав флоры оказывает все возрастающее антропогенное воздействие. Деятельность человека приводит к тому, что флора крупных территорий (стран, регионов, областей и т.д.) в настоящее время обогащается из-за резкого преобладания процесса миграции адвентивных видов над процессом исчезновения аборигенных.

Миграционный процесс начинается на уровне популяций, а в конечном итоге в него вовлекается их совокупность, то есть фитоценозы (Парфенов, 1983). Внутренние предпосылки для миграций имеют виды с коротким жизненным циклом, элементы лабильных местообитаний, представители филогенетически молодых таксонов, эвритопные виды, апомикты и др. (Jager, 1977). Для отдельных мигрирующих видов характерно особенно быстрое, взрывообразное расселение по новой территории. Насчитывается пять возможных причин такого явления (Jager, 1988): 1) антропогенное изменение местообитаний; 2) изменение климата; 3) увеличение популяции вида до определенной критической величины; 4) занос нового экотипа того же вида; 5) генетические изменения в популяции мигрирующего вида. Продвижение мигрирующих видов в современную эпоху во многом приурочено к определенным миграционным путям, для которых характерны континуальность сходных местообитаний, направленность и повышенная возможность транспортировки диаспор. Миграционные пути не только обеспечивают проникновение во флору новых видов из отдаленных регионов, но и отчасти восстанавливают разорванные системно-информационные связи между изолированными в результате хозяйственной деятельности человека фрагментами ранее целостных природных комплексов (Хмелев, 1996).

Растительный покров Нижнего Поволжья в целом и Саратовской области в частности в четвертичный период характеризовался очень высоким уровнем динамических процессов. Только в голоцене (за последние 10 000 лет) на данной территории произошло 9 смен растительности и соответствующих ей флористических комплексов, обусловленных сменой климата (Чигуряева, Жидовинов, Мичурин, 1988). По мнению многих авторов (Гроссет, 1962; Хмелев, Кунаева, 1999; Еленевский, Радыгина, 2002 и др.) проникновение на

Среднерусскую и Приволжскую возвышенности таких видов как *Hedysarum grandiflorum* Pall., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill., *Onosma simplicissima* L., *Allium inaequale* Janka, *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Dictamnus gymnostylis* Stev. и других произошло совсем недавно, в период термического оптимума голоцена (7000 – 5000 лет назад). Если согласиться с этим мнением, то можно констатировать, что многие охраняемые виды растений мигрировали на исследуемую территорию уже в историческую эпоху, так как по палеоногическим данным развитие земледелия у неолитических племен Приволжской возвышенности датируется серединой четвертого тысячелетия до нашей эры (Благовещенская, 1997). В последнее столетие антропогенный фактор стал решающим в процессе миграции видов растений на территорию Саратовской области. В результате прямой или косвенной деятельности человека в изучаемом регионе появилось несколько сотен новых видов сосудистых растений (Маевский, Иванов, 1983; Березуцкий, 2000). Проникновение их на территорию Саратовской области шло самыми различными путями, два из которых мы можем выделить как миграционные пути. Ими являются долина р. Волги и железнодорожные магистрали.

Долина реки Волги. Речные долины являются важнейшими миграционными путями растений (Куваев, 1970; Толмачев, 1974). Саратовская область имеет густую гидрографическую сеть, главная доминанта которой – река Волга. Ее протяженность на территории области составляет 420 км, а ширина поймы местами достигает 30 км. К пойме реки приурочено большое количество озер и протоков, разбивающих ее на острова (Окрокверцова, 1956).

В долине р. Волги имеется целый ряд условий, которые благоприятствуют внедрению и продвижению растений – мигрантов. Прежде всего, в долине постоянно существуют или временно появляются участки, свободные от других растений (отмели, наносы, крутые берега). Для этих территорий характерны относительная непрерывность и распространенность на всем протяжении долины. Именно эти участки, на которых отсутствует конкуренция со стороны аборигенных видов, являются лучшим местом для первого внедрения и дальнейшего расселения на большие расстояния растений – иммигрантов. В степных и лесных биоценозах с их высокой конкуренцией подобная возможность у мигрирующих видов в большинстве случаев отсутствует. Кроме того, для Волжской долины характерно особое разнообразие общих физико-географических условий, что позволяет видам с совершенно различными экологическими требованиями находить здесь пространства, пригодные для произрастания. В целом в долине р. Волги складываются очень благоприятные условия для роста растений – особый микроклимат, заметно отличающийся от остальной территории области, достаточное количество влаги, богатые питательными веществами субстраты и т.д.

Данный миграционный путь предоставляет большие возможности для транспортировки диаспор растений. Помимо течения и переноса зародышей растений перелетными птицами, сезонные миграции которых в значительной степени приурочены к долине Волги (Завьялов, Шляхтин, Табачин и др,

2003), важнейшую роль в этом играет деятельность человека. Человек распространяет диаспоры растений как бессознательно (водный транспорт, грузы, балласт и т.д.), так и осознанно (интродукция новых видов растений на дачных и приусадебных участках, в парках домов отдыха, искусственных лесных насаждениях, расположенных вблизи р. Волги).

К настоящему времени в пойме р. Волги выявлено значительное количество видов растений, первоначальные ареалы которых находятся за пределами Саратовской области. С более южных территорий (Волгоградская и Астраханская области) по долине р. Волги в последние десятилетия в область проникли такие травянистые виды как *Cyperus glomeratus* L., *Inula caspica* Blum ex Ledeb., *Holosteum glutinosum* (Bieb.) Fisch. et. C.A.Mey и др. Из культурных насаждений дичают и внедряются в пойменные ценозы и расселяются по долине многие древесные виды – *Fraxinus pennsylvanica* Marsh., *F. lanceolata* Borkh., *Acer negundo* L., *Amorpha fruticosa* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Cerassus tomentosa* (Thunb.) Vall., *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. и др.

В будущем роль долин крупных рек вообще и долины реки Волги в частности в сохранении флористического разнообразия Саратовской области, вероятно, будет возрастать. В условиях сильного антропогенного воздействия на данную территорию, которое в большинстве случаев ведет к аридизации и ксерофитизации, долина р. Волги с ее оптимальными условиями будет характеризоваться повышенным уровнем видового богатства. На ее пространствах смогут найти себе убежище как виды – иммигранты, так и многие влаголюбивые аборигенные виды растений, для произрастания которых значительная часть трансформированной территории Саратовской области станет менее благоприятной.

Железнодорожные магистрали. Железные дороги являются эффективными миграционными путями, по которым происходит проникновение видов растений на новые территории (Гусев, 1968, 1971). В районах с сильно развитой железнодорожной сетью большая часть адвентивных видов заносится именно при помощи этого вида транспорта (Бочкин, 1989, 1994). Регулярное движение поездов по первому железнодорожному участку на территории Саратовской области началось уже в 1871 г. (Давыдов, 2002). К настоящему времени общая протяженность железнодорожных магистралей в области составляет около 2000 км, они пересекают данную территорию как в меридиональном, так и в широтном направлениях и связывают ее со всеми основными регионами страны и ближнего зарубежья.

Главным фактором, способствующим эффективному распространению диаспор растений по железным дорогам, является интенсивное перемещение по ним транспорта и грузов. Во многих случаях (при обновлении покрытия насыпи) семена и зернотки растений заносятся непосредственно с субстратом (шебенка, песок и т.д.). Вторым важным фактором, благоприятствующим миграции растений по железным дорогам, является их непрерывность на огромных расстояниях и широкая представленность участков с низким

проективным покрытием растительности, подходящих для первоначального поселения мигрирующих видов. Очень важным является то, что на железнодорожных магистралях могут найти для себя подходящие условия мигранты с самыми различными экологическими требованиями. На разных склонах высокой железнодорожной насыпи (особенно на магистралях расположенных в широтном направлении) складываются различные микроклиматические условия: хорошо освещенные крутые склоны южной экспозиции с прогретым каменистым субстратом являются подходящими для термофильных и ксерофильных видов из южных регионов, а менее освещенные и более влажные склоны северной экспозиции – для мезофильных и гигрофильных мигрантов из западных и северных регионов. Растения последней группы могут найти себе подходящее местообитание также в дренажных канавах и кюветах, расположенных вдоль насыпи. В целом же на разных участках полосы отчуждения, прилегающей к железной дороге, встречаются различные варианты в той или иной степени нарушенных естественных биотопов, которые могут стать первым плацдармом на пути проникновения адвентивных видов в естественные сообщества новой территории.

Следует отметить, что условия на железных дорогах не всегда благоприятны для растений-мигрантов. В первую очередь, это проявляется в интенсивном химическом загрязнении насыпи. Концентрация чужеродных химических веществ является максимальной на железнодорожных путях, но следы химического загрязнения наблюдаются и на расстоянии 100 м от насыпи (Бочкин, 1994). Определенное влияние оказывают обработка насыпи гербицидами, скапливание и выжигание растений.

Наиболее интенсивный поток растений мигрантов, проникающих в Саратовскую область по железным дорогам, наблюдается в настоящее время с южного направления. Это *Lagosseris sancta* (L.) K. Maly, *Strigosella africana* (L.) Botsch., *Marrubium catarifolium* Desr., *Leymus multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm., *Chaerophyllum aureum* L., *Cerinthe minor* L. и др. С востока на запад продвигаются *Carex turkestanica* Regel., *Cardaria pubescens* (C.A.Mey.) Jarm., *Artemisia glauca* Pall. ex Willd., *A. dubia* Wall., *Pseudosophora alopecuroides* (L.) Sweet., *Kochia densiflora* (Moq.) Aell., *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski и др. С запада и северо-запада на территорию области проникли *Senecio viscosus* L., *Cyclachaena xanthiiifolia* (Nutt.) Fresen. и др.

Данный миграционный путь в перспективе должен полностью контролироваться человеком. Именно по железным дорогам в область проникли многие карантинные сорные виды, растения, вызывающие аллергию, сильно токсичные виды. Интенсивное химическое загрязнение на железнодорожных насыпях способствует повышению уровню мутаций и появлению у растений тератов. Раннее выявление и элиминация первых популяций нежелательных растений – иммигрантов позволит в будущем в значительной степени оптимизировать видовой состав флоры Саратовской области.

Говоря в целом о современных миграционных путях флоры области следует констатировать, что к настоящему времени видовой состав сосудистых растений на них изучен совершенно недостаточно и фрагментарно. Изучению флоры долины р.Волги и железнодорожных магистралей в ближайшие годы необходимо уделить особое внимание, так как без этого нельзя будет составить ни полного представления о современном состоянии флоры Саратовской области, ни прогноза ее дальнейшего развития.

Литература

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

Благовещенская Н.В. Антропогенные изменения растительности Приволжской возвышенности в голоцене //Флора и растительность Средней России. Орел, 1997. с. 106 – 107.

Бочкин В.Д. Адвентивные растения Московского участка Курской железной дороги //Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. М, 1989. с.36 – 38.

Бочкин В.Д. Сравнительный анализ парциальных флор трех участков железных дорог г. Москвы //Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. СПб, 1994. с.276 – 296.

Гроссет Г.Э. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена //Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1962. Т.67. Вып. 3. с. 94 – 109.

Гусев Ю.Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет //Ботанический журнал. 1968. Т.53. № 11.С. 1569 – 1579.

Гусев Ю.Д. Расселение растений по железным дорогам Северо- Запада европейской части России //Ботанический журнал. 1971. Т. 56. № 3. С. 347 – 360.

Давыдов В.И. Железнодорожный транспорт //Энциклопедия Саратовской области. Саратов, 2002. С. 389 – 392.

Еленевский А.Г., Радыгина В.И. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений //Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2002. Т. 107. Вып. 3. С. 39 – 49.

Завьялов Е.В., Шляхтин Г.В., Табачишин В.Г. и др. Животный мир Саратовской области. Т. 1. Птицы. Саратов, 2003. 216 с.

Куваев В.Б. Пути расселения и переживания видов растений на примере юго-западной Якутии //Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1970. Т. 75. Вып.6. С. 56 – 66.

Маевский В.В., Иванов А.И. Новые сведения об адвентивной флоре Саратовской области //Состояние и перспективы исследования флоры средней полосы европейской части СССР. М, 1984. С. 60 – 61.

Окрокверцхова И.А. Реки и озера //Природа Саратовской области. Саратов, 1956. С. 58 – 72.

Парfenов В.И. Флора Белорусского Полесья: современное состояние и тенденции развития. Минск, 1983. 295 с.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л., 1974. 244 с.

Хмелев К.Ф. Проблемы антропогенной трансформации растительного покрова Центрального Черноземья //Состояние и проблемы экосистем Центрального Подонья. Воронеж, 1996. Вып. 6. С. 138 – 143.

Хмелев К.Ф., Кунаева Т.И. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. Воронеж, 1999. 214 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.

Jager E. Veränderungen des Artenbestandes von Flora unter dem Einflus des Menschen // Biol. Rdsch. 1977. Bd.15. Hf.5 S. 287 – 300.

Jager E. Möglichkeiten der Prognose synanthroper Pflanzen ausbreitungen //Flora. 1988. Bd. 180. Hf. 1 2. S. 101 – 131.

УДК 581.9 (470.44)

ФЛОРА ЖЕЛЕЗНОДОРОЖНЫХ НАСЫПЕЙ: КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ХАРАКТЕРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ

И.В. Скворцова, М.А. Березуцкий

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Воздействие человека на окружающую среду с каждым годом усиливается. Под влиянием антропогенного фактора с одной стороны происходит внедрение адвентивных видов во флору региона, а с другой - вымирание части аборигенных видов, что в свою очередь вызывает унификацию флор Земного шара, маскирует и обедняет их специфичность (Малышев, 1981). Кроме того, деятельность человека приводит к расширению площади антропогенных территорий. Известный интерес в этом отношении вызывает флора техногенных участков, не имеющая природных аналогов. Под флорой техногенных местообитаний понимают формирующуюся систему популяций всех видов растений, спонтанно поселяющихся в данных условиях (Хархота, 1977). Флористический состав на них довольно сильно отличается от природной флоры данной местности (Бурда, 1991) и представлен в основном растениями, характеризующимися широкой амплитудой экологической толерантности (Горчаковский, 1979).

Одним из специфических типов техногенных местообитаний являются железнодорожные насыпи. Железные дороги служат в настоящее время важнейшими миграционными путями для растений на антропогенно преобразованных территориях. На насыпях встречаются популяции редких аборигенных и охраняемых видов флоры (Березуцкий, Панин, Скворцова, 2003). Кроме того, железные дороги играют решающую роль в заносе и расселении адвентивных растений и, т.о., определяют степень и интенсивность модернизации флоры той или иной территории. Особенно интенсивно этот процесс идет в больших городах (Lehmann, 1895; Гусев, 1971; Шульц, 1976;

интерес как главный источник появления сорных, ядовитых видов, а так же растений, вызывающих аллергию. Таким образом, без детального изучения флоры железнодорожных насыпей невозможно установить закономерности современного процесса становления и развития региональных флор.

На протяжении длительного времени флора железных дорог слабо привлекала внимание исследователей. И только в последнее время интерес к этой проблеме заметно усилился. Появляется все больше работ, посвященных этому перспективному направлению современной флористики.

Первые в России гербарные сборы на железной дороге были сделаны в 40-х годах XIX века, а указания в ботанической литературе появились в 1860 г., когда Ф.И. Рупрехт во «Flora ingrica» сообщил о сборах в 1847 году г. Кюлевейном *Medicago falcata* (L.) и г. Кубаркиным *Tragopogon pretense* L. Сведения в литературе о произрастании тех или иных видов на железных дорогах в XIX – первой четверти XXвв. крайне скучны. Первым в России ученым, специально исследовавшим флору дорог, был ботаник Эдуард Леманн (Гусев, 191). Он провел многолетние наблюдения в Латвии. Э. Леманн обратил внимание на возрастающую роль железных дорог в распространении растений. Распространение растений по железным дорогам изучал также Д.И. Литвинов (1926). Позднее в 1965–1970 гг. Ю.Д. Гусев (1971) специально обследовал флору железнодорожных насыпей и станций на северо-западе России. Начиная с 80-х гг. 20 века интерес к этой теме начинает возрастать. Особое внимание уделяется адвентивной фракции флор. (Гущина, 1986; Игнатов, Макаров и др., 1983; 1989) В 90-х годах проводятся детальные изучения флор железных дорог отдельных регионов: Польши, Чехии, Германии, Италии, Украины, России (Чичев, 1983; Kucera, Jehlik, 1991; Тохтар, 1993; Бочкин, 1994; Prasse, Ristow, 1995; Paolo, Paolo, 1997; Nowak, 1997; Вахненко, 1998; Борисова, 1999).

В настоящий момент литературные данные позволяют составить следующие характеристики для флор железных дорог: оценка количества видов растений на железных дорогах, выявление основных черт таксономического, биоморфологического и ценотического спектра, а так же обобщение основных закономерностей в формировании адвентивной фракции данных флор.

Число видов на железнодорожных насыпях зависит от многих факторов. Один из них – географическая широта и общее положение участка. В целом количество видов на железнодорожных насыпях уменьшается с юга на север. Так, флора железных дорог Украины насчитывает 500 видов (Тохтар, 1993). В Польше на железнодорожной линии Даброва Горница – Олькут встречается 431 вид. (Nowak, 1997), на линии Вамбром – Олькут отмечено произрастание 422 видов (Wika, 1984), а на данных местообитаниях в Восточной Померании – 448 видов (Leimbach et al., 1977). В северной части Германии на 68 станциях обнаружено 385 видов (Brandes, 1984). В Южной Швеции на насыпях выявлено 382 вида (Nilsson, 1984). Для железных дорог северо-запада европейской части России приводятся следующие цифры (Гусев, 1971): Псковская область – 470, Новгородская – 430, южная Карелия – 375, северная Карелия – 296, Мурманская область – 233.

Интенсивность использования железной дороги – еще один существенный фактор, который влияет на число встречающихся на ней видов: флора эксплуатируемых путей оказывается беднее, чем флора слабо эксплуатируемых или заброшенных (Easy, 1981). В Берлине (Германия) на станции, законсервированной уже около 40 лет, найдено 366 видов сосудистых растений, а так же обнаружен ряд редких и исчезающих видов (Prasse, Ristow, 1995). Важное влияние оказывает и возраст железнодорожной насыпи: так, через два года после постройки насыпи на северо-западе шт. Вирджиния обнаружено всего 36 видов (Ashwort, Carvell, 1985).

Существенно повышает число видов приуроченность насыпи к крупным городам с развитой транспортной сетью. Например, для трех участков железных дорог г. Москвы приводится 700 видов (Бочкин, 1990), а для Московской области – 729 видов (Чичев, 1983). В г. Санкт-Петербурге и его окрестностях на насыпях обнаружено 526 видов (Гусев, 1971), в Ростове-на-Дону 330 видов (Вахценко, 1997), В г. Ческа-Тришбова (Чехия) – 524 вида (Kucera, Jehličk, 1991), на сортировочных узлах г. Брно (Чехия) – 483 вида (Grull, 1990); в г. Риме (Италия) на ст. Рим-Остиензе встречается 266 видов, а на ст. Рим-Сеттебани 278 видов (Paolo C., Paolo P., 1997). В г. Пловдиве (Болгария) на насыпях насчитывается 232 вида, а в г. Крагуевац (Югославия) – 180 видов (Latowsski, 1993).

Экстремальность условий на железнодорожных насыпях накладывает специфические черты на таксономическую структуру их флоры. Так, процент видов, приходящихся на 10 ведущих семейств, оказывается выше, чем во флоре естественных местообитаний на данной широте (Гусев, 1971; Бочкин, 1994). Повышенный процент видов в семействах Asteraceae и Poaceae так же подтверждает экстремальность существования флор на данном типе техногенных местообитаний. Так на долю этих двух семейств в северо-западной части европейской России приходится 26% всей флоры насыпей (Гусев, 1971). Аналогичная картина отмечается и для железных дорог Москвы (Бочкин, 1989), г. Риги (Щулыц, 1976), г. Рима (Paolo C., Paolo P., 1997), г. Брно (Grull, 1990). В целом таксономический спектр насыпей близок к таковому во флорах арктических и аридных территорий (Бочкин, 1990). Другим индикатором экстремальности условий является повышение ранга и увеличение процентного содержания видов в семействе Brassicaceae (Малышев, 1981). Высокое положение этого семейства (третье и четвертое места) отмечается для флоры железных дорог севера-запада Европейской части России (Гусев, 1971), г. Москвы (Бочкин, 1994) и г. Брно (Чехия) (Grull, 1990). Так же отмечается повышение роли термофильных семейств и понижение роли термофобных и гигрофильных таксонов, причем снижение доли семейства Cypripediceae является особенно заметным (Гусев, 1971; Бочкин, 1994), что приводит к увеличению индекса Asteraceae/Cypripediceae, значения которого пропорциональны степени антропогенной нагрузки.

Соотношение ценотических элементов во флорах железных дорог во многом зависит от прилегающих естественных ценозов. Так, например, во флоре железнодорожных путей г. Ландскronа (Швеция) значительную часть

занимают виды, попавшие на насыпь с близлежащих лугов и пастбищ (Nilsson, 1984). На качественный состав видов на железнодорожных коммуникациях г. Кембриджа существенное влияние оказывает флористический состав полос отчуждения (Easy, 1981), а для трех исследованных участков железных дорог г. Москвы - остатки естественного леса и заболоченные местообитания (Бочкин, 1994). Направление и характер перевозок также влияют на ценотический состав флоры железных дорог (Бочкин, 1990). Однако, как правило, преобладающей группой на насыпях являются сорные виды. Что касается биоморфологических особенностей железнодорожных насыпей, то здесь отмечается значительное преобладание травянистых многолетников. На северо-западе и центре Европейской части России травянистые многолетники составляют более половины видового состава всей флоры насыпей (Гусев, 1971; Бочкин, 1994), в то время, как однолетники занимают второе место.

Необходимо отметить, что значительную часть видов на насыпях составляют адвентивные растения (Шульц, 1976; Бочкин, 1994; Попов, 1994). Так из 422 видов, найденных на железнодорожной линии Вамбром – Олькут (Польша) 151 вид оказались антропофитами. (Wika, 1984). В г. Москве на Курской железной дороге доля адвентивных растений составляет 47,72%; на Казанской железной дороге - 40,32; а на участке Горьковской дороги - 22,51% (Бочкин, 1994). Для Ярославского участка северной железной дороги отмечается 100 адвентивных видов из 300 найденных (Борисова, 1999). В городе Ростове-на-Дону на насыпях доля адвентиков составляет 32,12% (Вахненко, 1997). При флористическом обследовании железных дорог Юго-Востока Украины найдено 37 новых заносных для региона видов (Тохтар, 1994).

Процент видов, приходящихся на десять ведущих семейств у адвентивной фракции выше, чем у аборигенной. Это свидетельствует о том, что адвентивные растения находятся в еще более экстремальных условиях, ведь к дополнению к негативному влиянию на железной дороге этим растениям приходится сталкиваться с новыми для них географическим положением и флористической ситуацией. Так для адвентивной фракции флоры железных дорог г. Москвы этот показатель составляет 68% (Бочкин, 1994), для северо-запада европейской части России на 8 ведущих семейств приходится 70–78% адвентивной флоры (Гусев, 1971). Наибольшее участие в адвентивной фlore железных дорог принимают семейства Asteraceae, Brassicaceae и Rosaceae. Данные три семейства составляют верхушку спектра адвентивной флоры всех областей северо-запада европейской части России и флоры железных дорог г. Москвы (Гусев, 1971; Бочкин, 1994). В г. Риги и окрестностях г. Рязани к вышеуказанным семействам прибавляется семейство Chenopodiaceae (Шульц, 1976; Гущина, 1986). Особого внимания заслуживает тот факт, что в таксономическом списке адвентивной фракции флор преобладают термофильные семейства и наблюдается значительное участие южных видов (Шульц, 1976; Гущина, 1986). По степени натурализации преобладают эфемерофиты (Шульц, 1976; Вахненко, 1998).

(Шульц, 1976; Гущина, 1986). По степени натурализации преобладают эфемерофиты (Шульц, 1976; Вахненко, 1998).

Несмотря на экстремальность условий, складывающихся на железнодорожных насыпях, на них отмечается произрастание некоторых редких и охраняемых видов. Например, в Южной Швеции на насыпях обнаружены *Gymnadenia conopsea*, *Botrychium lunaria*, *Asplenium trichomanes* (Dalhilm, 1984); 10 редких видов найдено на железнодорожных сооружениях в Западной Словакии (Elias, 1981). Флора 68 станций в северной части Германии также включает виды нуждающиеся в охране (Brandes, 1984). Ряд редких и находящихся под угрозой исчезновения растений обнаружен на дороге Бремен- Вегезак и Нинбург-Везер (Германия) (Jurgen, 1998.)

Литература

Березуцкий М.А., Панин А.В., Скворцова И.В. О находках редких и охраняемых растений на железнодорожных насыпях Правобережья Саратовской области // Бюлл. Ботан. сада Сарат. гос. ун-та. 2003. Вып.2. С. 5-7.

Борисова М.А. Краткий анализ флоры ярославского участка северной железной дороги // Соврем.пробл.естествозн.: биол. и хим.: Сб. тез. обл. науч. конф. студ., аспирантов и мол. ученых. Ярославль. 1999, с. 18-19.

Бочкин В.Д. Адвентивные растения Московского участка Курской железной дороги // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1989. С. 36 - 38.

Бочкин В.Д. К флоре железных дорог города Москвы // Пром. ботан.: Состояние и перспективы развития. Тез. докл.. Киев, 1990. С. 56 – 57.

Бочкин В.Д. Сравнительный анализ парциальных флор трех железных дорог г. Москвы // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор. Матер. совещ. СПб, 1994. С. 276 – 296.

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова Думка, 1991. 68 с.

Вахненко В.Д. Конспект флоры железных дорог города Ростова-на-Дону. Ростов н/Д. 1997. 52с.

Вахненко В.Д. Флора железных дорог города Ростова –на-Дону и его окрестностей. Пробл.ботан. на рубеже 20-21 вв.: Тез.докл., представл. 2(10) Съезду Рус. Ботан. о-ва, Санкт-Петербург, 26-29мая, 1998. Т.2. СПб.1998, С. 221-222

Горчаковский П.Л. Тенденции антропогенных изменений растительного покрова Земли // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 12. С. 1697 – 1713.

Гусев Ю.Д. Расселение растений по железным дорогам Севера – Запада европейской части России // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 3. С. 347 – 360.

Гущина Е.Г. Об адвентивной флоре железных дорог окрестностей г.Рязани // Экологические аспекты изучения и охраны флоры и фауны СССР. Докл. МОИП, 1982. зоол.и ботан.. М. 1986. С. 149-151.

Игнатов М.С., Макаров В.В., Чичев А.В., Швецов А.Н. Флористические находки на железных дорогах Московской области // Бюлл. гл. ботан. сада. 1983. № 129, с.43-48.

- Попов В.И. О новых и редких адвентивных видах растений окрестностей Санкт-Петербурга // Бот. журн. 1994. Т. 79. №7. С. 124–127.
- Тохтар В.К. Флорогенетические процессы на железных дорогах // Тр. 4 молод. Конф. Ботаников С.-Петербурга. Май, 1992г. – СПб., 1993. С. 164–168.
- Тохтар В.К. К вопросу об антропохорной миграции растений по железным дорогам. // Укр. бот. журн. 1994. 51. №6. С.145-147.
- Тохтар В.К. Флора железных дорог Юго-Востока Украины. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1993. 18 с.
- Хархота А.И. Флора техногенных экотопов. // Пороблемы изучения синантропной флоры СССР. М., 1977. С. 23-25.
- Чичев А.В. Флора железных дорог Московской области // Тез. докл. 7 делег. съезда ВБО. Л., 1983. С. 57.
- Шульц А.А. Адвентивная флора на территории железнодорожных узлов г. Риги // Бот. журн. 1976. Т. 61. С. 1445–1464
- Ashwort S., Carvell K. Invasion and establishment of Appalachi – an forest road banks // Castanea. 1985. Vol. 50. № 1. P. 43–48.
- Brandes D. Flora und Vegetation von Bahnhofen im nordlichen Deutschland // Acta.bot.slov. 1984. Suppl.N1. S. 9–16.
- Cornelini Paolo, Petrella Paolo. Indagini floristiche negli impianti ferroviari di Roma // Ing. ferrov. 1997. 52. N3. P.110–116.
- Dalhielm P.G. Nagot om järnvagsfloran inom Hallsbergs trafikområde // Sven.bot.tidskr. 1984.78. N 4. S. 219–222.
- Easy G. The flora of Cambridgeshire railways // Nature Cambridgeshire. 1981. № 24. P. 31–37.
- Elias P. Zriedkavejsie rastliny zeleznicnych komunikacii na zapadnom slovensku (II) // Biologia (CSSR). 1981. Vol. 36. № 1. P. 73–77.
- Grull Frantisek. Rostlinna spolecenstva zelezniciho uzlu Brno v oblasti seradovaciho nadrazi v letech 1970-1986 // Preslia. 1990. 62. N1. C.73-90.
- Kucera J., Jehlik V. Druha poznamka ke kvetene a vegetaci zelezniciho uzlu v Ceske Trebove // Zpr.Cs.bot.spolec..1991.26. N1. C.67-68.
- Latowski K. Materiały do flory synanthropijnej polwyspu Balkanskiego // Wiad. bot. 1993. Vol. 37. № 3 –4. P. 71–72.
- Lejmbach B., Rurka Z., Sidlecka B. et al. Flora torowisk kolejowych Pobrzeza Wschodnopolomskiego // Fragm. florist et geobot. 1977. Vol. 21. № 1. P. 53–66.
- Nilsson A. Landskronatraktens banvallsflora // Sven. bot. tidskr. 1984. Vol. 78. № 5. P. 293 – 307.
- Nowak T. Flora synantropijna linii kolejowej Dabrowa Gornicza Strzemieszyce – Olkusz // Acta boil. siles. 1997. 30. P. 86-105.
- Rudiger Prasse, Michael Ristow. Die GefaSSpflanzenflora einer Berliner Guterbahnhofsfläche (Schöneberger Sudgelände) im vierten Jahrzehnt der Sukzession // Verh.Bot.Ver. Berlin und Brandenburg. 1995.128. N2. S.165-192.
- Jurgen Feder. Bemerkenswerte Pflanzenfunde an der Bahn zwischen Bremen-Vegesack und Niendorf/Weser (1990-1997) // Abh. Naturwiss. Ver.Bremen. 1998.44. N1. P.161-183.

Wika S. Flora synanthropijna linii kolejowej Wolbrom – Olkusz // Pr. nauk. USL. Katowicach: Acta biol. 1984. Vol. 16. P. 64 – 83.

УДК 58

ЛИШАЙНИКИ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ*

В.М. Васюков, Р.Р. Канеев

МОУ СОШ с. Ноим, Белинского р-на Пензенской области

Лихенофлора Пензенской области насчитывает 247 видов, принадлежащих к 70 родам, 34 семействам, 11 порядкам, класса *Ascolichenes*, отдела *Lichenes*. Информацию о лишайниках Пензенской области содержат давние работы А.А. Еленкина (1906, 1907, 1911), Е.К. Штуценберг (1917, 1926, 1950), И.И. Спрыгина (1923, 1986 и др.), из недавних – работы М.В. Шустова (1999, 2003 и др.) и М.П. Андреева (1999).

Ниже приводится список лишайников Пензенской области, подготовленный на основе анализа литературных данных и собственных материалов. Знаком (*) отмечены виды, встречающиеся на территории заповедника «Приволжская лесостепь» (Андреев, 1999), из них 13 видов (*Arthonia apatetica*, *Calicium lenticulare*, *Lecidea leucothallina*, *Melanelia elegantula*, *Melaspilea gibberulosa*, *Mycobilimbia epixanthoides*, *Ochrolechia pallescens*, *Polysporina simplex*, *Porpidia cinereoarta*, *Ramalina obtusata*, *Rhizocarpon obscuratum*, *Rinodina efflorescens*, *Stereocaulon tomentosum*) нигде более на Приволжской возвышенности (Шустов, 2003 и др.) не зарегистрированы и рекомендуются нами к включению во второе издание Красной книги Пензенской области. Номенклатура таксонов приводится согласно сводке Сантессона (Santesson R. Checklist of liches and lichenicolous fungi of Sweden / <http://www.checklists.de>), роды расположены по алфавиту.

Род *ACAROSPORA* A. Massal.

**A. fuscata* (Schrad.) Th. Fr. На камнях.

A. oligospora (Nyl.) Arnold. На камнях.

A. veronensis A. Massal. На камнях.

Род *ACROCORDIA* A. Massal.

A. gemmata (Ach.) A. Massal. На коре деревьев.

Род *AMANDINEA* M. Choisy

**A. punctata* (Hoffm.) Coppins & Scheid. На коре деревьев.

Род *ANAPTYCHIA* Körb.

**A. ciliaris* (L.) Körb. На коре деревьев.

Род *ANISOMERIDIUM* (Müll. Arg.) M. Choisy.

A. biforme (Borrer in Hook. & Sowerb.) R.C. Harris in Vězda. На коре деревьев.

* работа издается в авторской редакции

Род ARTHONIA Ach.

**A. apatetica* (A. Massal.) Th. Fr. На мертвой древесине.

A. hyssacea (Weigel.) Almq. На коре деревьев.

A. caesia (Flot.) Arnold. На коре деревьев.

A. didyma Körb. На коре деревьев.

Род ARTHOPYRENIA A. Massal.

A. grisea (Schleich. ex Schaer.) Körb. На коре деревьев.

**A. punctiformis* (Pers.) A. Massal. На коре деревьев.

Род ARTHROSPORUM A. Massal.

A. populorum A. Massal. На коре деревьев.

Род ASPICILIA A. Massal.

**A. cinerea* (L.) Körb. На камнях.

**A. contorta* (Hoffm.) Krempelh. На камнях.

**A. cupreocatra* (Nyl.) Arnold. На камнях.

Род BACIDIA De Not.

B. beckhausii Körb. На коре деревьев.

B. circumspecta (Nyl. ex Vain.) Malme. На коре деревьев.

B. igniarii (Nyl.) Oxner. На коре деревьев.

B. laurocerasi (Delise ex Duby) Zahlbr. На коре деревьев и мертвый древесине.

B. polyehroa (Th. Fr.) Körb. На коре деревьев.

B. subincompta (Nyl.) Arnold. На коре деревьев.

Род BIATORA Fr.

B. helvola Körb. ex Hellb. На коре деревьев.

B. meiocarpa (Nyl.) Arnold. На коре деревьев.

B. vernalis (L.) Th. Fr. На мхах и мертвый древесине.

Род BRYORIA Brodo et D. Hawksw.

B. capillaris (Ach.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

B. furcellata (Fr.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

B. fuscescens (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

B. implexa (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев и мертвый древесине.

B. nadvornikiana (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

B. simplicior (Vain.) Brodo et D. Hawksw. На мертвый древесине

**B. subcana* (Nyl. ex Stizenb.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

B. trichodes (Michx.) Brodo et D. Hawksw. На коре деревьев.

Род BUELLIA De Not.

B. alboatra (Hoffm.) Th. Fr. На коре деревьев.

B. disciformis (Fr.) Mudd. На коре деревьев.

B. geophila (Flörke ex Sommerf.) Lynge. На коре деревьев.

B. griseovirens (Turner & Borrer ex Sm.) Almb. На коре деревьев.

B. insignis (Naeg. ex Hepp) Th. Fr. На коре деревьев.

B. schaeferi De Not. На коре деревьев.

Род CALCIUM Pers.

**C. lenticulare* Ach. На коре деревьев.

C. lichenoides (L.) Schum. На коре деревьев.

Под CALOPLACA Th. Fr.

**C. cerina* (Ehrh. ex Hedw) Th. Fr. На мертвый древесине и коре деревьев.

C. cerinella (Nyl.) Flagey. На коре деревьев.

**C. crenularia* (With.) J.R. Laundon. На камнях.

C. flavorubescens (Huds.) J.R. Laundon. На коре деревьев.

**C. holocarpa* (Hoffm. ex Ach.) A.E. Wade. На мертвый древесине и коре деревьев.

C. lobulata (Flörke) Hellb. На коре деревьев.

C. obscurella (Körb) Th. Fr. На коре деревьев.

Под CANDELARIELLA Müll. Arg.

C. lutella (Vain.) Räsänen. На коре деревьев.

**C. vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. На камнях.

**C. xanthostigma* (Ach.) Lettau. На коре деревьев и мертвый древесине.

Под CATILLARIA A. Massal.

C. vernicea (Körb.) Lettau. На коре деревьев.

Под CETRARIA Ach. emend. Karnef.

C. ericetorum Opiz [*f. ericetorum* & *f. libertina* (Stuck.) Rassow. (*Cetraria libertina* mihi Stuccenberg)]. На почве.

C. islandica (L.) Ach. На почве.

Под CHAENOTHECA Th. Fr.

**Ch. chrysoccephala* (Turn. ex Schrad.) Th. Fr. На коре деревьев.

Ch. laevigata Nadv. На коре деревьев.

**Ch. sternii* (Ach.) Mull Arg. На коре деревьев.

**Ch. strobilalis* (Ach.) Th. Fr. На коре деревьев.

Под CLADONIA Hill ex P. Browne.

C. acuminata (Ach.) Norrl. [var. *acuminate* & var. *norrlinii* Lyng]. На почве.

**C. arbuscula* (Wallr.) Flot. [ssp. *arbuscula* (*C. sylvatica* (L.) Hoffm.); *Cladina arbuscula* (Wallr.) Hale et W.Culb.] & ssp. *mitis* (Sandst.) Ruoss. (*Cladina mitis* (Sandst.) Hale et W.Culb.]). На почве и мертвый древесине.

**C. baeilliformis* (Nyl.) Gluck. На почве и мертвый древесине.

**C. botrytes* (K.G. Hagen) Willd. На мертвый древесине и коре деревьев.

**C. cariosa* (Ach.) Spreng. На почве.

C. carneola (Fr.) Fr. На почве.

**C. cespitosa* (Ach.) Schaeff. На почве, мертвый древесине и коре деревьев.

**C. cervicornis* (Ach.) Flot. [ssp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti & ssp. *cervicornis*].

На почве.

**C. chlorophaea* (Flörke ex Sommerf.) Spreng. На почве, мертвый древесине и коре деревьев.

C. coccifera (L.) Willd. На почве.

**C. coniocraea* (Flörke) Spreng. На почве, мертвый древесине и коре деревьев.

C. convoluta (Lam.) Anders. На почве.

**C. cornuta* (L.) Hoffm. [ssp. *cornuta* & ssp. *cornuta* f. *phyllotoca* (Flörke) Arnold]. На почве и мертвый древесине.

**C. crispata* (Ach.) Flot. [var. *crispata* f. *elegans* (Del.) Sandst.]. На почве и мертвый древесине.

**C. decorticata* (Flörke) Spreng. На почве.

**C. deformis* (L.) Hoffm. [*f. deformis*]. На почве и мертвый древесине.

**C. digitata* (L.) Hoffm. [var. *digitata* & var. *ceruchoides* Vain. & var. *monstrosa* (Ach.) Vain.]. На мертвый древесине, почве.

**C. fimbriata* (L.) Fr. [*f. fimbriata* & *f. major* (Hagen) Vain.]. На почве, мхах и мертвый древесине.

**C. furcata* (Huds.) Schrad. [var. *furcata* & var. *pinnata* (Flörke) Vain.]. На почве.

C. glauca Flörke. На почве.

**C. gracilis* (L.) Willd. [ssp. *gracilis* & ssp. *turbinata* (Ach.) Ahti]. На почве и мертвый древесине.

C. grayi G. Merr. ex Sandst. На почве.

C. humilis (With.) J.R. Laundon. На почве.

C. incrassata Flörke. На мертвый древесине.

**C. macilenta* Hoffm. [ssp. *macilenta*]. На почве, мертвый древесине и коре деревьев.

C. macrophylla (Schaer.) Stenh. [*C. alpicola* (Flot.) Wain.]. На почве.

**C. ochrochlora* Flörke. На почве и мертвый древесине.

**C. phyllophora* Hoffm. На почве и мертвый древесине.

**C. pleurota* (Flörke) Schaer. На почве, мертвый древесине и коре деревьев.

C. pocillum (Ach.) Grognot. На почве.

**C. pyxidata* (L.) Hoffm. На почве и мертвый древесине.

**C. ramulosa* (With.) J.R. Laundon. На почве и мертвый древесине.

**C. rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. [*Cladina rangiferina* (L.) Harm.]. На почве и мертвый древесине.

**C. rei* Schaer. [*f. rei*]. На почве.

C. squamosa Hoffm. На почве и мертвый древесине.

**C. stellaris* (Opiz) Pouzard & Vězda. На почве.

**C. subulata* (L.) Weber ex F.H. Wigg. [*f. subulata* & *f. radiata* (Schreb.) Thoms.]. На почве и мертвый дрвесине.

C. turgida Hoffm. На почве.

**C. uncialis* (L.) Weber ex F.H. Wigg. На почве.

Под DIPLOSCHISTES Norman.

D. muscorum (Scop.) R. Sant. in Hawksw., P. James & Coppins. На почве.

D. scriposus (Schreb.) Norman. На почве.

Под EVERNIA Ach.

**E. mesomorpha* Nyl. [*f. mesomorpha* & *f. parva* (Mereschk.) Mot.]. На мертвый древесине и коре деревьев.

**E. prunastri* (L.) Ach. На коре деревьев.

Под FLAVOPARMELIA Hale

F. caperata (L.) Hale. На коре деревьев.

Под FLAVOPUNCTELIA (Krog) Hale

F. soredica (Nyl.) Hale. На коре деревьев.

Под HYPERRHYSCIA Müll. Arg.

H. adglutinata (Flörke) H. Mayrhofer & Poelt in Hatekkner, H. Mayrhofer & Poelt. На коре деревьев.

Под *HYPOCENOMYCE* M. Choisy

H. anthracophila (Nyl.) P. James & Gotth. Schneid. in Gotth. Schneid. На коре деревьев.

**H. scalaris* (Ach.) M. Choisy На коре деревьев и мертвый древесине.

Под *HYPOGYMNIA* (Nyl.) Nyl.

H. bitteri (Lynge) Ahti. На коре деревьев.

H. farinacea Zopf. На коре деревьев.

**H. physodes* (L.) Nyl. [*Parmelia physodes* (L.) Ach.]. На коре деревьев, мертвый древесине, мхах.

**H. tubulosa* (Schaer.) Hav. На коре деревьев.

Под *ICMADOPHILA* Trevis.

I. ericetorum (L.) Zahlbr. На мхах и мертвый древесине.

Под *IMSHAUGIA* S.L.F. Meyer

Im. aleurites (Ach.) S.L.F. Meyer. На коре деревьев.

Под *LECANACTIS* Körb.

L. deminiens (Nyl.) Vain. На коре деревьев.

Под *LECANIA* A. Massal.

L. cyrtella (Ach.) Th. Fr. На коре деревьев.

L. dubitans (Nyl.) A.L. Sm. На коре деревьев.

L. fuscella (Schaer.) A. Massal. На коре деревьев.

**L. naegelii* (Hepp) Diederich [*Bacidia naegelii* (Hepp) Zahlbr.]. На коре деревьев.

L. prasinoides Elenk. На коре деревьев.

Под *LECANORA* Ach.

L. albella (Pers.) Ach. На коре деревьев.

L. albescens (Hoffm.) Branth & Rostr. На камнях.

**L. allophana* Nyl. На мертвый древесине и коре деревьев.

L. argentata (Ach.) Malme. На коре деревьев.

L. cadubriae (A. Massal.) Hedl. На коре деревьев.

**L. carpinea* (L.) Vain. На коре деревьев.

**L. chlarotera* Nyl. На коре деревьев.

L. conizaoides Nyl. ex Cromb. На коре деревьев.

L. crenulata Hook. [var. *crenulata*]. На камнях.

L. expallens Ach. На коре деревьев.

L. glabrata (Ach.) Malme. На коре деревьев.

L. hagenii (Ach.) Ach. На коре деревьев.

L. hypopta (Ach.) Vain. На мертвый древесине и коре деревьев.

L. impudens Degel. На коре деревьев.

L. intumescens (Rebent.) Rabenh. На коре деревьев.

L. lepturodes (Nyl.) Degel. На коре деревьев.

L. litophila (Wallr.) Oxner. На камнях.

**L. muralis* (Schreb.) Rabenh. [f. *muralis*]. На камнях.

L. phaeostigma (Körb.) Almb. in R.Sant. На коре деревьев.

**L. piniperda* Körb. На коре деревьев и мертвый древесине.

**L. populicola* (DC. in Lam. & DC.) Duby. На мертвый древесине и коре деревьев.

**L. pulicaris* (Pers.) Ach. На коре деревьев.

L. rugosella Zahlbr. На коре деревьев.

**L. saligna* (Schrad.) Zahlbr. На мертвый древесине и коре деревьев.

L. sambuci (Pers.) Nyl. На коре деревьев.

L. subrugosa Nyl. На коре деревьев.

**L. symmicta* (Ach.) Ach. На коре деревьев и мертвый древесине.

Род LECIDIA Ach.

**L. leucothallina* Arnold. На камнях.

L. sphaerella Hedl. На коре деревьев.

L. symmictela Nyl. На мертвый древесине.

L. turgidula Fr. На коре деревьев.

Род LECIDELLA Körb. emend. Hertel & Leuckert

**L. elaeochroma* (Ach.) M. Choisy [*L. laureri* (Hepp) Anzi]. На коре деревьев.

Род LEPTORHAPHIS Körb.

**L. atomaria* (Ach.) Szatala. На коре деревьев.

Род MELANELIA Essl.

**M. elegantula* (Zahlbr) Essl. На коре деревьев.

M. exasperata (DeNot.) Essl. [*Parmelia aspidota* DeNot.]. На коре деревьев.

**M. exasperatula* (Nyl.) Essl. [*Parmelia exasperatula* Nyl.]. На мертвый древесине и коре деревьев.

**M. fuliginosa* (Fr. ex Duby) Essl. in Egan. На мертвый древесине и коре деревьев.

**M. glabra* (Schaer.) Essl. [*Parmelia glabra* Schaer.]. На коре деревьев.

**M. olivacea* (L.) Essl. [*f. olivacea* & *f. albopunctata* Asah. & *f. caesiopruinosa* Lyng]. На мертвый древесине и коре деревьев.

M. septentrionalis (Lyng) Essl. На коре деревьев.

**M. subargentifera* (Nyl.) Essl. На коре деревьев.

M. subaurifera (Nyl.) Essl. На коре деревьев.

Род MELASPILEA Nyl.

**M. gibberulosa* (Ach.) Zwackh. На коре деревьев.

Род MICAREA Fr.

M. cinerea (Schaer.) Hedl. На коре деревьев.

M. elachista (Körb.) Coppins & R. Sant. in Coppins. На мертвый древесине.

M. lignaria (Ach.) Hedl. На мертвый древесине.

M. melaenea (Nyl.) Hedl. На коре деревьев и мертвый древесине.

M. nitshkeana (J. Lahm ex Rabenh.) Harm. На мертвый древесине.

Род MYCOBILIMBIA Rehm

**M. epixanthoides* (Nyl.) Vitik. et al. [*Biatora epixanthoides* (Nyl.) Diederich]. На коре деревьев.

Род NEOFUSCELIA Essl.

N. verruculifera (Nyl.) Essl. [var. *verruculifera*; *Parmelia verruculifera* Nyl.]. На коре деревьев.

Под OCHROLECHIA A. Massal.

**O. pallescens* (L.) A. Massal. На коре деревьев.

Под OPEGRAPHA Ach.

O. atra Pers. [f. *atra*]. На коре деревьев.

**O. rufescens* Pers. На коре деревьев.

O. varia Pers. На коре деревьев.

Под PARMELIA Ach.

**P. sulcata* Tayl. На коре деревьев и мертвый древесине, мхах.

Под PARMELINA Hale

P. quercina (Willd.) Hale. На коре деревьев.

P. pastillifera (Harm) Hale. На коре деревьев.

**P. tiliacea* (Hoffm.) Hale [*Parmelia scortea* auct.]. На коре деревьев.

Под PARMELIOPSIS Nyl.

**P. ambigua* (Wulf.) Nyl. На мертвый древесине и коре деревьев.

P. hyperopta (Ach.) Arnold [*Parmelia hyperopta* (Ach) Arnold]. На коре деревьев.

Под PELTIGERA Willd.

**P. canina* (L.) Willd. [var. *canina*]. На почве.

P. didactyla (With.) J.R. Laundon [*P. spuria* (Ash.) DC.; *P. erumpens* (Tayl.) Vain.]. На почве.

P. lepidophora (Nyl. ex Vain.) Bitter. На почве.

P. malacea (Ach.) Funck. На почве.

P. polydactyla (Neck.) Hoffm. На почве.

P. praetextata (Flörke ex Sommerf.) Zopf. На почве.

**P. rufescens* (Weiss) Humb. На почве, мхах.

Под PERTUSARIA DC.

**P. albescens* (Huds.) M. Choisy & Werner in Werner. На коре деревьев.

P. amara (Ach.) Nyl. На коре деревьев.

Под PHAEOPHYSCIA Moberg

**Ph. ciliata* (Hoffm.) Moberg. На мертвый древесине и коре деревьев.

Ph. endococcina (Körd.) Moberg. На коре деревьев.

**Ph. nigricans* (Flörke) Moberg. На мертвый древесине и коре деревьев.

**Ph. orbicularis* (Neck.) Moberg. На коре деревьев и мертвый древесине.

Под PHLYCTIS Wallr.

**Ph. argena* (Spreng.) Flot. На коре деревьев.

Под PHYSCLIA (Schreb.) Michx.

**Ph. adscendens* (Fr.) H. Oliver. На мертвый древесине и коре деревьев.

Ph. aipolia (Ehrh. ex Humb.) Fürnr. На коре деревьев.

Ph. caesia (Hoffm.) Fürnr. На почве.

Ph. dimidiata (Arnold) Nyl. На коре деревьев.

Ph. dubia (Hoffm.) Lettau. На мертвый древесине.

**Ph. stellaris* (L.) Nyl. На мертвый древесине и коре деревьев.

**Ph. tenella* (Scop.) DC. in Lam. & DC. На коре деревьев.

Ph. tribacia (Ach.) Nyl. На коре деревьев.

Под PHYSCONIA Poelt

**Ph. detersa* (Nyl.) Poelt. На коре деревьев.

**Ph. distorta* (With.) J.R. Laundon. На коре деревьев и мертвый древесине.

**Ph. enteroxantha* (Nyl.) Poelt. На коре деревьев.

Ph. grisea (Lam.) Poelt. На коре деревьев.

Ph. perisidiosa (Erichsen) Moberg. На коре деревьев.

Ph. venusta (Ach.) Poelt. На коре деревьев.

Под PLACYNTHIELLA Elenkin

**P. icmalea* (Ach.) Coppins & P. James. На почве и мертвый древесине.

**P. uliginosa* (Schrad.) Coppins & P. James. На почве и мертвый древесине.

Под PLATISMATIA W. Culb. et C. Culb.

P. glauca (L.) W. Culb. et C. Culb. [*f. glauca*]. На коре деревьев.

Под POLYSPORINA Vězda

**P. simplex* (Davies) Vězda. На камнях.

Под PORPIDIA Körb.

**P. cinereoarta* (Ach.) Hertel et Knoph in Hertel. На камнях.

**P. crustulata* (Ach.) Hertel et Knoph in Hertel. На камнях.

Под PSEUDEVERIA Zopf

**P. furfuracea* (L.) Zopf [*Everia furfuracea* L.]. На коре деревьев.

Под PSEUDOSAGEDIA (Müll. Arg.) M. Choisy

P. aenea (Wallr.) Hatellner & Kalb. На коре деревьев.

Под RAMALINA Ach.

R. baltica Lettau. На коре деревьев.

R. dilacerata (Hoffm.) Hoffm. На коре деревьев.

**R. farinacea* (L.) Ach. На коре деревьев.

**R. obtusata* (Arnold) Bitter. На коре деревьев.

**R. pollinaria* (Westr.) Ach. На коре деревьев и мертвый древесине.

R. roesleri (Hochst. ex Schaer.) Hue. На коре деревьев.

R. subfarinacea (Nyl. ex Cromb.) Nyl. На коре деревьев.

Под RHIZOCARPON Ramond ex DC.

**R. obscuratum* (Ach.) A. Massal. На камнях.

Под RINODINA (Ach.) S.Gray

R. archaea (Ach.) Arnold. На коре деревьев

R. badiella (Nyl.) Th. Fr. На камнях.

**R. efflorescens* Malme. На коре деревьев.

R. exigua (Ach.) Gray. На коре и мертвый древесине.

R. pyrina (Ach.) Arnold. На коре деревьев.

R. septentrionalis Malme. На коре деревьев.

**R. sophodes* (Ach.) A. Massal. На мертвый древесине и коре деревьев.

Под SAREA Fr.

**S. resinae* (Fr.) Kuntze [*Biatorella resinae* (Fr.) Th. Fr.]. На коре деревьев.

Под SCOLICIOSPORUM A. Massal.

**S. chlorococcum* (Graewe ex Stenh.) Vězda. На мертвый древесине и коре деревьев.

Под STEREOCAULON Hoffm.

**S. tomentosum* Fr. На почве.

- Под THELOCARPON Nyl. ex Hue
T. laureri (Flot.) Nyl. На коре деревьев.
 Под TRAPELIOPSIS Hertel & Gotth. Schheid.
T. flexuosa (Fr.) Coppins & P. James. На коре деревьев и мертвый древесине.
 Под TUCKERMANNOPSIS Gyeln.
T. chlorophylla (Willd.) Hale [var. *chlorophylla* & var. *klementii* (Serv.) H. Magn.]. На коре деревьев.
 **T. sepincola* (Ehrh.) Hale. На коре деревьев.
 Под USNEA Dill. ex Adans.
U. diplotypus Vain. На коре деревьев.
U. fragiliscens Hav. ex Lynde [var. *fragiliscens*]. На коре деревьев.
iU. hirta (L.) Weber ex F.U. Wigg. На коре деревьев.
U. subfloridana Stirt. [*U. comosa* (Ach.) Röhl.]. На коре деревьев.
 Под VERRUCARIA Schard.
V. squamulosocrustacea (Savicz) Oxner. На камнях.
 Под VULPICIDA J.-E. Mattson et Lai
 **V. pinastri* (Scop.) J.-E. Mattson et Lai [*Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray]. На коре деревьев и мертвый древесине.
 Под XANTHORIA (Fr.) Th. Fr.
X. candelaria (L.) Th. Fr. На коре деревьев.
X. fallax (Hepp) Arnold. На коре деревьев.
iX. parietina (L.) Th. Fr. На коре деревьев и мертвый древесине.
X. polycarpa (Hoffm.) Th. Fr. ex Rieber. На коре деревьев.

Авторы выражают искреннюю благодарность за ценные консультации Е.С. Корчикову (Самарский государственный университет).

Литература

Андреев М.П. Лишайники // Биологическое разнообразие и динамика природных процессов в заповеднике «Приволжская лесостепь» / Тр. Гос. заповедника «Приволжская лесостепь». Вып. 1. Пенза, 1999. С. 38-42.

Еленкин А.А. Флора лишайников Средней России. – Юрьев, 1906. Ч. 1, 184 с.; 1907. – Ч. 2, С. 189-359; 1911. – Ч. 3-4, С. 360-682.

Спрыгин И.И. Материалы к описанию степи около д. Поперечной Пензенского уезда и заповедного участка на ней // Работы по изучению пензенских заповедников. Пенза, 1923. Вып. С. 1-45.

Спрыгин И.И. Растительный покров Пензенской губернии // Науч. наследство М., 1986. Т.11: Спрыгин И.И. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. С. 22-193.

Штуценберг Е.К. К изучению кладоний Пензенской и Саратовской губерний // Тр. Пензенск. О-ва любит. естествозн. Пенза, 1917. Вып. 3. С. 1-69.

Штуценберг Е.К. Описание нового лишайника *Centraria libertina* mihi // Бот. мат. Отд. Спор. раст. 1926. Т. 4, В. 3. С. 31-34.

Штуценберг Е.К. К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. – 1950. сер. II, вып. 5. С. 305-326.

Шустов М.В. Систематический список лишайников Приволжской возвышенности // Тр. Ульяновск. научн. Центра "Ноосферные знания и технологии РАН". Ульяновск, 1999. Т. 2, Вып. 2. С.35–35

Шустов М.В. Аннотированный список лишайников Приволжской возвышенности // Растительный мир Среднего Поволжья: Сборник статей. Ульяновск: УлГТУ, 2003. С. 74–117.

УДК 581.9 (470.44)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ УРБАНИЗИРОВАННОЙ ТЕРРИТОРИИ Г. САРАТОВА И ИХ АНАЛИЗ

А.В. Панин, М.А. Березуцкий

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

В результате исследований флоры города Саратова установлено, что флора собственно урбанизированной территории г. Саратова (в пределах непрерывной городской застройки) насчитывает 782 вида сосудистых растений (табл. 1), объединенных в 428 родов и 92 семейства. На антропогенных местообитаниях города произрастает 713 видов, на естественных – 454 вида. 69 видов встречаются только на первичных местообитаниях, 259 видов – только на вторичных местообитаниях. Антропогенные местообитания характеризуются высокой специфичностью и богатством видов, во многом благодаря аддективному компоненту.

Соотношение таксонов высшего ранга весьма типично для городов. Подавляющее большинство как в урбинофлоре в целом (99,10%), так и во флоре антропогенных (99,15%) и естественных местообитаний (99,56%) представлено покрытосеменными растениями.

Обращает на себя внимание, что хвощевидные и папоротниковые представлены в урбинофлоре в целом 2-мя и 1-м видом соответственно. На естественных местообитаниях они не обнаружены вовсе.

Таблица 1.

Соотношение таксонов высшего ранга во флоре г. Саратова

Таксон	Урбинофлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
<i>Equisetophyta</i>	2	0,25	2	0,29	0	0,00
<i>Pteridophyta</i>	1	0,12	1	0,14	0	0,00
<i>Pinophyta</i>	4	0,51	3	0,42	2	0,44
<i>Magnoliophyta:</i>	775	99,10	707	99,15	452	99,56
<i>Magnoliopsida</i>	643	82,21	590	82,75	385	84,81
<i>Liliopsida</i>	132	16,89	117	16,40	67	14,75
Итого	782	100	713	100	454	100

Число видов, приходящиеся на 10 ведущих семейств свидетельствует о степени экстремальности условий в которых была сформирована флора (Толмачев, 1974). Так в урбинофлоре в целом этот показатель составляет 62,53%; на антропогенных местообитаниях 61,85; на естественных местообитаниях 67,62 %.

Индекс *Asteraceae/Cyperaceae* в урбинофлоре в целом – 11,63; на антропогенных местообитаниях – 13,11; на естественных местообитаниях – 11,42. Индекс *Asteraceae/Poaceae* в урбинофлоре в целом – 1,7; на антропогенных местообитаниях – 1,68; на естественных местообитаниях – 1,86.

При анализе спектра ведущих семейств выяснилось следующее (табл. 2). Соотношения между первыми ведущими семействами являются очень сходными как для урбинофлоры в целом, так и в отдельности для различных типов местообитаний. В частности общим является расположение первых трех семейств: *Asteraceae*, *Poaceae*, *Fabaceae*. На четвертом месте в урбинофлоре и на антропогенных местообитаниях находится семейство *Brassicaceae* – семейство очень богатое сорнякими видами. На естественных местообитаниях с весьма незначительным перевесом четвертое место занимает *Rosaceae*, типичное для флор умеренных территорий. На шестом месте во всех случаях находится семейство *Lamiaceae*.

Места с 8 по 10 в урбинофлоре в целом делят семейство *Caryophyllaceae* и семейства *Serophulariaceae* и *Chenopodiaceae*, представленные одинаковым числом видов (по 26). Обращает на себя внимание, что семейство *Caryophyllaceae*, содержащее большое количество олиготрофных видов, на антропогенных местообитаниях представлено значительно меньшим процентом видов (2,80%), чем на естественных (4,63%). Но в абсолютном выражении и антропогенные и естественные местообитания содержат практически одинаковое количество видов (20 и 21 соответственно), что возможно объясняется одинаковым уровнем трофности сравниваемых групп биотонов. Очень близким количеством видов на антропогенных и естественных местообитаниях представлено семейство *Chenopodiaceae*. Следует еще раз подчеркнуть, что при большом различии во флористическом богатстве антропогенных и естественных местообитаний эти два семейства представлены на исследованной территории почти одинаковым количеством видов.

Таблица 2.

Ведущие семейства *Magnoliophyta* флоры г. Саратова

Семейство	Урбинофлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
1	2	3	4	5	6	7
<i>Asteraceae</i>	128	16,37	118	16,55	80	17,62
<i>Poaceae</i>	75	9,59	70	9,81	43	9,47
<i>Fabaceae</i>	58	7,41	52	7,29	38	8,37
<i>Brassicaceae</i>	49	6,26	47	6,59	25	5,50

Продолжение таблицы 2.

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>
<i>Rosaceae</i>	46	5,88	40	5,61	26	5,72
<i>Lamiaceae</i>	33	4,22	28	3,92	22	4,84
<i>Apiaceae</i>	26	3,57	22	3,08	-	-
<i>Caryophyllaceae</i>	26	3,57	20	2,80	21	4,63
<i>Scrophulariaceae</i>	26	3,57	24	3,36	21	4,63
<i>Chenopodiaceae</i>	22	2,81	-	-	17	3,74
<i>Boraginaceae</i>	-	-	20	2,80	14	3,08
<i>Итого в 10 сем-х</i>	489	62,53	441	61,85	307	67,62

В спектре биоморф построенным исходя из общего габитуса и длительности жизненного цикла преобладают многолетние травы (табл. 3). Они составляют более половины флоры. Их роль несколько увеличена на естественных местообитаниях (58,37%) по сравнению с антропогенными местообитаниями (49,78 %) и урбanoфлорой в целом (52, 18 %).

Таблица 3.

Соотношение жизненных форм во флоре г. Саратова
(исходя из общего габитуса и длительности жизненного цикла)

Жизненная форма	Урбanoфлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Деревья	43	5,5	42	5,89	21	4,63
Кустарники и древесные лианы	42	5,37	40	5,62	26	5,73
Полукустарники	11	1,40	6	0,85	5	1,10
Полукустарнички	8	1,02	5	0,70	4	0,89
Многолетние травы	408	52,18	355	49,78	265	58,37
Двулетние травы	54	6,91	53	7,43	28	6,16
Однолетние травы	216	27,62	212	29,73	105	23,12
<i>Итого</i>	782	100	713	100	454	100

Второе место занимают однолетние растения. Однако роль их на антропогенных местообитаниях несколько выше (29,73%), чем на естественных (23,12%). Однолетники в городе, часто развиваясь по эфемерному типу наиболее адаптировались к динамичным условиям антропогенной среды. Повышение роли однолетников в городах и преобладание среди них южных видов отмечены также и для ряда урбanoфлор зоны широколиственных лесов (Ильминских, 1993). Третье и четвертое места принадлежит древесным и кустарниковым растениям – наибольшее процентное содержание их отмечено на антропогенных местообитаниях (29,73%), что весьма красноречиво свидетельствует об устойчивости этой группы растений к факторам и условиями урбанизированной среды. На естественных местообитаниях их роль

менее значительна (23,12%), так как естественные местообитания в городе представляют собой в основном участки степи, сформированные преимущественно травянистыми растениями.

Биоморфологический спектр по системе Раункиера (табл. 4) показывает следующие закономерности. Преобладающими как в урбanoфлоре, так и на отдельных типах местообитаний являются гемикриптофиты (44,64%). Весьма велико участие в урбanoфлоре в целом и на антропогенных местообитаниях фанерофитов, что отмечено для флор городов Восточной Европы целым рядом авторов (Игнатов, Чичев, 1993 и др.). Высокий процент терофитов как в урбanoфлоре, так и в ее составляющих свидетельствует о ее сильной антропогенной нарушенности (Ишбирдин, Ишбирдина, 1998).

Таблица 4.

Соотношение жизненных форм во флоре г. Саратова
по системе Раункиера

Жизненная форма	Урбanoфлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Фанерофиты	90	11,50	85	11,92	45	9,91
Хамефиты	12	1,53	8	1,12	12	2,64
Гемикриптофиты	349	44,64	307	43,05	231	50,90
Криптофиты	115	14,70	101	14,16	61	13,43
Терофиты	216	27,63	212	29,75	105	23,12
Итого	782	100	713	100	454	100

В эколого-фитоценотической структуре как урбanoфлоры в целом, так и антропогенных и естественных местообитаний первое место занимают сорные виды (43,73 %, 47,96 %, 29,73 % соответственно) (табл. 5). Это связано с тем, что основным местообитанием данной группы видов являются антропогенные экотопы. Значительную долю видов этой группы на естественных местообитаниях можно объяснить тем, что и они в свою очередь являются в той или степени нарушенными, но, судя по ряду характерных черт, представляют собой первичную природную среду. Это проявляется еще и в том, что на естественных биотопах на сорные виды приходится лишь немногим более $\frac{1}{4}$ от общего количества видов, а почти $\frac{1}{4}$ занимают виды природных сообществ. На антропогенных местообитаниях составляют около половины флоры (47,96%). Вторую по значимости группу составляют степные виды (14,73%).

Довольно высокое содержание как в урбanoфлоре, так и на отдельных типах местообитаний опушечных видов свидетельствует о том, что формирование флоры города шло с большим участием видов природных экотонов. Из других групп видов природных сообществ на фрагментах естественных биотопов лучше представлены лесные, луговые, кальцефильно-

степные растения, а на антропогенных биотопах — песчано-степные, галофильно-степные, прибрежно-водные и водные.

Таблица 5.

Соотношение эколого-фитоценотических групп во флоре г. Саратова

Эколого-фитоценотическая группа	Урбanoфлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Лесные	52	6,65	45	6,31	47	10,36
Луговые	27	3,45	26	3,64	20	4,40
Опушечные	98	12,53	81	11,36	73	16,07
Степные	130	16,63	105	14,73	120	26,44
Песчано-степные	20	2,55	18	2,52	5	1,10
Кальцефильно-степные	21	2,68	7	0,98	21	4,64
Галофильно-степные	15	1,91	14	1,97	1	0,22
Прибрежно-водные	65	8,33	63	8,85	32	7,04
Водные	12	1,54	12	1,68	0	0,00
Сорные	342	43,73	342	47,96	135	29,73
Итого	782	100	713	100	454	100

В анализ географических элементов включено 55,88% урбanoфлоры, являющиеся видами природных сообществ. При проведении географического анализа флоры нами в расчет были взяты только широтные группы. Долготные группы в настоящей работе не рассматриваются, так как по ним не удалось выявить никакой закономерности.

Таблица 6.

Соотношение широтных групп во флоре г. Саратова

Широтная группа	Урбanoфлора в целом		Антропогенные местообитания		Естественные местообитания	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%
Бореальная	52	6,65	46	6,45	41	9,07
Неморальная	46	5,88	30	4,21	46	10,17
Субаридная	88	11,25	71	9,96	77	17,03
Семиаридная	146	18,67	128	17,95	120	26,54
Аридная	3	0,38	1	0,14	1	0,22
Плюризональная	99	12,65	95	13,32	35	7,74
Итого	437	55,88	371	52,03	320	70,77

Как видно из таблицы 6 в урбanoфлоре в целом и на отдельных типах местообитаний наблюдается сходное соотношение широтных групп. Преобладают виды семиаридной широтной группы (18,67% - в урбanoфлоре в целом; 17,95 % - на антропогенных местообитаниях; 26,54 – на естественных местообитаниях).

Довольно велика роль плюризональной широтной группы. Наибольший процент плюризональные виды имеют на антропогенных местообитаниях (13,32%).

В заключение следует отметить, что видовой состав сосудистых растений собственно урбанизированной территории г. Саратова характеризуется очень высокой динамичностью, которая проявляется даже в узком временном интервале, охваченном нашими наблюдениями. Вследствие этого, для выяснения степени устойчивости выявленных нами соотношений в таксономической и типологической структуре изучаемой флоры требуются дальнейшие длительные мониторинговые исследования.

Литература

Игнатов М.С., Чичев А.В. Краткий анализ адвентивной флоры Московской области // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР. Матер. совещ. М., 1990. С. 30 – 31.

Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. СПб, 1993. 36 с.

Ишибирдин Л.М., Ишибирдин А.Р. Динамика флоры города Уфы за последние 60 – 80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 1 – 10.

Толмачев А.И. Введение в географию растений. Л.: Изд. ЛГУ, 1974. 244 с.

УДК 581.9 (470.44)

ДОПОЛНЕНИЕ К «ФЛОРЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ САРАТОВА». СЕМЕЙСТВО CYPERACEAE JUSS.

Е.А. Архипова, М.А. Березуцкий, В.А. Болдырев

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Под руководством и при непосредственном участии профессора А.А. Чигуряевой в 1976-1984 гг. была опубликована работа «Флора окрестностей Саратова» (Иванова и др., 1976, 1983, 1984). Эта публикация положила начало глубокому и всестороннему изучению флористических комплексов данной территории, актуальность которого особенно возрастает в условиях усиливающегося антропогенного воздействия (Березуцкий 1998; Березуцкий, Панин, Шилова, 2002; Панин, 2005 и др.). Флора окрестностей Саратова становится в настоящее время объектом длительного и глубокого флористического мониторинга, который предполагает выявление максимально большего количества местонахождений, в первую очередь редких и охраняемых видов. Особенную ценность для работ по мониторингу имеют старые сборы с точным указанием местонахождения популяций. Обработка

гербария кафедры ботаники и экологии Саратовского государственного университета показала, что там хранятся многие сборы, не нашедшие отражения в дополняемой нами работе. Известно, что наибольший интерес в плане мониторинга урбanoфлор представляют виды сем. Cyperaceae Juss., которое является одним из самых урбanoфлорных таксонов Восточной Европы (Бурда, 1991; Ильминских, 1993; Панин, 2005 и др.). Ниже мы публикуем информацию о сборах видов сем. Осоковые, хранящихся в гербарии кафедры ботаники и экологии СГУ (SARAT) и дополняющих материалы «Флоры окрестностей Саратова».

I Виды, не указанные во «Флоре окрестностей Саратова»

Carex acuta L.

10-ая Дачная, 17.06.1959, Сенюшкина

Carex diluta M.B.

Разбойница, 10.06.1947, Сумарева, Бойко, Кашкина, Скиданова, коллекторами определена как *Carex pallescens* L.

Eleocharis uniglumis (Link) Schult.

Берег Волги по дороге к Гуселке от Саратова, 22.08.1929, Ал. Фурсаев; ст. Разбойница, в понижении у жел. дороги, 10.06.1947, Тарасов

II Новые местонахождения видов, указанных во «Флоре окрестностей Саратова»

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla

М. Гуселка, пойма, около дач Леонтьева, 8.06.1919, В. Чернов; 10-ая Дачная, дно оврага, 7.06.1954, Шатунова

Carex contigua Hoppe

Затон, 3.06.1936, фамилия написана неразборчиво; 8-ая Дачная, 10.05.1936, Белонилова, коллектором определена как *Carex digitata* L.; с. Песчаный Умет, роща смешанного состава в 1 версте к востоку от села, у дороги, 18.06.1920, фамилия написана неразборчиво; Разбойница, Тарасов овраг, 06.1928

Carex digitata L.

2-ая Дачная остановка, Колоскова

Carex melanostachya M.B.

8 Дачная остановка, заболоченное место, 8.06.1939, Legit Павленко, Determ Назитина; 2 Дачная остановка, 16.06.1936; Б. Гуселка, пойма у хутора Москвитина, 15.06.1919, В. Чернов; Игуменское ущелье, восточные склоны, 6.06.1947, Тарасов

Carex muricata L.

Сев.-зап. склон, 8-ая Дачная остановка, 1.07.1974, Тарасова О.(И).?; с. Песчаный Умет, опушка смешанного леса, 18.06.1920, Л.Н. Казакевич; пос. Тепличный, с краю леса, 23.06.1975, Новиков; Лысая гора 23.06.1948.

Carex pediformis C.A. Mey. s.l.

3 Дачная, лес, 28.07.1974, Шорохова С.; 3 Дачная, лес, 28.06.1974, Пономарева; 9 Дачная, дубовый лес, северная экспозиция склона, 4.06.1975, Новиков; пос. Тепличный, смешанный лес (клен, дуб, осина), 27.06.1975, Новиков; пос. Поливановка, смешанный лес (липа, береза, клен), 8.06.1975, Новиков; 10-ая Дачная, 18.07.1976

Carex pilosa Scop.

Разбойница в окр. Саратова бл. д. Грузиновки, 11.07.1923; Поливановка, 4.06.1923, Иншаков

Carex praecox Schreb.

Пос. Сокол, у леса, 23.05.1975, Новиков; на опушке леса возле южной окраины д. Поливановки, 21.05.1947, Тарасов; окр. с. Пристанного 07.1936, Legit Костикова, Determ Фурсаев; пойма Волги окрестности с. Пристанного, 07.1936, Костикова; Несчаный Умет, у леса, 24.05.1979, Колоскова; Лысая гора (низина), 13.06.1972, коллектором определена как *Carex colchica* J. Gay

Carex supina Wahlb.

Близ Гуселского опытного участка юго—западный ковыльный склон, 10.06.1926, Куницына; 5 Дачная остановка, 27.05.1936, Legit фамилия написана неразборчиво, Determ Колоскова; Игуменское ущелье, 3.08.1947, Legit Тарасов, Determ Колоскова; в 0,5 км южнее 8-ой Дачной остановки, степной участок, склон западной экспозиции, 2.06.1951, Лепесткина; окрестности 4-ой Дачной остановки, 13.07.1976, Legit Калашникова, Determ Праскова; Волжские Дали в разреженном лесу, 3.07.1975, Новиков; Затон, 25.06.1936, фамилия написана неразборчиво, коллектором определена как *Carex Michelii* Host; «Жареный бугор» Саратовской губ. и уезда, между 2 и 4 Гуселками близ скита скопцов в 12-15 верстах от гор. Саратова в северном направлении, степной участок «дикой природы», открытая возвышенность «Жареный бугор», каменистая вершина, почва каменисто-суглинистая, степень распространения sum, 7.06.1925, С. Андреев

Carex stenophylla Wahlb.

Разбойница, ?, овраг, заросли, 26.07.1927, Legit Е. Михайлова, Determ Колоскова

Carex vesicaria L.

Пос. Северный, болото, 21.06.1975, Новиков

Carex vulpina L.

Влажные места, пруд парка культуры, Сарат., фамилия написана неразборчиво

Eleocharis palustris (L.) R.Br.

М. Гуселка, пойма около дачи Похомова, 17.05.1919, В. Чернов; 8 ост. б. с. Еланки, 14.06.1938; М. Гуселка, пруд около дач Леонтьева, 8.06.1919, В. Чернов; 2-ая Дачная овраг ? 11.06.1947

Scirpus lacustris L.

М. Гуселка, пойма около дач Похомова, 17.05.1919, В. Чернов

Scirpus sylvaticus L.

9 Дачная ост., лес, 7.06.1939, Кабанова; Сад на пути в Саратов близ фермы СХИ 21.06.1933, Legit A. Куничкина, Determ E. Пахмурина

Scirpus tabernaemontanii Gmel.

М. Гуселка, пруд около дач Леонтьева, 8.06.1919, В. Чернов

Надеемся, что дальнейшие полевые исследования позволят выявить новые местонахождения видов данного семейства во флоре города Саратова и его окрестностей.

Литература

Березуцкий М.А. Толерантность сосудистых растений к антропогенным местообитаниям (на примере флоры окрестностей г. Саратова) // Бот. журн. 1998, № 9. С. 77-83.

Березуцкий М.А., Панин А.В., Шилова И.В. О новых и редких видах флоры города Саратова и его окрестностей //Бюллетень Ботанического сада СГУ. 2002. Вып. 1. С. 7-13.

Бурда Р.И. Антропогенная трансформация флоры. Киев: Наукова Думка, 1991. 168 с.

Иванова Р.Д., Колоскова И.Г., Рябова Т.П. и др. Флора окрестностей Саратова // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1976. Вып. 2. С. 60 – 69; 1983. Вып. 3. С. 48 – 62; 1984. Вып. 4. С. 29 – 49.

Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. СПб, 1993. 36 с.

Панин А.В. Флорогенез в урбанизированной среде степной зоны (на примере г. Саратова): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Саратов, 2005. 21 с.

УДК 581.9 (470.44)

К ИЗУЧЕНИЮ ЭФЕМЕРОВ И ЭФЕМЕРОИДОВ
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «ХВАЛЫНСКИЙ»

Л.А. Серова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Эфемеры и эфемероиды представляют собой довольно многочисленную и недостаточно изученную группу. На территории Юго-Востока европейской России комплексное исследование этих растений проводилось А.А. Чигуряевой и Р.Д. Ивановой (1970). По их данным во флоре этого региона насчитывается около 200 видов эфемеров, эфемероидов и других раннецветущих растений, принадлежащих к 30 семействам и 100 родам. Из них по нашим данным для национального парка «Хвалынский» на сегодняшний день обнаружено 40 видов, относящихся к 14 семействам и 33 родам.

Эфемеры:

1. *Alyssum turkestanicum* Regel & Schmalh.
2. *Androsace elongata* L.

3. *Androsace maxima* L.
4. *Androsace septentrionalis* L.
5. *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.
6. *Bromus squarrosus* L.
7. *Buglossoides arvensis* (L.) Johnst
8. *Ceratocephala falcata* (L.) Pers.
9. *Chorispora tenella* (Pall.) DC.
10. *Draba nemorosa* L.
11. *Dracocephalum thymiflorum* L.
12. *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. & Spach
13. *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski
14. *Fumaria officinalis* L.
15. *Lepidium perfoliatum* L.
16. *Meniocus linifolius* (Steph.) DC.
17. *Viola arvensis* Murr.

Эфемероиды:

1. *Adonis vernalis* L.
2. *Adonis wolgensis* Stev.
3. *Adoxa moschatellina* L.
4. *Allium decipiens* Fisch. ex Schult. & Schult. Fil.
5. *Anemone sylvestris* L.
6. *Anemonoides ranunculoides* (L.) Holub
7. *Cardaria draba* (L.) Desv.
8. *Corydalis bulbosa* (L.) DC.
9. *Ferula caspica* Bieb.
10. *Ficaria stepporum* P. Smirn.
11. *Fritillaria ruthenica* Wikstr.
12. *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl.
13. *Gagea minima* (L.) Ker-Gawl.
14. *Gagea pusilla* (F.W. Schmidt) Schult. & Schult. fil.
15. *Hierochloë repens* (Host) Beauv.
16. *Iris pumila* L.
17. *Paeonia tenuifolia* L.
18. *Poa bulbosa* L.
19. *Pulmonaria obscura* Dumort.
20. *Pulsatilla patens* (L.) Mill.
21. *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult. fil.
22. *Tulipa schrenkii* Regel
23. *Valeriana tuberosa* L.

В таксономическом спектре этой группы доминируют семейства *Brassicaceae*, *Ranunculaceae* и *Liliaceae* – по 7 видов (17,5%). По другим таксонам виды распределены следующим образом: *Poaceae* – 5 видов (12,5%), *Primulaceae* – 3 вида (7,5%), *Boraginaceae* и *Fumariaceae* – по 2 вида (5%). Семейства *Lamiaceae*, *Violaceae*, *Adoxaceae*, *Iridaceae*, *Paeoniaceae*, *Valerianaceae* и *Apiaceae* содержат по одному виду.

Среди 40 видов наибольшее число составляют однолетники (17 видов – 42,5 %). Многолетние жизненные формы представлены короткокорневищными и луковичными – по 7 видов (17,5%), клубнеобразующими – 4 вида (10%), длиннокорневищными и стежнекорневыми – по 2 вида (5%), рыхлодерновинными – 1 вид (2,5%).

По биотопической приуроченности как среди изучаемой группы в целом, так и среди подгруппы эфемеров преобладают степные виды – 13 видов (32,5%) и 9 видов (52,9%) соответственно. Среди эфемероидов большинство составляют лесостепные и лугово-лесные виды – по 5 видов (по 21,7%). Другие группы среди эфемеров и эфемероидов представлены слабее: лесостепные – 10 видами (25 %), лугово-лесные – 5 видами (12,5%), лесные – 4 видами (10%), сорные и горно-степные – по 3 вида (по 7,5%), пустынно-степные – 2 видами (5%).

Среди изучаемых растений преобладают виды древнесредиземноморского происхождения – 12 видов (30%). Второе место занимает евразиатская группа – 10 видов (25 %). Кроме того, по 4 вида (10%) – европейского и голарктического происхождения, по 2 вида (5%) – циркумбореального, pontическо-западноказахстанского, pontического и средиземноморского, по 1 виду (2,5%) – восточноевропейско-казахстанского и сарматского происхождения.

Эфемеры и эфемероиды национального парка «Хвалынский» требуют дальнейшего глубокого изучения, как в отношении уточнения их видового состава, так и в отношении исследования биологии и экологии, в первую очередь видов, находящихся на этой территории на границе своего географического распространения.

Распределение видов по элементам типологической структуры проведено в соответствии с работой Т.И. Плаксиной (2001).

Литература

- Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара, 2001. 388 с.
 Чигуряева А.А., Иванова Р.Д. Эфемеры и эфемероиды Юго-Востока Европейской части СССР //Почвы и растительность Юго-Востока. 1970. С. 49–62.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.526.52 (470.44)

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СОЛОНЧАКОВ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

С.И. Гребенюк

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Солончаки – почвы с высоким содержанием водорастворимых солей с самой поверхности – в Саратовской области занимают 1,5 тыс. га. Распространены они по всей территории области, но наиболее значительные площади занимают в Левобережье.

Естественными причинами засоления почв являются соленосные отложения неоднократных трансгрессий Каспия (Ковда, 1941, 1950 и др.), соленосные осадочные породы пермского, юрского и мелового периодов, слагающие Приволжскую возвышенность (Усов, 1930) и Общий Сырт (Ковда, 1941, 1950), соляные купола, характерные для Заволжья. Источниками накопления солей в почве служат также неглубоко залегающие минерализованные грунтовые воды (Славный и др., 1970). В засоление почв вносит вклад и перенос солей ветром, или импульверизация (Усов, 1940; Ковда и др., 1954 и др.). Вторичное засоление возникает при орошении (Лопато, 1932; Смирнов, 1934; Усов, 1940; Бирюкова, 1962; Шмыглия, 1983 и др.), создании искусственных водохранилищ, в результате их подпирающего влияния (Болтова, 1973, 1975 и др.), а также при чрезмерном выпасе скота (Гребенюк, 1989).

На территории области преобладают гидроморфные солончаки – луговые и типичные. Луговые солончаки приурочены к пойменным террасам, припрудовым понижениям, окраинам лиманов, типичные – встречаются в понижениях надпойменных террас, реже – в нижних частях склонов возвышенностей.

Существующая геоботаническая литература по Саратовской области не дает полного представления о солончаковой растительности, поскольку последняя не была объектом специальных исследований и чаще всего изучалась попутно с зональной и интразональной растительностью. Краткие сведения о растительности солончаков имеются в работах Б.А. Келлера (1901, 1903), С. Петрова (1905), П.П. Бегучева (1928), Л.И. Казакевича (1930), И.И. Тереножкина (1931), А.В. Вазингер (1934), Е.К. Кох (1946), А.О. Тарасова (1968, 1981), С.И. Гребенюк (1998), О.Н. Давиденко, С.И. Гребенюк (2003).

Материалом для статьи послужили результаты геоботанических обследований, проведенных в 1976–2002 гг. по изучению растительности засоленных почв. Одновременно с изучением растительности проводилось исследование почв.

Флора солончаков не отличается большим богатством и разнообразием видов, но она чрезвычайно интересна и своеобразна. Наибольшую роль во

флоре солончаков Саратовской области играют семейства *Chenopodiaceae*, *Asteraceae* и *Poaceae*, на долю которых приходится более 50% от общего числа солончаковых видов. Ряд представителей этих семейств, особенно однолетние сочные солянки из маревых, господствуют в галофитных сообществах.

Солончаковые растения представлены несколькими жизненными формами, из которых основными являются однолетние травянистые растения летне-осенней вегетации (*Salicornia*, виды *Suaeda*, *Petrosimonia*, *Salsola* и др.). Наряду с однолетниками встречаются полукустарнички, из которых доминируют на солончаках нашей области *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. и *Artemisia santonica* L., но полукустарнички в растительном покрове наших солончаков не играют такой большой роли, как в более южных регионах Нижнего Поволжья. Всегда присутствуют длительновегетирующие травянистые многолетники, но доминируют только виды *Ruccinella*, *Lepidium crassifolium* Waldst. & Kit. Группа эфемеров немногочисленна. Из них облигатными галофитами являются только *Frankenia pulverulenta* L., *Hymenolobus procumbens* (L.) Fourt. Произрастание на солончаках *Androsace maxima* L., *Alyssum turkestanicum* Regel et Schmalh., *Ceratocephala falcata* (L.) Pers., *Myosurus minimus* L. и других возможно, поскольку они развиваются в период, когда верхний слой почвы промыт от легкорастворимых солей.

Растительные сообщества на луговых и типичных солончаках характеризуются значительным флористическим сходством. Одни и те же виды встречаются как на тех, так и на других. Однако солончаковая флора Левобережья богаче. Только там были найдены такие виды, как *Frankenia hirsuta* L., *F. pulverulenta*, *Ofaiston monandrum* (Pall.) Moq., *Suaeda linifolia* Pall., *Salsola mutica* C.A.Mey., *Petrosimonia oppositifolia* (Pall.) Litv., *Halimione verrucifera* и другие.

Солончаковая растительность Саратовской области представлена 12 формациями. Основными ценозообразователями являются однолетние сочные солянки *Salicornia perennans* Willd., виды *Petrosimonia*, *Suaeda*, полукустарнички *Halimione verrucifera* и *Artemisia santonica*, из многолетних трав - *Ruccinella*. Ниже приводится характеристика главнейших формаций. Латинские названия растений даны по сводке С.К. Черепанова (1995). При наименовании ассоциаций учитывались рекомендации Б.А. Быкова (1962).

Формация солероса (*Salicornia perennans* Willd.). Солерос – одно из немногих растений, которое первым поселяется на солончаках с высоким содержанием солей, где не встречает конкуренции со стороны других растений. Его сообщества связаны с мокрыми и влажными солончаками. Солерос часто образует чистые сообщества, без примеси других видов. В качестве примеси ему сопутствуют полукустарнички *Halimione verrucifera*, *Artemisia santonica*, *Frankenia hirsuta*, травянистые многолетники *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *L. caspium* (Willd.) Gams, *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh. и др., из однолетников – представители родов *Suaeda*, *Petrosimonia*, *Atriplex* и др. Из эфемеров отмечены только *Frankenia pulverulenta*, *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski и *Lepidium ruderale* L. Общее проективное покрытие в сообществах от 30 до 100%.

Наиболее характерны монодоминантные сообщества, иногда состоящие только из солероса. В солеросовой формации помимо ass. *Salicornia perennans* выделены также ассоциации (*Halimione verrucifera*) – *Salicornia perennans*, (*Phragmites australis*) - *Salicornia perennans*, *Salicornia perennans*+*Suaeda prostrata*, (*Puccinellia gigantea*) - *Salicornia perennans*, *Salicornia perennans*+*Frankenia pulverulenta* (табл.1). Автор посчитала возможным выделить последнюю ассоциацию, поскольку только в одном месте (окр. с. Модин Озинского р-на) наблюдала массовое произрастание франкении в солеросниках.

Сообщества солероса в большинстве случаев приурочены к почвам сильно и очень сильно засоленным (максимальное содержание солей 12,93%). Но встречаются они и на почвах, имеющих в поверхностном горизонте сильное и очень сильное засоление, а ниже – среднее и слабое. В пойме р. М. Узень у с. Августовка нами описаны чистые солеросники на почвах, где корочка содержала 7,29% солей, в слое до 15 см отмечалось сильное засоление (плотный остаток 1,3%), а с глубины 30 см почва была незасоленная.

Солерос оптимально развивается при хлоридном засолении. Наш регион находится в области континентального соленакопления, поэтому хлоридное засоление встречается редко. Солерос растет здесь на сульфатных и хлоридно-сульфатных солончаках. Только под франкниево-солеросовым сообществом хлоридно-сульфатное засоление отмечалось до глубины 33 см, а ниже – хлоридное.

Формация пetrosимонии Литвинова (*Petrosimonia litwinowii* Korsh.). *Petrosimonia litwinowii* – однолетнее галомезоксерофильное растение высотой до 30 см. Встречается на влажных солончаках, в Заволжье ее сообщества чаще всего приурочены к пухлым солончакам. К пetrosимонии примешиваются единичные особи полукустарничков *Artemisia santonica*, *Frankenia hirsuta*, *Halimione verrucifera*. Из многолетних трав встречаются *Puccinellia bilykiana* Klok., *Limonium caspium*, *L. gmelinii*, *L. bungei* (Claus) Gamajun., *Gypsophila perfoliata* L. Однолетники представлены *Atriplex tatarica* L., *Ofaiston monandrum*, *Suaeda confusa* Пјин, *S. prostrata* Pall., *Bassia sedoides* (Pall.) Aschers. и др. Отмечены и эфемеры, из которых наиболее часто встречаются *Eremopyrum triticeum*, *Lepidium ruderale*, *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl. Проективное покрытие колеблется от 40 до 80%.

В формации выделено 4 ассоциации – ass. *Petrosimonia litwinowii*, *P. litwinowii* + *P. oppositifolia*, *P. litwinowii* + *Suaeda acuminata*, *P. litwinowii* + *Polygonum salsuginosum* (табл.2).

Во всех случаях сообщества с пetrosимонией Литвинова служат показателями очень сильно засоленных почв (плотный остаток от 2,77 до 7,02%). Наиболее засолены почвы под монодоминантными сообществами, которые индицируют сульфатное засоление. Появление в качестве содоминанта бескильницы указывает на возрастание роли хлор-иона, и засоление может быть хлоридно-сульфатным и сульфатно-хлоридным.

Таблица 1. Формация солероса – *Salicornia perennans*

Ассоциации	<i>Salicornia perennans</i>					<i>Salicornia perennans + Frankenia pulverulenta</i>		<i>Salicornia perennans + Suaeda prostrata</i>		<i>(Puccinellia gigantea) + Salicornia perennans</i>		<i>(Halimione verrucifera) + Salicornia perennans</i>	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Номер описания	16C	4A	3H ₂	9M	3B	8H ₂	17A	2B	17Д	1H ₂			
Общ. проект. покр., %	100	70	50	40	60	40	70	30	60	60			
Полукустарнички													
<i>Artemisia santonica</i> L.		sol		sp	sol	sol			sp	sol			
<i>Frankenia hirsuta</i> L.					sol				sol				
<i>Halimione verrucifera</i> (Bieb.) Aellen				sol		sol			cop ₁	cop ₂			
Травянистые много- летники													
длительновегетирующие													
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.		sol	sp										
<i>Limonium caspium</i> (Willd.) Gams			sol		sol	sol			sp				
<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) O.Kuntze					sol	sp							
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.			sol		sol			cop ₁	cop ₁				
<i>Puccinellia bilykiana</i> Klok.									sp				
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	sp			sol									
<i>Puccinellia gigantea</i> (Grossh.) Grossh.			sol				cop ₁			sol			
<i>Scorzonera parviflora</i> Jacq.			sp										
Двулетники													
<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrosz.	sol							sol	sol				
Однолетники для- тельновегетирующие													
<i>Atriplex littoralis</i> L.	sol												
<i>Atriplex patens</i> (Litv.) Iljin				sol				sol		sol			
<i>Atriplex prostrata</i> Boucher ex DC.					sol	sp							
<i>Atriplex tatarica</i> L.			sol		sp								
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.				sol	sol								
<i>Camphorosma songorica</i> Bunge										sol			

Продолжение таблицы 1

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>	<i>10</i>	<i>11</i>
<i>Ofaiston monandrum</i> (Pall.) Moq.				sp					sp	
<i>Petrosimonia litwinowii</i> Korsch.									sp	sol
<i>P. triandra</i> (Pall.) Simonk.				sol						
<i>Polygonum patulum</i> Bieb.					sol					
<i>Salicornia perennans</i> Willd.	soc	cop ₃	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₃
<i>Suaeda confusa</i> Iljin				sp		sp				sp
<i>S. corniculata</i> (C.A.Mey.) Bunge			sp			sol				
<i>S. linifolia</i> Pall.										sol
<i>S. prostrata</i> Pall.	sol	sol			cop ₂		sp	sol	sp	
Однолетники										
коротковегетирующие										
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski										sol
<i>Frankenia pulverulenta</i> L.				cop ₂						
<i>Lepidium ruderale</i> L.				sol						

Описания проведены: 16С – 09.07.2001 на национальной террасе р. Елшанки к с. от г. Саратова; 4А – 01.06.83 в пойме р. М. Узень у с. Августовка Новоузенского р-на; 3Н₂ – 17.07.82 в 400м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 9М – 11.07.82 в 4 км южнее с. Модин Озинского р-на; 3В – 04.07.77 берег р. М.Узень , близ с. Варфоломеевка Ал.-Гайского р-на; 8Н₂ – 19.07.82 в 500м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 17А – 02.06.83 в пойме р. М. Узень у с. Августовка Новоузенского р-на; 2В - 04.07.77 берег р. М.Узень близ с. Варфоломеевка Ал.-Гайского р-на; 17Д – 30.05.80 в 1км к в. от с. Дмитриевка Ершовского р-на; 1Н₂ – 17.07.82 в 500м к в. от с. Непряхин Озинского р-на.

Таблица 2. Формация петросимонии Литвинова - *Petrosimonieta litwinowii*

Ассоциации	<i>Petrosimonia litwinowii</i>			<i>Petrosimonia litwinowii</i> + <i>Polygonum salicinum</i>		<i>Petrosimonia litwinowii</i> + <i>Petrosimonia oppositifolia</i>		<i>Petrosimonia litwinowii</i> + <i>Suaeda confusa</i>	
Номер описания	4ад	5М	21С	5С		3Д		19Н ₂	
Общее проект. покрытие, %	50	40	40	80		60		60	
	1	2	3	4	5	6		7	
Полукустарнички									
<i>Artemisia santonica</i> L.	sp	sol	sol	sol	sp		sol		
<i>Frankenia hirsuta</i> L.						sp			
<i>Halimione verrucifera</i> (Bieb.) Aell.			sol						
Травянистые многолетники									
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.			sol						

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7
<i>Limonium bungei</i> (Claus) Gamajun.			sol	sol		
<i>L. caspium</i> (Willd.) Gams					sol	
<i>L. gmelinii</i> (Willd.) O.Kuntze	sol					
<i>Puccinellia bilykiana</i> Klok.	sp				sol	
<i>P. distans</i> (Jacq.) Parl.			sp	sp		sol
Однолетники						
длительновегетирующие						
<i>Atriplex littoralis</i> L.			sol			
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey.				sp		
<i>A. patens</i> (Litv.) Iljin				sol		
<i>A. tatarica</i> L.	sp	sol			sp	sol
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.	sol			sp		
<i>Camphorosma songorica</i> Bunge						sol
<i>Ofaiston monandrum</i> (Pall.) Moq.	sol					
<i>Petrosimonia litwinowii</i> Korsh.	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₃
<i>P. oppositifolia</i> (Pall.) Litv.					cop ₂	
<i>Polygonum salsuginosum</i> Bieb.				cop ₁		
<i>Salicornia perennans</i> Willd.			sol		sp	
<i>Suaeda confusa</i> Iljin		sp				cop ₂
<i>S. prostrata</i> Pall.	sol		sp		sol	
Однолетники						
коротковегетирующие						
<i>Ceratocephala falcata</i> (L.) Pers.	sol					
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl		sol				sol
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevskii	sol	sol				sol
<i>Lappula stricta</i> (Ledeb.) Guerke	sol					
<i>Lepidium perfoliatum</i> L.	sol	sol				
<i>L. ruderale</i> L.	sp	sol		sol	sol	sol

Описания проведены: 4аД – 26.05.80 в 1км к зап. от с. Дмитриевка Ершовского р-на; 5М – 08.07.82 в 4км южнее с. Модин Озинского р-на; 21С – 19.07.2001 надпойм. тер. р. Еланки к с. от г. Саратова; 5С – 10.06.2000 там же; 3Д – 26.05.80 в 1км к зап. от с. Дмитриевка Ершовского р-на; 19Н₂ - 22.07.82 в 300 м к в. от с. Непряхин Озинского р-на.

Формация камфоросмы джунгарской (*Camphorosma songorica* Bunge) характерна для Заволжья. *Camphorosma songorica* – одно-двухлетник из семейства маревых – в Левобережье чаще произрастает на корковых солончаковых солонцах, но образует сообщества и на солончаках.

Травостой обычно густой: общее проективное покрытие 60-90%. В состав сообществ входят *Halimione verrucifera*, *Lepidium crassifolium*, *Leymus paboanus* (Claus) Pilg., *Limonium gmelinii*, виды рода *Puccinellia* и некоторые другие. Из летне-осенних однолетников встречаются *Suaeda confusa*, *S. corniculata* (C.A.Mey.) Bunge, из эфемеров - изредка *Lepidium ruderale*.

Наиболее характерны монодоминантные сообщества, для которых характерен очень бедный флористический состав – 3-4 вида. Видовой состав

формации также беден – 15 видов. В формации, помимо ass. *Camphorosma songorica*, выделены также ass. (*Halimione verrucifera*) – *Camphorosma songorica*, (*Puccinellia tenuissima*) – *Camphorosma songorica*, (*Lepidium crassifolium*) – *Camphorosma songorica*, *C. songorica* + *Plantago salsa* (табл.3).

Джунгарскокамфоросмовые сообщества произрастают на почвах с содержанием солей до 2,54%. В почвах под всеми сообществами высокое содержание карбонат- и гидрокарбонат-ионов (Гребенюк, 1991), т.е. сообщества с участием камфоросмы джунгарской являются показателями содового засоления. И в грунтовых водах под этими сообществами, хотя они и оказались пресными (минерализация 0,53-0,98 г/л), преобладает HCO_3^- -ион.

Таблица 3.Формация камфоросмы джунгарской – *Camphorosmeta songoricae*

Ассоциации	<i>Camphorosma songorica</i>	<i>Camphorosma songorica+ Plantago salsa</i>	(<i>Halimione verrucifera</i>) - <i>Camphorosma songorica</i>	(<i>Puccinellia tenuissima</i>) - <i>Camphorosma songorica</i>
Номер описания	7 Л	4Н ₃	6-Д	2Н ₃
Общее проективное покрытие, %	80	80-90	30	60
Полукустарнички				
<i>Artemisia</i> sp.		sol		
<i>Halimione verrucifera</i> (Bieb.) Aell.			cop ₁	sp
Травянистые многолетники				
<i>Lepidium crassifolium</i> Waldst. & Kit.	sol	sp		
<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.			sol	
<i>Limonium gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze			sol	sp
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex Steud.			sol	
<i>Plantago salsa</i> Pall.		cop ₁		
<i>Puccinellia bilykiana</i> Klok.	sp			
<i>P. gigantea</i> (Grossh.) Grossh.		sol		
<i>P. tenuissima</i> Litv. ex V. Krecz.	sol		sol	cop ₂
Однолетники				
<i>Atriplex tatarica</i> L.				sol
<i>Camphorosma songorica</i> Bunge	cop ₃	cop ₃	cop ₂	cop ₃
<i>Crypsis aculeata</i> (L.) Ait.		sol		
<i>Suaeda confusa</i> Iljin			sol	
<i>S. corniculata</i> (C. A. Mey.) Bunge	sp		sol	

Описания проведены: 7Л – 09.06.82 в 7км к с.-в. от с. Луговское Ровенского р-на; 4Н₃ – 07.07.83 в 300м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 6-Д – 28.06.87 Краснокутский р-н, окр. с. Дьяковка, засоленные понижения среди бугристых песков; 2Н₃ – 07.07.83 в 300м к в. от с. Непряхин; 2Н₃ – 21.07.82 в 500м к в. от с. Непряхин.

Формация галимионы бородавчатой (*Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell.) характерна для Заволжья. *Halimione verrucifera* – полукустарничек высотой 15-50 см с распространёнными побегами и пепельно-серыми сочными листьями, способный разрастаться с помощью укоренения побегов. Это – растение солончаков, но встречается также на солончаковых и солончаковатых солонцах. В Заволжье сообщества с преобладанием галимионы бородавчатой иногда занимают значительные площади, чаще диффузно встречаются среди сообществ других формаций.

Наиболее широко распространены монодоминантные сообщества. В их строении принимает незначительное количество видов – 8-9. Встречаются отдельные экземпляры *Limonium gmelinii*, *L. caspium*, *Suaeda confusa*, *Salicornia*, *Petrosimonia* и др. При увеличении содержания солей в почве и степени ее увлажнения формируются более галофильные варианты сообществ – солеросово-бородавчатогалимационные, петросимониево-бородавчатогалимационные. Общее проективное покрытие 40-80%.

Формация представлена следующими ассоциациями: ass. *Halimione verrucifera*, *Halimione verrucifera* - *Puccinellia gigantea*, *H.verrucifera* - *Lepidium crassifolium*, *H.verrucifera* - *Salicornia perennans*, *H.verrucifera* - *Petrosimonia litwinowii*, *H.verrucifera* - *Ofaiston monandrum*, *H.verrucifera* - *Camphorosma songorica* (табл.4).

Таблица 4. Формация галимионы бородавчатой – *Halimione verruciferae*

Продолжение таблицы 4

I	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Bolboschoenus maritimus</i> var. <i>compactus</i> (Hoff.) Egor.			sol					
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski					sol			sol
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.				sp				
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.					sol			
<i>Lepidium crassifolium</i> Waldst. & Kit.							cop ₁	
<i>Leymus paboanus</i> (Klaus) Pilg.				sol				sol
<i>Limonium caspium</i> (Willd.) Gams	sol	sol	sp	sol				
<i>L. gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze	sol	sol		sp	sol			sol
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	sol			sol				
<i>Plantago salsa</i> Pall.				sol			sp	sol
<i>Puccinellia bilykiana</i> Klok.			sp				sp	
<i>P. distans</i> (Jacq.) Parl.	sp							
<i>P. gigantea</i> (Grossh.) Grossh		sol		sp	sp			cop ₂
<i>P. tenuissima</i> Litv. ex V.Krecz.						sp		
<i>Saussurea salsa</i> (Pall. ex Bieb.) Spreng.				sol				
<i>Sedum acre</i> L.							sol	
Двулетники								
<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.			sol					
Однолетники								
длительновегетирующие								
<i>Atriplex tatarica</i> L.			sol		sp	sol		sol
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.						sol		
<i>Camphorosma songorica</i> Bunge					sol	sol	sp	
<i>Ofaiston monandrum</i> (Pall.) Moq.			sol			cop ₂		
<i>Petrosimonia litwinowii</i> Korsh.	sp	sp	sol		cop ₂	sp		sp
<i>P. oppositifolia</i> (Pall.) Litv.			sol					
<i>Polygonum patulum</i> Bieb.					sol			sol
<i>Salicornia perennans</i> Willd.		sp	cop ₃	cop ₂		sp		sol

Продолжение таблицы 4

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>
<i>Salsola foliosa</i> (L.) Schrad.					sol			
<i>Suaeda confusa</i> Iljin	sol	sp	sol	sol		sp		sol
<i>S. linifolia</i> Pall.				sol				
<i>S. prostrata</i> Pall.						sol	sp	
Однолетники коротковегетирующие								
<i>Descurainia Sophia</i> (L.) Webb ex Prantl	sol				sol			
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Nevski					sp			
<i>Frankenia pulverulenta</i> L.			sol					
<i>Juncus bufonius</i> L.			sol					
<i>Lepidium ruderale</i> L.					sol			

Описания проведены: 1М – 07.07.82 в 4км южнее с. Модин Озинского р-на; 5Н₂ – 18.07.82 в 500м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 6Д – 27.05.80 в 1,5км с.-з. с. Дмитриевка Ершовского р-на; 1Н₃ – 06.07.83 в 600м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 110 – 07.07.76 там же; 16Н₂ – 21.07.82 в 200м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 2Л – 08.06.82 берег р. Бизюк у с. Луговекое Ровенского р-на; 108 – 07.07.76 в 800м к в. от с. Непряхин Озинского р-на.

Сообщества галимионы бородавчатой произрастают преимущественно на сильно и очень сильно засоленных почвах (максимальное содержание солей 10,9%), в редких случаях – на средне засоленных. Наиболее засоленные местообитания занимают монодоминантные бородавчатогалимионовые и солеросово-бородавчатогалимионовые сообщества. Химизм засоления редко бывает однотипным по всему почвенному профилю. Чаще наблюдается перемежающееся сульфатное и хлоридно-сульфатное засоление. Появление в сообществах *Lepidium crassifolium* и *Camphorosma songorica* указывает на возрастание в солевом комплексе ионов CO_3^{2-} и HCO_3^- .

Формация бескильницы расставленной (*Puccinellia distans* (Jacq.) Parl.). Сообщества данной формации встречаются и в Право- и в Левобережье. *Puccinellia distans* – растение солонцов, но в нашей области встречается и на солончаках с очень сильным засолением. В бескильницевых сообществах постоянно встречается *Artemisia santonica*, довольно часто – *Salicornia*, *Suaeda prostrata*, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. В сообществах насчитывается от 8 до 19 видов. Проективное покрытие колеблется от 40 до 60%. В состав формации входят ассоциации: *Puccinellia distans*, *P. distans* – *Salicornia perennans*, *P. distans* + *Leymus paboanus*, *P. distans* + *Limonium bungei*, *Puccinellia distans* – *Tripolium pannonicum* (табл. 5).

Puccinellia distans выдерживает широкий диапазон засоления почв – от средне засоленных до очень сильно засоленных (0,3–7,6%). Химизм засоления – сульфатный.

Таблица 5.Формация бескильницы расставленной – *Puccinellia distans*

Ассоциации	<i>Puccinellia distans</i>		<i>Puccinellia distans</i> – <i>Salicornia perennans</i>		<i>Puccinellia distans</i> + <i>Leymus paboanus</i>		<i>Puccinellia distans</i> – <i>Tripolium</i> <i>pannonicum</i>		<i>Puccinellia distans</i> + <i>Limonium bungei</i>	
	1 K	11 C	9 C	4 M	18 C	14 C				
Номер описания										
Общее проект. покрытие, %	50	60	60	50	40	60				
I	2	3	4	5	6	7				
Полукустарнички										
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.					sp					
<i>A. santonica</i> L.	sol	sp	sol	sp	sp	sp				
Травянистые многолетники										
длительновегетирующие										
<i>Amoria fragifera</i> (N. Zinger) Schischkov	sp									
<i>Asparagus polyphyllus</i> Stev.				sol						
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevskii	sol						sol			
<i>Galium humifusum</i> Bieb.				sp						
<i>Glycrriza glabra</i> L.				sol						
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.				sp						
<i>Imula britannica</i> L.							sol			
<i>Juncus gerardii</i> Loisel.	sol									
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A.Mey.	sol	-		sol						
<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.				cop ₁						
<i>Limonium bungei</i> (Claus) Gamajun.		sp					cop ₁			
<i>L. gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze				sp						
<i>Plantago cornutii</i> Gouan				sol						
<i>P. salsa</i> Pall.				sol						
<i>Puccinellia distans</i> (Jacq.) Parl.	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₂	cop ₃				
<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.-Mazz.	sp			sol						
Двулетники										
<i>Melilotus dentatus</i> (Walldst. et Kit.) Pers	sol									
<i>Tripolium pannonicum</i> (Jacq.) Dobrocz.	sp	sol	sol		cop ₁	sol				
Однолетники										
длительновегетирующие										
<i>Atriplex littoralis</i> L.		sol	sol		sol	sp				
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey.		sol	sol		sol					

Продолжение таблицы 5

1	2	3	4	5	6	7
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.		sol		sp		sol
<i>Halimione pedunculata</i> (L.) Aell.	sol					
<i>Polygonum arenarium</i> Waldst. et Kit.	sp				sol	sol
<i>P. patulum</i> Bieb.				sol		
<i>P. salsugineum</i> Bieb.		sol	sp		sol	
<i>Salicornia perennans</i> Willd.	sp		cop ₂		sol	sol
<i>Suaeda prostrata</i> Pall.	sol	sol	sp		sol	
<i>Tripleurospermum perforatum</i> (Merat) M. Lainz.						sol
<i>Xanthium strumarium</i> L.	sol					
Однолетники						
коротковегетирующие						
<i>Alyssum turkestanicum</i> Regel & Schmalh.			sol			
<i>Androsace maxima</i> L.			sol			
<i>Descurainia Sophia</i> (L.) Webb ex Prantl			sol			
<i>Lappula patula</i> (Lehm.) Menyharth			sol			

Описания проведены: 1К – 18.06.86 надпоймен. тер. р.Баланды к с. от г. Калининска; 11 С – 07.07.2001 надпойм. тер. р. Еланки к с. от г. Саратова; 9С – 14.10.2001 там же; 4М – 08.07.82 в 4км южнее с. Модин Озинского р-на; 18С – 18.07.2001 надпойм. тер. р. Еланки к с. от г. Саратова; 14С – 09.07.2001 там же.

Формация полыни сантонинной (*Artemisia santonica* L.). *Artemisia santonica* – корнепрысковый полукустарничек-ксерогалофит с весьма широкой экологической амплитудой. Сообщества её в районе исследования распространены главным образом на луговых солончаках, реже – на солонцах и аллювиальных луговых слоистых солончаковых почвах.

Флористический состав формации значительно богаче, чем остальных, встречающихся на солончаках (табл. 6). В отдельных сообществах насчитывается от 7 до 19 видов. Помимо *Artemisia santonica* в состав сообществ входят и другие полукустарнички (*Halimione verrucifera*, *Frankenia hirsuta*, *Kochia prostrata* (L.) Schrad.), но их участие незначительно. Богат состав травянистых многолетников. Здесь и представители разнотравья (*Limonium gmelinii*, *L.caspium*, *L.bungei*, *Saussurea salsa* Pall., *Gypsophila perfoliata*, *Glaux maritima* L. и др.), и злаки (*Puccinellia bilykiana*, *P. gigantea*, *Leymus ramosus* (Trin.) Tzvel., *L. paboanus* и др.). Как правило, обилие их незначительно. Из летне-осенних однолетников часто встречаются *Salicornia perennans*, *Bassia sedoides*, *Atriplex tatarica*. Общее проективное покрытие в сообществах от 30 до 80%.

Таблица 6. Формация полыни сантонинной – *Artemisieta santonicae*

Ассоциации	<i>Artemisia santonica</i>		<i>Artemisia santonica - Puccinellia hispanica</i>		<i>Artemisia santonica - Puccinellia distans</i>		<i>Artemisia santonica - Plantago salsa</i>		<i>Artemisia santonica - Limonium gmelinii</i>		<i>Artemisia santonica - Leymus paboanus</i>	
	7 А	10 С	16 Д	8 С	2 М	107	4 В	106				
Номер описания	7 А	10 С	16 Д	8 С	2 М	107	4 В	106				
Общее проект. покрытие, %	70	70	70	50	60	60	50	60				
1	2	3	4	5	6	7	8	9				
Подкустарнички												
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.												sp
<i>A. santonica</i> L.	cop ₃	cop ₃	cop ₃	cop ₂	cop ₃	cop ₃	cop ₂	cop ₃				
<i>Frankenia hirsuta</i> L.				sp	sol	sp		sol				sp
<i>Halimione verrucifera</i> (Bieb.) Aell.				sol		sol	sol					sp
<i>Kochia prostrata</i> (L.) Schrad.												sol
Травянистые многолетники												
<i>Astragalus sulcatus</i> L.						sol						
<i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.						sol						
<i>Cichorium intybus</i> L.								sol				
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski								sp				
<i>Galium humifusum</i> Bieb.						sol	sol					
<i>Geranium collinum</i> Steph.						sol	sol					
<i>Glaux maritima</i> L.						sol						sp
<i>Gypsophila perfoliata</i> L.						sp						sp
<i>Inula britannica</i> L.												
<i>Juncus gerardii</i> Loisell.							sol					sp
<i>Lactuca tatarica</i> (L.) C.A.Mey.							sol					
<i>Lathyrus</i> sp.						sol						
<i>Leymus paboanus</i> (Claus) Pilg.						sp	sp					cop ₂
<i>L. ramosus</i> (Trin.) Tvel.			sol					sol				sp
<i>Limonium bungei</i> (Claus) Gamajun.	sp			sp								
<i>L. caspium</i> (Willd.) Gams			sol					sol				
<i>L. gmelinii</i> (Willd.) O. Kuntze			sp		sp		cop ₂	cop ₁				sp
<i>L. sareptanum</i> (A. Beck.) Gams						sp						sol

Продолжение таблицы 6

<i>I</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>	<i>8</i>	<i>9</i>
<i>Peucedanum oreoselinum</i> (L.) Moench					sol			
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	sp						sol	
<i>Plantago cornutii</i> Gouan					sol	sol		
<i>P. maxima</i> Juss. ex Jacq.							sol	
<i>P. salsa</i> Pall.					cop ₃	sol	sol	sol
<i>Puccinellia bilykiana</i> Klok.		cop ₁						
<i>P. distans</i> (Jacq.) Parl.	sp		cop ₁	sp				
<i>P. gigantea</i> (Grossh.) Grossh.	sol							
<i>P. tenuissima</i> Litv. ex V. Krcz.						sol		sol
<i>Saussurea salsa</i> (Pall. ex Bieb.) Spreng.					sol			sp
<i>Taraxacum bessarabicum</i> (Hornem.) Hand.-Mazz.		sol	sol			sol		sp
<i>Thesium arvense</i> Horvat					sol			
Эфемероиды								
<i>Poa bulbosa</i> L.		sol	sol					
Двухлетники								
<i>Melilotus dentatus</i> (Walldst. et Kit.) Pers.	sol							
Однолетники								
длительно цветущие								
<i>Atriplex littoralis</i> L.				sol				
<i>A. micrantha</i> C.A.Mey.	sol			sol				
<i>A. patens</i> (Litv.) Iljin	sol							
<i>A. tatarica</i> L.	sp					sp	sp	
<i>Bassia sedoides</i> (Pall.) Aschers.	sol	sol	sol			sol	sol	sp
<i>Chenopodium album</i> L.								sol
<i>Ofaiston monandrum</i> (Pall.) Moq.			sp					
<i>Petrosimonia litwinowii</i> Korsh.		sol				sol		
<i>Polygonum patulum</i> Bieb.	sol	sol				sp	sol	
<i>P. salsuginosum</i> Bieb.	sol		sp					
<i>Salicornia perennans</i> Willd.	sp	sol		sp		sp	sp	
<i>Salsola foliosa</i> (L.) Schrad.						sol		sp
<i>Suaeda confusa</i> Iljin					sol			sp
<i>S. prostrata</i> Pall.		sol					sp	
Однолетники								
коротковегетирующие								
<i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb ex Prantl						sol		
<i>Eremopyrum triticeum</i> (Gaertn.) Neyski			sol					

Продолжение таблицы 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lappula patida</i> (Lehm.) Menyharth						sol		
<i>Lepidium ruderale</i> L.	sol					sol		
<i>Lotus praetermissus</i> Kuprian.		sol						

Описания проведены: 7А – 01.06.83 пойма р. М.Узень у с. Августовка Новоузенского района; 10С – 07.07.2001 надпойм. тер. р. Елшанки к с. от г. Саратова; 16Д – 30.05.80 в 1км к з. от с. Дмитриевка Ерзовского р-на; 8С – 14.10.2000 надпойм. тер. р. Елшанки к с. от г. Саратова; 2М – 08.07.82 в 4км к ю. от с. Модин Озинского р-на; 107 – 07.07.76 в 500м к в. от с. Непряхин Озинского р-на; 4В – 05.07.77 берег р. М.Узень близ с. Варфоломеевка Алтайского р-на; 106 – 07.07.76 в 800м к в. от с. Непряхин Озинского р-на.

В формации выделены следующие ассоциации: ass. *Artemisia santonica*, *A.santonica* - *Puccinellia distans*, *A.santonica* - *Puccinellia bilykiana*, *A.santonica* - *Limonium gmelinii*, *A.santonica* – *Plantago salsa*, *A.santonica* - *Leymus paboanus*.

В нашем регионе сообщества данной формации встречаются, в основном, на сильно засоленных почвах, реже – на средние и очень сильно засоленных. Засоление может быть однотипным (сульфатным) по всему почвенному профилю или перемежающимся по слоям (хлоридное, сульфатно-хлоридное, хлоридно-сульфатное, сульфатное).

Помимо описанных формаций определенную роль в сложении растительного покрова солончаков Саратовской области играют сообщества формаций сведы простертой (*Suaeda prostrata*), сvedы запутанной (*Suaeda confusa*), бескильницы тончайшей (*Puccinellia tenuissima* Litv. ex Krecz.), солянки туполистной (*Salsola mutica*), клоповника мясистолистного (*Lepidium crassifolium*), лебеды отклоненной (*Atriplex patens* (Litv.) Щjin). Последние три занимают очень небольшие площади и отмечены только в Озинском районе.

В распределении галофитных сообществ имеются некоторые общие закономерности: они входят в состав комплексов или слагаются в экологические ряды. На склонах они слагаются в экологические ряды, что связано с неравномерным распределением легкорастворимых солей и влаги в разных частях склона и различной толерантностью отдельных галофитов и сообществ по отношению к этим факторам. При наличии центров соленакопления (соленые озера, соры) в экологических рядах сообщества меняются от более солелюбивых к менее солелюбивым. В Саратовской области соленых озер нет. В экологических рядах по берегам рек, прудов, в лиманах наблюдается увеличение степени засоления почвы от первых членов ряда к середине, а далее уменьшение к крайним членам, т.е. солончаковые сообщества занимают в ряду средние места (рис.1). Первые члены экологического ряда часто несут признаки не только засоления, но и заболачивания. Поясность растительного покрова отражает поясность в распределении типов почв и степени засоления.

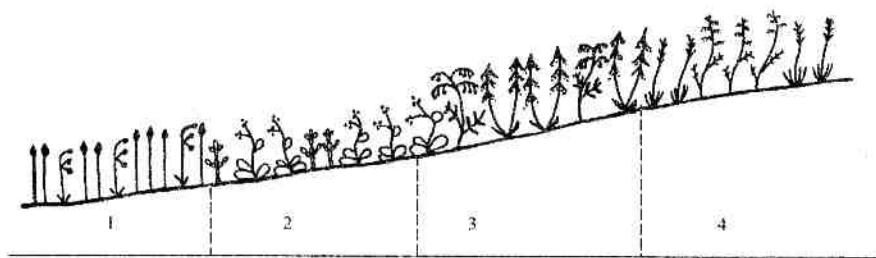


Рис. 1. Экологический ряд сообществ в окрестностях с. Дмитриевка Ершовского района.

1 – ситниково-ситняковое сообщество (*Eleocharis palustris*, *Juncus gerardii*) на лугово-болотной солончаковой почве; 2 – солеросово-галимionarioвое сообщество (*Halimione verticifera*, *Salicornia perennans*) на солончаке луговом; 3 – галимionario-солончаковополынно-бескильницевое сообщество (*Puccinellia bilykiana*, *Artemisia santonica*, *Halimione verticifera*) на солонце мелком столбчатом солончаком; 4 – типчаково-белополынное сообщество (*Artemisia lerchiana*, *Festuca valesiaca*) на светло-каштановой солонцеватой солончаковой почве.

Солончаковые сообщества входят также в состав комплексов. Комплексность связана с микрорельефом, перераспределяющим соли и влагу. Выявлены солонцово-солончаковые комплексы, в которых солончаки заняты бородавчатогалимionarioвыми сообществами, в микронижениях на корковых солонцах развиты кермеково-бескильницевые сообщества, на мелких солонцах микроновышений – чернополынники (рис.2). Изредка встречаются солончаки в комплексе с лугово-каштановыми почвами западин. На солончаках господствуют бородавчатогалимionarioвые сообщества, в западинах – разнотравно-типчаковые.

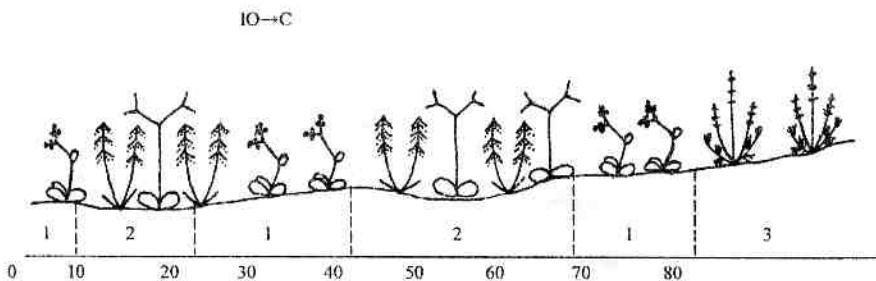


Рис. 2. Распределение сообществ в солонцово-солончаковом комплексе в окрестностях с. Непряхин Озинского района.

1 – галимionarioвое (*Halimione verticifera*) сообщество на солончаке; 2 – кермеково-бескильницевое (*Puccinellia distans*, *Limonium gmelinii*) сообщество на солонце корковом; 3 – чернополынное (*Artemisia pauciflora*) сообщество на солонце мелком

Известно, что растительность солончаков изменяется в связи с различными географическими условиями. Однако в Саратовской области широтные различия не столь велики. Более существенны провинциальные различия. Правобережье относится к Причерноморской степной провинции, Левобережье – к Заволжско-Казахстанской (Исаченко, Лавренюк, 1980). Провинции отличаются друг от друга физико-географическими условиями, а также флористическими и геоботаническими особенностями. Рубежом между ними является долина Волги. В Левобережье по сравнению с Правобережьем соответствующие зоны и подзоны дальше продвинуты на север, что является следствием резкого возрастания аридности и континентальности климата к востоку от Волги.

При некотором сходстве солончаковой растительности имеются определенные различия в ее флористическом и ценотическом составах на территории правобережной и левобережной частей Саратовской области. В Правобережье солончаки встречаются небольшими участками на луговых поймах и надпойменных террасах речных долин. Сообщества отличаются обедненным флористическим составом. Растительный покров образуют сообщества с доминированием *Salicornia perennans*, *Suaeda prostrata*, *Petrosimonia litwinowii*, *Puccinellia distans*. Эти виды, особенно солянки, могут формировать одновидовые монодоминантные ценозы или часто с участием *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., *Triplium pannonicum*, *Atriplex micrantha* C.A.Mey., *Limonium bungei* и др. Доминантами являются травянистые растения, из полукустарничков – лишь *Artemisia santonica*.

В Левобережье площади солончаков увеличиваются, в качестве доминантов на них продолжают выступать виды, распространенные на солончаках Правобережья, но происходит значительное обогащение галофильного флористического комплекса, главным образом за счет однолетних видов сем. *Chenopodiaceae*. Увеличивается число видов родов *Petrosimonia*, *Suaeda*, *Salsola* и их значение в строении ценозов. Большую ценозообразующую роль начинает играть полукустарничек из сем. маревых *Halimione verrucifera*.

Растительность солончаков в пределах области при переходе от одной зональной полосы в другую меняется незначительно. Солончаковые растения для своего оптимального развития требуют определенного количества солей. Остальные экологические факторы в этих условиях отступают на второй план.

Литература

Бегучев П.П. Заволжье в ботанико-географическом отношении //Изв. Нижне-Волжск. области. научн. об-ва краеведения. Саратов, 1928. Вып. 35. Ч. 4 (отд. оттиск). С. 3-22.

Бирюкова А.П. Влияние орошения на водный и солевой режим почв Южного Заволжья. М., 1962. 267 с.

Болтова Л.М. Солевой режим подтопляемых почв на побережье Саратовского водохранилища //Тр. комплекс. экспедиции Сарат. ун-та по изучен. Волгогр. и Сарат. водохранилищ. 1973. Вып.3. С. 53-59.

Болтова Л.М. Влияние Саратовского водохранилища на грунтовые воды и солевой режим почв в береговой зоне: Автореф. дис....канд. биол. наук. М., 1975. 27 с.

Быков Б. А. О способе наименования ассоциаций //Бот. журн. 1962. Т. 47, №2. С. 233-236.

Вазингер А.В. Интразональная растительность речных долин Нижнего Заволжья //Тр. комиссии по ирригации. 1934. Вып. 2. С. 71-89.

Гребенюк С.И. Изменение почвенно-растительного покрова бескильницевого луга под влиянием выпаса // Вопросы экологии и охраны животных в Поволжье. Саратов, 1989. С.45-49.

Гребенюк С.И. Индикационное значение джунгарскокамфоросмовых сообществ в Саратовском Заволжье // Флора и растительность Юго-Востока. Саратов, 1991. С. 30-33.

Гребенюк С.И. Фрагменты галофильной растительности в приерусланских песках //Вопросы биоценологии. Саратов, 1998. С. 14-17.

Давиденко О.Н., Гребенюк С.И. Галофильная растительность долины р. Елшанки // Бюл. ботан. сада Сарат. ун-та. 2003. Вып.2. С.74-77.

Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование //Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С.10-20.

Казакевич Л.И. Характеристика растительности Иргизско-Кушумского района (обследования 1929 г.). Рукопись. Саратов, 1930. 15 с.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. о-ва естествоиспытат. при Казан. ун-те. 1901. Т. 35, вып. 4. С. 3-180.

Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Сердобском уезде Саратовской губернии //Тр. о-ва естествоиспытат. при Казан. ун-те. 1903. Т.37, вып.1. С. 3-154.

Ковда В.А. Вопросы засоления и рассоления почв Каспийской низменности в связи с ее ирригацией //Почвоведение, 1941. №5. С.3-20.

Ковда В.А. Почвы Прикаспийской низменности (северо-западной части). М.;Л., 1950. 255 с.

Ковда В.А., Егоров В.В., Морозов А.Т., Лебедев Ю.П. Закономерности процессов соленакопления в пустынях Арабо-Каспийской низменности //Тр. почв. ин-та им.В.В.Докучаева, 1954. Т. 44. С. 5-79.

Кох Е.К. Характер растительности поймы реки Курдюм //Флора и растительность Юго-Востока. Саратов, 1946. С. 45-50.

Лопато Ю.Г. К вопросу о засолении почвы при орошении. Влияние на засоление оросительной системы. Саратов,1932. 76 с.

Петров С. Растительность Аткарского и южной части Саратовского уездов Саратовской губернии (по наблюдениям за лето 1901г. и лето 1902г.) //Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. ботан. 1905. Вып. 5. С. 3-104.

Славный Ю.А., Турсина Т.В., Кауричева З.Н. К вопросу о генезисе засоленных почв в Прикаспии //Почвоведение, 1970. № 10. С.19-26.

Смирнов Л.А. Практика полива надпойменных террас и смены

растительного покрова на поливных участках //Тр. комиссии АН СССР по ирригации. 1934. Вып.2. С. 175-192.

Тарасов А.О. Растительность, зоны, геоботанические районы //Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов, 1968. С. 7-56.

Тарасов А.О. Генезис флоры и зональной растительности южного Заволжья: Дис. ... докт. биол. наук. Саратов, 1971. 387 с.

Терспожкин И. И. Краткий ботанико-географический очерк Пугачевского округа Н.-В. края. Рукопись. Саратов, 1931. 26 с.

Усов Н.И. Почвы и растительность правобережной части Республики немцев Поволжья Н.-В. края. Саратов, 1930. 106 с.

Усов Н.И. Генезис и мелиорация почв Каспийской низменности. Саратов, 1940. 439 с.

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

Шмыгль Л.Н. Влияние длительного орошения на мелиоративное состояние почвенного покрова террас малых рек Сыртового Заволжья: Автореф. дис....канд. с.-х. наук. Херсон, 1983. 25 с.

УДК 581.5

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ПОЙМЕННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОЛГИ В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

Т.В. Пятницына

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Пойменно-островные экосистемы р. Волги в нижней трети течения являются уникальными природными комплексами, характерными для Нижнего Поволжья. Комплекс пойменных ландшафтов, включающий дубравы, осокорники, ивняки, заливные и остепненные луга в настоящее время в условиях увеличивающегося антропогенного пресса находится под угрозой. Для разработки и принятия адекватных мер по охране пойменных экосистем необходимо знание исторических закономерностей формирования пойменно-островной растительности.

Ложбина Волги образовалась еще в дочетвертичное время в результате тектонических подвижек (Доскач, 1979). Началось формирование почвенного и растительного покровов, несущих специфические черты речной долины. Основными факторами, определяющими развитие растительности Русской равнины, в частности долины Волги в нижней трети течения, в плейстоцене были ритмические термические изменения климата (передование эпох оледенения и межледниковых) и колебания уровня Каспийского моря (передование трансгрессивной и регressive фаз). Растительность Русской равнины принадлежит к миграционному генетическому типу, т. е. состоит из элементов, мигрировавших на данную территорию в межледниковые периоды, после того как предшествующая растительность была или уничтожена

ледником или значительно изменена в перигляциальной зоне (Гричук, 1989). Вероятно, долины рек, с более мягкими климатическими условиями, могли служить рефугиумами межледниковой флоры.

В истории плейстоцена установлено пять покровных оледенений, каждое из которых было менее обширным, но более холодным по сравнению с предыдущим: окское в раннем плейстоцене, днепровское и московское в среднем, ранне- и поздневалдайские в позднем плейстоцене (Свиточ, 1987). В ледниковые периоды рассматриваемая территория находилась в перигляциальной зоне ледника, растительный покров которой сочетал элементы таежной, тундрово-болотной и степной растительности, с преобладанием ассоциаций степного типа. Лесная растительность, представленная в основном сосновыми лесами с участием бересклета и ели, сохранялась в долинах рек. В межледниковые интервалы на юге Русской равнины были широко распространены широколиственные леса из листвы и дуба, а также сосновые и сосново-широколиственные долинные леса.

В периоды трансгрессий Каспийское море по долине Волги внедрялось в сушу глубоким заливом, который и после отступания моря еще некоторое время существовал как замкнутый водоем. Окскуму оледенению в раннем плейстоцене соответствует начало Бакинской трансгрессии Каспия. Московское оледенение севера Русской равнины, граница распространения которого достигала Смоленска, Москвы и Калуги совпадает с периодом хазарской трансгрессии Каспийского моря, поднимавшегося по Волге до устья р. Еруслан (Геоморфологическая карта..., 1982). В период позднего плейстоцена произошло несколько трансгрессий древнего Каспия, воды которого в ранневалынский период (что по времени совпадает с поздневалдайским оледенением) по долине Волги поднимались до современного Хвалынска. Поздневалынская и новокаспийская трансгрессии не выходили за границы Прикаспийской впадины.

По мере отступания моря, частично занесенная морскими осадками долина Волги стала вновь осваиваться рекой, началось формирование поймы, почвенного и растительного покрова. В развитии речных пойм различают несколько динамических фаз, характеризующиеся сочетанием различных форм эрозии и соответствующих им типов аккумуляции аллювия. На заключительной фазе формируется пойма островно-дельтового типа, характерная и для р. Волги в нижней трети течения (Миркин, 1974). Общим направлением сукцессионных смен растительности сформировавшихся пойм является последовательная замена пионерных сообществ новых аллювиальных отложений через серию переходных типов аналогами сообществ плакорного типа, которые существуют и вне поймы. Сукцессии древесной растительности поймы Нижней Волги в настоящее время представлены следующими рядами: ивняки – осокорники – вязовые леса – дубравы, либо ивняки – ветляники – вязовые леса – дубравы (Пискунов, 2002).

Растительность современного типа сформировалась в лесостепной и степной зонах еще в раннем голоцене. Для голоцена в целом характерно постепенное закономерное увеличение доли широколиственных пород в

лесных сообществах от древнего голоцене к позднему. Палеоботанические материалы по голоценовым отложениям экстразональных районов крайне ограничены. Однако, имеющиеся данные позволяют достоверно утверждать, что лесные группировки были распространены по долинам южно-русских рек до самого устья. Так, например, состав пыльцы древесных пород голоценовых отложений в устье Днепра позволяет сделать вывод о произрастании на приднепровских песках сосны, а также дуба, березы, вяза и ольхи на пойменных участках (Нейштадт, 1957). О существовании лесной страны – Гилеи – в устье Днепра свидетельствует Геродот (V в. до н. э.). Кроме того, даже в XV – XVIII вв. описанная Геродотом Гилея могла кроме плавневых (пойменных) лесов быть представлена хвойными (сосновыми или еловыми) лесами, в настоящее время совершенно отсутствующими. Вероятно, и растительность долины Волги в нижней трети течения была аналогична описанной. Существуют свидетельства, что еще в XIV в. «волжские острова были покрыты лесами, в коих растут такой величины деревья, что из одного выдолбленного кряжа делают лодку, на которой помещается восемь или десять лошадей и столько же людей» (Бучинский, 1954, С. 27). Даже, если принять во внимание некоторое художественное преувеличение средневекового путешественника, очевидно, что это должны быть насаждения (сосновые или дубовые) возрастом не менее трехсот лет. В конце XVIII в. И. Ягнионковский (1894) указывает на необходимость распространения «лесоохранительного» закона, принятого в 1888 г., который регламентировал хозяйственное использование леса, на островные леса, имеющие по мнению автора гораздо большее защитное значение, чем леса высокого правого берега. Вероятно, к тому времени, площадь пойменных и островных лесов была уже значительно сокращена. С начала колонизации Поволжья поселенцами применялся щадящий коблевый режим использования пойменных лесов, суть которого заключается в том, что осокоревые и ветловые стволы срубались выше уровня их затопления паводковыми водами, в результате чего дерево оставалось жизнеспособным и давало новую поросль на следующий сезон (Лакин, 1913). Очевидно, что в этом не было бы необходимости, если бы к этому времени в пойме Волги и на островах еще существовали бы крупные лесные массивы, подобные геродотовой Гилеи, которые к концу среднего голоцена еще сохранялись в долинах рек (Болдырев и др., 1998).

Причины сокращения площади пойменных и островных лесов могли быть климатического либо антропогенного характера. Так, начиная со среднего голоцена в Евразии происходили длительные циклические изменения климата, связанные с преобладающим направлением циклонов (Гумилев, 1966). Во второй половине среднего голоцена (3,5-2,5 тыс. лет до н. э.) в аридной зоне Восточной Евразии отмечено общее иссушение климата, в начале позднего голоцена (2,5-1,2 тыс. лет до н. э.) сменившееся увлажнением, которое начало уменьшаться в 11-9 вв. до н. э. С 8 в до н. э. и до 5 в до н. э. климат вновь становится засушливым. Вообще, поздний голоцен характеризуется нестабильностью климата: в 4 – 3 вв. до н. э. количество осадков увеличивается, к 2 - 1 до н. э. значительно уменьшается, и в первых веках

нашой эры в аридной зоне Евразии наступает засуха. Хотя общее иссушение климата в позднем голоцене и могло быть одной из причин сокращения площади лесных массивов в лесной и лесостепной зонах, оно не могло оказать существенного влияния на пойменные леса, находящие в условиях постоянного достаточного увлажнения. Кроме того, согласно концепции гетерохронности увлажнения аридной и гумидной зон Евразии, иссушению климата аридной зоны по времени соответствует увлажнение гумидной зоны и наоборот, т.е. общая аридизация климата Русской равнины не должна была значительно повлиять на полноводность рек, т.к. недостаток осадков в нижнем течении компенсировался их избытком в более северных районах.

С конца среднего голоцена начинается активное освоение южно-русских степей человеком. Степная и лесостепная зона Восточной Евразии является местом становления культуры кочевых народов: скифской, хуннской, древнетюркской, монгольской (Гумилев, Эрдэй, 1969). Им предшествовали наиболее древние племена Нижнего Поволжья - представители «ямной» и «срубной» культур расцвет которых («бронзовый век») приходится на начало позднего голоцена (первая половина II тыс. до н. э.). (Шилов, 1975). Основным занятием древних племен Нижнего Поволжья было уже не присваивающее (охота и рыболовство), а производящее хозяйство (преимущественно скотоводство). Ямные и срубные племена Нижнего Поволжья были типично скотоводческими с признаками подвижного образа жизни, т.е. переходящие от пастушеского оседлого к первой фазе кочевого скотоводства. Собственно кочевники выделились в самом конце II или в I тыс. до н. э. из среды оседлых земледельческо-скотоводческих общин. Впоследствии, сменяя друг друга в южно-русских степях кочевали скифы (VIII-V вв. до н. э.), сарматы (IV до н. э. - I вв. н. э.), аланы, гунны, булгары и др.nomадные народы (Гумилев, 1966). Кочевники имели постоянные места зимовок в пойме, в лесах и тростниковых зарослях, зимой по льду переходили реки. На зимовках, не кочуя, проводили около двух месяцев. Наряду с кочевыми, долины рек осваивали в это время и оседлые земледельческие племена. Очевидно, и те и другие использовали пойменные леса, оседлые – преимущественно летом для строительства жилищ и в целях освобождения пойменных земель под пашню, кочевые – зимой, для организации зимовок, обогрева, в качестве зимних пастищ для скота. Так, средневековыми путешественниками изреженность лесов в низовьях Днепра объясняется «татарским в оном зимованием и без разбору порублением» (Бучинский, 1954, С 28). Основной причиной исчезновения хвойных пород из лесов в устье Днепра в средние века мог быть постоянный выпас скота, губящий подрост и всходы. Кроме того, торговые караваны в условиях отсутствия дорог передвигались зимой по льду замерзших рек, и островные леса могли использоваться ими для ночевок. Таким образом, активное антропогенное использование пойменных и островных лесов началось уже в начале позднего голоцена, т.е. не менее чем 4,5 тыс. лет назад.

Из всего вышеизложенного можно сделать следующие выводы:

- началом формирования современных пойменных ландшафтов р. Волги в пределах Нижнего Поволжья можно считать завершение последней обширной раннехвалынской трансгрессии Каспия в позднем плейстоцене;
- начиная с позднего голоцене площадь и качество пойменных и островных лесов начинает сокращаться по причинам антропогенного, а не климатического характера;
- при выработке мер по сохранению пойменно-островных природных комплексов необходимо учитывать естественно-исторические закономерности развития растительности, направление сукцессионных смен, а также характер использования этих территорий.

Литература

- Болдырев В.А., Деревянко А.А., Невский С.А. Нагорные леса саратовского Правобережья: прошлое и современное состояние // Естественно-историческое краеведение: прошлое и настоящее. Саратов, 1998. С.46-48.
- Бучинский И.Е. Очерки климата Русской равнины в историческую эпоху. Л., 1954. 88 с.
- Геоморфологическая карта Среднего и Нижнего Поволжья. Масштаб 1:500000. Саратов, 1982.
- Гричук В.П. История флоры и растительности Русской равнины в плейстоцене. М., 1989. 183 с.
- Гумилев Л. Н. Эрдэйн И. Единство и разнообразие степной культуры Евразии в средние века // Народы Азии и Африки. 1969. № 3. С. 78-87.
- Гумилев Л.Н. Гетерохронность увлажнения Евразии в древности (Ландшафт и этнос IV) // Вестник ЛГУ. 1966. №6. С.62-71.
- Доскач А.Г. Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М., 1979. 142 с.
- Лакин Г. Леса Волжского Займища // Сель.-хоз. Вестн. Юго-Востока, 1913. №14. С. 6-18; №15. С.6-18; №16. С.10-15; №18. С. 11-15; № 19. С. 13-15; № 20. С. 17-19; №21. С. 10-14; № 22. С. 17-23; № 24. С. 16-20.
- Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.,1974. 176 с.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 404 с.
- Пискунов В.В. Растительность пойменно-островных экосистем Волгоградского водохранилища // Бюллентень ботанического сада Саратовского государственного университета. Саратов, 2002. Вып.1. С. 23-31.
- Свиточ А.А. Палеогеография плейстоцена. М., 1987. 188 с.
- Шилов В.П. Очерки по истории древних племен Нижнего Поволжья. Л., 1975.
- Ягнионтковский И. О. О защитных лесах, расположенных по берегам Волги // Лесной журнал. 1894. вып.5. С. 531-541.

УДК 581.526.3 (470.44)

ГИДРОФИТЫ ВОЛГОГРАДСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ САРАТОВА И ЭНГЕЛЬСА

О.В. Седова, С.И. Гребенюк

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Изучение растительности мелководий Волгоградского водохранилища началось с момента его заполнения, особенно интенсивно – в первое десятилетие его существования (Экзерцев, Экзерцева, 1962; Экзерцев, 1966; Экзерцев, 1973; Небольсина, 1974; Закора, Синицина, 1983). Позже появились сведения о флоре водохранилища (Лисицына, Экзерцев, 1989; Маевский и др., 2001). В первые годы существования водохранилища мелководья характеризовались слабой степенью зарастания из-за бедности зачатками гидрофитов. Постепенно площади зарастания увеличивались.

В течение вегетационных сезонов 2002 – 2004 гг. авторами изучалась высшая водная растительность правого и левого берегов Волгоградского водохранилища в районе городов Саратов и Энгельс. Особое внимание было обращено на группу гидрофитов, т.е. истинно-водных растений. Названия таксонов приводятся по сводке С.К. Черепанова (1995).

На изученном участке водохранилища был выявлен 21 вид гидрофитов: сальвия плавающая (*Salvinia natans* (L.) All.), шелковник жестколистный (*Batrachium circinatum* (Sibth.) Spach.), роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), роголистник светло-зеленый (*C. submersum* L.), кубышка желтая (*Nuphar lutea* (L.) Smith), горец земноводный (*Persicaria amphibia* (L.) S.F.Gray), уруть мутовчатая (*Myriophyllum verticillatum* L.), уруть колосистая (*M. spicatum* L.), водокрас обыкновенный (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides* L.), элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L.), рдест сплюснутый (*P. compressus* L.), рдест курчавый (*P. crispus* L.), рдест плавающий (*P. natans* L.), рдест пронзенолистный (*P. perfoliatus* L.), рдест блестящий (*P. lucens* L.), наядя большая (*Najas major* All.), многокореник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid.), ряска трехдольная (*Lemna trisulca* L.), ряска маленькая (*L. minor* L.). Список растений не является абсолютно полным, хотя набор основных видов изученного участка выявлен достаточно обстоятельно. Возможно, при дальнейшем исследованиях будут обнаружены и другие виды. Как видно из списка, виды-гидрофиты относятся к разным семействам. Наибольшее число видов принадлежит сем. *Potamogetonaceae*.

Гидрофиты занимают участки мелководий с глубинами 0,2 – 2,5 м и глубже. Они образуют самостоятельный пояс, а также встречаются в поясе воздушно-водной растительности. Пояс гелофитов на некоторых участках отсутствует, тогда растительность представлена только сообществами гидрофитов. Роль разных видов в сложении сообществ неодинакова.

Таблица 1. Формации роголистника – *Ceratophyllum demersum*

Формации	<i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>Ceratophyllum submersum</i>
Ассоциации	<i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Potamogeton perfoliatus</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Spirodela polyrhiza</i>
Местонахождение	Трещиха	Энгельс (лодочная станция)
Гидрофиты свободно плавающие на поверхности воды		
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	Sol	-
<i>Lemna minor</i> L.	-	Cop ₁
<i>L. trisulca</i> L.	-	Cop ₁
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.	Sol	-
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schlid	Sol	Cop ₁
Гидрофиты свободно плавающие в толще воды		
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cop ₃	Cop ₂
<i>C. submersum</i> L.	-	-
Погруженные укореняющиеся гидрофиты		
<i>Elodea canadensis</i> L.	Sol	-
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Sol	-
<i>Potamogeton compressus</i> L.	Sol	-
<i>P. crispus</i> L.	-	Sp
<i>P. lucens</i> L.	Sol	-
<i>P. perfoliatus</i> L.	-	-
		Cop ₂

К укореняющимся гидрофитам с плавающими на воде листьями относятся лишь три вида – *Persicaria amphibia*, *Potamogeton natans* и *Nuphar lutea*, встречающиеся рассеянно (обилие sol-sp) в поясе гелофитов или у внутреннего края этого пояса при переходе воздушно-водной растительности к погруженной. Самостоятельного пояса нигде не образуют.

Гидрофиты, свободно плавающие на поверхности воды, представлены четырьмя видами – *Salvinia natans*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor* и *Spirodela polyrhiza*. Первые три вида встречаются в различных сообществах с обилием sol-sp, ряска – иногда с обилием cop₁. Многокоренник отмечен почти во всех описаниях (sol-soc). Проективное покрытие его часто приближается к 100%, но самостоятельных сообществ он не образует, за исключением тех случаев, когда он формирует оторочку вдоль берегов. Чаще он выступает в роли содоминанта, а доминантом является один из видов рдеста (пронзеннолистный или блестящий) или урут колосистая.

Таблица 2. Формация рдеста пронзенолистного – *Potamogeton perfoliatus*

Ассоциации		<i>Potamogeton perfoliatus</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>Myriophyllum spicatum</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>P. lucens</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>Batrachium circinatum</i>	<i>P. perfoliatus</i> - <i>Spirodela polyrhiza</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>Elodea canadensis</i>	<i>P. perfoliatus</i> + <i>Ceratophyllum demersum</i> + <i>Myriophyllum spicatum</i>
Местонахождение		*У-К	У-К	М	нЭ	У-К	Э(П)	нЭ	Ниже ж/д моста
Гидрофиты свободно плавающие на поверхности воды									
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.		-	-	-	-	-	Sp	Sol	-
<i>Lemna minor</i> L.		-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. trisulca</i> L.		-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Salvinia natans</i> (L.) All.-		-	-	-	-	-	Sp	-	-
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schlid	Un	-	-	-	Sp	-	Cop ₂	Sol	-
Укореняющиеся гидрофиты с плавающими на воде листьями									
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith		-	-	Sp	-	-	-	-	-
Гидрофиты свободно плавающие в толще воды									
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.		-	Sp-Cop ₁	-	Cop ₂	Sp	Sp	Sp	Cop ₃
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth) Spach		-	-	-	-	Cop ₂	Sp-Cop ₁	-	-
Погруженные укореняющиеся гидрофиты									
<i>Elodea canadensis</i> L.	Sp	-	-	Sp	-	Sp-Cop ₁	Cop _{2,3}	Cop ₁	
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Sp-Cop ₁	Cop ₂	Sp-Cop ₃	Sol-Sp	Sp	Sp	Sp-Cop ₁	Cop ₂	
<i>Najas major</i> All.	-	-	-	-	-	Sol	Sol	-	-
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	-	-	Sp	-	-	-	-	-	-
<i>Potamogeton compressus</i> L.	-	-	Sp-Cop ₁	-	-	-	-	Sol	-
<i>P. crispus</i> L.	-	Sol	-	Cop ₁	-	Sol	Cop ₂	Cop ₁	
<i>P. lucens</i> L.	Sol	Sp	Cop ₁	-	Cop ₁	-	-	-	-
<i>P. perfoliatus</i> L.	Cop ₁	Cop ₃	Cop ₃	Cop ₃	Cop ₃	Cop ₂	Cop ₃	Cop ₃	
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	Sp-Cop ₁	Cop ₁	

*Условные сокращения: У-К -Усть-Курдюм, нЭ – ниже Энгельса, Э(П) – Энгельс («Пески»), вЭ – выше Энгельса, М – Мечетка.

Из гидрофитов, свободно плавающих в толще воды (*Ceratophyllum demersum*, *C. submersum*, *Lemna trisulca* и *Stratiotes aloides*) лишь роголистник темно-зеленый широко распространен и отмечен почти во всех описаниях на

левом и правом берегах водохранилища. Его сообщества уже в первые годы существования водохранилища получили широкое распространение. Отмечалось, что были распространены одновидовые сообщества зарослевого типа (Экзерцев, 1966). В районе нашего исследования формация роголистника темно-зеленого представлена двумя ассоциациями – *Ceratophyllum demersum* + *Potamogeton perfoliatus* и *C. demersum* + *Spirodela polyrhiza* (табл. 1), которые имеют ограниченное распространение. Монодоминантные сообщества не выявлены, чаще роголистник темно-зеленый является содоминантом в сообществах рдестов и элодеи. Только на одном участке левобережья обнаружено небольшое по площади (50 м^2) сообщество роголистника светло-зеленого: *Ceratophyllum submersum* + *Potamogeton perfoliatus* + *Myriophyllum spicatum*. Отдельные особи роголистника светло-зеленого обнаружены и на правом берегу. *Stratiotes aloides* был встречен в единственном экземпляре выше г. Энгельса.

Наиболее существенную роль в сложении сообществ водной растительности играют *погруженные укореняющиеся гидрофиты*. Это наиболее многочисленная группа, в которой наибольшее число видов приходится на рдесты. В роли доминантов выступают рдесты пронзеннолистный (*P. perfoliatus*) и блестящий (*P. lucens*). На изученной территории наиболее широко распространены сообщества формации *Potameta perfoliata*, которые встречаются на илистых, песчано-илистых и песчаных грунтах. На девятом году существования водохранилища отмечались лишь чистые заросли рдеста пронзеннолистного (Экзерцев, 1973). В настоящее время встречаются монодоминантные сообщества, но они не одновидовые, в них насчитывается от 4 до 9 видов. Чаще же сообщества полидоминантны – доминируют в них 2 – 3 вида. Формация представлена 8 ассоциациями: acc. *Potamogeton perfoliatus*, *P. perfoliatus* + *Myriophyllum spicatum*, *P. perfoliatus* + *P. crispus* + *Elodea canadensis*, *P. perfoliatus* + *P. lucens*, *P. perfoliatus* + *Ceratophyllum demersum*, *P. perfoliatus* + *Ceratophyllum demersum* + *Myriophyllum spicatum*, *P. perfoliatus* + *Batrachium circinatum*, *P. perfoliatus* - *Spirodela polyrhiza* (табл. 2).

Наиболее распространены ассоциации *Potamogeton perfoliatus* и *Potamogeton perfoliatus* + *Myriophyllum spicatum*. Из других видов, помимо вышеперечисленных содоминантов, в сообществах встречаются *Potamogeton pectinatus*, *P. compressus*, *Hydrocharis morsus-ranae* и некоторые другие. Глубина проникновения рдеста пронзеннолистного не превышает 180 см.

Фитоценозы формации *Potamogetoneta lucensis* по частоте встречаемости стоят на втором месте. Они тяготеют к более глубоким участкам, чем сообщества рдеста пронзеннолистного. В связи с этим, в большинстве случаев, они являются крайними в ряду поясов водной растительности. В формации выделено четыре ассоциации: acc. *Potamogeton lucens*, *P. lucens* + *P. crispus*, *P. lucens* + *Ceratophyllum demersum* + *P. perfoliatus*, *P. lucens* – *Spirodela polyrhiza* (табл. 3). Состав сообществ беден – от 3 до 8 видов. Кроме рдеста блестящего наиболее часто встречаются роголистник темно-зеленый, уруть колосистая, рдест пронзеннолистный.

Таблица 3. Формация рдеста блестящего – *Potamogetoneta lucentis*

Ассоциации	<i>Potamogeton lucens</i>	<i>P. lucens + P. crispus</i>	<i>P. lucens – Spirodela polyrhiza</i>	<i>P. lucens + Ceratophyllum demersum + P. perfoliatus</i>
Местонахождение	Усть-Курдюм	Водник	Красный Текстильщик	Трещиха
Гидрофиты свободно плавающие на поверхности воды				
<i>Lemna minor</i> L.	-	-	Sp	-
<i>Salvinia natans</i> (L) All.-	-	Sol	Sp	Sol
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L) Schlid	-	Sp	Cop ₂	Sp
Гидрофиты свободно плавающие в толще воды				
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth) Spach	-	-	Sp-Cop ₁	-
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Sci	Sp-Cop ₁	Sp-Cop ₁	Cop ₂
Погруженные укореняющиеся гидрофиты				
<i>Elodea canadensis</i> L.	-	Sp-Cop ₁	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	Sol	-	Cop ₁	-
<i>Najas major</i> All.	-	-	-	Sp
<i>Potamogeton compressus</i> L.	-	Sol	-	-
<i>P. crispus</i> L.	-	Cop ₂	-	Sp
<i>P. lucens</i> L.	Cop ₃	Cop ₃	Cop ₃	Cop ₃
<i>P. perfoliatus</i> L.	Sp	Sp	-	Cop ₁
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	-	-

Отмечены также сообщества формации *Elodeeta canadensis*. Элодея распространена довольно широко, но доминирует редко, иногда выступает в роли содоминанта. В формации выделено две ассоциации: *Elodea canadensis + Ceratophyllum demersum* и *E. canadensis + C. demersum + P. Perfoliatus* (табл. 4). Сообщества элодеи встречаются до глубины 1м, в их составе 7 – 11 видов, среди которых *Potamogeton compressus*, *P. crispus*, *Najas major* и некоторые другие. Сообщества из густо переплетенных стеблей, часто имеют вид пятен.

Таблица 4. Формация элодеи канадской – *Elodeeta canadensis*

Ассоциации	<i>Elodea canadensis + Ceratophyllum demersum</i>	<i>E. canadensis + C. demersum + P. perfoliatus</i>
Местонахождение	Центр Энгельса	Энгельс («Пески»)
1	2	3
Гидрофиты свободно плавающие на поверхности воды		
<i>Lemna minor</i> L.	Sp-Cop ₁	-
<i>Salvinia natans</i> (L) All.-	Sol	-
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L) Schlid	Sp-Cop ₁	-
Гидрофиты свободно плавающие в толще воды		
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	Cop ₂	Cop ₂
<i>Elodea canadensis</i> L.	Cop ₃	Cop ₃

Продолжение таблицы 4

1	2	3
Погруженные укореняющиеся гидрофиты		
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	-	Sp
<i>Najas major</i> All.	Sp	Sol
<i>Potamogeton compressus</i> L.	Sp	Sol
<i>P. crispus</i> L.	Sp	-
<i>P. lucens</i> L.	Sol	-
<i>P. pectinatus</i> L.	Sp-Cop ₁	-
<i>P. perpholiatus</i> L.	Sol	Cop ₁

Таким образом, на изученном участке водохранилища в типе водная растительность (*Aquiphytosa*) более широкое распространение получила погруженная укореняющаяся растительность, менее широкое – свободноплавающая в толще воды. Сообщества в основном полидоминантные, маловидовые. Наиболее распространены и встречаются на всем протяжении исследованного участка фитоценозы рдеста пронзенолистного. Фитоценозы с доминированием рдеста блестящего характерны только для правого берега. По видовому разнообразию сообщества гидрофитов правого и левого берегов водохранилища отличаются незначительно.

Литература

Закора Л.П., Синицына Е.М. Морфологическая характеристика и застаетаемость мелководной зоны Волгоградского водохранилища // Характеристика мелководной зоны Волгоградского водохранилища и перспективы ее использования в рыбоводных целях. Л., 1983. Вып. 199. С. 4 – 15.

Лисицына Л.И., Экзерцев В.А. Анализ флоры Волгоградского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1989. № 84. С.15 – 18.

Маевский В.В., Бояков М.Х., Соколов О.И. и др. Обзор флоры реки Волги в окрестностях Саратова и Энгельса // Повышение устойчивости производства продукции растениеводства и животноводства. Сборник науч. работ. Саратов, 2001. С. 180 – 184.

Небольсина Т.К. Растительность мелководий Волгоградского водохранилища // Изв. ГосПНИОРХ. 1974. Т.89. С. 164 – 167.

Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Зарастание мелководий Волгоградского водохранилища // Бюл. ин-та биологии водохранилищ. 1962. №13. С. 11 – 13.

Экзерцев В.А. Растительность литорали Волгоградского водохранилища на третьем году его существования // Тр. ин-та биологии внутр. вод. 1966. Вып.11 (14). С.143 – 161.

Экзерцев В.А. О растительности Волгоградского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1973. № 17. С. 25 – 29.

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

УДК 630*6

СОСТОЯНИЕ СТАРОВОЗРАСТНЫХ СОСНОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ ЗАПОВЕДНОЙ ЗОНЫ НП «ХВАЛЫНСКИЙ»

С.В. Кабанов, Г.П. Заигралова

Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова, г. Саратов

Сосновые насаждения в НП «Хвалынский» занимают 22% от площади покрытых лесом земель. В основном – это лесные культуры, но есть и старые сосняки естественного происхождения. В возрастной структуре сосновых насаждений НП на древостои 7-го класса возраста и старше (т.е. 140 лет и выше) приходится всего 3%. Старовозрастные сосняки это, как правило, не большие участки (2-3 га), расположенные на крутых склонах повышенных элементов рельефа внутри массивов лиственных лесов. Для изучения их состояния было заложено пять пробных площадей на склонах северных и южных экспозиций отрога (межбалочного бугра) Приволжской возвышенности, спускающегося в сторону Волги в направлении с запада на восток.

Пробные площади (ПП) закладывались размером не менее 0,2 га. Учёт особей древесных видов проводился с использованием сплошного перечета с разделением их по видам, ступеням толщины, происхождению, возрастному и жизненному состоянию. Замеры высот (по видам деревьев) осуществлялись для двух – трех деревьев каждой ступени толщины. Для периодизации онтогенеза использовалась общепринятая методика (Ценопопуляции растений, 1976, 1988). Признаки возрастных состояний брались по О.В. Смирновой с соавторами (Диагнозы..., 1989). Для учета особей молодых возрастных состояний (в случае вегетативного возобновления - единиц онтогенетического развития), а также для описания подлеска и живого напочвенного покрова по площади пробы равномерно закладывались учетные площадки, размер которых зависел от густоты подроста. Количество закладываемых площадок определялось с таким расчетом, чтобы точность определения числа особей составляла не менее 15% (чаще закладывалось 15-20 площадок размером 2 м х 2 м). Для живого напочвенного покрова указывалось видовое название по С.К. Черепанову (1995) и проективное покрытие. Учет кустарникового яруса проводился по видам с определением средней высоты для каждого вида. Для анализа условий местопроизрастания на ПП использовались диапазонные экологические шкалы Д.Н. Цыганова (1983). Оценка проводилась по методу средневзвешенной середины интервала.

ПП 1, 2, 3 по своим лесорастительным условиям (Яковлев, 1950) и местоположению можно отнести к верхней террасе Приволжской возвышенности для которой характерны песчано-каменистые и песчаные почвы. ПП 4 и 5 по условиям местопроизрастания близки к условиям, характерным для нижней террасы Приволжской возвышенности с дерново-карбонатными почвами на мелу.

Результаты фитоиндикации экологических режимов местопроизрастания фитоценозов приведены в табл. 1, а результаты изучения возрастного состояния ценопопуляций деревьев в табл. 2.

Таблица 1.

Результаты индикации экологических условий местопроизрастания на ПП

Экологические факторы	Номер пробной площади				
	1	2	3	4	5
Гидрорежим (Hg)	11,38	11,10	10,75	12,09	12,4
Солнечный режим (Tr)	6,38	6,25	6,93	6,18	6,13
Кислотный режим (Rc)	7,05	6,89	7,23	7,05	7,46
Азотный режим (Nt)	5,19	4,44	5,71	5,40	5,39
Режим переменности увлажнения почвы (Fh)	5,96	5,90	6,00	6,00	5,25
Световой режим (Lc)	4,25	4,40	3,57	4,86	5,03

Видовой состав напочвенного покрова сосновых, в силу их небольшой площади и островного характера расположения, схож с видовым составом окружающих их лиственных лесов.

Увлажнение почв в фитоценозах верхней террасы Приволжской возвышенности соответствует сухолесолуговому типу режима, а нижней террасы – свежелесолуговому. Солнечный режим практически во всех изученных фитоценозах соответствует типу небогатых почв. Только на ПП 3 (дубово-сосняк купеновый) он близок к типу довольно богатых почв. Фитоиндикация кислотного режима почв, в том числе дерново-карбонатных, характеризует их как слабокислые. По содержанию азота пробные площади относятся к почвам бедным азотом. Полученные данные по переменности увлажнения почв территории исследования указывают на режим слабой переменности увлажнения. Условия освещенности соответствуют режиму полуоткрытых пространств (верхняя терраса) или светлых лесов (нижняя терраса).

ПП 1 и 5 расположены на склонах теневых экспозиций, остальные пробы – на световых склонах.

ПП 1 (сосняк осоково-злаковый) занимает наиболее повышенное положение в рельефе на склоне северной экспозиции крутизной 26 град. Почва песчаная. Древостой однодревесный с низкой полнотой и сомкнутостью. Состав 9С1Лп. В напочвенном покрове преобладают мятыник, ландыш, ортилия однобокая, осока весенняя. В подлеске – бересклет бородавчатый и ракитник русский. К 150 годам осталось всего 69 стволов сосны на 1 га. Жизненное состояние сосны ослабленное (по числу стволов) и сильно ослабленное (по запасу). В запасе древостоя преобладают ослабленные деревья. Много сухостоя. В окнах полога имеется обильное возобновление бересклета (24,5 тыс. шт.) высотой 0,7-2,5 м. Возобновление сосны очень плохое, имеются только имматурные особи (46 шт./га высотой 0,4-0,5 м).

Таблица 2.

Плотность особей ценопопуляций деревьев различных возрастных состояний

Порода	Количество особей на 1 га, шт./%							всего
	pl	j	im	v	g1	g2	g3	
ИП 1								
сосна	0	0	46	0	0	0	69	115
	0	0	40	0	0	0	60	100
липа	0	0	0	57	11	46	0	114
	0	0	0	50	10	40	0	100
береза	0	3931	11486	9097	0	0	0	24514
	0	16	46,9	37,1	0	0	0	100
клен	0	240	57	0	0	23	0	320
	0	75,0	17,9	0	0	7,1	0	100
ИП 2								
сосна	0	0	0	0	0	11	78	89
	0	0	0	0	0	12,5	87,5	100
дуб	0	0	0	0	0	0	33	33
	0	0	0	0	0	0	100	100
липа	0	0	4000	22	67	156	122	4367
	0	0	91,6	0,5	1,5	3,6	2,8	100
клен	28625	2250	4375	156	267	111	33	35817
	79,9	6,3	12,2	0,4	0,7	0,3	0,1	100
ИП 3								
сосна	0	0	250	0	27	0	173	450
	0	0	55,6	0	6,1	0	38,4	100
дуб	0	0	500	0	0	0	191	691
	0	0	72,4	0	0	0	27,6	100
клен	4125	1250	5875	0	64	0	0	11314
	36,5	11,0	51,9	0	0,6	0	0	100
липа	0	0	0	18	36	9	0	64
	0	0	0	28,6	57,1	14,3	0	100
ИП 4								
сосна	0	0	0	0	0	0	446	446
	0	0	0	0	0	0	100	100
клен	0	375	2500	446	149	11	0	3781
	0	10,8	71,8	12,8	4,3	0,3	0	100
липа	0	0	2625	11	0	34	0	2671
	0	0	98,3	0,4	0	1,3	0	100
дуб	0	0	0	0	0	0	11	11
	0	0	0	0	0	0	100	100
ИП 5								
сосна	0	0	0	0	0	0	150	150
	0	0	0	0	0	0	100	100
липа	0	500	375	63	38	88	250	1313
	0	38,1	28,6	4,8	2,9	6,7	19,0	100
клен	5000	0	925	563	0	0	0	6488
	77,1	0	14,3	8,7	0	0	0	100

ПП 2 (липо-сосняк ланьшевый) расположена на склоне ЮВ экспозиции крутизной 26 град. Почва песчаная. Древостой 2-х ярусный: 1 – 10С, 2- 6Лп4Кл с общей высокой полнотой. Сомкнутость соснового яруса 0,3-0,4. На 1 га к 150 годам осталось 89 деревьев сосны, из них 11 – усыхающих. Жизненное состояние сосны ослабленное (и по числу стволов и по запасу). Сомкнутость второго яруса неравномерная 0,3-0,9. Напочвенный покров и подлесок похож на ПП 1, но менее густой. Подрост сосны полностью отсутствует. Очень много молодых особей (всходы, ювенильные, имматурные) клена семенного происхождения (35 тыс. шт./га) и липы (имматурные, виргинильные особи) вегетативного происхождения (4 тыс. шт./га).

ПП 3 (дубо-сосняк купеновый) расположена тоже в верхней части южного склона крутизной 30-33 градуса. Почва песчаная. Древостой сосново-дубовый двухярусный с общей сомкнутостью полога около 0,7. Возраст – 140 лет. Состав: 1 – 10С, 2 – 9Д1Кл. Дуб усыхает. На 1 га 390 сухостойных стволов дуба. Сосны на 1 га 200 деревьев, из них 73% - здоровых, 26% - ослабленных, усыхающих – 0,1, сухих – 0,6%. В целом жизненное состояние сосны оценивается как здоровое. В напочвенном покрове преобладает купена лекарственная, ландыш, осока низкая. Подлесок сомкнутостью 0,3 из бересклета бородавчатого. На ПП 3 онтоспектр сосны наиболее полноценный. Имеются имматурные особи численностью 250 шт./га, а также молодые и старые генеративные особи сосны. Но численность подроста других видов значительно более высокая: клена – 12 тыс. шт/га, вегетативного возобновления дуба (поросль вокруг усыхающих стволов) около 0,5 тыс. шт./га.

ПП 4 и ПП 5 расположены несколько в более пониженных условиях по рельефу. ПП 4 (клено-сосняк лещиново-лазурниковый) заложена в средней части склона южной экспозиции крутизной 19-18 градусов. Почва супесчаная с вкрашениями мела с поверхности. Древостой двухярусный с общей сомкнутостью около 0,7 и высокой полнотой. 1-ый ярус - 10С, 2-ой ярус – 7Кл2Д1Лп. В этом древостое очень густой и высокий подлесок из лещины обыкновенной (сомкнутостью 0,6-0,7 и средней высотой 5,5 м). В напочвенном покрове преобладает ландыш майский и лазурник трехлопастной. Возраст сосны – 130 лет. На 1 га - 446 деревьев сосны, из них здоровых - 57%, ослабленных - 17%. Довольно много сухостоя - 17%. В целом жизненное состояние сосны оценивается как ослабленное (по числу стволов) и здоровое (по запасу). Возобновление сосны отсутствует и даже возобновление клена и липы малочисленное. Фитоценоз на ПП 4 близок к типу леса «меловой сосняк дубово-лещиновый с травостоем из лазурника трехлопастного», выделенным Ф.С. Яковлевым (1950) на дерново-карбонатных почвах нижней террасы Приволжской возвышенности.

ПП 5 (липо-сосняк травяной) расположена на склоне северо-западной экспозиции крутизной 13 град. Почва песчаная. Древостой 2-х ярусный с общей высокой сомкнутостью полога. 1-й ярус – 10С сомкнутостью 0,6. 2-ой ярус –

6Лп4Кл сомкнутостью 0,7-0,8. В напочвенном покрове преобладают осока низкая, ежевика сизая, чина весенняя. В подлеске отмечено 6 видов, преобладают бересклет, лещина и рябина. В возрасте 140 лет осталось 140 деревьев сосны на 1 га. Жизненное состояние сосны в целом здоровое. 92% деревьев относится к 1-му классу жизненного состояния. Сухостой составляет всего 1% от запаса. Возобновление сосны отсутствует. Очень много всходов клена (5 тыс. шт/га), возобновление липы меньше по численности, но тоже имеется.

Выводы

1. Старовозрастные сосновки естественного происхождения НП «Хвалынский» довольно разнообразны по составу и структуре древостоя.
2. В большинстве из них сформировался 2-ой ярус из теневыносливых видов (липы и клена) разной степени выраженности (от 0,3 на ПП 2 до 0,6 на ПП 5). Это приводит к практически полному отсутствию возобновления сосны обыкновенной под пологом.
3. Возобновление сосны имеется только в одноярусных сосновых древостоях, а также в двухъярусных сосново-дубовых древостоях, в которых условия освещения под пологом более благоприятные. Но и здесь онтоспектр сосны неполночленный, фрагментарный, поэтому перспективы сохранения естественных сосновок практически отсутствуют.
4. Со временем произойдет замещение сосновок липово-кленовыми древостоями, хотя в некоторых случаях (ПП 1) переход к таким насаждениям может произойти через смены сосновок на березняки.

Литература

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / Под ред. О.В. Смирновой. М., 1989. 102 с.

Ценопопуляции растений: Основные понятия и структура. М., 1976. 216 с.

Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. М., 1988. 183 с.

Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 196 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и определенных государств СПб., 1995. 992 с.

Яковлев Ф.С. Сосновые леса на песчано-каменистых и меловых почвах Приволжской возвышенности // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 3. С. 303-311.

УДК 581.9 (470.44)

ДУБРАВНЫЕ АССОЦИАЦИИ САРАТОВСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

И.В. Шилова

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Широколиственные леса с господством дуба получили развитие на Приволжской возвышенности в голоцене – около 6 тыс. лет тому назад, в период климатического оптимума. Последующие колебания климата приводили то к значительному сокращению лесных площадей, то к смыканию лесов. Все это время дуб являлся одной из основных лесообразующих пород (Чигуряева, 1941; Чигуряева и др., 1988). В конце XIX – начале XX веков ученых начала беспокоить проблема усыхания дубрав в южной части Приволжской возвышенности. Исследователи стремились вскрыть причину усыхания дубрав и решить проблему семенного возобновления (Лакин, 1895, 1913, 1914; Смирнов, 1903; Прохоров, 1933; Лагеров, 1939; Ремезов, 1941; Червяков, 1948). Усыхание основной лесообразующей породы ведет к коренным неблагоприятным изменениям всего экологического комплекса дубрав (Болдырев, Невский, 2000). В связи с этим актуально выявить и описать наиболее характерные дубравные сообщества в наименее нарушенных лесных массивах.

Самые большие лесопокрытые площади Саратовской области находятся в северной ее части. Зональная растительность, помимо степных сообществ, на плакорах и склонах представлена сообществами дубрав, липняков, березняков, осинников и боров. Преобладающей формацией является дубрава.

В настоящей статье приводятся материалы, собранные нами в самых лесистых районах Саратовской области – Балтайском и Базарно-Карабулакском. Фитоценотические описания проведены автором в период с 1982 по 2001 гг. с учетом полноты охвата различных элементов рельефа и разнообразия растительных сообществ.

Оценку условий увлажнения и трофности почв проводили по растительностному покрову (Раменский и др., 1956).

В результате исследований нами было выявлено 11 дубравных ассоциаций: 1) *Quercus robur - Calamagrostis epigeios* - вейниковая дубрава, 2) *Q. robur - Brachypodium pinnatum* - коротконожковая дубрава, 3) *Q. robur - Convallaria majalis* - ландышевая дубрава, 4) *Q. robur + Acer platanoides - C. majalis* - ландышевая клено-дубрава, 5) *Q. robur + A. platanoides + Tilia cordata - C. majalis + Carex rhizina* - корневищноосоково-ландышевая липо-клено-дубрава, 6) *Q. robur - Poa pratensis* - луговомятликовая дубрава, 7) *Q. robur - Bromopsis inermis* - кострецовая дубрава, 8) *Q. robur + A. platanoides - Poa nemoralis* - дубравномятликовая клено-дубрава, 9) *Q. robur + A. platanoides + T. cordata* - мертвопокровная липо-клено-дубрава, 10) *Q. robur + T. cordata - Galium aparine* - подмарениковая липо-дубрава, 11) *Q. robur + T. cordata - Primula macrocalyx* - первоцветовая липо-дубрава.

Ниже приводится характеристика этих ассоциаций в порядке возрастания увлажнения их местообитаний.

Асс. дубрава вейниковая (*Quercus robur – Calamagrostis epigeios*)

Эта ассоциация - наиболее распространенная из всех лесных сообществ района исследований. Ее участки занимают значительные площади на средней и верхней частях световых склонов и на плакорах. Среди ассоциаций дубрав - вейниковая занимает местообитания с наименьшим увлажнением, характеризующимся как сухолуговое и только в исключительных случаях - с влажнолуговым типом увлажнения.

Почвы - различного гранулометрического состава. Преобладают супеси, реже встречаются опока и суглинок. Вейниковые дубравы в основном распространены на довольно богатых и реже - на богатых почвах.

В древесном ярусе преобладает *Quercus robur*. Изредка к нему примешиваются: на супеси – *Betula pendula*; на суглинке и опоке – *Tilia cordata* и *Populus tremula*. Древостой зачастую очень изрежен. Сомкнутость крон в большинстве случаев около 0,5. Дубы низкорослые: на супеси - до 6 - 8м, на опоке - до 12 - 16м. Отмечается сухостью. Всходы и подрост практически отсутствуют. Среди кустарников довольно обычны *Acer tataricum*, *Chamaecytisus ruthenicus*. В некоторых сообществах *Euonymus verrucosa* образует густые заросли. Встречаются *Corylus avellana*, *Cerasus fruticosa*. Крайне редки в вейниковой дубраве *Rhamnus cathartica* и *Lonicera xylosteum*. Из полукустарников периодически встречается *Genista tinctoria*.

Травяной покров очень разнообразен - в сообществах отмечено от 58 до 116 видов травянистых растений. Господствует *Calamagrostis epigeios*. Его встречаемость колеблется от 50 до 90%, проективное покрытие - около 10%. Кроме него из злаков наиболее постоянны *Elytrigia intermedia*, *Poa pratensis*, *P. angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *Brachypodium pinnatum*. Из других групп обычны *Convallaria majalis*, *Polygonum odoratum*, *Carex supina*, *C. praecox*, *Pyrethrum corymbosum*, *Lathyrus pisiformis*, *Laser trilobum*, *Trifolium alpestre*. Видовая насыщенность - 8 - 21 вид, а в среднем - 13 видов на 1м².

В данной ассоциации отмечено 236 видов растений.

Асс. дубрава коротконожковая (*Q. robur – Brachypodium pinnatum*)

Эти дубравы занимают небольшие площади на плакорах и световых склонах на более влажных почвах по сравнению с предшествующей ассоциацией. Как правило местообитания характеризуются влажнолуговым типом увлажнения. Сообщества чаще приурочены к опокам, реже - к супеси. Почвы довольно богатые.

В древесном ярусе господствует *Quercus robur*. На световых склонах встречается *Acer platanoides*, на плакорах кроме него – *Betula pendula*, *Tilia cordata*. Древостой - от очень разреженного с несомкнутыми кронами, до довольно густого со смыканием крон доходящим до 0,9. Дубы достигают высоты 20 м. В некоторых описаниях отмечены усыхающие деревья. Подрост не отмечен.

Кустарниковый ярус не всегда развит. Изредка *Euonymus verrucosa* разрастается довольно обильно. Кроме того, встречаются *Acer tataricum*,

Corylus avellana, *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Rosa majalis*. Из полукустарников изредка попадается *Genista tinctoria*.

Травяной покров богат видами: в сообществах насчитывается от 61 до 98 видов, хотя общее проективное покрытие в отдельных случаях снижается до 25%. На 1м² приходится в среднем 15 видов травянистых растений. Господствует коротконожка перистая. Ее встречаемость достигает 60 - 80%, проективное покрытие - 10%. Из злаков, кроме того, обильны: *Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Poa nemoralis*. Часто встречаются *Pyrethrum corymbosum*, различные виды осок, *Trifolium alpestre*, *Fragaria vesca*.

В данной ассоциации зарегистрировано 155 видов растений.

Асс. дубрава ландышевая (*Q. robur* – *Convallaria majalis*)

Ландышевая дубрава распространена в районе исследований довольно широко, встречаясь как на плакорах, так и на склонах различных экспозиций. Местообитания данной ассоциации характеризуются сухолуговым и влажнолуговым типами увлажнения. Участки ассоциации зарегистрированы на супеси, опоке и суглинке. Для местообитаний ландышевых дубрав характерны довольно богатые почвы, хотя отдельные сообщества поселяются на небогатых и богатых почвах.

Древесный ярус иногда представлен лишь *Quercus robur*. Чаще к нему примешиваются *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*. В единичных случаях отмечена *Pinus sylvestris*. Сомкнутость крон колеблется от 0,3 до 0,8. Высота дуба на световых склонах - 8-10 м, на плакоре - 12 м, на теневых склонах - до 15 м. Самосев дуба единичен. Наиболее обилен подрост *Acer platanoides*.

Кустарниковый ярус обычно хорошо развит. В нем преобладает *Euonymus verrucosa*. Часто встречаются *Rhamnus catartica*, *Acer tataricum*, *Cerasus fruticosa*. Изредка отмечаются *Corylus avellana*, *Prunus spinosa*, *Rosa majalis*. Из кустарничков обычен *Rubus saxatilis*. Полукустарник *Genista tinctoria* крайне редок.

Травянистый ярус довольно богат - от 34 до 98 видов в сообществах. Причем, наиболее богаты ценозы плакоров: в среднем по 68 видов трав. В фитоценозах световых склонов - около 59, а теневых склонов - около 41 вида. Общее проективное покрытие колеблется от 10 до 100 %. Доминирует ландыш майский. Его встречаемость на большинстве участков ассоциации - 90 – 100 %, проективное покрытие в большинстве случаев – 10 %, а в отдельных сообществах увеличивается до 25-50 %. Обычны, уже отмечавшиеся в других ассоциациях, *Calamagrostis epigeios*, *Brachypodium pinnatum*, *Polygonum odoratum*, *Poa nemoralis*, *Laser trilobum*. Часто довольно обильны *Lathyrus vernus*, *Aegopodium podagraria*, *Inula salicina*. Видовая насыщенность колеблется от 5 до 18 видов, составляя в среднем 11 видов на 1м².

В данной ассоциации отмечено 186 видов растений.

Асс. клено-дубрава ландышевая (*Q. robur* + *Acer platanoides* – *Convallaria majalis*)

Участки этой ассоциации изредка встречаются на склонах световой и теневой экспозиций, занимая небольшие площади. Местообитания отличаются

сухолуговым увлажнением. Сообщества поселяются на опоке и суглинке в местах с довольно богатыми и небогатыми почвами.

В древесном ярусе господствуют *Quercus robur* и *Acer platanoides*. Может примешиваться *Tilia cordata*. Сомкнутость крон достигает 0,9-1,0.

Кустарниковый ярус развит слабо и лишь на световых склонах. В него входят *Corylus avellana* и *Euonymus verrucosa*. Из полукустарников встречается *Rubus caesius*.

Травянистый ярус беден и насчитывает от 20 видов - на теневых склонах до 45 - на световых. Здесь обилен *Convallaria majalis*, встречаемость которого на световых склонах достигает 93%. Остальные виды встречаются редко - не выше 10-20%. Видовая насыщенность - 2-3 вида на 1 м².

В данной ассоциации отмечено 53 вида.

Асс. липо-клено-дубрава корневищноосоково-ландышевая

(*Q. robur* + *Acer platanoides* + *Tilia cordata* – *Convallaria majalis* + *Carex rhizina*)

Участок ассоциации, отмеченный на теневом склоне, характеризуется влажнолуговым типом увлажнения, суглинистыми небогатыми почвами.

Древесный ярус практически в равной мере составляют *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*. Кроны деревьев полностью смыкаются.

Кустарниковый ярус не выражен.

Травостой беден - ими выявлен лишь 21 вид. Среди трав выделяются лишь *Convallaria majalis* и *Carex rhizina*. Реже встречается *Lathyrus vernus*, *Brachypodium pinnatum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Poa nemoralis*, *Laser trilobum*, *Viola mirabilis*. Видовая насыщенность низкая - 2-3 вида на 1 м².

Асс. липо-клено-дубрава мертвопокровная

(*Q. robur* + *Acer platanoides* + *Tilia cordata nudum*)

Фрагмент данной ассоциации описан на теневом склоне. Местообитание характеризуется влажнолуговым типом увлажнения, почвы небогатые, на опоке.

В сложении древесного яруса участвуют *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*. Смыкание крон - полное.

Кустарники в сообществе отсутствуют.

Травянистый покров представлен единичными экземплярами следующих видов: *Carex supina*, *Geum urbanum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Fragaria vesca*, *Stachys officinalis*, *Viola mirabilis*, *Corydalis bulbosa*. Видимо сильное затенение и небогатство почв не компенсируется достаточно высоким увлажнением. Бедность видового состава трав вызывается аллелопатическим воздействием подстилки, в состав которой в большом количестве входит опад липы и клена. Высокая аллелопатическая активность этих древесных пород выявлена В.А. Болдыревым (1992). Указанные причины, возможно, объясняют обеднение травяного яруса в других ассоциациях.

Асс. дубрава кострецовая (*Q. robur* – *Bromopsis inermis*)

Участок этой ассоциации зарегистрирован на световом склоне. Увлажнение местообитания - сухолуговое. Почвы довольно богатые, на опоке.

Древесный ярус очень разреженный и состоит исключительно из *Quercus robur*. Высота деревьев колеблется от 12 до 16 м.

Кустарниковый ярус сформирован в основном *Euonymus verrucosa* с незначительной примесью *Acer tataricum*, *Rhamnus cathartica*, *Cerasus fruticosa*.

Травяной покров густой и богатый, насчитывающий 78 видов. Наиболее обилен *Bromopsis inermis*. Менее обильны *Poa pratensis*, *Elyrigia loloides*, *Carex supina*, *C. praecox*, *Vicia cracca*, *Securigera varia*, *Trifolium alpestre*, *Galium ruthenicum*, *Pyrethrum corymbosum*. Видовая насыщенность составляет 15 видов на 1 м².

Асс. дубрава луговомятликовая (*Q. robur – Poa pratensis*)

Участки ассоциации небольших площадей встречаются на плакорах на суглинках и супесях. Увлажнение - от сухолугового до влажнолугового. Почвы довольно богатые.

В древесном ярусе кроме *Quercus robur* изредка встречаются *Betula pendula* и *Populus tremula*. Сомкнутость крон от 0,5 до 1.

Кустарниковый ярус не выражен, лишь изредка попадаются *Euonymus verrucosa* и *Rubus caesius*.

Травяной ярус богат видами, в среднем он содержит 72 вида. В более светлых сообществах кроме *Poa pratensis* на первый план выступает *Lathyrus pisiformis*, *Trifolium alpestre*, *Pyrethrum corymbosum*, *Galium verum*, *G. boreale*, *Carex praecox*. В более тенистых участках ассоциации не только общее проективное покрытие, но и обилие всех видов значительно ниже. Среди преобладающих, вслед за *Poa pratensis*, здесь отмечены: *Pteridium aquilinum*, *Agrostis vinealis*, *Carex maricata*, *C. supina*, *C. digitata*. На 1 м² приходится в среднем 9 видов травянистых растений.

В данной ассоциации отмечено 109 видов растений.

Асс. клено-дубрава дубравномятликовая

(*Q. robur – Acer platanoides + Poa nemoralis*)

Ассоциация описана на световом склоне в условиях влажнолугового типа увлажнения на небогатых почвах на опоке.

Древесный ярус слагают *Quercus robur* и *Acer platanoides*. Кроны деревьев сомкнуты неравномерно, встречаются прогалины.

Наблюдается обильный подрост клена остролистного.

Кустарниковый ярус не выражен. Встречаются отдельные экземпляры *Rhamnus cathartica*, *Acer tataricum*, *Euonymus verrucosa*.

Травяной покров - разрежен и представлен 33 видами. Значительную встречаемость имеют лишь *Poa nemoralis* и *Geum urbanum*. Довольно заметно участие *Carex muricata*. Видовая насыщенность - 5 видов на 1 м².

Асс. липо-дубрава первоцветовая

(*Q. robur + Tilia cordata – Primula macrocalix*)

Это редкое сообщество исследованной территории приурочено к склонам теневой экспозиции с влажнолуговым типом увлажнения, с суглинистыми и довольно богатыми почвами.

В сложении древесного яруса участвуют *Quercus robur* и *Tilia cordata*.

Кустарниковый ярус не сформирован, встречаются лишь отдельные растения кустарников *Acer tataricum*, *Spiraea litvinovii*, *Euonymus verrucosa*. Из полукустарников зарегистрирована *Rubus caesius*.

Травяной ярус негустой. Общее проективное покрытие - до 50%. В составе яруса 53 вида. Заметно преобладание *Primula macrocalyx*: при встречаемости 80% ее проективное покрытие колеблется от 10 до 25%. Кроме нее довольно обильны *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Fragaria vesca*, *Ranunculus auricomus*, *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*. На 1 м² приходится 12 видов.

Асс. липо-дубрава подмаренниковая (*Q. robur* + *Tilia cordata* – *Galium aparine*)

Участок ассоциации расположен на теневом склоне и занимает небольшую площадь, прилегая к предыдущей ассоциации. Состав древесного и кустарникового ярусов этих ассоциаций схож, но в подмаренниковой липодубраве появляется *Rosa canina*.

Травяной ярус более разрежен, представлен практически теми же видами, но в другом соотношении. Наиболее обилен *Galium aparine* – его встречаемость возрастает до 87 %. Встречаемость *Primula macrocalyx* снижается до 33 %, проективное покрытие – ниже 10 %. Встречаемость остальных видов - от 33 % и ниже. Видовая насыщенность понижается до 8 видов на 1 м².

Дубравы исследованной территории наиболее богаты по сравнению с другими сообществами во флористическом отношении и обладают наибольшей видовой насыщенностью. Из них самыми богатыми являются асс. *Q. robur* – *Poa pratensis* (109 таксонов, 9 видов на 1 м²), асс. *Q. robur* – *Convallaria majalis* (186 таксонов, 11 видов на 1 м²), асс. *Q. robur* – *Brachypodium pinnatum* (155 таксонов, 15 видов на 1 м²), асс. *Quercus robur* – *Calamagrostis epigeios* (236 таксонов, 13 видов на 1 м²).

Господство дубрав и их флористическое богатство – одна из характерных черт европейской лесостепи (Мильков, 1950). Именно в лесостепи дубравы находят оптимальные условия для своего развития (Гроссет, 1936).

Примесь к дубу других широколиственных пород – липы и клена остролистного приводит к снижению флористического разнообразия – порой значительному (до 11 таксонов в асс. *Q. robur* + *Acer platanoides* + *Tilia cordata nudum*).

Литература

Болдырев В.А. Причины отсутствия травяного покрова в лиственных лесах Приволжской возвышенности // Лесоведение, 1992. № 4. С. 15–21.

Болдырев В.А., Невский С.А. Влияние орографических и эдафических факторов на жизненное состояние древостоев нагорных лесов Саратовского Правобережья // Доклады РАН, 2000. № 2. С. 62–65.

Гроссет Г.Э. О происхождении флоры Крыма и степей, прилегающих с севера // Землеведение, 1936. Т.38.- Вып. 4. С. 50–68.

Лагеров А.Г. Усыхание пойменных лесов на Юго-Востоке // Лесное хозяйство, 1939. Вып. 11. С. 38–55.

Лакин. Г.И. Леса Волжского займища // Сельскохозяйственный вестник Юго-Востока, 1913–1914.

Лакин. Г.И. Леса Волжского займища в Терсинском имении кн. Ливен близ Вольска //Сельскохозяйство, лесоводство, 1895. Т. 128. Вып. 3. С. 16–32.

Мильков Ф.Н. Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики.- М.: Изд-во АН СССР, 1950. 296 с.

Прохоров И.К. Дубравы Нижневолжского края // Лесопромышленное дело, 1933.- Вып. 3.- С. 172–178.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову.-М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.

Ремезов Н.П. Исследование причин усыхания лесов в пойме р. Медведицы // Научная конференция по изучению и развитию произв. сил Нижнего Поволжья.1941. Вып. 6. С. 57–69.

Смирнов В.И. Ботанико-географические исследования в северо-восточной части Саратовской губернии // Труды общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете. 1903. Т. 37. Вып. 4. С. 1–130.

Червяков Ф.И. Растительность поймы р. Хопра //Учен. зап. Сарат. пед. ин-та . Саратов, 1948.Вып. 13. С.145–250.

Чигуряева А.А. Ивановские торфяники //Учен. зап. Сарат. ун-та.- Саратов. 1941. Вып. 7. С. 111–114.

Чигуряева А.А., Жидовинов Н.Я., Мичурин В.Г. Изменение растительности климата на Юго-Востоке Европейской части СССР в четвертичное время // Вопросы ботаники Юго-Востока. Саратов, 1988. С. 5380.

УДК 581.9

ДЕМОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ДРЕВОСТОЯ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ ПРИХОПЕРЬЯ

А.А. Овчаренко, А.И. Золотухин

*Балашовский филиал Саратовского государственного университета
им. Н.Г.Чернышевского, г. Балашов Саратовской обл.*

Изучение возрастной структуры ценопопуляций древесных растений широко практикуется при проведении мониторинга состояния лесов. В данной работе представлены материалы о демографических особенностях основных лесообразователей пойменных дубрав Прихоперья, которые длительное время испытывали массовое усыхание.

С целью проведения исследований заложено 16 пробных площадей размером 0,25 га в наиболее распространенных типах леса, отличающихся среднепоемным режимом и умеренным увлажнением. Лесотаксационные показатели определялись по общепринятым методикам (Методические..., 1981). Распространение древесных интродуцентов исследовалось по трансектам, на серии площадок 20 м x 20 м. Онтогенетические группы

ценопопуляций выделены на основе периодизации возрастных состояний (Восточноевропейские..., 1994).

При вегетативном образовании эдификатора все возрастные стадии развития древостоя сравнительно быстро сменяют друг друга, что неизбежно приводит к быстрому старению и распаду, к снижению устойчивости ценозов. Ценопопуляция *Quercus robur* L. имеет прерывистый, инвазионно-регressiveный и регressiveный типы спектров (рис. 1) с максимумами на средневозрастных генеративных (порослевого происхождения) и ювенильных особях, имеющих крайне низкую степень жизненности. Суммарный возрастной спектр дуба бимодальный, неполночленный с преобладанием в возрастном спектре средневозрастных и старых генеративных и почти полным отсутствием виргинильных особей. Основной максимум приходится на генеративную часть порослевого происхождения. Доминируют средневозрастные генеративные особи (55% - в высокополнотных, 52% - в среднеполнотных), а в низкополнотных насаждениях - старовозрастные (48%). Малая доля сенильных особей объясняется постоянно проводимыми санитарными рубками. Последнее указывает на то, что лишь незначительная часть растений проходит полный онтогенез. Среди незначительно выраженных в возрастном спектре ювенильных особей несколько отличается их количество в низкополнотных дубравах (23%). Особей прегенеративного периода встречается очень мало в высокополнотных (6%) и среднеполнотных (3%) насаждениях, что свидетельствует о нарушении нормального онтогенеза на ранних его этапах из-за неблагоприятных экологических условий. Имеющийся подрост дуба превращается в «торчки» (квазисенильные особи, что хорошо описано в литературе (Ткаченко, 1952; Мелехов, 1980). Более перспективными в этом отношении кажутся низкополнотные участки пойменной дубравы, но из 23% ювенильных растений в следующее возрастное состояние переходит совсем небольшое количество особей (3%), виргинильного состояния на отдельных пробах достигают только 2%. Дальнейшая судьба ювенильных особей зависит от экологической ситуации и антропогенной нагрузки. Наибольший процент элиминации отмечен в среднеполнотных дубравах.

Характерное отличие бимодального возрастного спектра ценопопуляций дуба в том, что на высоко- и среднеполнотных участках отсутствуют виргинильные, а в среднеполнотных насаждениях - и имматурные особи, вследствие чего на этих территориях популяции главного эдификатора становятся неполночленными. Аналогичная картина отмечается в дубравах Заволжья (Буланая, Исаева, 2001) и Тамбовской области (Оценка..., 2000). При подобной онтогенетической структуре в будущем произойдет резкое уменьшение (вплоть до полного исчезновения) участия дуба за счет естественного отпада, а сохранение низкой освещенности под сомкнутым пологом леса из второстепенных древесных пород не позволит этому виду сформировать жизнеспособное молодое поколение.

Таким образом, полноценное самоподдержание ценопопуляций дуба в пойменных дубравах Прихоперья не осуществляется. Возобновление вегетативным путем наблюдалось только в единичном случае. Подавление

семенного возобновления связано с рядом факторов, среди которых следует отметить: слабое плодоношение порослевых насаждений, большой промежуток времени между периодами плодоношения, недостаток света на участках из-за высокой сомкнутости крон, задерненность почвы в низкополнотных разреженных дубравах и значительная антропогенная нагрузка на этих территориях. В настоящее время состояние данной ценопопуляции можно определить как стабильно-пессимальное.

Состояние ценопопуляций *Ulmus laevis* Pall. можно признать более благополучным. Возрастной спектр инвазионный, неполночленный. Однако его представленность в составе древостоя значительно меньше и малочисленнее, приурочен к влажным местообитаниям. Отсутствие старых генеративных особей в средне и низкополнотных насаждениях возможно связано с сопутствующим его усыханием в прошлом из-за высокой чувствительности к низким температурам воздуха и большой повреждаемостью грибными болезнями, что отмечается многими исследователями (Гниенко, 1998; Невидомов, 2003). Таким образом, вероятность смены дуба ильмовыми небольшая, хотя по литературным данным она имеет вероятность в Поволжье и частично в Центрально-Черноземном районах (Лосицкий, 1981). Вяз в массивах Прихоперья играет роль асектората.

В экотопической обстановке поймы при отсутствии антропогенных воздействий на растительность вероятность стабильного существования большинства других видов низка. Повсеместно, где зарегистрировано присутствие *Tilia cordata* Mill. и *Acer platanoides* L., спектры инвазионные с преобладанием имматурных и виргинильных особей. Липа мелколистная более типична для древостоев нагорных дубрав и повышенных участков, возможность формирования её полночленных популяций в пойме ограничена. Численность клена остролистного так мала, что вероятность развития полночленных популяций минимальна.

Ценопопуляционные спектры видов-эксплерентов (*Acer negundo* L., *Fraxinus pennsylvanica* March., *Populus tremula* L.) левосторонние с максимумом на имматурных особях. Они имеют возможность эпизодического внедрения в нарушенные дубовые леса при рубках, значительной рекреационной нагрузке, повторных патологиях, а поэтому представляют потенциальную угрозу вытеснения дуба как основного лесообразователя.

В рекреационной зоне пойменных лесов Балашовского района имеют распространение *Acer negundo* L. и *Fraxinus pennsylvanica* March. Вторжение интродуцентов напрямую связано с нарушениями экологического баланса постпатологических сообществ, зачастую необратимыми. Примечательно, что подрост древесных адвентиков присутствует даже среди густого нижнего яруса. Нередко нахождение их здесь не случайно, нарушения лесной среды отмечены наличием эксплерентов травяного покрова. На постпатологических участках возрастная структура древесных интродуцентов имеет ярко выраженный инвазионный спектр (рис.). Исследования показали, что древесные интродуценты в основном заселяют прогалины и вырубки прошлых лет, запимая здесь адвентивную экологическую нишу. Оба вида хорошо

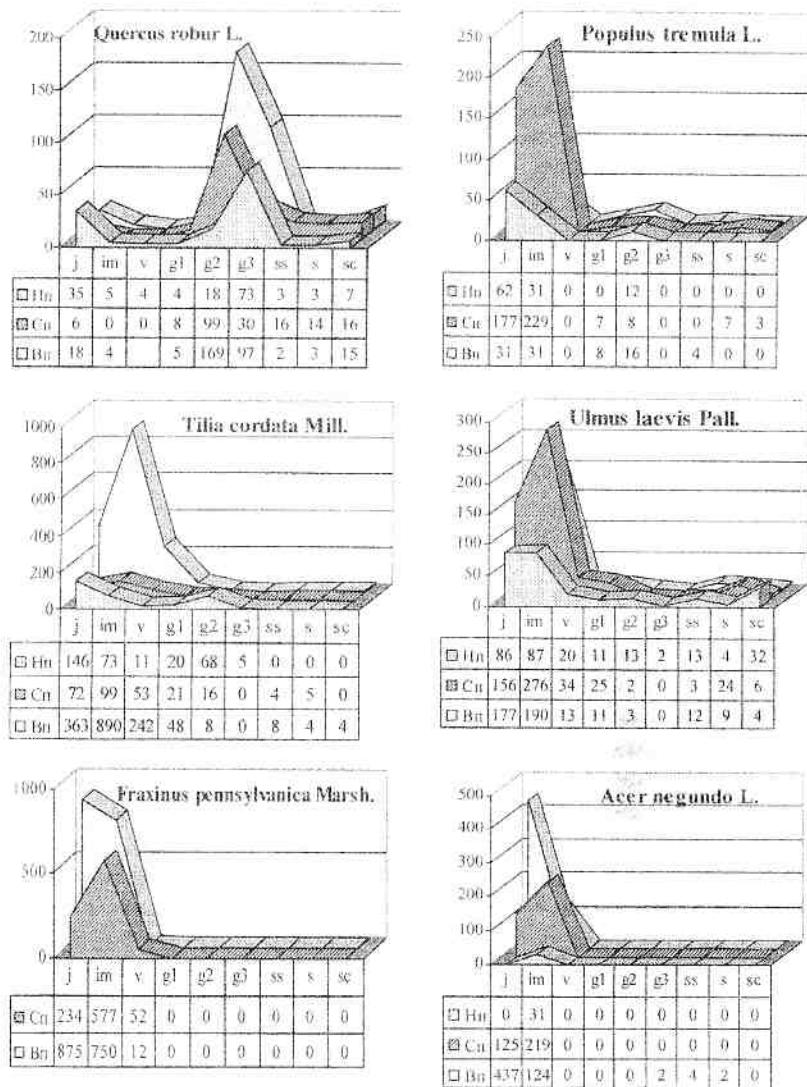


Рис. Онтогенетические спектры лесообразователей пойменных дубрав Прихоперья на участках с разной сомкнутостью древостоя

Примечание: Ось ординат – число особей на га, ось абсцисс – онтогенетические состояния: j – ювенильные; im – имматурные; v – виргинильные; g – генеративные; ss – субсенильные; s – сенильные; sc – отмирающие. Hn – низкополнотные насаждения; Ct – среднеполнотные; Bn – высокополнотные

выносят затопление, отличаясь эврибионтностью. Рассматриваемые интродуценты характеризуются неодинаковой конкурентоспособностью.

Так, *Acer negundo* L., на первых порах активно встраивающийся в сукцессионную систему леса, позднее вытесняется из неё сложными биоценотическими механизмами в основном из-за своего светолюбия и остается только в наиболее нарушенных участках леса, подверженных интенсивным антропогенным воздействиям. Инвазионные очаги распространения аномохорными семенами – дороги, тропы, транспортные артерии. В дубовых насаждениях с высокой общей сомкнутостью крон обычно представлен одинично или редким самосевом и подростом высотой 1-3 м, суховершинным из-за недостатка света. Обыкновенно *Acer negundo* L. образует довольно густые заросли на опушках, просеках вдоль линий связи, которые систематически вырубаются. Непосредственно в дубравах он наиболее агрессивен на первых этапах вторжения, выражая это интенсивным спонтанным семенным размножением. Большинство ювенильных растений – проростки до 10 см высотой, распространены повсеместно. Присутствие остальных возрастных групп напрямую зависит от характера освещения парцелл.

При заселении территории на пионерных стадиях *Fraxinus pennsylvanica* March. ведет себя аналогично первому виду, но, в отличие от клена, он имеет возможность закрепиться в древостое, успешно проходит натурализацию и хорошо чувствует себя под пологом леса, располагаясь биогруппами, устойчиво держится во втором ярусе, не страдая от затенения, не суховершинит, проявляя, таким образом, более толерантные свойства. Об этом говорит и меньшая дальность расселения породы (встречается только вблизи города). В естественных биоценозах вид обычно представлен подростом и подлеском, проявляя довольно высокую устойчивость в покрове. Деревья встречаются, как одиночно, так и куртинами. Окончательно судьба этой породы в естественных лесах неясна, и есть основание говорить о реальной опасности смены дуба в числе других его соперников и ясенем пенсильванским в случае новой лесопатологической волны. Плотность популяций составляет от одной до шести тысяч особей на гектар. У ясения имеются все возрастные группы прегенеративного периода, причем довольно много деревьев в насаждениях дуба с полнотой 0,6-0,7. Видно, что ясень хорошо вписывается в конкурентные отношения с аборигенными лесообразователями, чем клен ясенелистный.

Подводя итог вышесказанному, можно отметить, что древесные интродуценты – клен ясенелистный и ясень пенсильванский – на фоне пониженной жизнеспособности дуба создают реальную опасность его вытеснения из состава пойменных лесов в случае повторного массового усыхания дубрав.

Литература

Буланая М.В., Исаева О.А. Структура ценопопуляций дуба обыкновенного в различных эколого-ценотических условиях Саратовской

области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: сб. науч. ст. Саратов: ЗАО "Сигма-плюс", 2001. Вып. 4. С. 29-35.

Восточноевропейские широколиственные леса /Под ред. О.В. Смирновой. М.: Наука, 1994. 362 с.

Гниенко Ю.И. Процессы изменения лесов в пойме реки Урал в XX в. //Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 2: Тезисы Международной конференции. Тольятти, 1998. С. 57-58.

Лосицкий К.Б. Дуб. М.: Лесн. пром-сть, 1981. С. 104.

Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесн. пром-сть, 1980. 408 с.

Методические указания к проведению летней учебной практики по лесоводству / Сост.: В.А. Лебедев, М.В. Трус. Саратов, 1981. 64 с.

Невидомов А.М. Проблема экологии пойменных лесов Волжского бассейна как важнейшая составная часть в решении общей экологической проблемы Волги // Лесной журнал, 2003, №5. С.2 6-35.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Науч. мир, 2000. 196 с.

Ткаченко М.Е. Общее лесоводство. М.-Л.: Гослесбумиздат, 1952. 599 с.

УДК 581.526.524

ЦЕНОПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ДРЕВОСТОЕВ ДУБА ОБЫКНОВЕННОГО В ЮЖНОЙ ЧАСТИ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

С. А. Невский, Е. В. Плотникова

Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, г. Саратов

Изучение особенностей биологии и экологии конкретных видов, составляющих лесные сообщества, и, в первую очередь, разнообразия жизненных форм, онтогенеза и структуры ценопопуляций, является основой для создания рациональных способов ведения лесного хозяйства и методов охраны растительных ресурсов. Именно поэтому ценопопуляционным исследованиям в настоящее время уделяется пристальное внимание многих исследователей, в том числе и в Саратовской области (Буланая, Исаева, 2001; Ревякин, 2003).

Целью работы было изучение ценопопуляционной структуры древостоев дуба обыкновенного в различных условиях произрастания и выявление направленности динамических процессов, протекающих в лесных сообществах.

Сбор материала проводился летом 2004 года в Красноармейском районе Саратовской области. Климат района исследования континентальный и засушливый, следовательно, одним из основных факторов, лимитирующих распространение растительности, являются условия увлажнения. В связи с этим, все исследованные нами сообщества можно выстроить в следующий ряд в порядке увеличения степени увлажненности: дубрава остеиненная, дубрава злаковая, липо-дубрава ландышевая, дубо-липняк мятылковый, липняк смытевый.

Для каждого дерева определяли высоту (при помощи эклиметра), диаметр ствола на уровне груди (с помощью рулетки), жизненное и возрастное состояния. Жизненное состояние каждого дерева определяли по методике В. А. Алексеева (1989) исходя из состояния кроны. При определении возрастного состояния полный онтогенез растения подразделяли на четыре периода: латентный (семена); виргинильный, включающий в себя четыре возрастных состояния – проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения; генеративный – молодые, средневозрастные и старые генеративные растения; сенильный – субсенильные, сенильные и отмирающие растения (Диагнозы и ключи ..., 1989). Для оценки высоты деревьев в сообществах с различными условиями произрастания были выделены следующие высотные ступени: 1 – до 2 м, 2 – до 4 м, 3 – до 6 м, 4 – до 8 м, 5 – до 10 м, 6 – до 12 м, 7 – до 14 м. Для оценки структуры дубовых древостояев по диаметру стволов выделены следующие ступени толщины: 1 – до 5 см, 2 – от 6 до 10 см, 3 – от 11 до 15 см, 4 – от 16 до 20 см, 5 – от 21 до 25 см, 6 – от 26 до 30 см, 7 – от 31 до 35 см, 8 – от 36 до 40 см.

На рис. 1 видно, что в ряду от дубравы оステпненной к липо-дубраве ландышевой происходит уменьшение числа низкорослых деревьев и увеличение средней высоты древостоя. Если в дубраве оステпненной максимальная высота деревьев дуба составляет лишь восемь метров, то в дубо-липнике мятыловом и липнике снытевом более половины деревьев дуба имеют высоту более десяти метров, а отдельные дубы достигают 14-метровой высоты. Следует лишь оговориться, что свою роль в формировании высотной структуры древостояев играют также условия освещенности (Филиппова, Невский, 2004).

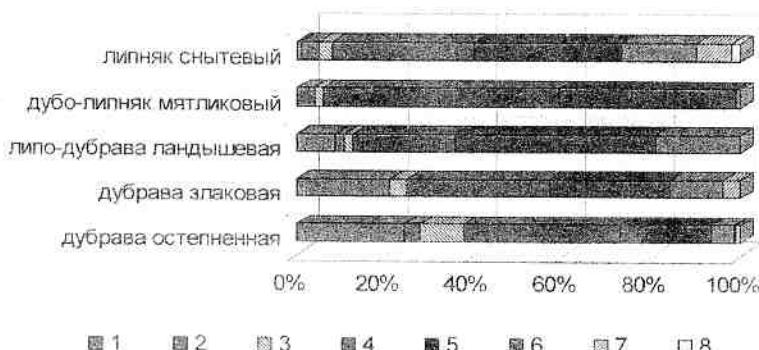


Рисунок 1 – Структура дубовых древостояев в различных экологических условиях по ступеням высоты

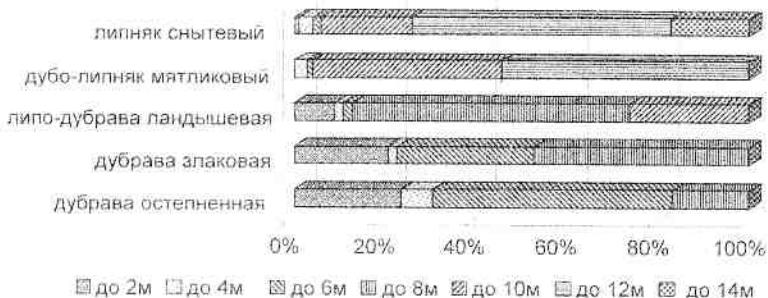


Рисунок 2 – Структура лубовых древостоев в различных сообществах по ступеням толщины

Из рис. 2 видно, что в ряду от дубравы остеиненной к липняку снытевому с улучшением условий увлажнения происходит увеличение диаметра стволов деревьев. Наблюдается уменьшение числа деревьев, относящихся к первой ступени толщины. Для всех изученных ценопопуляций характерно преобладание деревьев, диаметр стволов которых равен 16 – 25 см, что соответствует четвертой и пятой ступеням толщины. Наибольшая ступень толщины – восьмая – выявлена в липняке снытевом.

При сравнении жизненного состояния всех изученных фитоценозов (рис. 3) видно, что во всех сообществах преобладают ослабленные и сильно ослабленные деревья, при этом в дубо-липняке мятылковом и липняке снытевом присутствуют только ослабленные и сильно ослабленные деревья. В дубравах остеиненной и злаковой и липо-дубраве ландышевой отмечен весь спектр возможных показателей жизненности, наблюдается лишь некоторое уменьшение количества усыхающих деревьев и сухостоя с улучшением условий увлажнения.

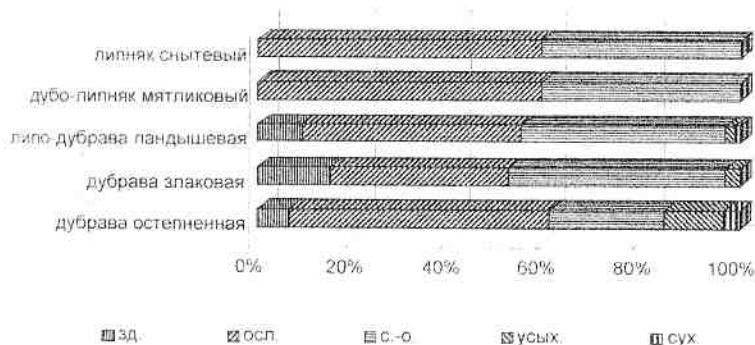


Рисунок 3 – Структура дубовых древостоев в различных экологических условиях по жизненному состоянию.

Как видно из рис. 4, во всех исследованных сообществах преобладают средневозрастные и старые генеративные особи. С повышением степени увлажненности уменьшается количество постгенеративных (субсенильных) особей и увеличивается число подроста и всходов, т. е. средний биологический возраст древостоев дуба снижается.

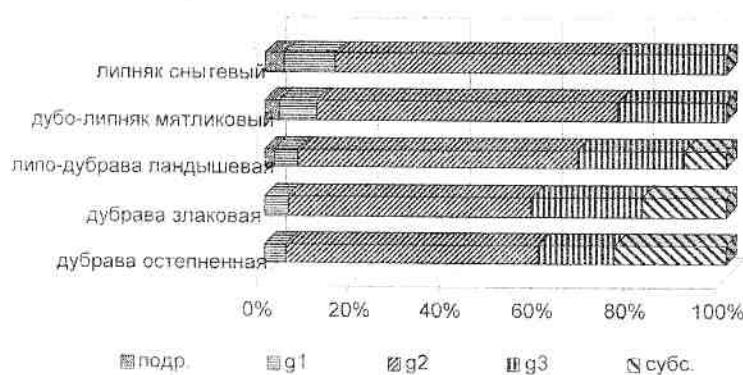


Рисунок 4 – Структура дубовых древостоев в различных экологических условиях по возрастному состоянию.

На основании проведенного исследования по изучению ценопопуляционной структуры дуба обыкновенного можно сделать следующие выводы: ценопопуляции дуба обыкновенного в Саратовском Правобережье находятся в угнетенном состоянии, о чем говорят низкие показатели жизненности древостоев и неполночленный центрированный возрастной спектр. В дальнейшем процессы смены видового состава древостоев за счет вынадения деревьев дуба и замещения его липой, кленом и другими породами

будут продолжаться. Экологические условия произрастания, и, в первую очередь, условия увлажнения, оказывают значительное влияние на ценопопуляционную структуру древостоев. Это можно наблюдать по изменению всех рассмотренных показателей. С повышением степени увлажненности местообитаний наблюдаются положительные изменения в ценопопуляционной структуре древостоев: увеличение морфометрических показателей (высоты и диаметра ствола), уменьшение биологического возраста древостоев. Усреднение же показателей жизненности, а также увеличение количества подроста и уменьшение количества постгенеративных (сенильных и субсенильных) особей в наиболее увлажненных условиях объясняется, по-видимому, тем, что в этих условиях продолжительность жизни деревьев выше, отпад происходит реже, а усохшие деревья успевают упасть, разложиться и не попадают в учет. В жестких условиях недостатка влаги деревья дуба быстрее проходят все возрастные состояния и усыхают, причем долгое время после усыхания остаются на корни.

Работа выполнена при поддержке научной программы «Университеты России» (грант № 1038-05).

Литература

Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. №4. С. 51 – 57.

Буланая М.В., Исаева О.А. Структура ценопопуляций дуба обыкновенного в различных эколого-ценотических условиях Саратовской области // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Вып. 4. Саратов, 2001. С. 29-35.

Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники: методические разработки для студентов биологических специальностей / А.А. Чистякова, Л.Б. Заугольнова, И.В. Полтинкина, И.С. Кутьина, Н.Н. Лощинский; под ред. О.В. Смирновой. Ч. 1. М.: Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. И. Ленина, 1989. 102 с.

Ревякин М. А. Популяционная организация дубовых древостоев Правобережья Саратовской области // Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета. Вып. 2. Саратов, 2003. С. 40-42.

Филиппова С. А., Невский С. А. Особенности структуры лесных сообществ в зависимости от положения в рельфе // опросы биологии, экологии, химии и методики обучения. Вып. 7. Саратов, 2004. С. 130-133.

УДК 581.52

РАЗМЕЩЕНИЕ ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВ И ИХ КОМПОНЕНТОВ НА СКЛОНАХ МЕЗОРЕНДЕФА РАЗЛИЧНОЙ ЭКСПОЗИЦИИ

Е.А. Турцева, Е.С. Ляпкина, М.В. Заикина, Ю.И. Дзичковский, В.И. Горин
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Рельеф как косвенно действующий фактор, перераспределяя в пространстве зональные количества света, тепла, влаги оказывает большое влияние как на жизнь отдельных растений, так и на функционирование фитоценозов в целом.

С целью изучения влияния рельефа на размещение лесных сообществ была заложена серия пробных площадок. Маршрут исследований пролегал вдоль восточной опушки Кумысно-Полянского леса с юга на север через две балки. Этот лес располагается в черте города Саратова на его западной стороне, на Приволжской возвышенности, как на плакорной ее части, так и по балкам. Перепад высот порядка несколько десятков метров позволяет отнести изучаемый рельеф к мезорельефу. Лес порослевый, постоянно испытывает высокую антропогенную нагрузку в виде вытаптывания, замусоривания, сбора растений и грибов, а на некоторых участках проводится выпас скота.

Предполагалось описать сообщества как на ровных - плакорных территориях, так и на склонах северных экспозиций (или как их еще называют - теневых склонах) и на склонах южных экспозиций (или световых). Всего было заложено 13 описаний, два из которых (первое и седьмое) на плакорных участках. Завершающего – третьего описания на плакоре сделать не удалось из-за захламленности участка. Поэтому все описания, выполненные на ровных участках, не были включены в обработку.

Для изучения сообществ закладывались пробные площадки размером 20 м x 20 м. На каждом склоне (кроме одного светового) таких площадок было заложено по три. Древостой описывался общепринятым способом (Тарасов, 1981). Описание подроста, всходов и кустарников в пределах каждой пробной площади, проводилось путем определения обилия видов по шестибалльной шкале (Горин, Савкина, 1990) с последующим переводом значений обилия в проценты – для единобразия представления данных. Для изучения травянистого яруса в пределах пробных площадей закладывалось по 25 учетных площадок размером 1,0 м x 0,5 м. На этих площадках определялось обилие видов по той же шкале. Затем по каждому виду вычислялись средние значения на каждую пробную площадь.

Как видно из таблицы 1 закономерности размещения лесных сообществ по склонам мезорельефа практически не выражены. Нет однозначности в распределении сообществ в целом, как по склонам, так и между склонами. Обозначаются лишь некоторые особенности в приуроченности лесообразующих пород и выраженности доминирования травянистых видов на склонах различной экспозиции. Так, на теневых склонах, по сравнению со световыми, заметно некоторое преобладание *Tilia cordata* Mill. (латинские названия видов даны по работе

С.К. Черепанова (1995)) и *Populus tremula* L. в древостоях, а в травостоях – четче выражено доминирование – *Convallaria majalis* L.

Таблица 1

Составы древесных ярусов и доминанты травостоев изученных сообществ

Экспозиция склонов	Положение на склоне, часть	Формулы древостоев ¹	Доминанты травостоев
Теневая	верхняя	4Л 4Ос 2Д +Кл_п сдРя	ландыш ²
	средняя	8Л 2Ос сдКл_п	(ландыш) ³
	нижняя	10Л едОс, едКл_п	не определен ⁴
Световая	нижняя	7Л 2Ос 1Кл_п +Д	не определен
	верхняя	7Л 2Д 1Кл_п едГр	не определен
Теневая	верхняя	10Л едОс, едКл_п, едД	(ландыш)
	средняя	7Л 3Ос едКл_п	ландыш
	нижняя	7Ос 3Л едКл_п, едД, едРя	не определен
Световая	нижняя	8Л 2Д +Кл_п едОс	(ландыш)
	средняя	10Д +Л, +Кл_п едВя_г	не определен
	верхняя	6Д 4Л едКл_п, едОс	не определен

Примечание:

1. Д - *Quercus robur* L., Л - *Tilia cordata* Mill., Ос - *Populus tremula* L., Кл_п - *Acer platanoides* L., Гр - *Pyrus communis* L., Ря - *Sorbus aucuparia* L., Вя_г - *Ulmus laevis* Pall.

2. Ландыш - *Convallaria majalis* L. - обилие доминирующего вида равно или превышает 25%.

3. (Ландыш) - обилие доминирующего вида колеблется от 10% до 24,9%.

4. Не определен - обилие каждого вида не достигает 9,9%.

Поскольку однозначных закономерностей в размещении сообществ не найдено – рассмотрим особенности произрастания компонентов сообществ на склонах разной экспозиции. Для этого описания растительности на каждом склоне объединим и обработаем как одно на весь склон.

Как видно из таблицы 2, в составе древостоя изученных сообществ встречено семь видов. В их размещении по склонам обнаруживаются следующие закономерности. На световых склонах, по сравнению с теневыми, увеличивается количество *Q. robur* и *A. platanoides*, а на теневых, как ранее отмечалось, больше численность *T. cordata* и *P. tremula*. Кроме того, в нашем случае, только на теневых склонах встречается *S. aucuparia*. Остальные же два вида: *P. communis* и *U. laevis*, встречены по одному разу и только на световых склонах.

Таблица 2

Данные о распределении видов древесного яруса по склонам разной экспозиции, %

Названия видов	Экспозиция склонов			
	теневая	световая	теневая	световая
<i>Quercus robur</i> L.	5,30	11,84	0,79	52,15
<i>Acer platanoides</i> L.	2,75	10,75	1,91	7,23
<i>Tilia cordata</i> Mill.	70,9	66,93	62,90	38,44
<i>Populus tremula</i> L.	21,0	10,39	34,25	1,62
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0,05	-	0,15	-
<i>Pyrus communis</i> L.	-	0,09	-	-
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	-	-	-	0,56

Как видно из таблицы 3, наблюдается увеличение подроста *Q. robur* на склонах световой экспозиции. На этих же склонах также заметно большие *Ulmus*

glabra. На теневых же склонах возрастает численность *S. aucuparia*. У подроста остальных видов не обнаружено каких-либо особенностей в размещении по склонам различной экспозиции.

Таблица 3

Данные по обилию подроста на склонах разной экспозиции, %

Названия видов	Экспозиция склонов			
	теневая	световая	теневая	световая
<i>Quercus robur</i> L.	-	2,5	-	0,33
<i>Ulmus glabra</i> Huds.	0,33	1,0	0,33	2,0
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	0,67	-	2,0	-
<i>Tilia cordata</i> Mill.	2,0	4,0	4,0	3,0
<i>Acer platanoides</i> L.	1,0	25,0	11,0	11,0
<i>Populus tremula</i> L.	0,33	-	0,33	0,33
<i>Viburnum opulus</i> L.	0,33	-	-	-
<i>Acer tataricum</i> L.	-	-	-	2,0
<i>Ulmus laevis</i> Pall.	-	-	-	0,67

Как показывают данные по обилию всходов (табл. 4), однозначно реагирует на экологическую ситуацию *A. platanoides*, его всходов больше на световых склонах, то есть там, где больше взрослых особей этого вида. Среди всходов других видов такой привязанности к местообитаниям не отмечается.

Таблица 4

Данные по обилию всходов на склонах разной экспозиции, %

Названия видов	Экспозиция склонов			
	теневая	световая	теневая	световая
<i>Acer platanoides</i> L.	2,0	7,0	0,67	6,0
<i>Acer tataricum</i> L.	0,33	-	-	-
<i>Quercus robur</i> L.	0,33	-	-	-
<i>Tilia cordata</i> Mill.	-	-	-	0,67
<i>Populus tremula</i> L.	-	-	-	0,33

Кустарниковый ярус всех изученных сообществ образован *Euonymus verrucosa* Scop. с обилием от 1,0% до 10,0%. Результат анализа данных по обилию кустарника на склонах различной экспозиции показал, что этот вид на изученном профиле не имеет какой-либо закономерности в размещении по мезорельефу.

В травянистом ярусе изученных сообществ найдено 40 видов (табл. 5). Из них *Campanula bononiensis*, *Geum urbanum* и *Laser trilobum* встречаются в большем обилии на световых склонах, а *Carex digitata*, *C. majalis*, *Lathyrus vernus* и *Poa nemoralis* – на теневых. Среди остальных видов одни встречены только на одном теневом склоне (см. табл. 5), другие же только на одном световом и некоторое количество – на всех склонах встречены более или менее равномерно.

Таблица 5

Данные по обилию травянистых видов на склонах разной экспозиции, %

Название видов	Экспозиция склонов			
	теневая	световая	теневая	световая
1	2	3	4	5
<i>Campanula bononiensis</i> L.	-	0,5	-	0,7
<i>Geum urbanum</i> L.	0,3	0,5	-	1,0
<i>Laser trilobum</i> (L.) Borkh.	0,3	0,5	-	2,0
<i>Carex digitata</i> L.	1,0	-	1,0	-
<i>Convallaria majalis</i> L.	12,0	2,5	12,0	5,0
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	0,3	-	1,0	0,3
<i>Poa nemoralis</i> L.	3,0	1,0	2,0	1,0
<i>Carex muricata</i> L.	1,0	1,0	1,0	0,3
<i>Galium odoratum</i> (L.) Scop.	0,7	1,0	1,0	1,0
<i>Dactylis glomerata</i> L.	1,0	1,0	-	0,7
<i>Stellaria holostea</i> L.	1,0	1,0	-	0,7
<i>Campanula persicifolia</i> L.	1,0	-	0,3	0,3
<i>Melica nutans</i> L.	1,0	-	0,7	0,7
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	2,0	-	1,0	1,0
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	1,0	-	0,3	0,3
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.	0,7	-	-	0,7
<i>Clinopodium vulgare</i> L.	0,7	-	-	0,3
<i>Melandrium album</i> (Mill.) Garecke	1,0	-	-	0,3
<i>Solidago virgaurea</i> L.	1,0	-	-	0,3
<i>Viola mirabilis</i> L.	0,7	-	-	0,7
<i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	1,0	-	-	-
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	0,3	-	-	-
<i>Astragalus cicer</i> L.	0,3	-	-	-
<i>Campanula trachelium</i> L.	0,3	-	-	-
<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	0,7	-	-	-
<i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	0,3	-	-	-
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	1,0	-	-	-
<i>Inula germanica</i> L.	0,3	-	-	-
<i>Seseli libanotis</i> (L.) Koch	0,3	-	-	-
<i>Steris viscaria</i> (L.) Rafin.	0,3	-	-	-
<i>Taraxacum officinale</i> Wigg.	0,3	-	-	-
<i>Aristolochia clematitis</i> L.	-	-	-	0,3
<i>Dictamnus gymnostylis</i> Stev.	-	-	-	0,3

Продолжение таблицы 5

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>
<i>Fallopia convolvulus</i> (L.) A. Love	-	-	-	0,3
<i>Lathyrus pisiformis</i> L.	-	-	-	0,3
<i>Lathyrus sylvestris</i> L.	-	-	-	0,3
<i>Origanum vulgare</i> L.	-	-	-	0,7
<i>Veronica teucrium</i> L.	-	-	-	0,7
<i>Vicia cracca</i> L.	-	-	-	0,3
<i>Vincetoxicum scandens</i> Somm. et Levior	-	-	-	1,0

Проведенные исследования показали, что в изученном лесу нет закономерности в распределении сообществ в целом по элементам мезорельефа. Но закономерности еще сохраняются на уровне компонентов фитоценозов, что и подтверждают данные по древесному и травянистому ярусам, по подросту и всходам.

Литература

Горин В.И., Савкина С.Н. К вопросу о корреляции между проективным покрытием и массой травянистых растений //Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 1. С. 111-115.

Тарасов А.О. Руководство к изучению лесов Юго-Востока Европейской части СССР.- Саратов: Изд-во СГУ, 1981. 100с.

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

УДК 581.55

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ *CHELIDONIUM MAJUS* L.

М.В. Машурчак, М.В. Свирикова, Н.В. Машурчак, А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

В настоящее время в медицинской практике существенно возрастает доля лекарственных средств растительного происхождения, что связано в первую очередь с ростом токсико-аллергических заболеваний и лекарственной резистентности вследствие применения синтетических препаратов (Современные..., 2002; и др.). Одним из широко применяемых и перспективных источников таких средств являются растения чистотела большого (*Chelidonium majus* L.) из семейства Papaveraceae. Актуальность изучению вопросов биологии и экологии *C. majus* придает особое значение в медицине биологически активных соединений из группы алкалоидов, содержащихся в вегетативных органах растений и применяемых при лечении широкого спектра заболеваний (Атлас... 1983; Шалимов и др., 2001). А количественный и качественный состав алкалоидов в органах растений

существенно зависят от условий произрастания (Собирова, 1991) и времени вегетации (Булатов и др., 1990).

Растения *C. majus* широко распространены в Саратовской области (Забалуев, 2000). При этом природно-климатические условия, в которых обитают растения этого вида в пределах области, существенно отличаются. Кроме того, вид *C. majus* является эвритопным,rudеральным и синантропным, т.е. строго не приурочен к определенным местам обитания, а обитает в биотопах различного типа. В этой связи было интересно проследить закономерности изменчивости ряда вегетативных и генеративных признаков растений, а также ресурсного потенциала этого вида не только в зависимости от района произрастания популяций, но и от типа биотопа в том или ином районе произрастания. Подобного рода исследований *C. majus* в Саратовской области, как и во всем регионе Среднего и Нижнего Поволжья, не проводилось, хотя указанный регион в этом отношении интересен тем, что фактически по границе области проходит юго-восточная граница ареала вида на Европейской территории (Атлас..., 1983). В данной статье изложены результаты исследований за 2004 г., результаты исследований 2003 г. были ранее опубликованы (Свирикова и др., 2003).

Материал и методика

Исследование морфометрических показателей и возрастной структуры популяций в полевых условиях проводили в период с 28 июня по 28 июля 2004 г. в 13 естественных популяциях *C. majus* из пяти районов Саратовской области с достаточно контрастными природно-климатическими условиями. Районы исследования относительно равноудалены (в среднем на 100 км) от г. Саратова в северо-восточном (Базарно-Карабулакский р-н), юго-восточном (Краснокутский р-н), юго-западном (Красноармейский р-н) и северо-западном (Аткарский р-н) направлениях. Наиболее аридные условия существования растений складываются в Краснокутском районе, несколько менее аридные – в Красноармейском районе и, наконец, наименее аридные условия – в Б.-Карабулакском и Аткарском районах, которые в этом отношении фактически одинаковы. В каждом из районов были выделены сходные биотопы (широколиственный пойменный лес, широколиственный лес на плакоре). Кроме того, в Базарно-Карабулакском и Аткарском районах исследовали популяции, обитающие в остеиниенном сосновом бору и в условиях с интенсивным антропогенным воздействием (в пределах населенных пунктов). Исследованная в черте г. Саратова популяция обитает в условиях урбанизированной среды - на супесчаных почвах склона южной экспозиции по опушке разреженной нагорной дубравы, примыкающей к жилому массиву (Свирикова и др., 2003).

Для морфометрического анализа в каждом исследованном районе по каждому исследуемому биотопу на площади 300 м x 350 м случайным образом изымались две выборки по пятьдесят одновозрастных растений *C. majus* (g₁, второй год генерации). Проводились замеры следующих показателей: максимальная высота растения, длина 2-го междоузлия (считая от последнего

укороченного междуузлия полурозеточного побега), диаметр 2-го междуузлия, площадь 2-го листа, максимальная длина плода. Затем по каждому из перечисленных параметров вычислялся средний показатель по популяции.

Определение урожайности вегетативной массы растений *C. tajis* осуществляли методом модельных экземпляров (Методика..., 1986; Буданцев, Харитонова, 1999). Для этого в каждой популяции на площадке 300м x 350 м случайным образом было заложено 15 учетных площадок площадью 10 м² каждая. С одной из них были собраны и взвешены все растения, на основании этого для каждой популяции определена средняя масса одного растения, взятая в дальнейшем в качестве массы модельного экземпляра. Затем на каждой из 15 учётных площадок проведен подсчет числа особей. Масса растений на каждой учётной площадке в популяции вычислялась как произведение числа растений на ней на массу модельного экземпляра, полученного для данной популяции.

Для определения потенциальной семенной продуктивности автономно для каждой исследуемой популяции *C. tajis* было определено среднее число цветков на одно растение и среднее количество семян в плоде. Потенциальная семенная продуктивность определялась как произведение этих двух параметров. Для сравнения качества завязавшихся в год анализа семян по каждой популяции вычислялась средневзвешенная масса 1000 семян.

Для определения качества пыльцы в популяциях *C. tajis* была использована методика С.С. Хохлова с соавт. (1978). При этом хорошо окрашенные ацетокармином, выполненные, нормального размера пыльцевые зерна считались нормальными, остальные - дефектными. По каждой популяции исследовано качество пыльцы в среднем у 30 растений, отобранных случайным образом.

Результаты и их обсуждение

Морфометрические параметры *C. tajis* в связи с условиями обитания. Как следует из табл. 1, по площади второго листа максимальный показатель отмечен в 2004 г. в популяции широколиственного леса на плакоре в Красноармейском районе (90.0 ± 3.6 см²). В популяциях этого биотопа данный показатель был в полтора раза ниже в Б.-Карабулакском районе (63.5 ± 2.9 см²), и в два раза ниже - в Аткарском и Краснокутском районах ($41.0-44.4$ см²).

При этом в Аткарском и Краснокутском районах этот показатель в широколиственном пойменном лесу превышал аналогичный показатель по широколиственному лесу на плакоре, в то время как в Б.-Карабулакском и Красноармейском районах напротив он был выше в широколиственном лесу на плакоре. Площадь второго листа в популяции оステпнённого соснового бора и в Б.-Карабулакском, и в Аткарском районах достоверно не отличалась от этого показателя по популяции широколиственного леса на плакоре. В биотопах с интенсивной антропогенной нагрузкой как в Б.- Карабулакском, так и в Аткарском районах показатель был минимальным среди всех типов исследованных биотопов. Из биотопов с интенсивной антропогенной нагрузкой показатель был максимальным в популяции черты г. Саратова.

По показателю максимальной высоты растений в 2004 г. выделялась популяция широколиственного пойменного леса из Аткарского и

Красноармейского районов (66,2 – 68,3 мм). Несколько ниже он был в данном биотопе в Краснокутском районе ($61,7 \pm 1,5$ мм), а в Б.-Карабулакском районе не достигал и 50 мм. Во всех районах в биотопе широколиственного леса на плакоре этот показатель был ниже, чем в биотопе широколиственного пойменного леса. Максимальная высота растений *Ch. majus* из Аткарского района в популяции оステнённого соснового бора достоверно не отличалась от данного показателя по популяции широколиственного пойменного леса, а по биотопу с интенсивной антропогенной нагрузкой – от показателя по популяции широколиственного леса на плакоре. В Б.-Карабулакском районе не было достоверных отличий максимальной высоты растений в популяции оステнённого соснового бора и в обоих биотопах широколиственного леса, в то время как в популяции биотопа с интенсивной антропогенной нагрузкой этот показатель был достоверно выше, чем в популяциях остальных трёх типов биотона.

По длине второго междуузлия по наблюдениям 2004 г/ выделялся биотоп оステнённого соснового бора, где этот показатель был максимальным или достоверно не отличался от такового по биотопам широколиственного леса того или другого типа. При этом популяции всех четырёх биотопов Аткарского района достоверно превышали популяции соответствующих биотопов из других исследованных районов, а минимальным этот показатель был в биотопах Б.-Карабулакского района.

Таблица 1
Некоторые морфометрические показатели и продуктивность
растений популяций *C. majus* в 2004 г.

Параметр	Биотоп	Район				
		Атк.	КрК.	КрА.	Б-Кар.	Сар.
<i>I</i> Площадь второго листа, см^2	ШПЛГ [*]	65,89±2,8 5	63,74±3,0 8	59,31±2,91	49,09±1,96	
	ШЛП ^{**}	40,97±1,5 7	44,44±3,6 2	90,02±3,58	63,46±2,85	
	АНТ ^{***}	32,23±1,3 5			40,84±2,41	51,90±2,44
	ОСБ ^{****}	48,53±2,0 8			66,53±2,67	
Максимальная высота растения, см	ШПЛГ [*]	66,20±1,3 3	61,72±1,5 3	68,31±1,89	49,17±1,30	
	ШЛП ^{**}	56,10±0,8 5	52,22±1,5 7	61,15±1,79	45,53±1,41	
	АНТ ^{***}	57,70±0,9 3			58,09±1,22	46,96±1,29
	ОСБ ^{****}	68,93±0,9 2			46,11±1,10	

Продолжение таблицы 1

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>	<i>5</i>	<i>6</i>	<i>7</i>
Длина второго междоузлия, см	ШПЛ*	13,80±0,8 1	11,06±0,4 3	11,37±0,46	6,15±0,31	
	ШЛП**	14,73±0,6 6	11,66±0,4 8	9,84±0,38	6,55±0,39	
	АНТ***	15,10±0,6 3			8,03±0,45	11,71±0,26
	ОСБ****	21,37±0,9 4			6,09±0,26	
Диаметр второго междоузлия, мм	ШПЛ*	2,99±0,09	3,47± 0,13	3,30±0,15	3,55±0,08	
	ШЛП**	2,46±0,07	2,72± 0,09	3,04±0,13	2,20±0,07	
	АНТ***	2,50±0,08			3,39±0,11	2,64±0,08
	ОСБ****	2,91±0,12			2,16±0,08	
Длина плода, см	ШПЛ*	5,95±0,12	3,79± 0,28	5,70±0,13	5,28±0,12	
	ШЛП**	6,30±0,10	6,09± 0,12	6,12±0,09	5,59±0,18	
	АНТ***	6,10±0,12			5,30±0,11	3,46±0,11
	ОСБ****	6,25±0,10			5,40±0,15	
Плотность растений, шт./10 м ²	ШПЛ*	50,73±8,3 9	36,71±3,5 0	55,47±6,15	29,07±3,86	
	ШЛП**	45,07±4,2 4	34,86±3,4 0	32,93±3,31	29,40±3,84	
	АНТ***	48,33±4,5 1			44,00±4,51	38,43±4,32
	ОСБ****	26,36±2,7 9			40,20±3,76	
Средний вес, г : - одного растения	ШПЛ*	16,51±2,2 6	9,48± 2,97	30,87±4,88	12,11±2,40	
	ШЛП**	14,06±1,7 1	9,12± 1,08	18,03±2,08	8,90±1,64	
	АНТ***	14,10±1,1 0			8,56±1,39	28,78±2,81
	ОСБ****	18,41±1,0 3			10,02±1,43	
- сырой массы на площади 10 м ²	ШПЛ*	837,6±8,7	348,0±4,6	1712,4±7,9	352,0±4,6	
	ШЛП**	633,7±4,6	317,9±3,6	593,7±3,9	261,7±4,2	
	АНТ***	681,5±4,6			376,6±4,7	1106,0±5,2
	ОСБ****	485,3±3,0			402,8±4,0	

Между двумя типами биотопов широколиственного леса в каждом из исследованных районов области этот показатель достоверно не отличался.

По диаметру второго междоузлия минимальный показатель был в популяциях Аткарского района. В пределах каждого из районов по данному показателю выделялся биотоп широколиственного пойменного леса.

Показатель длины плода более однороден во всех исследованных в 2004 году популяциях, хотя и он несколько выше в популяциях Аткарского района, минимальен – в популяциях широколиственного пойменного леса из Краснокутского района и биотопа с интенсивной антропогенной нагрузкой в черте г. Саратова.

По большинству исследованных морфометрических показателей максимальные значения в 2004 году отмечены в биотопе широколиственного пойменного леса. При этом особенно выделяются популяции данного биотопа из Аткарского и Красноармейского районов. Следовательно, оптимальными для произрастания растений условиями по результатам морфометрического анализа растений 2004 года вегетации следует считать условия фитоценоза пойменного широколиственного леса этих двух районов. Минимальный уровень почти по всем исследованным параметрам отмечен для биотопа с интенсивной антропогенной нагрузкой. Однако, в целом по наблюдениям 2004 года, популяции характеризовались разнонаправленным разбросом данных по большинству морфометрических показателей, без чёткой корреляции с градиентами основных среднемноголетних параметров природно-климатических условий.

Продуктивность вегетативной массы *Ch. majus* в связи с условиями обитания. Данные по биологической продуктивности особей и урожайности природных популяций *Ch. majus* в 2004 г. приведены в табл. 1. Из них следует, что средний вес одного растения между популяциями из различных биотопов в пределах каждого из исследованных районов достоверно не различался, если не считать различие в популяциях Красноармейского района. В то же время популяции Б.-Карабулакского и Краснокутского районов значительно уступали остальным по этому показателю, а максимальным он был в популяции широколиственного пойменного леса из Красноармейского района и в популяции с интенсивной антропогенной нагрузкой из г. Саратова. Причём разрыв между максимальным и минимальным значением этого показателя был более чем троекратный.

Плотность растений в 2004 г. была максимальной в популяциях широколиственного пойменного леса Аткарского и Красноармейского районов, где она превышала 50 растений на 10 m^2 , а в остальных районах уступала почти в 1.5 раза. И в пределах отдельных районов между популяциями различных биотопов различия по данному показателю достигали такого же уровня (табл. 1).

По весу сырой массы растений *Ch. majus* на единицу площади в 2004 году выделялись популяции широколиственного пойменного леса из Аткарского района и популяция с интенсивной антропогенной нагрузкой из г. Саратова. Здесь данный показатель достигал 1100–1700 г на 10 m^2 , в остальных же популяциях колебался в интервале 260–840 г на 10 m^2 . При этом особенно низким он был во всех популяциях Б.-Карабулакского и Краснокутского

районов (табл. 2). В целом популяции широколиственного пойменного леса были более продуктивны, чем популяции остальных биотопов.

Семенная продуктивность популяций *C. majus* в связи с условиями обитания. В 2004 г. по потенциальной семенной продуктивности из всех исследованных популяций особенно выделялись популяции из Аткарского района, причём в этом районе максимальной она была в остеинённом сосновом бору (1614.1 ± 1.8 шт./растение) и лишь незначительно уступала в популяциях из биотопов с интенсивной антропогенной нагрузкой и широколиственного леса на плакоре ($1410-1570$ шт./растение). В популяциях остальных районов она в $1.5 - 4$ раза уступала даже популяции широколиственного пойменного леса из Аткарского района, в которой из всех популяций по району этот показатель был минимальным (830.3 ± 1.9 шт./растение).

Максимальный вес 1000 семян в 2004 году отмечен в обеих популяциях Краснокутского района (675-685 мг), несколько ниже – в популяциях Красноармейского района (627-643 мг). Ещё более низким был этот показатель в популяциях Б.-Карабулакского района (447-610 мг), и минимальным – в популяциях г. Саратова и Аткарского района (285-472 мг). В пределах каждого из районов максимальный вес 1000 семян отмечен в этом году в популяциях широколиственного пойменного леса, либо он достоверно не отличался от популяций широколиственного леса на плакоре. Этот показатель косвенно указывает на полноценность завязываемых семян, их потенциальную всхожесть и выживаемость потомства.

По сути, обратная корреляция между потенциальной семенной продуктивностью растений и большинством морфометрических показателей, с одной стороны, и весом тысячи семян, с другой, которая наблюдается в исследованных популяциях в оба года наблюдения, указывает на то, что лимитирующим в формировании более выполненных семян выступает не столько размеры растения, сколько число генеративных органов. Результаты показывают, что чем меньше закладывается на одном растении генеративных органов, тем выше оказывается вес семян. А вот само число закладываемых генеративных органов на растении *Ch. majus* оказывается прямо пропорциональным размерам растений и весу их вегетативной массы. Создаётся впечатление, что растения исследованных популяций реализуют стратегию формирования более качественного семенного материала и более жизнеспособного потомства в условиях неблагоприятного воздействия факторов внешней среды даже вопреки более слабому развитию вегетативных органов. Однако, для окончательного заключения по данному вопросу необходимо проведение дополнительных исследований по выявлению действительного потенциала прорастания, жизнеспособности и конкурентоспособности семян, завязавшихся в условиях обитания той или иной из исследованных популяций.

Отмеченная в большинстве исследованных популяций нормальность пыльцы (близкая к 100%) не даёт оснований предполагать хоть сколько-нибудь большую вероятность аномального размножения растений этих популяций. Поэтому наиболее вероятной причиной относительно высокого уровня

дефектности пыльцы в ряде исследованных популяций, на наш взгляд, являются неблагоприятные условия произрастания растений. Известно, что именно структуры микрогаметофора оказываются наиболее отзывчивыми на воздействие факторов внешней среды (Куприянов, 1989).

Результаты исследования этого показателя в популяциях говорят о том, что в начальный период цветения качество пыльцы несколько выше, чем в конечный период цветения (табл. 2).

Дефектность пыльцы среди исследованных биотопов в трёх из четырёх районов выше в широколиственном пойменном лесу вегетативной массы т.е. там, где большинство морфометрических показателей было максимальным. В целом условия Аткарского района и г. Саратова оказывают минимальное воздействие на качество пыльцы среди всех исследованных районов.

Таблица 2
Некоторые параметры системы семенного размножения
в исследованных популяциях *Ch. majus* в 2004 г

Район оби-та-ния	Био-топ	Степень дефектности пыльцы, %		Среднее число семян в плоде, шт.	Среднее число цветков на расте-ние, шт.	Потенциальная семенная продуктивность 1 растения, шт.		Средн. вес 1000 семян, мг
		май	июль			шт.	мг	
Атк.	ШПЛ	4.74	4.94	39,13±1,13	21,22±1,58	830,34±1,94		468.0±24.3
	ШЛП	2.07	4.22	39,30±1,19	35,93±1,09	1412,05±1,61		284.7±8.1
	АНТ	3.56	4.79	35,29±1,77	44,47±0,99	1569,35±2,03		314.0±4.0
	ОСБ	7.67	3.96	34,32±1,52	47,03±0,87	1614,07±1,75		254.7±11.2
Б-Кар.	ШПЛ	12.13	13.33	23,48±1,05	17,10±0,92	401,51±1,4		610.0±10.1
	ШЛП	5.90	7.70	23,48±0,90	18,90±1,04	443,77±1,37		446.7±13.4
	АНТ	4.19	11.45	25,94±1,30	21,27±1,75	551,74±2,18		516.7±2.5
	ОСБ	7.29	6.29	25,46±1,09	15,23±0,94	387,76±1,44		576.7±98.4
КрК	ШПЛ	9.56	15.72	25,20±1,21	7,29±0,95	183,71±1,54		675.0±3.0
	ШЛП	7.95	5.33	23,63±1,38	8,85±0,63	209,13±1,52		685.0±3.0
КрА	ШПЛ	10.09	10.25	38,50±1,77	14,26±1,36	549,01±2,23		642.7±3.5
	ШЛП	4.39	4.90	35,63±1,88	8,45±0,92	301,07±2,09		627.0±3.0
Cap	АНТ	2.70		19,30±0,90	10,62±0,79	204,54±1,16		472.0±7.0

Низкая потенциальная семенная продуктивность тех популяций, которые имеют относительно высокую степень дефектности пыльцы (выше 10 %) подтверждает, что наиболее вероятной причиной дефектности пыльцы в них являются именно неблагоприятные условия произрастания. Однако, тот факт, что по большинству морфометрических показателей эти популяции превосходит популяции, характеризующиеся низкой степенью дефектности пыльцы, указывает на то, что, на дефектности пыльцы, скорее всего,

сказывается не комплекс внешних факторов, отрицательно действующих на популяцию, а какой-то один фактор, относительно избирательно действующий именно на качество пыльцы и завязываемость семян у растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение 13 популяций *Chelidonium majus L.*, обитающих в биотопах 4-х типов из пяти районов Саратовской области, показало, что в целом в 2004 г популяции характеризовались разнонаправленным разбросом данных без корреляции с градиентами основных среднемноголетних климатических параметров.

В 2004 г средний вес одного растения в популяциях в пределах каждого из исследованных районов достоверно не различался. В то же время популяции Б.-Карабулакского и Краснокутского районов значительно уступали (до 3-х раз) остальным по этому показателю.

Плотность растений в 2004 г была максимальной в популяциях широколиственного пойменного леса Аткарского и Красноармейского районов (более 50 шт/10 м²), а в остальных районах уступала почти в 1.5 раза. В пределах отдельных районов между популяциями различия по данному показателю достигали такого же уровня.

По весу сырой массы растений *C. majus* на единицу площади в 2004 году выделялись популяции широколиственного пойменного леса из Аткарского района и популяция с интенсивной антропогенной нагрузкой из г. Саратова (1100-1700 г/10 м²). В остальных популяциях колебался в интервале 260-840 г/10 м². Особенно низким он был в популяциях Б.-Карабулакского и Краснокутского районов. В целом популяции широколиственного пойменного леса были более продуктивны, чем популяции остальных биотопов.

В 2004 году по потенциальной семенной продуктивности особенно выделялись популяции из Аткарского района (до 1614.1±1.8 шт/растение). В популяциях остальных районов она была в 1.5-4 раза ниже. Максимальный вес 1000 семян в 2004 году отмечен в обеих популяциях Краснокутского района (675-685 мг), несколько ниже – в популяциях Красноармейского (627-643 мг) и Б.-Карабулакского (447-610 мг) районов, и минимальным – в популяциях г. Саратова и Аткарского района (285-472 мг).

По сути обратная корреляция между потенциальной семенной продуктивностью растений и большинством морфометрических показателей, с одной стороны, и весом тысячи семян, с другой, которая наблюдается в исследованных популяциях в оба года наблюдения, указывает на то, что растения исследуемых популяций реализуют стратегию формирования более качественного семенного материала и более жизнеспособного потомства в условиях неблагоприятного воздействия факторов внешней среды даже вопреки более слабому развитию вегетативных органов.

Исследование выполнено при поддержке НТП «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект 530 раздела 3.3. и проект 4024 раздела 3.8).

Литература

- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.
- Буданцев А.Л., Харитонова Н.П. Ресурсоведение лекарственных растений. Методическое пособие к производственной практике для студентов фармацевтического факультета. СПб.: СПХВА, 1999.
- Булатов А.А., Бузук Г.Н., Бузук М.Я. и др. Изменчивость качественного и количественного состава алкалоидов чистотела большого в течение вегетации // Хим.-фармац. журн. 1990. Т. 4, № 5. С. 50–53.
- Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов, 2000. 144 с.
- Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1989. 160 с.
- Методика определения запасов лекарственных растений. М., 1986.
- Свирикова М.В., Машурчак М.В., Машурчак Н.В., Кашин А.С. Влияние условий произрастания на рост и развитие вегетативных и генеративных структур *Chelidonium majus L.* // Вопросы биологии, экологии и методики обучения биологии и химии. Вып. 6. Саратов, 2003. С. 94–100.
- Собирова И.С. Изменчивость состава алкалоидов чистотела из различных мест произрастания // Фармация. 1991. № 5. С. 37–40.
- Современные проблемы фитофармакологии и фитотерапии. М., 2002.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Программа, методики, результаты. Изд-во. Сарат. ун-та, 1978. 224 с.
- Шалимов С.А., Гриневич Ю.А., Мартыненко С.В., и др. Противопухоловое и иммуномодулирующее действие препарата на основе тиофосфорных производных алкалоидов чистотела большого // Экспериментальная онкология. 2001. № 23. С. 282–286.

УДК 581.55

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ С *HELICHRYSUM ARENARIUM* (L.) MOENCH. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

М.Б. Вдовина, А.С. Кашин, Т.Б. Решетникова
Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Одним из широко применяемых и перспективных источников лекарственных средств являются растения цмина песчаного (*Helichrysum arenarium*(L.) Moench.) семейства *Asteraceae*. Лекарственное сырьё данного вида обладает многосторонней фармакологической активностью и широко применяется в мировой практике научной и народной медицины. Действие цмина песчаного связывают с флавонами и фенолкислотами, активирующими образование желчи и повышающими содержание билирубина в желчи (Атлас..., 1983; Растительные..., 1984).

Растения цмина песчаного широко распространены в Саратовской области (Забалуев, 2000). В этой связи было интересно проследить закономерности изменчивости вегетативных признаков растений, ресурсного потенциала этого вида, возрастной структуры популяций и характера сообществ с данным видом в различных районах области. По первым двум аспектам исследования нами ранее опубликованы материалы (Вдовина, Кашин, 2004). Задачей данного исследования, ставилось изучение фитоценотического окружения как одного из существенных факторов, влияющих на состояние популяций цмина песчаного.

Материал и методика

Исследования проводились в вегетационные периоды 2003 и 2004 гг. в местах обитания четырех естественных популяций *H. arenarium* из трёх районов Саратовской области с достаточно контрастными природно-климатическими условиями. Они относительно равнодistantны (в среднем на 100 км) от г. Саратова в северо-восточном (Базарно-Карабулакский район), юго-восточном (Краснокутский район) и северо-западном (Аткарский район) направлениях (рис. 1). Сравнительная характеристика основных природно-климатических условий районов обитания популяций (Эколого-ресурсный..., 1998; Энциклопедия..., 2002) приведены в табл. 1. Из неё видно, что наиболее аридные условия существования растений складываются в Краснокутском, менее аридные – в Аткарском и Б.-Карабулакском районах.

Для получения фитоценотической характеристики местообитаний *H. arenarium* были использованы стандартные методики описания растительного покрова. Изучение фитоценозов на 15 пробных площадках по 10 м² каждая, заложенных случайным образом на площади 300 м х 350 м. Обилие вида выражалось средним числом особей на 10 м² и по шестибалльной шкале Браун-Бланке (Полевая..., 1981). Видовые названия даны по С.К. Черепанову (1995). Жизненную форму растений определяли по И.Г. Серебрякову (1964).

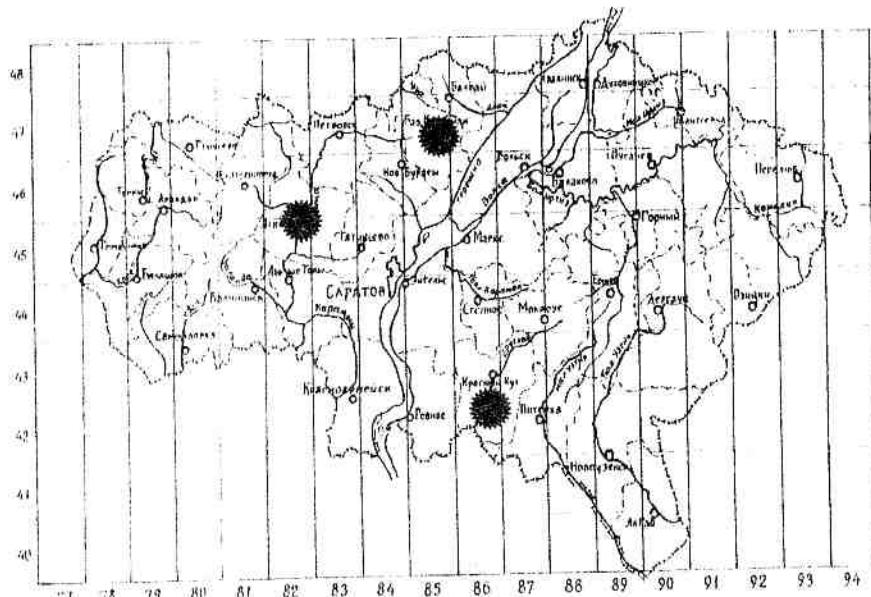


Рис. 1. Местонахождение исследованных ценопопуляций *H. arenarium*: 1 – Базарно-Карабулакский (Б-Кар); 2 – Аткарский (Атк); 3 – Краснокутский (КрК) районы Саратовской области

Результаты и их обсуждение

Флористическая насыщенность в сообществах с цмином песчаным, в различных районах исследования колебалась от 11 до 29. Максимальная насыщенность (29 видов) была отмечена в фитоценозе Б.-Карабулакского района под линией электропередач (ЛЭП), меньшая – в фитоценозе оステпнённого соснового бора этого же района (18 видов) и в фитоценозе оステпнённого сухого луга Краснокутского района (20 видов), минимальная (11 видов) – в фитоценозе степного участка Аткарского района (табл. 2). Обращает на себя внимание, что в последнем фитоценозе встречалось почти в 2,5 раза меньше видов, чем в Б.-Карабулакском районе. Даже растительное сообщество из Заволжья (Краснокутский район) превосходило по числу видов растительное сообщество Аткарского района почти в 2 раза.

Таблица 1.
Сравнительная характеристика природно-климатических условий в
районах обитания исследованных популяций *H. arenarium*

Положение		Тип климата	Средне-годовая температура воздуха, °C	Средне-годовое кол-во осадков, мм	Конкретное место обитания популяции
админ-р-н.	общее географическое				
Аткарский	Центральная часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно-континентальный	4,5	500-575	Участок степи в окр. с. Приречное на песчаной почве, отличающейся малой мощностью профиля, бедностью гумусом и минеральными элементами питания
Базарно-Карабулакский	Северная часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно-континентальный	4,2	500-550	1. Опушка оステнного соснового бора в окр. с. Алексеевка на песчаной почве, отличающейся малой мощностью профиля, бедностью гумусом и минеральными элементами питания 2. Степной участок под ЛЭП на песчаной почве, отличающейся малой мощностью профиля, бедностью гумусом и минеральными элементами питания
Краснокутск.	Южная часть Саратовского Заволжья в юго-западной части Сыртовой равнины	Континентальный	5,4	274	Остепненный сухой луг в окр. с. Дьяковка на песчаной почве, отличающейся малой мощностью профиля, бедностью гумусом и минеральными элементами питания

Нельзя не отметить и высокую степень уникальности исследованных ценопопуляций. Лишь относительно небольшая часть (около 1/3) видов встречалась более, чем в одном растительном сообществе. Из 57 видов семенных растений, в целом отмеченных в растительных сообществах по четырём местообитаниям *H. arenarium*, лишь 3 вида (5,2%), - *Potentilla argentea L.*, *Dianthus polymorphus Bieb.* и *Artemisia marschalliana Spreng.*, - встречалось в трёх из них, и лишь 15 видов (26,3%) - *Berteroia incana (L.) DC.*, *Erigeron canadensis L.*, *Achillea millefolium L.*, *Hieracium echiooides L.*, *Pieris hieracioides L.*, *Tanacetum millefolium (L.) Tzvel.*, *Calamagrostis epigeios (L.) Roth*, *Stipa pennata L.*, *Cytisus ruthenicus Fisch. ex Woloszch.*, *Veronica incana L.*, *Geranium sanguineum L.*, *Rumex acetosella L.*, *Carex supina Wahleub.*, *Pinus sylvestris L.*, *Euphorbia seguieriana Neck.* - в двух. Следовательно, растительные сообщества в местах обитания *H. arenarium* даже в пределах одного региона Саратовской области весьма не похожи друг на друга. Поразительное отличие отмечено как для растительных сообществ удаленных друг от друга (Б.-Карабулакского и Аткарского районов), так и внутри одного Б.-Карабулакского района, несмотря на то, что по природно-климатическим условиям эти местообитания находятся гораздо ближе друг к другу, чем к Краснокутскому району.

В таксономическом отношении состав растительных сообществ представлен 56 видами из 49 родов и 22 семейств покрытосеменных и 1 вида

голосеменных. При этом доля видов семейства Asteraceae составила 26,3% от общего числа видов, Poaceae – 14,0%, Fabaceae – 8,7%, Lamiaceae – 7,0%, Caryophyllaceae и Scrophulariaceae – по 5,3 %, Rosaceae и Liliaceae – по 3,5%. Остальные семейства представлены в исследованных фитоценозах единичными видами (табл. 2).

Среди жизненных форм во всех четырёх ценопопуляциях доминировали многолетние травы (около 71,9% всех видов сообществ), причём максимальный их процент – 81,8% – был отмечен для Аткарского района, минимальный – 69,0% – для сообщества Б.-Карабулакского района у ЛЭП. Древесные жизненные формы были отмечены только в Б.-Карабулакском районе, причем их доля в сообществе у ЛЭП (13,8%) была почти в два раза выше, чем в сообществе соснового бора (5,6%). Доля кустарников была максимальной в сообществе Б.-Карабулакского района у ЛЭП – 10,3%, и практически одинаковый процент составляла в сообществе из Краснокутского района (5,0%) и сообществе соснового бора Б.-Карабулакского района (5,6%). Доля двулетников была максимальной в Краснокутском районе – 20,0%, Однолетники в Аткарском районе составляли 9,1%, чуть меньше – 5,0 % и 5,6 они составляли в Краснокутском и Б.-Карабулакском (бор) районах. В сообществе у ЛЭП Б.-Карабулакского района однолетники не отмечены (рис. 2). Однако в целом различия между фитоценозами по соотношению жизненных форм были незначительными.

Результаты исследования по обилию видов как при глазомерной оценке по шкале Браун-Бланке, так и по числу особей вида на 10 м² приведены в табл. 3. Из неё видно, что доминантными видами в растительном сообществе Аткарского района являются *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin., *Erigeron canadensis* L., *Artemisia marschalliana* Spreng., в сообществе Краснокутского района - *Artemisia austriaca* Jacq., *Stipa capillata* L., *Agropyron sibiricum* Willd., в сообществе остепнённого соснового бора Б.-Карабулакского района - *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Poa angustifolia* L., *Artemisia marschalliana* Spreng., а в сообществе ЛЭП того же района - *Hieracium echiooides* L., *Artemisia marschalliana* Spreng., *Carex supina* Wahlenb.

Доля единично встречающихся видов составляет соответственно в Б.-Карабулакском районе в сообщества бора – 38,8%, в сообществе у ЛЭП – 31,0%, в Аткарском – 45,5%, в Краснокутском – 60,0%. Таким образом, ценопопуляции из трёх районов Саратовской области существенно разнятся между собой как по доминантным видам, так и по доле видов, растения которых встречаются в сообществах единично. В этом отношении наиболее бедными и нестабильными по структуре видов являются растительные сообщества из Краснокутского и Аткарского районов.

Таким образом, фитоценоз Аткарского района более чем в два раза уступал по числу видов фитоценозам из Б.-Карабулакского и Краснокутского районов. Степень уникальности исследованных растительных сообществ высока во всех ценозах. Более ¼ видов, отмеченных в сообществах, встречались только в одном из них. Это справедливо и в отношении сообществ внутри одного района. В таксономическом отношении состав растительных

Таблица 2

Список видов, встречающихся в ценопопуляциях *H. arenarium*

№	Виды растений	Жизненная форма	Семейство	Район обитания популяции			
				Атк	Б-Кар.		КрК
					ЛЭП	Бор	
1	2	3	4	5	6	7	8
1	<i>Achillea millefolium L.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>		+	+	
2	<i>A. nobilis L.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>				+
3	<i>Artemisia austriaca Jacq.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>				+
4	<i>A. marschalliana Spreng.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>	+	+	+	
5	<i>Carduus thoermeri L. (Weinm.)</i>	Двулетник	<i>Asteraceae</i>				+
6	<i>Centaurea diffusa Lam.</i>	Двулетник	<i>Asteraceae</i>				+
7	<i>Chondrilla juncea L.</i>	Двулетник	<i>Asteraceae</i>				+
8	<i>Crepis tectorum L.</i>	Однолетник	<i>Asteraceae</i>			+	
9	<i>Erigeron canadensis L.</i>	Однолетник	<i>Asteraceae</i>	+			+
10	<i>Hieracium umbellatum L.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>		+	+	
11	<i>H. echioides L.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>		+		
12	<i>Jurinea cyanoides (L.) Reichb.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>	+			
13	<i>Picris hieracioides L.</i>	Двулетник	<i>Asteraceae</i>		+	+	
14	<i>Senesio jacobaea L.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>		+		
15	<i>Tanacetum millefolium (L.) Tzvel.</i>	Многолетник	<i>Asteraceae</i>		+		+
16	<i>Agropyron sibiricum (Willd.) Beauv.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>				+
17	<i>Calamagrostis epigeios (L.) Roth</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>		+	+	
18	<i>Hierochloe odorata (L.) Beauv.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>			+	
19	<i>Koeleria sabuletorum (Domin) Klok.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>	+			
20	<i>K. delavignei Czern. ex Domin.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>			+	
21	<i>Poa angustifolia L.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>			+	
22	<i>Stipa capillata L.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>				+
23	<i>S. pennata L.</i>	Многолетник	<i>Poaceae</i>		+	+	
24	<i>Astragalus onobrychis L.</i>	Многолетник	<i>Fabaceae</i>				+
25	<i>Cytisus ruthenicus Fisch. ex Wolosz.</i>	Кустарник	<i>Fabaceae</i>		+	+	
26	<i>Genista tinctoria L.</i>	Кустарник	<i>Fabaceae</i>		+		
27	<i>Medicago falcata L.</i>	Многолетник	<i>Fabaceae</i>				+
28	<i>Trifolium alpestre L.</i>	Многолетник	<i>Fabaceae</i>		+		
29	<i>Origanum vulgare L.</i>	Многолетник	<i>Lamiaceae</i>		+		
30	<i>Salvia tescnicola Klok. et Pobed.</i>	Многолетник	<i>Lamiaceae</i>				+
31	<i>Thymus pallasianus H. Br.</i>	Многолетник	<i>Lamiaceae</i>	+			
32	<i>Th. marschallianus Willd.</i>	Многолетник	<i>Lamiaceae</i>				+
33	<i>Dianthus arenarius L.</i>	Многолетник	<i>Caryophyllaceae</i>			+	
34	<i>D. polymorphus Bieb.</i>	Многолетник	<i>Caryophyllaceae</i>	+	+		+
35	<i>Hernaria polygama J. Gay</i>	Многолетник	<i>Caryophyllaceae</i>	+			
36	<i>Linaria vulgaris Mill.</i>	Многолетник	<i>Scrophulariaceae</i>				+
37	<i>Veronica incana L.</i>	Многолетник	<i>Scrophulariaceae</i>		+	+	
38	<i>Verbascum thapsus L.</i>	Двулетник	<i>Scrophulariaceae</i>		+		
39	<i>Convallaria majalis L.</i>	Многолетник	<i>Liliaceae</i>		+		

Продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8
40	<i>Polygonatum officinale</i> All.	Многолетник	<i>Liliaceae</i>			+	
41	<i>Potentilla argentea</i> L.	Многолетник	<i>Rosaceae</i>	+	+	+	
42	<i>Spiraea crenata</i> L.	Кустарник	<i>Rosaceae</i>			+	
43	<i>Peucedanum alsaticum</i> L.	Многолетник	<i>Araliaceae</i>		+		
44	<i>Betula pendula</i> Roth	Дерево	<i>Betulaceae</i>		+		
45	<i>Berberis incana</i> (L.) DC	Двулетник	<i>Brassicaceae</i>	+		+	
46	<i>Campanula bononiensis</i> L.	Многолетник	<i>Campanulaceae</i>		+		
47	<i>Eryngium verrucosum</i> Scop	Кустарник	<i>Celastraceae</i>		+		
48	<i>Sedum telephium</i> L.	Многолетник	<i>Crassulaceae</i>	+			
49	<i>Carex supina</i> Wahlenb.	Многолетник	<i>Cyperaceae</i>		+	+	
50	<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	Многолетник	<i>Dipsacaceae</i>			+	
51	<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	Многолетник	<i>Euphorbiaceae</i>	+		+	
52	<i>Quercus robur</i> L.	Дерево	<i>Fagaceae</i>		+		
53	<i>Geranium sanguineum</i> L.	Многолетник	<i>Geraniaceae</i>		+	+	
54	<i>Hypericum perforatum</i> L.	Многолетник	<i>Hypericaceae</i>		+		
55	<i>Pinus sylvestris</i> L.	Дерево	<i>Pinaceae</i>		+	+	
56	<i>Rumex acetosa</i> L.	Многолетник	<i>Polygonaceae</i>		+	+	
57	<i>Populus alba</i> L.	Дерево	<i>Salicaceae</i>		+		
Всего видов, шт.				11	29	18	20

сообществ представлен 57 видами из 50 родов и 23 семейств голо- и покрытосеменных. Четверть из них составляют виды семейства Asteraceae и более 10% виды - Poaceae. Различия между фитоценозами по соотношению жизненных форм были незначительными. Растительные сообщества существенно разнятся между собой как по доминантным видам, так и по доле видов, растения которых встречаются в сообществах единично. В этом отношении наиболее бедными и нестабильными по структуре являются растительные сообщества из Краснокутского и Аткарского районов.

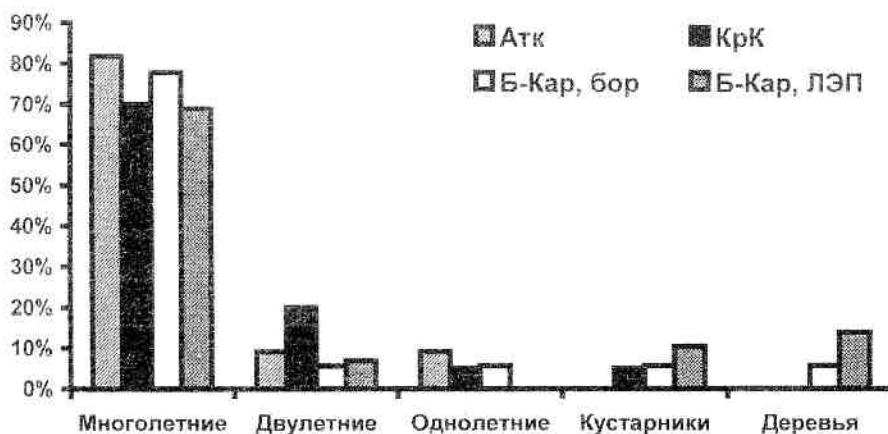


Рис. 2. Соотношение жизненных форм в растительных сообществах с *H. arenarium* из различных районов Саратовской области. По оси ординат, частота встречаемости в %, по оси абсцисс – жизненная форма.

Таблица 3.

Частота встречаемости и занимаемый ярус видов растений
в сообществах с *H. arenarium*

Вид	Обилие по Браун-Бланке	Среднее число осоебей на 10 м ²		Ярус
		1	2	
Аткарский район				
<i>Koeleria delavignei</i> Czern. ex Domin.	4	39,86 ± 0,70		3
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	+	1,33 ± 0,39		3
<i>Thymus pallasiensis</i> H.Br.	1	5,40 ± 0,51		3
<i>Euphorbia seguieriana</i> Neck.	+	1,80 ± 0,28		3
<i>Erigeron canadensis</i> L.	2	17,15 ± 1,29		3
<i>Dianthus polymorphus</i> Bieb.	+	2,50 ± 0,50		3
<i>Sedum telephium</i> L.	+	2,50 ± 0,50		3
<i>Jurinea cyanoides</i> (L.) Reichb.	r	2,00 ± 0,31		3
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	2	10,00 ± 0,48		3
<i>Hernaria polygama</i> J. Gay	1	4,70 ± 0,72		3
<i>Potentilla argentea</i> L.	1	8,86 ± 0,67		3
Краснокутский район				
<i>Dianthus polymorphus</i> Bieb.	1	4,90 ± 0,53		3
<i>Potentilla argentea</i> L.	1	5,60 ± 1,45		3
<i>Achillea nobilis</i> L.	r	1		3
<i>Salvia tesquicola</i> Klok. et Pobed.	+	3,00 ± 1,41		3
<i>Euphorbia seguieriana</i> H. Br.	+	4,00 ± 0,46		3
<i>Stipa capillata</i> L.	3	19,33 ± 0,75		3
<i>Carduus thoermeri</i> Weinm.	+	1,83 ± 0,38		3
<i>Astragalus onobrychis</i> L.	r	3,00 ± 0,45		3
<i>Tanacetum millefolium</i> (L.) Tzvel.	r	2,00 ± 0,11		3
<i>Spiraea crenata</i> L.	r	11,00 ± 0,67		2
<i>Berteroa incana</i> (L.) DC.	r	2,00 ± 0,13		3
<i>Linaria vulgaris</i> Mill.	r	2,00 ± 0,33		3
<i>Scabiosa ochroleuca</i> L.	1	9,50 ± 1,50		3
<i>Medicago falcata</i> L.	+	2,00 ± 0,70		3
<i>Erigeron canadensis</i> L.	1	6,50 ± 1,11		3
<i>Chondrilla juncea</i> L.	+	1,50 ± 0,50		3
<i>Agropyron sibiricum</i> L. (Willd.)	2	17,00 ± 0,74		3
<i>Thymus marschallianus</i> Willd.	1	4,50 ± 0,52		3
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	+	1,71 ± 0,46		3
<i>Artemisia austriaca</i> Jacq.	4	46,15 ± 1,28		3
Базарно-Карабулакский район, Бор				
<i>Poa angustifolia</i> L.		27,25 ± 2,29		3
<i>Achillea millefolium</i> L.	1	4,50 ± 1,32		3
<i>Crepis pectorium</i> L.	r	6,00 ± 0,40		3
<i>Veronica incana</i> L.	1	7,25 ± 1,04		3
<i>Polygonatum officinale</i> All.	r	45,00 ± 1,78		3
<i>Calamagrostis epigejos</i> (L.) Roth	4	37,57 ± 1,48		3
<i>Artemisia marschalliana</i> Spreng.	3	24,93 ± 0,78		3
<i>Cytisus ruthenicus</i> Fisch. ex Woloszch.	+	1,50 ± 0,29		2
<i>Geranium sanguineum</i> L.	+	2,28 ± 0,46		3
<i>Pinus sylvestris</i> L.	+	1,85 ± 0,30		1
<i>Stipa pennata</i> L.	1	6,50 ± 0,53		3
<i>Rumex acetosella</i> L.	1	5,00 ± 0,53		3
<i>Picris hieracioides</i> L.	1	4,75 ± 0,80		3
<i>Hieracium umbellatum</i> L.	1	6,33 ± 1,58		3
<i>Koeleria delavignei</i> Czern. ex Domin.	r	38,0 ± 1,16		3
<i>Carex supina</i> Wahl. ex Wahlb.	1	7,50 ± 0,89		3
<i>Dianthus arenarius</i> L.	r	2,00 ± 0,17		3
<i>Hierochloe odorata</i> (L.) Beauv.	3	19,87 ± 1,06		3

Продолжение таблицы 3

1	2	3	4
Базарно-Карабулакский район, ЛЭП			
<i>Achillea millefolium L.</i>	2	$15,00 \pm 1,4$	3
<i>Picris hieracioides L.</i>	1	$5,60 \pm 0,75$	3
<i>Hieracium umbellatum L.</i>	1	$8,42 \pm 0,96$	3
<i>Hieracium echinoideum L.</i>	4	$47,44 \pm 1,57$	3
<i>Peucedanum alsaticum L.</i>	2	$16,00 \pm 1,74$	3
<i>Trifolium alpestre L.</i>	2	$11,00 \pm 1,10$	3
<i>Veronica incana L.</i>	1	$6,44 \pm 0,71$	3
<i>Genista tinctoria L.</i>	+	$3,50 \pm 0,47$	2
<i>Cytisus ruthenicus Fisch. ex Woloszch.</i>	+	$3,27 \pm 0,44$	2
<i>Populus alba L.</i>	2	$12,81 \pm 0,68$	1
<i>Calamagrostis epigejos (L.) Roth</i>	2	$11,80 \pm 0,58$	3
<i>Geranium sanguineum L.</i>	2	$13,33 \pm 1,57$	3
<i>Artemisia marschalliana Spreng.</i>	4	$34,40 \pm 1,15$	3
<i>Pinus sylvestris L.</i>	+	$3,91 \pm 0,40$	1
<i>Verbascum thapsus L.</i>	+	$2,00 \pm 0,51$	3
<i>Euonymus verrucosus Scop.</i>	+	$4,00 \pm 0,56$	2
<i>Convallaria majalis L.</i>	1	$4,66 \pm 0,64$	3
<i>Campanula bononiensis L.</i>	3	$19,00 \pm 2,02$	3
<i>Rumex acetosella L.</i>	1	$9,33 \pm 1,3$	3
<i>Tanacetum millefolium (L.) Tzvel.</i>	1	$5,33 \pm 0,75$	3
<i>Carex supina Wahl. ex Wahlend.</i>	3	$20,00 \pm 1,33$	3
<i>Betula pendula Roth.</i>	+	$2,42 \pm 0,42$	1
<i>Quercus robur L.</i>	+	$1,33 \pm 0,15$	1
<i>Senecio jacobaea L.</i>	2	$12,75 \pm 2,03$	3
<i>Stipa pennata L.</i>	1	$6,50 \pm 0,50$	3
<i>Hypericum perforatum L.</i>	1	$5,33 \pm 0,64$	3
<i>Potentilla argentea L..</i>	2	$10,00 \pm 0,51$	3
<i>Origanum vulgare L.</i>	+	$3,50 \pm 0,50$	3
<i>Dianthus polymorphus Bieb.</i>	+	$3,16 \pm 0,85$	3

Исследование выполнено при поддержке НТП «Развитие научного потенциала высшей школы» (проект 530 раздела 3.3, и проект 4024 раздела 3.8).

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.

Вдовина М.Б., Кашин А.С. Влияние условий произрастания на морфометрические показатели вегетативных структур *Helichrysum arenarium (L.) Moench* // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. статей. Вып. 7. Саратов, 2004. С. 150-156.

Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов, 2000. 144 с.

Полевая практика по экологической ботанике / Под ред. проф. А.О. Тарасова. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1981. 90 с.

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae-Limoniaceae*. Л.: Наука, 1984. 460 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М.: Наука, 1964. С. 143-205.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных территорий (в пределах бывшего СССР). Спб, 1995. 992 с.

Экологический атлас Саратовской области. Саратов, 1996.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволжское кн. изд-во, 2002. 688 с.

УДК 615.322:582.4: 547.94.014.4.074

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ НА КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ АЛКАЛОИДОВ *CHELIDONIUM MAJUS* L.

Н.В. Машурчак, А.С. Капин, В.Э. Анфалов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

В настоящее время в медицинской практике всё большую популярность приобретают лекарственные средства растительного происхождения. Одним из широко применяемых и перспективных источников таких средств являются растения чистотела большого (*Chelidonium majus* L.) сем. *Papaveraceae*. Лекарственное сырьё данного вида обладает многосторонней фармакологической активностью и широко применяется в мировой практике научной и народной медицины для лечения туберкулеза (Атлас..., 1983), кожных, онкологических (Растительные..., 1984) и других заболеваний.

Растения *Ch. majus* широко распространены в Саратовской области (Забалуев, 2000). При этом природно-климатические условия, в которых обитают они в пределах области, существенно различаются. К тому же вид является эвритопным, рудеральным и синантропным, т.е. строго не приурочен к определённым местам обитания.

Фармакологическое значение растений данного вида, прежде всего, определяют биологически активные вещества из группы алкалоидов. Содержание их в растении может достигать 2% от сухого веса (Булатов и др., 1990). К настоящему времени у *Ch. majus* обнаружено более 20 веществ этой группы, которые можно отнести к трём основным подгруппам изохинолиновых производных: протобербериновым производным (коптизин, берберин), протопиновым алкалоидам (протопин, аллокриптон) и бензофенантридиновым алкалоидам (хелидонин, хелеритрин, сангвинарин) (Булатов и др., 1990; Первушкин и др., 1998). Доминирующими алкалоидами в вегетативных органах растений являются коптизин и хелидонин (Ивахно и др., 1995).

Показано, что содержание алкалоидов в органах растений существенно зависит от условий произрастания и времени вегетации (Булатов и др., 1990), массы и размеров содержащих их вегетативных органов растений. Метаболизм алкалоидов в существенной степени зависит и от элементов минерального питания растений, таких как K, Cu, Co, Al (Buzuk et al., 2003). Даже в течение суток содержание основных алкалоидов, за исключением берберина, существенно варьирует, вероятно, в зависимости от света и температуры (Tomè, Colombo, 1995). С другой стороны показано на примере целого ряда видов растений, включая *Ch. majus*, что содержание алкалоидов у видов характеризуется малой дисперсией и высокими коэффициентами корреляции между ними. На основании чего авторы пришли к выводу, что элементарный состав алкалоидов у видов обладает определённой специфичностью и находится в корреляционной зависимости от типа присутствующих в них

специфических природных соединений данного класса (Ловкова и др., 1999). Однако глубоких исследований закономерностей экологической изменчивости содержания алкалоидов до настоящего времени не проводилось ни в географических, ни в экотопических аспектах. В данной статье предпринята попытка выявления таких закономерностей на примере популяций *Ch. majus* из различных районов Саратовской области.

Материал и методика

Исследования проводились в вегетационный период 2003 г. в четырёх естественных популяциях *Ch. majus*, обитающих в достаточно контрастных природно-климатических условиях. Популяции относительно равноудалены (в среднем на 100 км) от г. Саратова в северо-восточном (Б.-Карабулакский р-н), юго-восточном (Краснокутский р-н), юго-западном (Красноармейский р-н) и северо-западном (Аткарский р-н) направлениях (рис. 1). Сравнительная характеристика основных природно-климатических условий районов обитания популяций (Эколого-ресурсный..., 1998; Энциклопедия..., 2002) приведены в табл. 1. Из неё видно, что наиболее аридные условия существования растений складываются в Краснокутском районе, несколько менее аридные – в Красноармейском и, наконец, наименее аридные условия – в Б.-Карабулакском и Аткарском районах, которые в этом отношении фактически одинаковы. Однако они сильно отличаются почвами и характером биотопа, в котором обитают популяции. Если в Б.-Карабулакском районе это – сосновый бор на обеднённой гумусом дерновой лесной почве на песке, то в Аткарском районе – широколиственный лес на щебнистом чернозёме. Значительно различаются типом почв и характером биотопа и популяции в двух других районах исследования. Если в Краснокутском районе популяция обитает по опушкам широколиственного леса в пойме р. Еруслан на дерновой лесной почве на песках, то в Красноармейском районе – в байрачном широколиственном лесу на щебнистых чернозёмах.

Для проведения исследований изъятие растений осуществлялось в три срока: весной (10 - 25 мая), ранним летом (1 - 28 июня) и поздним летом (1 - 28 июля). В каждый из сроков сбора из популяций случайным образом изымалось по тридцать растений второго года жизни. Собранные растения высушивались при температуре 20-30⁰ С.

Таблица 1.

Сравнительная характеристика природно-климатических условий в районах произрастания исследованных популяций

Районы	Географическое положение и местообитание популяции	Тип климата	Среднегод. температура воздуха, °C	Средне год. кол-во осадков, мм	Почва
Аткарский	Центральная часть Правобережья на Приволжской возвышенности. Широколиственный лес в окрестностях с. Николаевка	Умеренно-континентальный	4,5	500-575	Чернозем обыкновенный
Б.-Карабулакский	Северная часть Правобережья на Приволжской возвышенности. Сосновый бор в окрестностях с. Алексеевка	Умеренно-континентальный	4,2	500-550	Дерновая лесная на песке
Красноармейский	Юго-Восточная часть Правобережья на Приволжской возвышенности. Байрачный широколиственный лес в окрестностях с. Россони	Континентальный	6,0	400-525	Чернозём щебнистый
Краснокутский	Южная часть Саратовского Заволжья в юго-западной части Сыртовой равнины. Пойменный широколиственный лес в окрестностях с. Дьяковка	Континентальный	5,4	274	Дерновая лесная на песке

Растения каждой популяции разделялись на три фракции: корни, стебли, листья, - и перемалывались с помощью мельницы. Для экстракции алкалоидов использовалась система растворителей диэтиловый эфир – хлороформ – насыщенный раствор аммиака в соотношении 7 : 2.5 : 0.5. С каждой фракции анализировалась навеска в 1 г, для экстракции 1 г сухого вещества использовалось 10 мл экстрагирующей смеси. Полученные растворы оставлялись на сутки в плотно закрытых колбах. Через сутки отфильтровывали надосадочную жидкость и повторно заливали осадок 10 мл экстрагирующей жидкости.

Полученный раствор оставляли настаиваться ещё на 3 часа, после чего отфильтровывали и объединяли надосадочные жидкости с двух повторностей. Полученный экстракт переносили в делительную воронку и добавляли 5 мл 1% соляной кислоты при интенсивном встряхивании. После расслоения солянокислый раствор отбирали в отдельную колбу. К оставшемуся экстракту добавляли 2 мл 1% соляной кислоты. Переносили в делительную воронку при встряхивании, после расслоения солянокислый раствор снова отбирали. Все солянокислые растворы объединяли (Ермаков, Ярош, 1987). Подщелачивали 10% раствором гидроксида натрия до $\text{pH}=12$ и экстрагировали дважды двумя мл хлороформа. Полученную смесь упаривали до объёма 1 мл и использовали для определения качественного состава алкалоидов методом тонкослойной хроматографии (ТСХ).

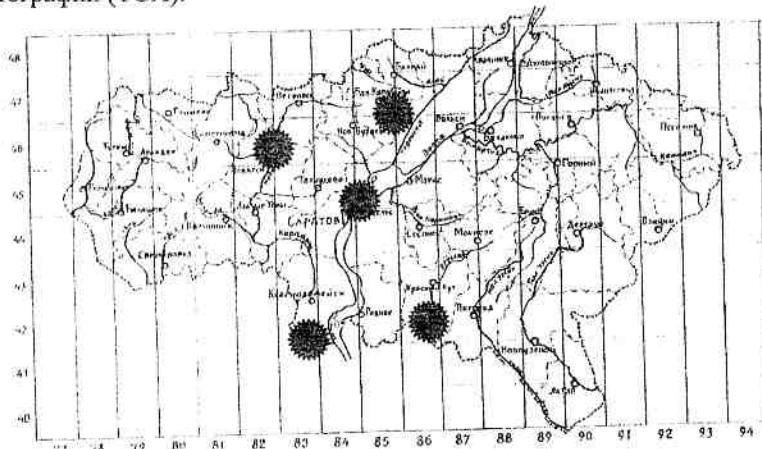


Рис. 1. Местонахождение исследованных популяций *C. majus*: 1 – Б.-Карабулакский (БКар); 2 – Аткарский (Атк); 3 – Красноармейский (КрА); 4 – Краснокутский (КрК) районы Саратовской области

ТСХ проводилась на алюминиевых пластинах «Sorbifol». В качестве элюента использовалась система растворителей толуол – метанол – 25%-ный аммиак в соотношении 20 : 5 : 0.2.) (Бузук и др., 2003). Для предотвращения «эффекта дуги» камеру насыщали парами элюента (Кирхнер, 1981). Обнаружение алкалоидов проводили в УФ-свете, а также с помощью реактива Драгендорфа (Ермаков, Ярош, 1987).

Результаты и обсуждение

Исследовано 36 экстрактов алкалоидов из растений *C. majus* 4 популяций. Условные номера экстрактов по срокам изъятия растений, фракциям, району и биотопу приведены в табл. 2. Значения *Rf* алкалоидов приведены в табл. 3, в которой значения *Rf* идентичных веществ разных экстрактов сведены в один столбец. При этом в столбце 1 приведены *Rf* пятен берберина, в столбце 20 – *Rf* пятен сангвинарина. Содержание алкалоидов определяли визуально по интенсивности свечения их пятен в ультрафиолетовом свете. На рис. 2 интенсивность окраски пятна того или иного алкалоида, соответствующая его содержанию, передана различным типом штриховки по 5 уровням градации концентрации: 1) очень низкая; 2) низкая; 3) средняя; 4) высокая; 5) очень высокая.

Состав алкалоидов у *C. majus* из различных районов Саратовской области

Из табл. 3 и рис. 2 видно, что качественных различий между растениями, обитающими в различных районах области, фактически не было. В то время как количественные различия были довольно существенными, по крайней мере, по ряду алкалоидов (алкалоида 19 и сангвинарина, например).

Растения во всех популяциях характеризовались высоким содержанием алкалоидов 16 и 19, в чуть меньшей мере были представлены сангвинарин (20) и алкалоид 13. При этом различий по содержанию алкалоида 16 между растениями популяций фактически не было. Но содержание алкалоида 19 в течение лета падало в растениях Краснокутского района, в то время как в остальных районах оставалось высоким. Содержание сангвинарина весной было более высоким у растений из Аткарского района, хотя в течение лета это различие почти нивелировалось. По содержанию алкалоида 13 картина несколько противоречива. Если весной этого алкалоида меньше всего было в растениях из популяции Аткарского района, то ранним летом – у растений из Краснокутского, а поздним летом – из Красноармейского и Б.-Карабулакского районов.

Таблица 2.

Ключ по экстрактам алкалоидов из растений *Ch. majus*

Сроки изъятия	Район и биотоп	Фракция	Номер экстракта
Весна	БКар, остепнённый сосновый бор	листья	1
		стебли	2
		корни	3
	КрА, широколиственный пойменный лес	листья	4
		стебли	5
		корни	6
	КрК, широколиственный равнинный лес	листья	7
		стебли	8
		корни	9
	Атк, широколиственный равнинный лес	листья	10
		стебли	11
		корни	12
Раннее лето	БКар, остепнённый сосновый бор	листья	13
		стебли	14
		корни	15
	КрА, широколиственный пойменный лес	листья	16
		стебли	17
		корни	18
	КрК, широколиственный равнинный лес	листья	19
		стебли	20
		корни	21
	Атк, широколиственный равнинный лес	листья	22
		стебли	23
		корни	24
Позднее лето	БКар, остепнённый сосновый бор	листья	25
		стебли	26
		корни	27
	КрА, широколиственный пойменный лес	листья	28
		стебли	29
		корни	30
	КрК, широколиственный равнинный лес	листья	31
		стебли	32
		корни	33
	Атк, широколиственный равнинный лес	листья	34
		стебли	35
		корни	36

Из алкалоидов, представленных в растениях в следовых количествах, только алкалоид 22 был отмечен у растений в популяциях Аткарского и Красноармейского районов и полностью отсутствовал в растениях, произрастающих в остальных районах. Остальные – присутствовали во всех популяциях.

Содержание алкалоидов в растениях Ch. majus в зависимости от времени вегетации

По результатам исследования более богатый качественный состав алкалоидов в растениях *C. majus* независимо от района произрастания, отмечен ранним летом, правда, в основном за счёт алкалоидов, представленных в растениях в следовых количествах. В этот период в растениях обнаруживалось от 14 до 21 алкалоида, в то время как весной и поздним летом – от 9 до 15. Однако только поздним летом в ряде популяций отмечено присутствие алкалоида 22 при его полном отсутствии в более ранний период вегетации.

Содержание сангвинарина в растениях *Ch. majus* было максимально поздним летом и минимально весной. К концу вегетации в растениях возрастало и количество берберина, хотя в отличие от предыдущего алкалоида, содержание которого в растениях было значительным, берберин в них присутствовал весной и ранним летом в следовых количествах. И только поздним летом его содержание в растениях возрастало до среднего уровня.

Из основных в количественном отношении алкалоидов *Ch. majus*, - кроме сангвинарина это алкалоиды 16, 19, и в меньшей мере 13, - содержание последнего в растениях популяций из всех районов возрастало лишь к раннему лету и к позднему лету опять падало. Содержание алкалоида 16 при этом было более стабильным, несколько возрастая лишь к позднему лету. А содержание алкалоида 19 в трёх из четырёх популяций оставалось стабильным на протяжении всего времени наблюдений, в то время как в растениях популяции из Краснокутского района от максимального весеннего уровня падало к раннему лету и до позднего лета уже не восстанавливалось.

Таблица 3.

Значения R_f фракционов исследованных экстрактов С. *magnus*

№ экстракта	Величины R_f пятен отдельных дикарбоновых													21 22
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
1	0,04		0,17	0,21	0,24		0,30	0,33	0,37	0,44	0,51	0,56	0,69	0,73
2	0,04		0,23	0,25	0,30	0,34		0,38	0,45	0,5	0,56	0,59	0,69	0,72
3	0,05		0,16	0,22	0,25	0,27		0,34	0,39	0,45	0,52	0,57	0,61	0,67
4	0,04		0,20	0,23	0,26		0,31	0,34	0,38	0,46	0,52	0,56	0,66	0,70
5	0,04		0,22	0,26		0,31	0,35		0,38	0,45	0,52	0,57		0,72
6	0,05		0,14	0,22	0,23	0,26		0,30	0,35	0,39	0,47	0,53	0,58	0,64
7			0,21	0,25		0,29	0,33		0,37	0,46	0,52	0,58		0,70
8			0,21	0,25		0,29	0,34		0,38	0,46	0,53	0,58	0,62	0,68
9	0,05		0,21	0,23	0,26		0,30	0,34	0,36	0,47	0,53	0,56	0,63	0,66
10	0,02	0,09	0,17	0,21	0,23	0,26		0,30	0,33	0,36	0,47	0,54	0,58	0,63
11	0,06		0,23	0,25		0,32	0,35		0,38	0,47	0,53	0,59	0,62	
12	0,04		0,15	0,22	0,24	0,27		0,35	0,39	0,43	0,48	0,53	0,58	0,61
13	0,06		0,17	0,21	0,26	0,30	0,33	0,37	0,41	0,47	0,51	0,54	0,61	0,73
14			0,18		0,22	0,26	0,29	0,33	0,37	0,41	0,45	0,50	0,55	0,62
15	0,02	0,05	0,09	0,14	0,17	0,21	0,23	0,26	0,30	0,36	0,41	0,45	0,49	0,53
16	0,02		0,18		0,21		0,29		0,33	0,36	0,41	0,45	0,49	0,53
17	0,04	0,09	0,15	0,18	0,21	0,23	0,27		0,31	0,35	0,40	0,45	0,48	0,54
18	0,04	0,08	0,13	0,15	0,18	0,20	0,22	0,25	0,29	0,32	0,35	0,40	0,50	0,54
19			0,14	0,17	0,21	0,24	0,26	0,3	0,34	0,42	0,48	0,53	0,60	0,64
20	0,04		0,19		0,21		0,24	0,27	0,3	0,34	0,37	0,43	0,48	0,52
21			0,13	0,15	0,17	0,2	0,24		0,29	0,33	0,38	0,42	0,47	0,52
22	0,01	0,05		0,17	0,20	0,24		0,30	0,35	0,39	0,42	0,47	0,51	0,57
23	0,02	0,07	0,09	0,13	0,17	0,21	0,25	0,28	0,31	0,35	0,39	0,43	0,47	0,53
24	0,02	0,07	0,09		0,21	0,25		0,30	0,34	0,39	0,43	0,47	0,53	0,59
25	0,05			0,18				0,28		0,33	0,42	0,48	0,54	
26	0,04			0,18	0,21			0,28		0,33	0,42	0,44	0,53	0,61
27	0,03			0,15	0,19	0,21	0,24		0,30		0,34	0,42	0,45	0,56
28	0,03			0,18	0,21			0,29		0,33	0,43	0,49	0,59	
29	0,03			0,18	0,21			0,30		0,34	0,43	0,51	0,56	0,63
30	0,03			0,15	0,19	0,21		0,30		0,34	0,44	0,51	0,56	0,61
31	0,03				0,25						0,45			
32	0,03			0,14	0,18	0,22		0,30		0,34	0,44	0,5	0,56	0,60
33	0,02			0,15	0,19	0,21	0,24		0,30		0,34	0,44	0,49	0,56
34	0,03			0,15	0,18	0,19				0,33	0,43	0,5	0,55	0,61
35	0,04			0,14	0,17	0,20				0,33	0,43	0,51	0,55	0,67
36	0,03			0,15	0,17	0,20	0,22		0,29		0,34	0,44	0,52	0,55

Весной и поздним летом в растениях популяций полностью отсутствовали целый ряд алкалоидов, таких как 2, 3, 8, 11, 12. В то же время их наличие, пусть и в следовых количествах, характеризовало растения большинства популяций вида ранним летом.

*Содержание алкалоидов в различных органах растений *C. majus**

В весеннем сборе *Ch. majus* число обнаруженных алкалоидов в листьях в различных районах области варьировало от 9 (в популяции Краснокутского района) до 16 (в популяции Аткарского района). В популяциях из остальных двух районов оно было промежуточным и равнялось 12. В стеблях *Ch. majus* весеннего сбора количество алкалоидов равнялось 10 (в популяции из Красноармейского района), 11 (в популяциях из Краснокутского и Аткарского районов) и 12 (в популяции из Б.-Карабулакского района). В корнях *Ch. majus* весеннего сбора количество алкалоидов равнялось 14 (в популяции из Краснокутского района), 15 (в популяции из Аткарского района) или 16 (в остальных двух популяциях).

Таким образом, качественный состав алкалоидов в растениях весеннего сбора во всех исследованных популяциях, независимо от условий произрастания, был стабильно высоким в экстрактах из корней и стабильно низким – в экстрактах из стеблей. Лишь в экстрактах из листьев он широко варьировал в зависимости от условий обитания. Изменчивость качественного состава алкалоидов в экстрактах из листьев касалась в основном алкалоидов, присутствующих в растениях в следовых количествах. Однако, и некоторые из тех основных алкалоидов, содержание которых в растениях было в целом значительным, тоже характеризовались определённой качественной изменчивостью в этот период вегетации в зависимости от условий обитания. Так сангвинарин в растениях популяции из Аткарского района весной в листьях обнаружен, в то время как в других районах в листьях отсутствовал. Алкалоид 19 в растениях популяции из Красноармейского района в стебле отсутствовал, а в остальных районах обнаруживался.

В весеннем сборе из алкалоидов, содержащихся в следовых количествах, алкалоиды 2, 3, 8, 11 и 12 полностью отсутствовали в растениях всех исследованных популяций. Алкалоиды 5, 9, 10, 14 обнаружены во всех популяциях во всех органах растений. Алкалоиды 1 и 6 в популяциях из Б.-Карабулакского и Красноармейского районов обнаружены во всех исследованных органах, в популяции из Краснокутского района присутствовали только в корнях, а в популяции из Аткарского района – только в корнях и стебле. Алкалоид 4 в популяции из Краснокутского района весной отсутствовал в растениях, в то время как в остальных популяциях обнаружен в листьях и корнях. Алкалоид 7 весной обнаружен во всех органах растений популяций из Краснокутского и Аткарского районов, а в остальных двух районах присутствовал только в корнях. Алкалоид 15 обнаружен в этот период вегетации в растениях популяций из Б.-Карабулакского и Краснокутского районов, а в остальных двух районах содержался только в стеблях и корнях.

Алкалоид 17 во всех органах обнаружен в растениях из популяции Аткарского района, только в стеблях и корнях – в растениях популяций из Б.-Карабулакского и Краснокутского районов, только в корнях – в растениях популяции из Красноармейского района. Алкалоид 18 в растениях популяций из Б.-Карабулакского и Краснокутского районов обнаружен только в корнях, в остальных популяциях – только в листьях и корнях. Алкалоид 21 обнаружен только в листьях в популяциях из Краснокутского и Аткарского районов, в листьях и корнях – в остальных двух популяциях.

В раннелетний период вегетации растения *Ch. majus* характеризовались большей стабильностью качественного состава алкалоидов в листьях в различных условиях вегетации, различаясь не более чем на один. Число их было 13 – в популяции Краснокутского района, 14 – в остальных районах. В стеблях раннелетнего сбора количество алкалоидов было большим, чем в весеннем сборе. Равнялось 14 (в популяции из Б.-Карабулакского района), 16 (в популяциях из Краснокутского и Красноармейского районов) и 18 (в популяции из Аткарского района). В корнях раннелетнего сбора количество алкалоидов по отношению к весеннему сбору оставалось без изменений. Равнялось 14 (в популяции из Краснокутского района), 15 (в популяции из Аткарского района) или 16 (в остальных двух популяциях).

В раннелетнем сборе сантвинарин отсутствовал в листьях растений популяций из Б.-Карабулакского и Аткарского районов, в то время как в остальных районах обнаруживался во всех органах. Алкалоиды 13 и 16 в заметных количествах присутствовали во всех органах, в то время как алкалоид 19 отсутствовал в корнях в растениях популяции из Б.-Карабулакского района.

Из алкалоидов, содержащихся в следовых количествах, во всех органах в раннелетнем сборе обнаруживались алкалоиды 5, 7, 10, 11, 14, 15. При этом алкалоиды 2, 3, 8, 11 и 12 не были отмечены в весенних сборах, но обнаружены в раннелетних. Берберин во всех органах обнаружен в Аткарском районе, но отсутствовал в стеблях в популяциях Б.-Карабулакского и Красноармейского районов, в листьях и корнях – в Краснокутском районе. Алкалоид 2 также присутствовал во всех органах в растениях популяции из Аткарского района, полностью отсутствовал в растениях из Краснокутского района, отсутствовал в листьях в растениях из Красноармейского района, в листьях и стеблях – в растениях из Б.-Карабулакского района. Алкалоиды 3 и 4 в раннелетних сборах вели себя сходно, отличаясь лишь по сбору из Аткарского района, где в отличие от алкалоида 2 отсутствовали в листьях и стеблях. Алкалоид 6 обнаруживался в раннелетних сборах только в корнях в Б.-Карабулакском и Краснокутском районах, в стеблях и корнях – в популяции из Красноармейского района и полностью отсутствовал в растениях популяции из Аткарского района. Большой стабильностью в раннелетних сборах отличался алкалоид 8. Он отсутствовал только в листьях в растениях популяции из Красноармейского района. Алкалоид 12 присутствовал довольно стабильно, отсутствуя лишь в листьях в Краснокутском районе, в стеблях – в Красноармейском районе, в корнях – в Б.-Карабулакском районе. Алкалоид 17 присутствовал во всех фракциях в популяции из Красноармейского района,

полностью отсутствовал в популяции из Б.-Карабулакского района, отсутствовал в листьях – в остальных двух популяциях. Алкалоид 18 отсутствовал в листьях также в Аткарском и Краснокутском районах, в листьях и стеблях – в остальных двух районах. Алкалоид 21 отсутствовал в корнях в Аткарском и Краснокутском районах, в листьях и стеблях – в Красноармейском районе.

В позднелетнем сборе *Ch. majus* число обнаруженных алкалоидов в листьях в различных районах области варьировало от 5 (в популяции из Краснокутского района) до 10 (в популяциях из Б.-Карабулакского и Красноармейского районов) - 12 (в популяции из Аткарского района). В стеблях *Ch. majus* позднелетнего сбора количество алкалоидов равнялось 13 (в популяциях из Б.-Карабулакского и Красноармейского районов), 14 (в популяции из Краснокутского района) и 15 (в популяции из Аткарского района). В корнях *Ch. majus* позднелетнего сбора количество алкалоидов равнялось 14 (в популяции из Краснокутского района), 15 (в популяциях из Б.-Карабулакского и Красноармейского районов) или 16 (в популяции из Аткарского района).

В позднелетнем сборе сангвинарин отсутствовал в листьях растений популяций из Красноармейского и Краснокутского районов, в то время как в остальных районах обнаруживался во всех органах. Алкалоид 13 присутствовал во всех органах, в то время как алкалоид 19 отсутствовал в корнях в растениях популяции из Б.-Карабулакского района.

*Полуколичественный анализ состава алкалоидов в различных органах растений *Ch. majus**

Как следует из рис. 2, количественно доминировали в растениях чистотела всех исследованных популяций алкалоиды 16, 19, 20 (сангвинарин). Алкалоиды 16 и 19 с большой долей вероятности являются протопином и хелидонином, так как именно они являются доминирующими алкалоидами в вегетативных органах растений вида и по величине *Rf* при разделении элюэнтом того же состава близки к величинам *Rf*, приведённым в литературе для этих веществ (Бузук и др., 1991). В меньшей мере в растениях представлен алкалоид 1 (берберин), 13 и 14. Лишь в следовых количествах обнаружены в растениях всех популяций остальные алкалоиды.

При этом в течение вегетации содержание сангвинарина было минимально весной и возрастало к позднему лету. Содержание алкалоида 16 (предположительно протопина) почти без изменений в течение всего периода вегетации было высоко, однако в различных органах различно. Меньше всего его было в листьях, больше – корнях и стеблях. Довольно существенны и межпопуляционные изменения концентрации этого алкалоида в растениях. Алкалоид 19 (предположительно хелидонин) также присутствовал в растениях в высокой концентрации во все периоды вегетации. Однако содержание его было напротив высоко в листьях и гораздо более низко в корнях и стеблях. Межпопуляционная изменчивость содержания этого алкалоида тоже достаточно высока. Содержание алкалоида 13 возрастило в растениях от весны

к началу лета, а в последующий период вегетации чаще всего падало. Однако в популяциях из Краснокутского и Аткарского районов концентрация этого вещества в растениях напротив оставалась высокой или даже возрастала. Этот алкалоид обнаруживался, прежде всего, в корнях и в гораздо более низкой концентрации – в стеблях и листьях.

Остальные алкалоиды были представлены в следовых количествах. При этом наиболее стабильны и в равной мере встречались во всех органах алкалоиды 5, 10, 14 и 15. Содержание последнего в двух популяциях (из Б. Карабулакского и Красноармейского районов) к позднему лету существенно возрастало. Содержание остальных – чаще всего возрастало к началу лета и опять падало к позднему лету. Исключение составляет алкалоид 6, содержание которого по периодам вегетации подчинялось обратной закономерности. Межпопуляционные колебания содержания этих веществ тоже были существенными.

Выводы

1. У растений *Ch. majus* в исследованных популяциях в целом выявлено 22 алкалоида. Уровень накопления их в растениях из популяций различных районов Саратовской области в большинстве случаев был близок. Исключением является отсутствие алкалоидов 2 и 3 в популяции из Краснокутского района и 22 – в Б.-Карабулакском и Краснокутском районах.

2. Максимальное число алкалоидов у *Ch. majus* во всех исследованных популяциях наблюдалось ранним летом, т.е. в конце пика активного роста и развития растений. Исключением является только содержание алкалоидов в листьях растений популяции из Аткарского района, число алкалоидов в которых последовательно снижалось в направлении: весна – раннее лето – позднее лето.

3. Максимальное число алкалоидов выявлено в экстрактах растений популяции из Аткарского и Красноармейского районов, при этом число алкалоидов в растениях Аткарского района было максимальным весной и ранним летом, в то время как поздним летом это число максимальным было в растениях из Красноармейского района. Число алкалоидов в растениях в целом в географическом отношении пространственно уменьшалось в направлении от юго-запада к северо-востоку области.

Исследование выполнено при поддержке НТП «Развитие научного потенциала высшей школы» (проекты 530 раздела 3.3. и 4024 раздела 3.8).

Благодарим профессора кафедры биохимии Саратовского государственного медицинского университета В.Б. Бородулина за любезно предоставленные стандарты веществ сангвинарина и берберина.

Литература

Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М., 1983. 340 с.

Бузук Г.Н., Ловкова М.Я., Найдёнов Ю.В. Изменения алкалоидного комплекса листьев *Chelidonium majus* L., *Atropa belladonna* L. и *Lupinus*

polyphyllus L. при различных способах фиксации и ферментации растительного материала // Раст. ресурсы. 1991. Вып. 1. С. 122-130.

Булатов А.А., Бузук Г.Н., Бузук М.Я. и др. Изменчивость качественного и количественного состава алкалоидов чистотела большого в течение вегетации // Хим.-фармац. журн. 1990. Т. 4, № 5. С. 50-53.

Ермаков А.И., Ярош Н.П. Определение алкалоидов и гликозидов // Методы биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. С. 292-348.

Забалуев А.П. Ресурсы лекарственных растений Саратовской области. Саратов, 2000. 144 с.

Ивахно С.Ю., Голованова Л.В., Станиловская Е.В., Кулешова Л.Н. Выделение алкалоидов из чистотела большого // Современные аспекты изучения лекарственных растений: Науч. тр. НИИФ. М., 1995. Т. 34. С. 184-189.

Кирхнер Ю. Тонкослойная хроматография. Т. 2. М.: Мир, 1981. 523 с.

Ловкова М.Я., Соколова С.М., Пономарёва С.М., и др.. Специфичность элементарного состава лекарственных растений, синтезирующих алкалоиды // Прикладная биохимия и микробиология. 1999. Т. 35, № 1. С. 75-84.

Первушкин С.В., Сохина А.А., Куркин В.А., Алексеев К.В. Некоторые аналитические и технологические аспекты исследования лекарственного сырья *Chelidonium majus* L. // Растительные ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 1. С. 97- 103.

Растительные ресурсы СССР: цветковые растения, их химический состав, использование. Семейства *Magnoliaceae-Limoniaceae*. Л., 1984. 460 с.

Экологоресурсный атлас Саратовской области / Комитет охраны окр. среды и природных ресурсов Саратовской области. Саратов, 1996.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволжское кн. изд-во, 2002. 688 с.

Buzuk G. N., Lovkova M. Ya., Sokolova S. M., Tyutekin Yu. V. Genetic Aspects of the Relationship between Isoquinoline Alkaloids and Mineral Elements in Greater Celandine (*Chelidonium majus* L.) // Applied Biochemistry and Microbiology. 2003. Vol. 39, No. 1. P. 31-36.

Tomè F., Colombo M.L. Distribution of alkaloids in *Chelidonium majus* and factors affecting their accumulation // Phytochemistry. 1995. Vol. 40, N 1. P. 37-39.

УДК 574.524:636

ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЖАВОРОНКОВ В ПОДЗОНЕ ОПУСТЫНЕННЫХ СТЕПЕЙ

О.И. Давиденко, В.В. Пискунов

Саратовский гос университет им. Н.Г.Чернышевского, г. Саратов

Изучение связей степных птиц с местообитаниями проводилось в основном в рамках крупномасштабных исследований по их биотопической приуроченности с целью оценки последствий влияния негативных антропогенных факторов (Попенко, 1979; Белик, 2000; Коровин, 2001). Однако

с экологической точки зрения не менее важны мелкомасштабные исследования, сосредоточенные на изучении взаимодействий «вид птиц – фитоценоз».

Целью исследования являлась классификация растительных сообществ, занимаемых в гнездовой период разными видами жаворонков. Фитоценозы описывались по стандартной методике (Воронов, 1973; Тарасов, Гребенюк, 1981) в пределах индивидуальных территорий жаворонков, границы которых определялись в результате наблюдения за токовым поведением самцов. Классификация описанных фитоценозов построена с использованием следующих классификационных единиц: ассоциации, группы ассоциаций, формации (Воронов, 1973).

На территории Волгоградского Заволжья в 2003-04 гг. исследованиями были охвачены:

- слабонарушенная комплексная растительность с преобладанием ромашниково-типчаковых сообществ;
- растительные сообщества различной степени пастищного сбоя с преобладанием полыней и однолетников;
- поясная растительность вокруг соленых озер Эльтон, Булухта, Боткуль.

В условиях комплексного растительного покрова опустыненной степи жаворонки занимают разнообразные варианты растительных сообществ, как слабонарушенных, так и значительно преобразованных деятельностью человека. Наибольший диапазон занимаемых фитоценозов (типчаковый, чернополынный, белополынный, белополынно-чернополынный, мятылково-белополынный, кокпековый, сарсазановый, острецовый, ромашниково-белополынный, мятылковый, сурановый) отмечен для серого жаворонка (*Calandrella rufescens* (Vieil)). Степной жаворонок (*Melanocorypha calandra* (L.)) отмечен в основном в сообществах типчаковой и житняковой формаций, а также в острецовом, мятылковом и белополынном фитоценозах. Индивидуальные территории полевого жаворонка (*Alauda arvensis* L.) располагались в типчаковом, житняковом, острецовом, бескильницево-сарсазановом и бескильницевом фитоценозах. Белокрылый жаворонок (*Melanocorypha leucoptera* (Pall.)) приурочен к сообществам типчаковой формации, полынным и острецовому сообществам. Малый жаворонок (*Calandrella cinerea* (Gm.)) отмечен в белополынном и в мятылковом фитоценозах. Наиболее специфичен при выборе индивидуальных территорий рогатый жаворонок (*Eremophila alpestris* (L.)) – в гнездовой период обитает только в сарсазановом сообществе.

Обобщенная схема классификации индивидуальных территорий жаворонков приведена в таблице.

Сообщества с доминированием полукустарничков на индивидуальных территориях жаворонков представлены шестью формациями: кокпека (*Atriplex cana* C.A.Mey), сарсазана (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.)Bieb.), солероса (*Salicornia perennans* Willd.), полыни черной (*Artemisia pauciflora* Web.), полыни белой (*Artemisia lerchiana* Web.) и пижмы тысячелистниковой (*Tanacetum achilleifolium* (Bieb. Sch. Bip.). Сообщества первых трех формаций являются монодоминантными и маловидовыми; они или совсем не содержат

сопутствующих видов, или в небольшом количестве встречается полынь одностолбиковая (*Artemisia santonica L.*), бескильница расставленная (*Puccinellia distans L.*) и некоторые другие.

Сообщества формации полыни черной в пределах индивидуальных территорий жаворонков представлены пятью ассоциациями. Доля доминанта составляет в этих сообществах 50-60%. В качестве содоминанта выступают полынь белая, камфоросма (*Camphorosma monspeliacum L.*), кохия простертая (*Kochia prostrata (L.) Schrad.*), острец (*Leymus ramosus (trin.) Tzvel.*). Видовое богатство невелико – 7-9 видов на 100 м². Обычными членами сообществ с доминированием полыни черной являются ферула каспийская (*Ferula caspica Bieb.*), мятыник луковичный (*Poa bulbosa L.*), мортук пшеничный (*Eremopyron triticeum (gaerth.) Nevski*), лебеда татарская (*Atriplex tatarica L.*). Высота травостоя – 11-13 см. Травостой разрежен – общее проективное покрытие составляет 30-40%. На долю доминанта приходится 10-15% проективного покрытия. Единично встречаются дерновинки типчака и житняка. На почве словища лишайников. Ярусность травостоя не выражена.

В формации полыни белой описано четыре ассоциации – белополынная, чернополынно-белополынная, мятыниково-белополынная, сураново-белополынная. Эти сообщества в своем составе содержат небольшое количество видов (9-12). Из сопутствующих видов наиболее обычны полынь австрийская (*Artemisia austriaca L.*), мятыник луковичный, пижма тысячелистниковая. Общее проективное покрытие не превышает 30-40%. Высота травостоя не более 15 см.

Сообщества с доминированием пижмы тысячелистниковой на индивидуальных территориях жаворонков представлены только одной ассоциацией – белополынно-ромашниковой. Из сопутствующих видов обычны келерия тонкая (*Koeleria cristata (L.) Pers.*), ферула каспийская, типчак (*Festuca valesiaca Gaudin.*). Высота травостоя здесь 13-15 см. Общее проективное покрытие до 40%.

В формации полыни австрийской также одна ассоциация – типчаково-полынковая. Видовая насыщенность не превышает 10 видов на 100 м². Помимо доминирующих видов здесь обычны грудница мохнатая (*Galatella villosa*), кермек (*Limonium sp.*), келерия тонкая. Общее проективное покрытие составляет 60-70%. Высота травостоя до 50 см. Выделяются два яруса: первый образован доминирующими злаками, кермеком (высота до 50 см), второй – полынком, ромашником, грудницей, однолетниками (высота до 25 см).

Сообщества с доминированием дерновинных злаков объединяются в пять формаций: овсяницы желобчатой, житняка пустынного (*Agropyron desertorum (Fisch. ex Link) Schult.*), ковыля Лессинга (*Stipa lessingiana Trin. et Rupr.*), бескильницы расставленной, мятыника луковичного.

Фитоценотическая классификация индивидуальных территорий жаворонков в опустыненной степи

Формации	Группы ассоциаций	Ассоциации
Кокпека (<i>Atriplex cana</i>)	Простые кокпечники	Кокпековая
Сарсазана шишковатого (<i>Halocnemum strobilaceum</i>)	Простые сарсазанники	Сарсазановая
Солероса европейского (<i>Salicornia perennans</i>)	Простые солеросники	Солеросовая
Полыни черной (<i>Artemisia pauciflora</i>)	Простые полынники	Чернополынная
	Полукустарничковые полынники	Белополынно-чернополынная Прутяково-чернополынная Камфоросмофо-чернополынная
	Злаковые полынники	Острецово-чернополынная
Полыни белой (<i>Artemisia lerchiana</i>)	Простые полынники	Белополынная
	Эфемероидные полынники	Мятликово-белополынная
	Полукустарничковые полынники	Чернополынно-белополынная Сураново-белополынная Лигабазисово-белополынная
Полыни австрийской (<i>Artemisia austriaca</i>)	Злаковые полыновники	Типчаково-полынковая
Пижмы тысячелистниковой (<i>Tanacetum achilleifolium</i>)	Полукустарничковые ромашничники	Белополынно-ромашниковая
	Злаковые ромашничники	Злаково-ромашниковая
Овсяницы желобчатой (<i>Festuca sulcata</i>)	Полукустарничковые типчатники	Ромашниково-типчаковая Полынково-типчаковая
	Злаковые типчатники	Житняково-типчаковая Острецово-типчаковая
Житняка пустынного (<i>Agropyron desertorum</i>)	Злаковые житнячники	Типчаково-житняковая
Ковыля Лессинга (<i>Stipa lessingiana</i>)	Злаковые ковыльники	Типчаково-ковыльная
Бескильницы расставленной (<i>Puccinellia distans</i>)	Простые бескильничники	Бескильницевая
Мятлика луковичного (<i>Poa bulbosa</i>)	Простые мятычники	Мятливая
	Полукустарничковые мятычники	Белополынно-мятливая Чернополынно-мятливая
Острецца (<i>Leymus ramosus</i>)	Простые остречники	Острецовская
	Полукустарничковые остречники	Белополынно-острецовская
	Злаковые остречники	Типчаково-острецовская
Грудницы мохнатой (<i>Linosyris villosa</i>)	Злаковые грудничники	Типчаково-грудницевая

Разнообразно на индивидуальных территориях жаворонков представлены сообщества типчаковой формации. Содоминантом типчака в большинстве случаев выступает полукустарничек пижма тысячелистниковая. Реже - полынок, острец, житняк пустынный. Общая видовая насыщенность – 25 видов на 100 м². Значительную роль в сложении травостоя играют келерия тонкая,

ковыль, полынь белая. Общее проективное покрытие достигает 40-50%. Высота травостоя составляет 24 - 26 см. Ярусность выражена. Первый ярус высотой до 50 см слагается доминантом и другими злаками - *Agropyron desertorum*, *Stipa*, *Koeleria cristata*. Второй ярус образуют содоминант и полукустарнички *Artemisia santonica L.*, *Artemisia lerchiana* (высота до 30 см). В образовании третьего яруса высотой до 10 см принимают участие разнотравье, эфемероиды и эфемеры.

Другие варианты дерновиннозлаковых степей представлены типчаково-житняковой и типчаково-ковыльной ассоциациями. Доминирует здесь ковыль Лессинга или житняк пустынный. Содоминантом выступает типчак. Количество видов в данных сообществах достигает 25 на 100 м². Помимо доминирующих двух видов встречаются также полукустарнички (*Artemisia austriaca*, *A.lerchiana*, *A.santonica*, *Kochia prostrata*), многолетники (*Achillea nobilis L.*, *Galatella villosa*, и др.), двулетники (*Melilotus officinale (L.) Pall*) и др., но они представлены в небольшом количестве и не играют заметной роли в сложении травостоя. Общее проективное покрытие 60 - 90%. Высота травостоя достигает 50 см. Можно выделить два яруса: в сложении первого принимают участие доминирующие виды (высота до 50 см), второй образован остальными видами (высота до 30 см).

В формации бескильницы одна ассоциация – бескильницевая. В бескильнике количество видов достигает 9. Наиболее обильны полынь белая, пetrosимония супротивнолистная (*Petrosimonia oppositifolia*) (Pall.) Litv.), сарсазан шишковатый, встречаются также кермек, солерос.

Формация мятылка луковичного включает три ассоциации – мятылковую, белополынно-мятылковую и чернополынно-мятылковую. Видовая насыщенность - 9 видов на 100 м². Помимо доминанта встречаются полынь черная, полынь белая, единично ромашник. Достаточно велик удельный вес сорных видов – клоповника сорного и клоповника пронзеннолистного (*Lepidium ruderale L.*, *L. perfoliatum L.*). Из эфемеров наиболее характерны *Ceratocephala falcata (L.) Pers.*, *Eremopyrum triticeum*. Общее проективное покрытие не превышает 30%. Вертикальная ярусность не выражена.

Сообщества с доминированием корневищных злаков представлены на индивидуальных территориях жаворонков формацией остреца. Содоминантом может выступать полынь белая или типчак. На долю остреца приходится 10-25% проективного покрытия. Видовая насыщенность – 11-13 видов на 100 м². В составе травостоя обычны кохия, ромашник, полынь черная, встречается житняк, ферула. Заметную роль играют мятылик луковичный, горец (*Polygonum sp.*), лебеда (*Atriplex sp.*). Общее проективное покрытие не более 35-45%. Высота травостоя составляет 38-40 см. Ярусность выражена четко. Первый ярус высотой 20-30 см образуют острец, типчак, полынь белая, ковыль, житняк. Второй ярус сложен ромашником, кохией, однолетниками и эфемероидами (высота до 20 см).

Формация грудницы мохнатой представлена одной ассоциацией – типчаково-грудницевой. Здесь помимо доминирующих видов большая роль принадлежит келерии тонкой, полыни белой. Обычны также житняк, мятылик

луковичный, лапчатка. Общее проективное покрытие составляет 50-60%. Высота травостоя до 30 см.

Литература

Белик В.П. Некоторые особенности формирования летнего населения жаворонков в лугово-степных ландшафтах юго-восточной Европы //Экология, 2000. № 9. Вып. 1-2. С. 86-101.

Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высш. шк., 1973. 384 с.

Коровин В.А. Динамика населения птиц степного агроландшафта в связи с изменениями в характере землепользования /Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков. Казань, 2001. С. 469-478.

Попенко В.М. Особенности распределения жаворонков в основных биотопах лесобережной степи Украины //Вестн. зоол. 1979. № 2. С. 40-44.

Тарасов А.О., Гребенюк С.И. Методы изучения растительности // Полевая практика по экологической ботанике. Саратов. 1981. С. 65-87.

УДК 631.8: 581.5

СОДЕРЖАНИЕ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В РАСТЕНИЯХ ГОРНЫХ ЛУГОВ АРМЕНИИ

Б. Х. Межунц

Центр эколого-ноосферных исследований НАН Армении, г. Ереван, Армения

Загрязнение окружающей среды значительно изменило естественный химический состав растений. Содержание тяжелых металлов в растениях обусловлено многочисленными факторами и, в отличие от основных питательных элементов, колеблется в очень широких пределах (Ковалский и др., 1971). Входя в состав ферментов, витаминов и других биологически важных соединений, некоторые тяжелые металлы активно участвуют в процессах метаболизма, в связи с чем их содержание определяется еще и потребностью отдельных видов, обусловленной их физиологико-биохимическими особенностями (Школьник, 1974). Важнейшими факторами накопления элементов являются также почвенно-климатические условия, содержание в почвах доступных для растений форм и др. (Агрохимическая характеристика почв СССР, 1965; Авакян и др., 1976; Беус и др., 1976).

Задачей наших исследований являлось изучение влияния почвенно-климатических факторов вертикальных поясов и индивидуальных особенностей растений Гегамского хребта на накопление и распределение Fe, Mn, Ti, Ni, Cu, Pb, Mo и В.

Материал и методика

Исследования проводились на кормовых угодиях сухостепного (пункт – Аван, 1300 м н.у.м.), лугово-степного (Элиджа, 2100 м) и альпийского (Спитак сар, 3000 м) поясов Гегамского хребта в Армении, которые характеризуются следующими средними почвенно-климатическими показателями:

сухостепной пояс – почва светло-каштановая, содержание гумуса – 2 – 3%, pH=7,4; климат сухой и умеренно-теплый, среднегодовая температура – 6 – 9°C, количество атмосферных осадков – 350 – 400 мм;

лугово-степной пояс – почва черноземовидная, гумус – 7 – 10%, pH=5,9; климат умеренно-влажный и холодный, среднегодовая температура – 4 – 8°C, осадки – 650 – 700 мм;

альпийский пояс – почва горно-луговая, гумус – 15 – 20%, pH=5,0; климат суровый с продолжительной зимой и коротким летом, максимальная температура воздуха 20°C, минимальная -42°C, осадки – 800 – 900 мм. Установлено (Авакян и др., 1976; Почвы Армянской ССР, 1976; Амирджанян и др., 1978; Ревазян, 2002), что обеспеченность исследуемых почв микроэлементами нормальная.

Объектами исследований служили лютик (*Ranunculus arvensis L.*), вика (*Vicia cracca L.*), одуванчик (*Taraxacum officinalis L.*), клевер (*Trifolium repens L.*), выонок (*Convolvulus arvensis L.*) и смешанные образцы злаков. Содержание микроэлементов в почвах и золе растений определялось методом количественного спектрального анализа в двухкратной повторности (Боровик-Романова, 1973).

Результаты и их обсуждение

Сравнение полученных данных содержаний химических элементов для растений-космополитов (одуванчик, клевер) показало, что с изменением высотной поясности снизу вверх содержание Fe, Mn, Ti, Ni в надземной части одуванчика и клевера закономерно возрастает (табл. 1). Содержание Mo или почти не меняется (одуванчик, злаки), или даже уменьшается (клевер). Это объясняется, очевидно, увеличением кислотности почв в этом же направлении в связи с чем подвижность Mo в почвах снижается, в противоположность остальным исследованным металлом, подвижность которых, наоборот, увеличивается.

Таблица 1.

Содержание тяжелых металлов в растениях (мг/кг сух. в-ва)

Пункты	Fe	Mn	Ti	Ni	Cu	Pb	Mo	B
Одуванчик								
Аван (1300 м)	257 1000	20 35	54 169	0.8 3.5	5.6 25	1.4 4.6	0.4 0.6	28 52
Элиджа (2100 м)	412 416	31 26	170 151	3.1 4.2	12 8.7	0.6 0.6	0.7 0.3	30 28
Спитак сар (3000 м)	3268 1230	224 230	930 260	17 14	40 57	16 3.3	0.5 0.3	86 56
Клевер								
Аван (1300 м)	202 414	19 18	39 90	0.8 2.5	13 20	17 11	3.1 25	36 19
Элиджа (2100 м)	192 600	22 25	74 135	1.8 3.2	5.9 13	1.0 0.7	1.0 0.4	34 34
Спитак сар (3000 м)	1045 782	92 69	124 92	7.0 6.9	17 13	3.7 1.2	0.01 0.05	67 78

Злаки							
Аван	241	40	80	1.4	21	2.0	3.9
(1300м)	2777	166	407	22	48	16	0.2
Элиджа	232	27	138	1.4	10	0.9	2.2
(2100 м)	2990	364	1430	29	47	11	0.8
Лютик							
Аван (1300 м)	296	18	76	0.8	7.1	1.6	0.2
	2706	170	418	12	27	9.6	2.8
Вьюнок							
Аван (1300 м)	1144	32	177	3.6	13	1.9	0.4
	1040	44	156	3.3	10	1.1	0.2
Вика							
Элиджа	123	17	30	3.4	6.4	1.0	0.2
(2100 м)	1700	68	49	18	26	2.5	2.0

Примечание: в числителе – надземная часть, в знаменателе – корни.

Содержание исследованных элементов в надземной части и в корнях колеблется в широких пределах. Так, в надземной части растений одуванчика содержание Fe варьирует до 13 раз, а Ni и Pb соответственно в 21 и 27 раз; в растениях клевера большие колебания отмечаются для свинца – до 18 раз. Однако, наибольшие колебания отмечаются для Mo (до 500 раз, корни клевера). Различия в содержании элементов по поясам больше, чем по видам растений. Параллельно с увеличением содержания элементов в растениях по вертикальной поясности изменяется также характер их распределения по частям растений (табл. 2).

Таблица 2.
Соотношение элементов в системе надземная часть/корни

Пункты	Fe	Mn	Ti	Ni	Cu	Pb	Mo	B
Одуванчик								
Аван	0.26	0.57	0.32	0.22	0.23	0.30	0.72	0.54
Элиджа	1.0	1.2	1.1	0.74	0.64	0.92	2.0	1.1
Спитак сар	2.7	1.0	3.5	1.2	0.70	4.7	1.7	1.5
Клевер								
Аван	0.49	1.1	0.43	0.34	0.66	1.6	0.12	1.9
Элиджа	0.32	0.86	0.55	0.56	0.45	1.5	2.3	1.3
Спитак сар	1.3	1.3	1.4	1.0	1.3	3.1	-	0.85
Злаки								
Аван	0.09	0.24	0.20	0.07	0.43	0.13	19.0	2.2
Элиджа	0.08	0.07	0.10	0.05	0.22	0.08	2.8	0.46
Лютик								
Аван	0.11	0.11	0.18	0.07	0.26	0.16	0.08	0.26
Вьюнок								
Аван	1.1	0.70	1.1	1.1	1.2	1.7	2.9	1.1
Вика								
Элиджа	0.07	0.24	0.06	0.19	0.25	0.39	0.10	0.10

Примечание: высота пунктов над уровнем моря приведена в табл. 1.

В растениях сухостепи (Аван) элементы предпочтительнее накапливаются в корнях (за исключением Mo), а в альпийском поясе – в надземной части растений. То есть, в сухостепном поясе распределение элементов в растениях носит в основном акропетальный характер, в лугово-степном оно мало отличается от сухостепного или несколько сдвигается в сторону более равномерного распределения, а в альпийском – носит более выраженный базипетальный характер.

В экологическом аспекте исследование содержания свинца как одного из наиболее опасных загрязнителей окружающей среды представляет большой интерес. Мы обратили внимание на необычно высокое содержание свинца в надземной части исследованных растений, в некоторых случаях (Спитак сар – одуванчик, Аван – клевер) даже превышающее содержание бора (Элиджа – злаки) или соразмерное с ним (Аван – злаки). Высокие концентрации свинца в почвах и растениях в Армении установлены также в других исследованиях (Ревазян, 2002).

По коэффициенту биологического поглощения (КБП) растениями бор относится ко второй группе – "сильно накапляемых" элементов ($n=10n$), а свинец (КБП=0,5-0,0n) – к пятой группе – "слабого и очень слабого захвата" (Перельман, 1989). Полученные нами данные показывают (табл. 3), что величины КБП свинца в исследованных растениях колеблются в пределах 0,5- n , достигая до 14,0, что в половине случаев даже превосходит КБП бора. Это позволяет нам расположить свинец не ниже третьей группы – "слабого накопления и среднего захвата". В то же время величины КБП бора в изученных растениях (5,6 – 57,0) близки к литературным данным. Причины такого перехода свинца из пятой группы в третью и соразмерность величин КБП его с бором мы не можем объяснить ничем иным, как глобальной загрязненностью среды свинцом. Если в слое 0 – 20 см величины содержания Pb не превышают предельно допустимые концентрации его в почвах (0,002%), то, по нашим еще неопубликованным данным, в верхнем задерненном слое почвы его содержание даже в горно-луговой почве г. Арагац, значительно удаленной от очагов загрязнений, составляет 0,01%. Свинец в почвах малоподвижен, благодаря чему преимущественно накапливается в верхнем небольшом слое почвы, который может разноситься ветром с пылью на большие расстояния, покрывая, естественно, и растения. Свинец труднее мигрирует также и в растениях – из корней в надземную часть. Большое содержание свинца в надземной части исследуемых растений следует объяснить его внекорневым проникновением.

Таблица 3.

Величины КБП свинца и бора для некоторых
растений Гегамского хребта

Пункты	Содержание в почве, мг/100г		Содержание в золе растений, мг/100г		КБП	
	Pb	B	Pb	B	Pb	B
Одуванчик						
Аван	1.0	3.2	1.4	28	1.4	8.7
Элиджа	1.0	3.7	0.6	30	0.6	8.0
Спитак сар	1.1	2.9	16	86	14	29
Клевер						
Аван	1.8	1.6	17	36	9.3	23
Элиджа	0.5	1.4	1.0	34	2.0	24
Спитак сар	1.1	2.9	3.7	67	3.4	23
Злаки						
Аван	1.0	2.2	2.0	27	2.1	12
Элиджа	0.6	1.8	0.9	10	1.5	5.6
Лютик						
Аван	0.8	2.5	1.6	19	2.1	7.7
Вьюнок						
Аван	0.8	2.5	1.9	31	2.5	13
Вика						
Элиджа	0.6	1.8	1.0	31	1.7	17

Примечание: высота пунктов над уровнем моря приведена в табл. 1.

Выходы

Исследование позволило выявить ряд закономерностей в накоплении тяжелых металлов в растениях в связи с вертикальной поясностью и установить характер их распределения по органам независимо от высотных поясов. Установлено, что вариабельность в содержании элементов в растениях по поясам больше, чем по конкретным видам растений. При этом, в сухостепной зоне большинство исследованных элементов накапливается в корнях, а в альпийской зоне — в надземной части растений. Обнаружены высокие концентрации свинца в надземной части изученных растений и высокие величины КБП растениями, что возможно связано с внекорневым проникновением элемента. Полученные данные могут быть использованы при оценке питательной ценности и регулировании режима микрозлементного питания кормовых растений природных пастбищ и сенокосов.

Литература

Авакян Н.О., Амирджанян Ж.А., Абазян С.П., Хачатрян А.С. Предварительные предельные числа содержания подвижных микроэлементов в

почвах Армянской ССР // Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ Армении. Ереван, 1978. Том 13. С. 223 – 228.

Агрохимическая характеристика почв СССР. / Под ред. А.В.Соколова и Э.И.Шконде. М., 1965. 320 с.

Амирджанян Ж.А., Саядян И.В., Буниатян К.О. Формы соединений меди и марганца и их превращения в некоторых почвах Армянской ССР. // Тр. Ин-та почвоведения и агрохимии МСХ Армении. Ереван, 1978. Том 13. С. 237 – 241.

Беус А.А., Грабовская Л.И., Тихонова Н.В. Геохимия окружающей среды. М., 1976. 248 с.

Боровик-Романова Т.Ф. Спектральное определение микроэлементов в растениях и почвах. М., 1973. 112 с.

Ковальский В.В., Раецкая Ю.И., Грачева Т.И. Микроэлементы в растениях и кормах. М., 1971. 233 с.

Перельман А.И. Геохимия. М., 1989. 528 с.

Почвы Армянской ССР. / Под ред. Э.А. Эдиляна, Г.П. Петросяна, Н.Н. Розова. Ереван, 1976. 383 с.

Ревазян Р.Г. Биогеохимическая цикличность как функциональный критерий устойчивости экосистем: Автореф. дисс. д-ра геогр. наук. Ереван, 2002. 54 с.

Школьник М.Я. Микроэлементы в жизни растений. Л., 1974. 324 с.

УДК 581.524:636.6

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ НАЗЕМНОГНЕЗДЯЩИХСЯ ВИДОВ ПТИЦ В ЛЕСНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВАХ

Т.Н. Давиденко, В.В. Пискунов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

При выборе подходящих участков обитания для лесных видов птиц важную роль играют особенности структуры и видового состава растительных сообществ, определяющие многие свойства местообитаний в целом.

Обыкновенный соловей (*Luscinia luscinia L.*) и зарянка (*Erithacus rubecula L.*) - экологически близкие виды (Преображенская, 1998). На значительной части ареалов эти виды существуют в разных местообитаниях, а в пределах водораздельных лесов Приволжской возвышенности встречаются совместно. Заселение видами одних и тех же местообитаний связано с наличием растительных сообществ, структурно пригодных как для обитания соловьев, так и для зарянок.

В условиях совместного обитания соловья и зарянки интересно определить экологически значимые для видов параметры растительных сообществ, а также проследить, по каким характеристикам в пределах одного типа местообитаний возможно экологическое разделение видов в контексте структурной организации фитоценозов.

Как показал анализ литературных источников, экологические требования видов к особенностям местообитаний неодинаковые. Наибольшая плотность гнездования соловьев отмечается в лиственных лесах, в зарослях кустарников вдоль речек и родников. Одним из основных требований к территории является наличие скрывающих птицу зарослей влаголюбивых трав, под пологом которых оставалось бы свободное пространство для сбора корма. Растениями-индикаторами наиболее оптимальных местообитаний служат крапива двудомная, сныть обыкновенная, ландыш майский (Симкин, Штейнбах, 1984). Зарянки заселяют лиственные и смешанные леса, но наибольшая плотность гнездования отмечена в высокостволовых хвойных и лиственно-хвойных лесах при наличии густого подлеска и высокого, но не густого травостоя. Гнездовые территории чаще всего расположены на участках с низким подлеском и равномерно распределенным травостоем из мезофитных видов, характерно также наличие завалов валежника и крупных поваленных стволов деревьев (Симкин, 1990).

Нами было выявлено наличие двух основных типов местообитаний соловья – лесного и кустарникового, в пределах которых вертикальная и горизонтальная структуры растительных сообществ варьируют в широких пределах. В кустарниковых сообществах соловьи предпочитают поселяться среди густых зарослей вишни степной и терна, в лесных фитоценозах занимают участки с невысоким густым подростом, под пологом которого развит покров из мезофитных видов трав (Пискунов, Давиденко, 2003).

В лесных растительных сообществах большая часть индивидуальных территорий изучаемых видов располагалась в нижних частях склонов балок, к которым приурочены лиловые леса с небольшой долей участия других пород. В видовом составе растительных сообществ на участках обитания видов значительных различий выявлено не было. И на участках соловьев, и на участках зарянок в подросте доминирует липа или клен платановидный, подлесок образуют бересклет и лещина. В травяном ярусе доминирует сныть обыкновенная, обильны крапива двудомная, ландыш, звездчатка ланцетолистная. Травяной ярус представлен небольшим числом видов, с абсолютным преобладанием мезофитов.

Исследования особенностей структуры растительных сообществ на индивидуальных территориях соловьев и зарянок включали описание ряда фитоценотических параметров. Количественные характеристики параметров представлены в табл. Наибольшей вариабельностью на участках соловья характеризуются высота подроста и подлеска, а для зарянки – густота подлеска. Наиболее стабильна во всей серии участков мощность лесной подстилки.

По обобщенным данным со всех участков построены профили растительности, отражающие характерные особенности вертикальной и горизонтальной структуры (рис. 1). Для соловья характерно расположение участков в сообществах с густым высоким травостоем, относительно невысокими, но густыми подростом и подлеском и высоким древостоем. Наибольшее проективное покрытие отмечено на высотах 0 - 0,2 м, 0,2 - 0,5 и 1,0-1,5 м. Участки обитания зарянки характеризуются густым, но относительно

Характеристика фитоценотических параметров на участках
обитания соловья и зарянки

Фитоценотические параметры	Участки соловья			Участки зарянки		
	X	S _x	min-max	X	S _x	min-max
Густота древостоя, экз./га	598,7	25,9	321-1020	620,0	19,9	311-933
Диаметр стволов древостоя, см	19,0	0,2	9,8-48,2	19,9	0,4	9,1-39,9
Высота древостоя, м	16,6	2,1	12,3-19,8	16,3	2,1	10-19,7
Покрытие крон, %	48,2	12,6	16,0-67	48,7	15,2	24-82
Густота подроста, экз./га	653,2	55,2	213-1943	971,4	48,3	220- 1850
Диаметр стволов подроста, см	1,9	0,09	1,1-4,8	2,1	0,10	1,3-5,0
Высота подроста, м	1,9	1,8	0,6-6,9	3,4	0,5	1,6-4,5
Густота подлеска, экз./га	492	48,3	60-1632	164	45,9	0-1422
Диаметр стволов подлеска, см	1,1	0,1	0,1-2,1	1,3	0,20	0,2-2,5
Высота подлеска, м	1,5	0,2	0,7-3,4	1,1	0,1	0-2,2
Высота травостоя, м	0,6	0,1	0,2-1,2	0,3	0,2	0,2-0,8
Покрытие травостоя, %	72,7	10,1	50-88	43	12,9	30-87

Примечание: X – средняя арифметическая. S – ошибка средней, min-max – пределы варьирования

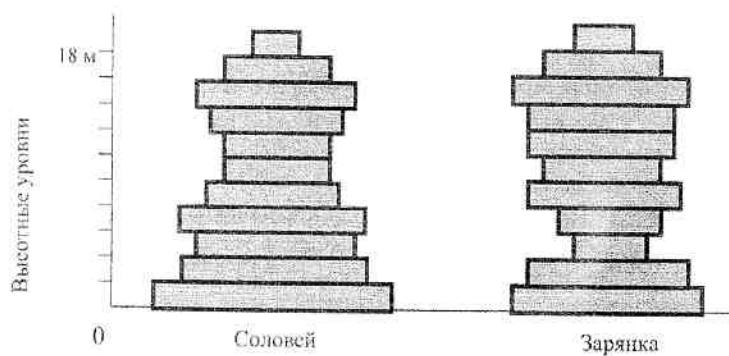


Рисунок 1 - Профильная характеристика структуры растительных сообществ на участках обитания соловья и зарянки

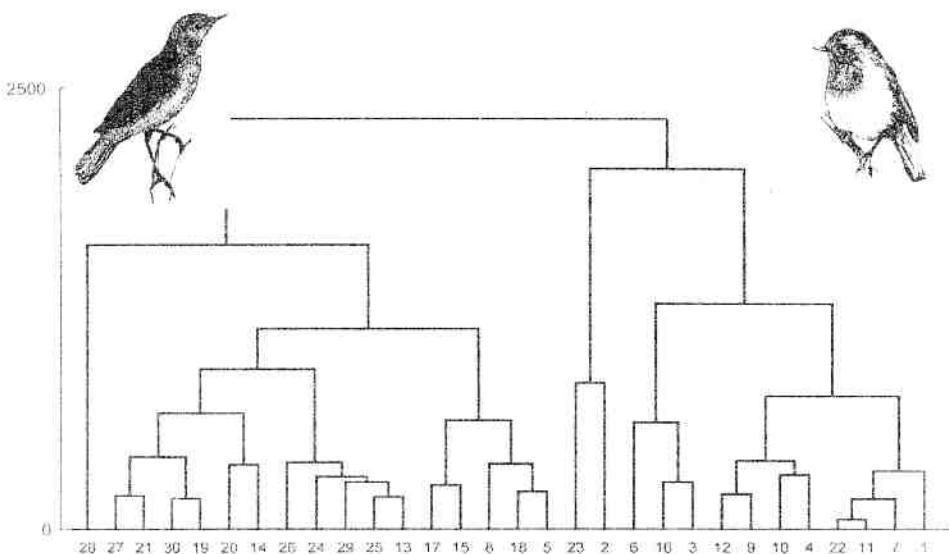


Рисунок 2 - Кластерная диаграмма, объединяющая участки обитания зарянок (1-15) и соловьев (16-30) по сходству фитоценотических параметров

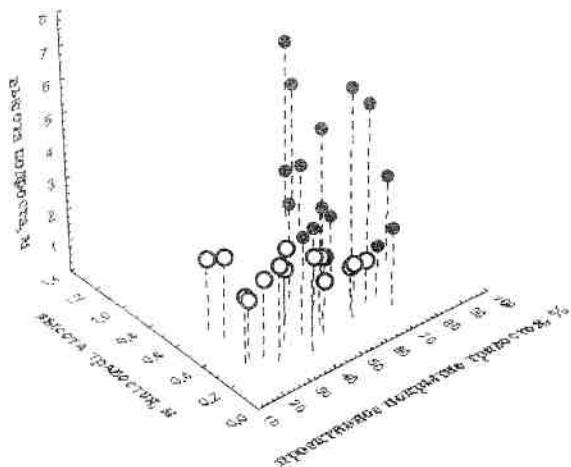


Рисунок 3. - Распределение участков обитания соловья и зарянки в пространстве трех значимых факторов структуры местообитаний; O - зарянка, ● - соловей

невысоким травостоем, разреженным подлеском, невысоким, но густым подростом и высоким древостоем. На высотах 0 - 0,2 м, 0,2 - 0,5 и 12,0 м отмечено самое высокое проективное покрытие растений. Наибольшие отличия в структуре растительных сообществ на участках соловья и зарянки наблюдаются в нижних ярусах (0,5-3 м).

На основе полученных данных по характеристике фитоценотических параметров была построена система классификации местообитаний видов с использованием кластерного анализа (рис. 2). Построение кластерной диаграммы показало разделение всех включенных в анализ участков на две крупные группы. В первую группу вошли тринадцать участков соловья и три - зарянки. Вторую составляют десять участков зарянки и три участка соловья. Такое разделение свидетельствует о наличии ряда особенностей структуры местообитаний, которые определяют различия между участками соловьев и участками зарянок.

Для выявления параметров фитоценозов, оказывающих наибольшее влияние на пространственное разделение участков обитания соловьев и зарянок был использован дискриминантный анализ. По результатам анализа наибольшее расхождение видов в пространстве структуры растительных сообществ наблюдается по высоте подроста, проективному покрытию и высоте травостоя. Классификационная матрица, построенная по этим данным, дает возможность определения принадлежности участков обитания с известными параметрами растительности к тому или иному виду с высокой степенью точности (100 % для соловья и 93,3% для зарянки). Уравнение дискриминантной функции имеет вид:

$$y = -84,9 - 14,3x_1 + 7,5x_2 + 6,1x_3 \text{ для зарянки}$$

$$y = -92,5 - 11,4x_1 + 7,7x_2 + 5,6x_3 \text{ для соловья, где } x_1 - \text{высота травостоя, } x_2 - \text{высота подроста, } x_3 - \text{проективное покрытие травостоя.}$$

По сравнению с участками обитания зарянок, местообитания соловьев характеризуются значительно более высокими показателями покрытия и высоты травостоя и высоты подроста (рис. 3).

Таким образом, возможность существование экологически близких видов - обыкновенного соловья и зарянки - определяется, во-первых, разницей в используемом спектре представленных местообитаний, а во-вторых, в условиях совместного обитания, - разницей в структурных особенностях занимаемых участков. Из всего спектра представленных лесных местообитаний соловей и зарянка используют совместно лишь немногие, при этом наибольшая плотность гнездования видов наблюдается в листвняках. И соловей, и зарянка заселяют участки, в травяном покрове которых доминируют сныть обыкновенная или крапива двудомная. Были выявлены видовые предпочтения в использовании структурных особенностей местообитаний. Соловьи предпочитают поселяться на участках леса с густым, высоким травостоем и высоким подростом. Для участков зарянок характерно меньшее проективное покрытие травостоя и меньшая высота подроста.

Литература

Джонгман Р.Г., Тер Браак С.Д. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М., 1999. 330 с.

Пискунов В.В., Давиденко Т.Н. Структура растительных сообществ на участках гнездования обыкновенного соловья в лесопарковой зоне г. Саратова // Бюлл. бот сада СГУ. 2003. -С. 77-89.

Подольский А.Л. К методике описания среды обитания в количественных экологических исследованиях птиц лесных биогеоценозов. Саратов, 1988. 59 с. Деп. в ВИНИТИ 17.06.88, № 4789-В88.

Преображенская Е.С. Экология воробьиных птиц Приветлужья. 1998. 201с.

Симкин Г.Н. Певчие птицы. М., 1990. 339 с.

Симкин Г.Н., Штейнбах М.В. Акустическое поведение и пространственно-этологическая структура поселений восточного соловья // Орнитология. М. 1984. Вып. 19. С. 135-145.

Соколов Л.В. Филопатрия и дисперсия птиц // Труды зоологического ин-та. 1991. Вып. 230. 232 с.

Erdelen M. Bird communities and vegetation structure: 1. Correlations and comparisons of simple and diversity indices // Oecologia. 1984. Vol. 61. P. 277-284.

James F.C., Shugart H.H. A quantitative method of habitat description//Aud. Field Notes. 1970. Vol. 24. P. 727-736.

Tomaloje L. The combined version of the mapping method//Bird census work and nature conservation/ Ed. by H.Oelke. Gottingen. 1980. P. 92-106.

УДК 616.981.452(471.45+471.46+471.50):599.322.2

**ВЛИЯНИЕ РОЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МАЛОГО СУСЛИКА
SPERMOPHILUS PYGMAEUS (RODENTIA, SCIURIDAE) НА ЛАНДШАФТЫ
СЕВЕРНОГО И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ**

¹Н.В. Попов, ¹А.И. Удовиков, ²В.А. Болдырев

¹Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», г. Саратов

²Саратовский государственный университет им Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Роющая деятельность сусликов вызывает значительную трансформацию растительных сообществ экзогенного (зоогенного) характера на больших участках вследствие существенных изменений физических и химических свойств почво-грунтов. Это воздействие закономерно увеличивается с возрастом поселений зверьков. В связи с этим, и вследствие далеко неодновременного заселения различных географических ландшафтов, результаты роющей активности сусликов имеют значительные зонально-географические особенности и различия.

В настоящем сообщении обобщены материалы, полученные при проведении в 1976-2004 гг. паспортизации Прикаспийского Северо-Западного, Прикаспийского песчаного, Волго-Уральского степного, Зауральского степного, Урало-Эмбенского пустынного природных очагов чумы, расположенных в пределах Северного (Уральская, Атырауская, Актюбинская

области Республики Казахстан) и Северо-Западного Прикаспия (Республика Калмыкия, Республика Дагестан, Астраханская область). Кроме того, использованы полевые материалы с территории Ставропольского края, Саратовской и Волгоградской областей РФ. В частности обработаны данные 8500 сборов образцов растений, собранных на курганчиках и в норах, разновозрастных поселений малого суслика в наиболее типичных местообитаниях этого вида в зональных условиях степей, полупустыни и северной пустыни.

Названия видов приводятся по П.Ф. Маевскому (1964) с изменениями по сводке С.К. Черепанова (1995).

Полученные результаты обработки полевых сборов позволили заключить, что возникающие и молодые поселения малого суслика, расположены, в основном, у границы ареала этого вида, где он появился совсем недавно (не более 20 – 50, максимально 70 лет назад) и расселяется в настоящее время. Курганчики здесь находятся на начальной стадии формирования и представляют собой небольшие по объёму выбросы земли (не более 1,0 – 1,5 м в диаметре и 8 – 15 см высоты), почти не изменяющие микрорельеф. Причем в степной зоне Предкавказья и на севере ареала, в Донецко-Донском районе, в Саратовском Приволжье и Заволжье возникающие курганчики, как правило, покрыты растительностью. Так, здесь весьма обычны костер растопыренный (*Bromus squarrosum*), икотник (*Berteroa incana*), эбелек (*Ceratocarpus arenarius*), бассия очитковидная (*Bassia sedoides*) и некоторые другие виды.

В целом, в степных зональных условиях возникающие и молодые сусликовины являются экологическими руслами расселения некоторых полупустынных и даже пустынных видов растений на север и резерватами рудеральной растительности.

Средневозрастные поселения сусликов расположены преимущественно в более глубинных частях ареала, в основном, в северной части подзоны южных степей, местами (Саратовское Нижнее Приволжье) соседствуя даже с лесостепью. Курганчики в этих поселениях уже вполне сформированы. Вследствие более крупных размеров (2,0–2,5 м в диаметре при 20–25 см высоты), они довольно заметно воздействуют не только на распределение и характер растительности, но и на микрорельеф. Наряду с довольно большими выбросами свежей земли около вновь расчищаемых или только что вырытых новых нор, есть участки, заросшие как перечисленными выше однолетниками (первая стадия внедрения растительности), так и растениями уже других биологических типов. В частности, на таких курганчиках начинают значительно чаще встречаться черная полынь (*Artemisia pauciflora*), полынь белая (*A. lerchiana*), полынок (*A. austriaca*) и прочие, более южные и полупустынные виды. В Саратовском Приволжье, где средневозрастные поселения сусликов ближе всего подходят к границам ареала этого вида, уже почти достигая зоны лесостепи, на сусликовинах нередко пышно развивается, кроме названных выше полыней и других многолетников, также острец (*Leimus ramosum*).

В предгорной степи Кавказа (южные склоны Терского хребта), где участки средневозрастных поселений тоже находятся совсем недалеко от границы ареала, курганчики сурчиков нередко покрываются более густым, чем вокруг, покровом растительности из свинороя (*Cynodon dactylon*), тысячелистника (*Achillea nobilis*), ясменника (*Asperula humifusa*), а также обычными однолетними сорняками: дескурайней, липучкой, местами – эбелеком.

В ещё большей степени микрорельеф, состав почвы и растительность изменены в старых поселениях сурчиков, свойственных преимущественно средним частям ареала, где сурчики живут очень давно, уже не одно столетие. Курганчики в этих поселениях крупные (до 3,0-3,5 м в диаметре и 30-35 см высоты). На таких сурчиковинах, кроме уже упоминавшихся видов, обычно хорошо развиваются и другие виды однолетников, вообще лучше вегетирующие на свежеразрыхленных участках у нор. Многие курганчики характеризуются так же хорошим развитием многолетних видов растений, типичных и для зональных ландшафтов конкретных географических районов, но вне поселений сурчиков произрастающих не так пышно. В южной степи Саратовского Заволжья (междуречье Большого Иргиза, Большого и Малого Узеней) к таким видам относятся: типчак, тырсык (*Stipa sareptana*), белая и черная польни.

Наибольшие изменения претерпевает ландшафт в очень старых и древних поселениях малых сурчиков. Эти поселения приурочены к историческим центрам формирования и развития ареала данного грызуна, расположенным преимущественно в центральной и северной частях полупустыни и на южной окраине южной степи (Ергени, Донецкий кряж, предгорный Дагестан и др.). Многовековая роющая деятельность сурчиков в этих поселениях, возникших несколько тысяч лет назад, уже весьма существенно повлияла на весь облик окружающей территории.

Очень крупные (до 4,0-4,5 и 5,0 м в диаметре и 40 – 50 см высоты) курганчики, напоминающие в общем небольшие сурчины, совершенно изменяют рельеф и обуславливают хорошо выраженную микрокомплексность растительного покрова, формируя чрезвычайно своеобразный, типично зоогенный «сурчиковый» ландшафт.

В прежнее время, до земледельческого освоения степей, этот ландшафт, как известно, господствовал на обширных пространствах Предкавказских (Калмыцких) степей севернее Маныча и в Заволжских целинных степях. В настоящее время, вследствие интенсивной распашки степей и даже окраин полупустыни, подобные поселения сурчиков сохранились далеко не везде и уже не имеют сплошного распространения на больших пространствах. Однако крупные ещё участки полупустыни и южной степи с типично сурчиковым ландшафтом и теперь можно видеть в Калмыцкой степи к востоку от Ергеней (от Малых Дербет и Черного Яра до Маныча), в Заволжье (Новоузенский район Саратовской области, территория от Паласовки до озера Эльтон в Волгоградской области).

Растительность курганчиков очень старых и древних поселений сусликов весьма разнородна по своему составу в разных географических районах в зависимости от их зонального расположения. Неоднородна она и в зависимости от состояния самих сусликовин, прежде всего — от степени освоенности их зверьками. По вопросу об общих изменениях ландшафта роющей деятельностью сусликов имеются довольно многочисленные, но нередко противоречивые литературные данные (Формозов, 1929; Воронов, 1954; Мамонтов, 1957; Ходашева, Динесман, 1961).

Растительность на курганчиках древних и очень старых поселений представлена преимущественно многолетниками (однолетники, сорные виды и эфемеры появляются преимущественно в местах более свежих или недавних выносов почвы). Среди многолетников преобладающее значение имеют сложноцветные (прежде всего полыни, ромашки и др.), злаки (тигичак, ковыли), затем — маревые (прутняк, некоторые солянки) и др.

Из маревых на южной окраине степи в Предкавказье на курганчиках многочислен ит segregation (*Anabasis aphylla*). Этот типичный полукустарничек северной пустыни, встречающийся там очень обильно и нередко образующий обширные сообщества вместе с серой полынью (*Artemisia terra albae*), по мере продвижения в менее аридных экологических условиях, становится все более спорадическим. За пределами полупустыни он уже редок и в южных степях европейской части России (Восточное Предкавказье) произрастает почти исключительно на курганчиках сусликов, где находит для себя благоприятные условия из-за выноса на поверхность более засоленных нижних слоев грунта.

Большинство исследователей считает, что суслики своей роющей деятельностью, в конечном итоге, все же способствуют некоторому рассолению (мелиорации) почв, благодаря чему и растительность на курганчиках со временем приобретает более "остепненный" характер. Следовательно, суслики способствуют некоторому оstepнению всего ландшафта той территории, на которой они поселились (Формозов и др., 1954; Абатуров, Зубкова, 1970; Залетаев, 1976).

Вместе с тем ряд авторов, исходя из того, что суслики очень часто предпочитают устраивать норы на солонцах, полагают, что эти грызуны своей роющей деятельностью ухудшают почвенные условия (Щеглов, 1926; Новиков, 1936; Вадонина, 1961) и даже являются в значительной степени виновниками расширения площадей солонцов с сопутствующей им ксерофильной растительностью (Ковда, 1937; Мамонтов, 1957; Зубкова, 1971; Киселева, 1978). Наблюдения в древних поселениях сусликов, т.е. там, где грызуны живут наиболее длительное время и где последствия их роющей активности должны сказываться на ландшафте с наибольшей силой, говорят о том, что процесс изменения растительности на сусликовинах имеет, как отмечалось выше, различный характер даже в одном и том же поселении в зависимости от заселенности курганчиков зверьками.

На обитаемых курганчиках, где суслики часто переделывают старые и устраивают новые норы, вследствие постоянного выноса засоленных подпочвенных слоев, растительность имеет более ксерофильный

полупустынный и иногда даже пустынный облик. Естественно, что в более молодых поселениях, из-за большого удельного веса свежевыброшенных порций земли на мелких курганчиках, этот ксерофильный фон растительности сусликовин бывает выражен еще более отчетливо.

В древних поселениях обитаемые курганчики чаще всего бывают покрыты более густым, а, главное, обычно и более высоким травостоем, состоящим в основном из черной и морской полыней. Нередко сусликовины густо зарастают ромашником (*Tanacetum achilleifolium*). В особенности это характерно для восточных склонов Ергеней и соседней с ними низменной Калмыцкой степи. Часто, как отмечено выше, на заселенных курганчиках встречаются также итисек, бывает довольно много прутняка и некоторых других видов растений.

Брошенные же (необитаемые) курганчики, вследствие процесса рассолонения, лучшего увлажнения (в более густой растительности сусликовин задерживается больше снега) и лучшего удобрения почвы органическими остатками, напротив обильно зарастают степными растениями. На необитаемых холмиках чаще всего господствуют ковыли (*Stipa capillata*, *St. sareptana*, *St. lessingiana*) и типчак.

Благодаря лучшему развитию этих растений сравнительно с окружающей степью, подобные холмики сусликов представляют собой пятна растительности мезофильного характера. Роль таких "очажков" концентрации влаголюбивых видов растений для изменения общего облика ландшафта в направлении его оstepнения нельзя недооценивать, ввиду многочисленности сусликовин на единицу площади, довольно значительной величины самих курганчиков в древних и очень старых поселениях малого суслика и обширности территорий, занятых названными возрастными типами поселений данного грызуна на европейской части Юго-Востока России.

Таким образом, наблюдается чёткая функциональная взаимозависимость между возрастными и пространственными характеристиками поселений малых сусликов и структурой фитоценозов, которые динамически меняются, в первую очередь, в связи с глобальные климатическими изменениями.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук профессору М.А. Березуцкому за помошь в идентификации растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-04-48205).

Литература

Абатуров Б.Д., Зубкова Л.В. Изменение малыми сусликами почв полупустыни Заволжья // Средообразующая деятельность животных. М., 1970. С. 77 – 78.

Воронов А.Г. Влияние грызунов на растительный покров пастбищ и сенокосов // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. АН СССР, 1954. С. 341 – 355.

Залетаев В.С. Жизнь в пустыне. М., 1976. 272 с.

Зубкова Л.В. Влияние выбросов малых сусликов на химические свойства солончаковых солонцов глинистой полупустыни Заволжья // Почвоведение. 1971. № 4. С. 117-123.

Киселева Н.К. Вековые изменения уровня Каспия и эволюция биогеоценозов прилежащих равнин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 38 с.

Ковда В.Д. Почвы и микрорельеф Каспийской низменности. Солончаки и солонцы. М., 1937. 178 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Мамонтов И.М. О возможности образования постоянных поселений малого суслика в условиях древесно-кустарниковых зарослей // Грызуны и борьба с ними. Саратов, 1957. Вып. 5. С. 457 - 461.

Формозов А.Н. Скотобой и его значение для степной фауны и борьбы с вредителями // Природа. 1929. №11. С. 990 - 992.

Формозов А.Н., Ходашева К.С., Голов Б.А. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междуречья Волго - Урал // Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР. М., 1954. С. 331 - 340.

Ходашева К.С., Динесман Л.Т. Роль малых сусликов в формировании комплексного почвенного покрова в глинистой полупустыне Заволжья // Почвоведение. 1961. №1. С. 68 - 76.

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

УДК 616.981.452

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ МАЛОГО СУСЛИКА *SPERMOPHILUS PYGMAEUS* (RODENTIA, SCIURIDAE) В ЗОНАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СТЕПЕЙ И ПОЛУПУСТЫНЬ СЕВЕРНОГО И СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ

¹Н.В.Попов, ¹А.И. Удовиков, ²В.А. Болдырев

¹Российский научно-исследовательский противочумный институт «Микроб», г. Саратов

²Саратовский государственный университет им Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Питание малого суслика изучено недостаточно, несмотря на обширную литературу по экологии этого грызуна. Более подробные сведения по данному вопросу имеются только для целинных территорий зоны полупустыни и южной степи в Западном Казахстане, в Заволжье, отчасти на правобережье Нижней Волги. Здесь экология питания этого грызуна были посвящены специальные исследования (Формозов, Воронов, 1939; Бутовский, 1960). Во всей же остальной части ареала особенности питания малого суслика известны лишь в самых общих чертах. Это относится к большинству районов степной зоны (Схоль, 1956; Мокеева, Схоль, 1958) и северной пустыни (Никитина, 1952, Варшавский и др., 1959, 1962). Список растений, которыми питается малый суслик и включающий около 60 видов (Исмагилов, 1969), далеко не полный.

В настоящем сообщении обобщены материалы, полученные при исследовании ряда природных очагов чумы, расположенных в пределах Северного (Уральская, Атырауская, Актюбинская области Республики Казахстан) и Северо-Западного Прикаспия (Республика Калмыкия, Республика Дагестан, Астраханская область) а так же, собранные на территории Ставропольского края, Саратовской и Волгоградской областей РФ. Всего проанализировано около 9000 образцов растений, собранных на курганчиках и в норах разновозрастных поселений малого суслика.

Названия видов приводятся по П.Ф. Маевскому (1964) с изменениями по сводке С.К. Черепанова (1995).

По типу питания этот грызун относится к зеленоядно-семеноядным животным. При этом в разные периоды активного цикла жизни удельный вес зеленых и концентрированных кормов в питании малого суслика далеко не одинаков, чем и обусловлены сезонные особенности кормового режима. Для первой половины активной жизнедеятельности вида характерно общее преобладание зеленой пищи, в более поздний период, при подготовке к залеганию в спячку, в рационе сусликов весьма существенно повышается удельный вес нажирочных кормов. Перед залеганием в спячку потребность в зеленых кормах у сусликов снова заметно повышается.

С учетом всех этих предварительных замечаний, общая картина питания и сезонные изменения кормового режима малого суслика в целинных местообитаниях ареала представляется в следующем виде.

В ранне-весенне время (на юге ареала конец февраля – начало марта, на севере – конец марта – начало апреля) важнейшая роль среди зеленых кормов малого суслика принадлежит мятылику луковичному (*Poa bulbosa*). Особенности и интенсивность развития названного, озимого по своей природе (Высоцкий, 1915), эфемероидного злака в очень большой мере определяют благоприятное состояние кормовой базы грызунов в рассматриваемое время. В тех зонально-географических условиях, где осеннее развитие мятылика имеет регулярный, практически ежегодный характер, суслики оказываются обеспеченными полноценным кормом сразу после выхода из спячки. Это имеет большое значение для всей последующей активной жизни грызунов, прежде всего в плане лучшего размножения популяции.

В наибольшей степени данному условию отвечают полупустынная зона и южная степь. В них наблюдается постоянная и часто весьма интенсивная осенняя вегетация мятылика, начинающаяся после обычных здесь в августе – сентябре дождей, всходы его зимуют в зеленом состоянии, новое развитие происходит ранней весной следующего года. Поэтому в полупустынных и на юге степной зоны ранней весной для сусликов почти всегда складывается хорошая или удовлетворительная трофическая обстановка.

Надо отметить, что преимущественное кормовое значение мятылика сохраняет и далее, в период интенсивной весенней вегетации растительности (конец марта – апрель – первая половина мая). Суслики кормятся листьями мятылика, а по мере их подсыхания, поедают соцветия, колоски которых с воздушными луковичками богаты питательными веществами. Эта

преобладающая трофическая роль остается за мятым и позднее (летом), когда суслики начинают использовать в качестве нажировочного корма уже его прикорневые луковички. Поэтому мятым можно с полным правом относить к первостепенным кормовым растениям малого суслика. Это неоднократно отмечалось в литературе (Формозов, Воронов, 1939; Варшавский, Крылова, 1962; Исмагилов, 1969).

Обилие мятыма при перевыпасе, в особенности на выгонах у селений служит (наряду с низкотравьем растительного покрова) одним из основных факторов, привлекающих сюда сусликов и способствующих увеличению их численности здесь (Бируля, 1936; Фенюк, 1937). Другим важным нажировочным кормом и одновременно также источником влаги являются луковицы различных геофитов, прежде всего, тюльпанов. В южной степи и полупустыне это — *Tulipa schrenkii*, *T. biebersteiniana*, кроме того — птицемлечник (*Ornithogalum narbonense*), дикие луки (*Allium lineare*, *A. rotundum*, *A. sphaerocephalum* и др.), гусиные луки (*Gagea bulbifera*, *G. pusilla*, *G. reticulata* и др.), в некоторых районах Сальских степей — крокус (*Crocus variegatus*), отчасти корневища степных ирисов (*Iris pumila*). Луковицы геофитов суслики добывают очень интенсивно и в перерасчете на 1 га, за день в различных местообитаниях могут выкопать от 221 до 457 луковиц тюльпанов и до 80% луковичек гусиных луков (Формозов, Воронов, 1939). В основе же рациона продолжают оставаться зеленые корма. Они составляют не менее 90% содержимого исследованных желудков сусликов. Помимо зелени мятыма луковичного суслики поедают вегетативные части других растений, в частности, побеги типчака (*Festuca sulcata*), калерии (*Koeleria gracilis*), житняков (*Agropyrum sibiricum*, *A. desertorum*, *A. pectiniforme*), пыреев (*Elytrigia repens*; местами в южной степи и полупустыне — *E. elongatum*), в полупустыне — полевички (*Eragrostis minor*), иногда — острецца (*Leymus ramosum*), в степной зоне — свинороя (*Cynodon dactylon*). Но, главным образом, грызуны используют многочисленные в середине весны эфемеры как злаки, так и крестоцветные, помимо них, отчасти, зонтичные и некоторые другие. Из эфемеровых злаков повышенный кормовой вес в это время приобретают мортуки (*Eremopyrum orientale*, *E. triticeum*) и костер (*Bromus squarrosus*), анизанта (*Anisantha tectorum*). Из крестоцветных растений в южной степи и в полупустыне большое кормовое значение для сусликов имеют: бурачок (*Alyssum desertorum* и в меньшей степени — *A. dasycarpum*), перечники или лепидиумы (*Lepidium perfoliatum*, а на выгонах в степной зоне — *L. ruderale*), в степи также веснянка (*Erophila verna*), местами на сорных участках — пастьба сумка (*Capsella bursa-pastoris*) и креплоплодник (*Euclidium syriacum*). Последнее растение привлекает сусликов благодаря более длительному сроку вегетации (до июня) и обильному разрастанию на выгонах у селений (Сальские степи, Ергени). Из лютиковых встречаются — рогоглавник (*Ceratocephalus orthoceros*) и частично — лютик степной (*Ranunculus illyricus*).

Суслики хорошо поедают у крестоцветных быстро созревающие семена, служащие уже и нажировочным кормом. Эта роль некоторых видов

крестоцветных эфемеров даже важнее их значения в качестве весенней зеленой пищи сусликов.

Среди эфемеров суслики в середине весны едят листья, отчасти соцветия, часто весьма обильной в местообитаниях этих грызунов осоки уральской (*Carex uralensis*), а также листья диких луков, тюльпанов.

Со второй половины весны (в разных частях ареала 2-я половина апреля – середина мая), особенно после окончания развития и массового усыхания мятыка и других эфемеров и эфемероидов, и, главным образом, с начала лета (со 2-й половиной мая) преимущественное значение в качестве зеленого и влажного корма для сусликов переходит к многолетним, долго вегетирующими стрежнекорневым, корнеотпрысковым, отчасти, корневищным и дерновинным видам растений. Это, прежде всего разные виды полыни, служащие постоянной пищей сусликов в летнее время (Фенюк, 1937; Формозов, Воронова, 1939).

В южной степи и полупустыне подобную роль играют черная (*Artemisia pauciflora*), белая (*A. lerchiana*, *A. incana*) полыни и полынок (*A. austriaca*). Полыни как зеленый корм, уже до некоторой степени восполняют и недостаток влаги в пище, который суслики начинают испытывать еще острее, по мере массового усыхания весенней растительности, но одновременно служат хорошим нажироночным кормом.

Такую же двойную роль в питании малого суслика в летнем сезоне играют и луковичные (в основном, лилейные) геофиты. В степной зоне (в особенности в южной степи) существенное значение в это время в качестве влажного корма имеет спорыш (*Polygonum aviculare*), которым суслики питаются уже с появления всходов, но в массе – главным образом, летом. Участки наиболее пышного произрастания и развития этого длительно вегетирующего стержнекорневого растения в низинах и на обочинах дорог в летнее время (июнь – июль) особенности привлекает сусликов. В этот период в состав зеленых влажных кормов малого суслика входят также: в полупустыне – ромашник (*Tanacetum achilleifolium*), прутняк (*Kochia prostrata*), тысячелистники (*Achillea nobilis*, а местами *A. garleri*, *A. millefolium*), частично – камфоросма (*Camphorosma monspeliacum*), кроме того, ряд видов семейства мотыльковых: здесь в южной степи – люцерна серповидная (*Medicago falcata*), донники (*Melilotus officinalis*, *M. albus*), эспарцет (*Onobrychis sp.*), остролодочник (*Oxytropis sp.*), вязель (*Coronilla varia*), некоторые астрагалы (*Astragalus sp.*), лядвенец (*Lotus corniculatus*), в Донецких степях – карагана (*Caragana frutex*) и некоторые другие.

У всех мотыльковых растений суслики охотно поедают, помимо вегетативных частей, и цветы. За цветами караганы зверьки иногда даже лазают на кусты этого растения.

Помимо названных многолетников, источниками влажной пищи в летнее время в некоторой степени служат и ковыли. У них суслики используют более сочные цветоносные стебли, в основном, в период выхода в "трубку" и колошения, зверьки подгрызают их и высасывают влагу.

Преимущественную роль среди ковылей играет *Stipa sareptana* в силу широкого распространения и обилия в целинных полупустынных

местообитаниях сусликов. В ассоциациях ковыля сарептского в это время нередко отмечается довольно большое количество подгрызенных и расщепленных, при высасывании влаги стеблей, лежащих кучками у дерновин. Поврежденными сусликами бывает более 1/3 соцветий данного вида ковыля (Формозов, Воронов, 1939).

Ковылок (*St. lessingiana*) и тырса (*St. capillata*) используются сусликами в общем в меньшей степени, первый по причине раннего колошения (начало – первая половина мая), когда у грызунов еще бывает достаточно других влажных кормов, второй, наоборот, вследствие позднего выбрасывания соцветий (июль – август), когда большая часть популяций сусликов находится уже в спячке.

Кроме перечисленных видов растений, суслики в летнее время нередко кормятся соцветиями чертополоха (*Carduus uncinatus*), татарника (*Onopordon acanthium*), бодяков (*Cirsium setosum*, *C. polonicum*), осота (*Sonchus arvensis*), горчака желтого (*Picris hieracioides*).

В степных районах европейской части России (от Днепра до Дона) суслики в это время довольно сильно повреждают соцветия синеголовника (*Eryngium campestre*), обгрызая их сочные веточки. Учитывая обилие этого пастищного сорняка в степных районах Украины и Донецко-Донских степях, роль синеголовника в качестве дополнительного поставщика влажной пищи должна быть признана довольно существенной.

В настоящее время под влиянием антропогенных и климатических факторов структура большинства биоценозов также претерпевает значительные изменения. В первую очередь это касается растительных комплексов. И уже как следствие – тотальное снижение численности малого суслика практически в пределах всего ареала.

Авторы выражают благодарность доктору биологических наук профессору М.А. Березуцкому за помощь в идентификации растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 04-04-48205).

Литература

Бирюля Н.Б. Экологические закономерности распределения малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall.) в пространстве // Сб. ин-та зоологии МГУ. М., 1936. №3. С. 117 – 144.

Бутовский П.М. Сезонные изменения в питании малого суслика и характер его распределения в Западном Казахстане // Тр. н. и. ин-та зоологии АН Казахской ССР. Алма-Ата, 1960. Т.13. С. 18 – 36.

Варшавский С.Н., Крылова К.Т., Шилов М.Н. Особенности фенологии и интенсивности развития некоторых пустынных растений в связи с их значением в качестве биологических индикаторов условий жизни грызунов // Матер. научн. конф. противочумн. учрежд. Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата, 1959. С.28 – 29.

Варшавский С.Н., Крылова К.Т. Некоторые важнейшие черты экологии малого суслика в пустынной зоне // Вопросы экологии. 1962. Т.6. С. 36-38.

Высоцкий Г.Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикладной ботанике. П., 1915. Т.8. № 10. С.1113 – 1443.

Исмагилов М.И. Суслики // Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата, 1969. Т.1. Ч.1. С. 31 – 231.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.

Мокеева Т.М., Схоль Е.Д. Особенности питания малого суслика на Украине и в Западном Казахстане // Тр. ВИЗР. М., 1958. Вып.12. С. 51 – 73.

Никитина Н.А. Особенности экологии малого и желтого сусликов и их эпидемиологическое значение в пустынях Центрального Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 17 с.

Схоль Е.Д. Особенности биологии малого суслика в условиях интенсивного земледелия Левобережной Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 18 с.

Фенюк Б.К. Влияние хозяйственной деятельности человека на численность сусликов // Вестн. микробиол. эпидем. и паразитол. Саратов, 1937. Т. 16. Вып. 1. С. 243 – 254.

Формозов А.Н., Воронов А.Т. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее практическое значение // Ученые записки МГУ. М., 1939. Зоология. Вып. 20. С. 3 – 122.

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

УДК 630.6

ВЛИЯНИЕ РЕЛЬЕФА НА ВОЗРАСТНУЮ СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИЙ КЛЕНА ОСТРОЛИСТНОГО В ЛЕСАХ САРАТОВСКОГО ПРАВОБЕРЕЖЬЯ

К. Г. Грищенко

Саратовский государственный университет им.Н. Г. Чернышевского, г. Саратов

Весь лесной фонд Саратовской области относится к лесам I группы. Основной лесообразующей породой является дуб, однако, на сегодняшний день в лесах области наблюдаются три негативных тенденции – старение лесов, уменьшение площади дубрав и ухудшение состояния насаждений (Доронин, Доронин, 2002). Считается, что эти явления вызваны рядом причин, важнейшая из которых – неправильное ведение лесного хозяйства. Применяемая система рубок нарушила естественное разнообразие структуры лесных фитоценозов, являющееся необходимым условием нормального функционирования лесных сообществ (Коротков, 1991). Это привело к формированию монодоминантных одновозрастных насаждений, большинство из которых вследствие старения не плодоносят и не способны возобновляться порослью. С 1961 по 2000 г. площадь дубрав на территории области сократилась на 24 тыс. га. Наблюдается также значительное ухудшение показателей состояния насаждений.

Вырубка спелых и перестойных дубрав при отсутствии естественного (семенного и порослевого) возобновления приводит к смене дуба другими

породами. Спутниками дуба на протяжении всего ареала являются клен остролистный и липа сердцелистная. Показано, что в лесах области у липы и клена с возрастом увеличивается участие в составе насаждений. Так, участие клена остролистного с возрастом увеличивается до 20 раз, хотя фитоценотическая роль в сообществе обычно меньше, чем у липы (Козаченко, 2002).

Таким образом, изучение процессов сукцессионной смены дуба его спутниками в различных типах лесорастительных условий и исследование производных типов леса Саратовской области при имеющейся тенденции к деградации дубрав является актуальным.

Данное исследование проводилось в Хвалынском национальном парке и лесопарке «Кумысная поляна» в 2005 г. Были выбраны шесть сообществ с доминированием клена остролистного и наличием в составе дуба и липы. Два из них располагались на теневых склонах, три – на световых и одно на плакоре. Растительный покров изучался по ярусам. В ярусе древостоя определялись видовой состав, обилие видов, проективное покрытие крон, высота и диаметр деревьев, а также их возрастное (Уранов, 1975) и жизненное состояния (Алексеев, 1989). В подросте изучались видовой состав и обилие видов, высота, возрастное и жизненное состояния растений. Помимо этих показателей, выявлялись видовой состав, обилие и средняя высота подлеска, а также видовой состав, высота и проективное покрытие травостоя. Обработка данных проводилась с применением методов описательной статистики и кластерного анализа с помощью пакета программ STATISTICA 6.0.

Средние значения основных параметров исследованных сообществ представлены в таблице.

Значения основных параметров изученных фитоценозов

Параметры	$\bar{x} \pm S_x$	lim
Обилие древостоя, экз./га	1258,00±155,00	833,00 – 1900,00
Высота древостоя, м	11,08±0,54	9,80 – 13,10
Сумма сечений стволов, м ² /га	22,80±4,41	7,80 – 34,40
Проективное покрытие крон, %	52,60±6,00	41,70 – 82,00
Доля клена в древостое, %	73,83±3,78	59,00 – 84,00
Доля дуба в древостое, %	13,33±3,61	1,00 – 24,00
Доля липы в древостое, %	8,67±3,54	3,00 – 25,00
Доля здоровых деревьев, %	46,67±3,10	35,00 – 56,00
Обилие крупного подроста, экз./га	1502,00±750,00	210,00 – 5230,00
Обилие мелкого подроста, экз./га	359,00±145,00	25,00 – 1045,00
Доля клена в подросте, %	94,00±3,23	80,00 – 100,00
Доля липы в подросте, %	5,33±2,68	0,00 – 16,00
Доля здоровых экземпляров в подросте, %	17,33±5,23	0,00 – 33,00
Обилие подлеска, тыс. экз./га	25,97±42,68	14,38 – 42,55
Проективное покрытие травостоя, %	42,6±7,03	16,00 – 60,00

Во всех изученных фитоценозах в составе древостоя и подроста доминирует клен, относящийся к видам R-стратегии. Доминирование клена как эксплерентного вида само по себе является признаком нарушенности фитоценоза (Оценка..., 2000).

По результатам кластеризации пробные площади (ПП) разделились на две группы (рис. 1). В первый кластер вошли ПП 1 и 3, расположенные на теневых склонах. Они отличаются меньшей долей клена в составе древостоя и подроста. На ПП 1 значительное участие в составе древостоя принимала липа (25%), а на ПП 3 – дуб (24%). Для этих же участков характерны более высокие показатели высоты древостоя и суммы сечений стволов. Во второй кластер вошли ПП, расположенные на световых склонах и на плакоре. Он разделяется на две группы, но это разделение вызвано отсутствием в составе древостоя ПП 5 и 2 примеси вяза шершавого. Других статистически значимых различий между группами в пределах кластера не выявлено.

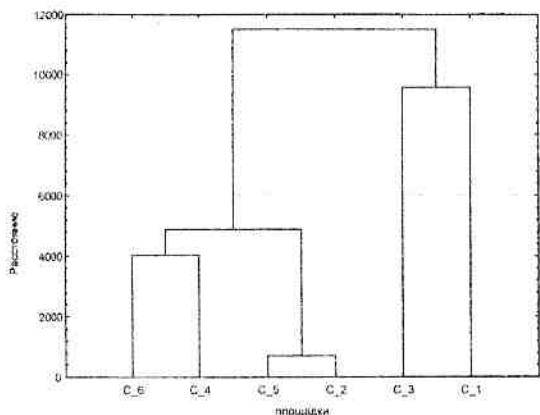


Рисунок 1. Кластерное распределение фитоценозов на основании параметров описания

Анализируя возрастную структуру популяций деревьев исследованных сообществ, есть основание утверждать, что популяции дуба на всех участках характеризуются регрессивными онтоспектрами, так как они представлены только растениями зрелого и старого генеративных состояний, причем жизненное состояние (ЖС) особей характеризуется как ослабленное или сильно ослабленное. Таким образом, популяции дуба фактически распадаются.

Спектры популяций липы большей частью относятся к категории фрагментарных. Эти популяции представлены небольшим числом растений отдельных возрастных групп, чаще всего виргинильного или генеративного состояния. Возобновление липы затруднено – доля ювенильных и имматурных особей низка. ЖС большинства особей оценивается как ослабленное. Неполночленность состава возрастных спектров дуба и липы может считаться признаком неустойчивого состояния фитоценоза (Оценка..., 2000).

В отличие от предыдущих видов, возрастные спектры клена можно считать полночленными (рис. 2). Соотношения возрастных групп в каждой популяции различаются, но ни в одной из них не представлены старые генеративные растения. Все популяции также объединяют незначительное количество растений зрелого генеративного состояния, что, возможно, свидетельствует о небольшом возрасте популяций.

По результатам кластерного анализа возрастных групп клена ПП 1 и 3 объединяются в один кластер (рис. 3). Спектры клена на этих участках отличаются высоким обилием всходов (35,2 – 39,9 тыс. экз./га). ПП 1 отличается большим обилием ювенильных растений и меньшим обилием имматурных и виргинильных растений по сравнению с ПП 3. Генеративные растения также представлены на ПП 1 в меньшем количестве, чем на ПП 3. Различия в составе онтоспектров популяций клена в этом кластере могут быть связаны с различием видового состава деревьев – на ПП 1 в значительном количестве представлена липа, а на ПП 3 – дуб, который характеризуется меньшим затеняющим действием. Показано, что затенение на ранних этапах онтогенеза вызывает у клена снижение метаболизма и задержку развития (Евстигнеев, 1988).

Второй кластер представлен ПП, расположенным на световых склонах. Состав спектров популяций клена на них сильно варьирует, но они отличаются от популяций первого кластера меньшим обилием всходов клена и ювенильных растений, что согласуется с данными М.А. Ревякина (2003).

Межкластерное положение занимает ПП 2, расположенная на плакорном участке. Популяция клена здесь отличается значительной плотностью всходов (17,2 тыс. экз./га) и ювенильных (12,7 тыс. экз./га) растений, а также очень большим по сравнению с остальными популяциями количеством имматурных растений (13,1 тыс. экз./га). Для объяснения этого явления необходимы дальнейшие исследования.

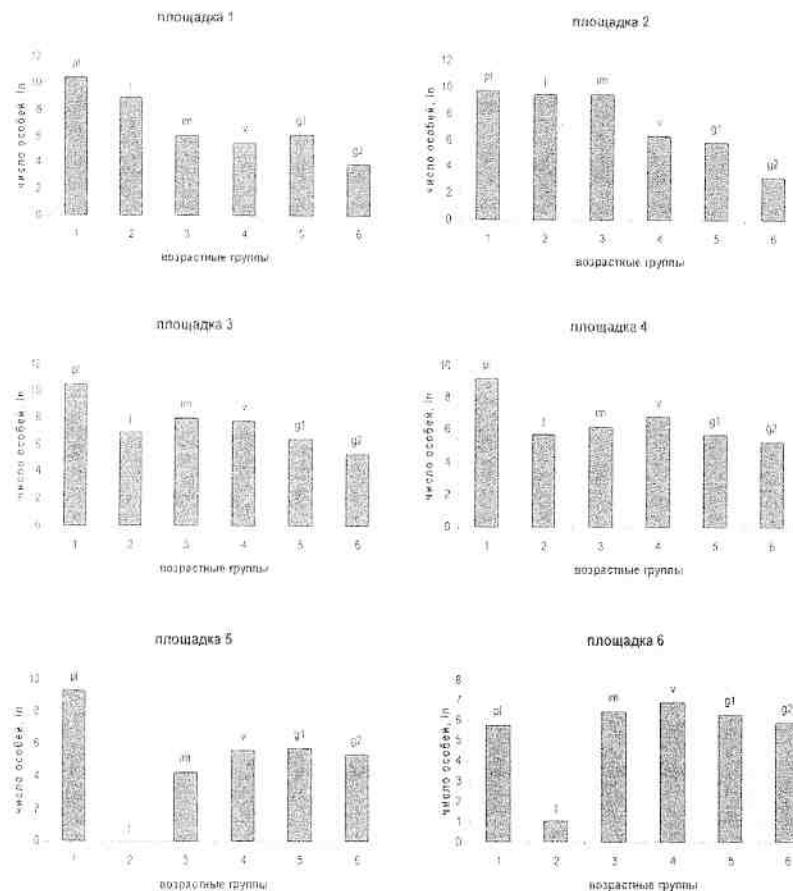


Рисунок 2 Возрастные спектры популяций клена в изученных фитоценозах

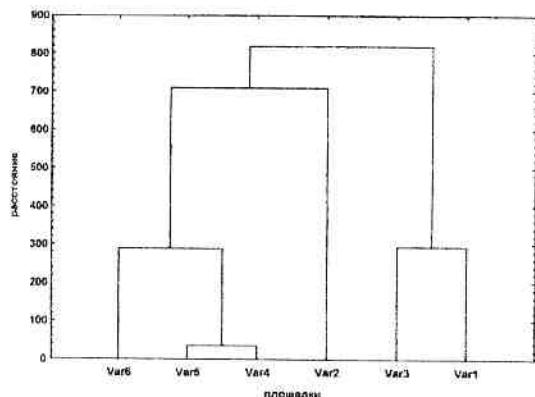


Рисунок 3 Кластерное распределение популяций клена на основании возрастных спектров

Выводы

- Сообщества теневых склонов отличаются от сообществ световых склонов меньшей долей клена остролистного в составе древостоя и подроста, большей высотой древостоя и суммой сечений стволов.
- Исследованные сообщества являются нарушенными и неустойчивыми, поскольку в их составе преобладает клен остролистный – вид R-стратегии, и возрастные спектры липы и дуба фрагментарны.
- Возрастные спектры популяций клена в фитоценозах теневых склонов отличаются более значительной плотностью всходов, ювенильных, имматурных и виргинильных растений по сравнению с популяциями клена на световых склонах, то есть возобновление клена на теневых склонах происходит более активно.

Литература

- Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51 – 71.
- Доронин К. М., Доронин М. С. Лесной фонд Саратовской области на рубеже веков // Лесное хозяйство Поволжья. Саратов, 2002. Вып. 5. С. 6 – 14.
- Евстигнеев О.И. Особенности развития широколиственных деревьев под пологом леса при различной освещенности // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 12. С. 1730 – 1736.
- Козаченко М.А. Особенности формирования производных дубовых древостоев после лесовосстановительных рубок в учебно-опытном лесном хозяйстве «Вязовское» // Лесное хозяйство Поволжья. Саратов, 2002. Вып. 5. С. 77 – 82.
- Коротков В.Н. Новая парадигма в лесной экологии // Биол. науки. 1991. Вып. 8. С. 7 – 24.

Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. – М.: Научный мир, 2000. 185 с.

Ревякин М.А. Современное состояние и принципы формирования противоэрозионных дубовых лесов южной части Приволжской возвышенности. Автореф. лис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 18 с.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7 – 31.

ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 581.9 (470.44)

ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ТЕРРИТОРИИ ГОРОДА САРАТОВА И ЕГО ОКРЕСТНОСТЕЙ

А.В. Панин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Произрастание редких и охраняемых растений отмечено на территориях многих городов. Они приурочены к самым различным типам местообитаний. Все это свидетельствует о необходимости выявления фрагментов урбанизированных ландшафтов, ставших прибежищем редких и охраняемых видов и включения их в систему особо охраняемых природных территорий (Ильминских, Тарасова, 1992).

При исследовании флоры г. Саратова и его ближайших окрестностей было выявлено 74 вида (67,27% списочного состава) сосудистых растений, занесенных в Красную книгу Саратовской области (1996), в том числе 9 видов растений, занесенных в Красную книгу Российской Федерации (1988) (помечены знаком *) (табл.).

Охраняемые виды растений субурбанизированной и урбанизированной территории г. Саратова

Название вида	Субурбани- зированная территория	Урбанизированная территория	
		антропоген- ные местообитания	естественные местообитания
1	2	3	4
<u>APIACEAE</u>			
1. <i>Eriosynaphe longifolia</i> (Fisch. ex Spreng.) DC.	+		
2. <i>Ferula caspica</i> Bieb.	+		
<u>ASTERACEAE</u>			
3. <i>Artemisia armeniaca</i> Lam.	+		
4. <i>A. salsoloides</i>	+		
5. <i>Centaurea carbonata</i> Klok.	+		
6. <i>C. ruthenica</i> Lam.	+		
7. <i>C. sumensis</i> Kalen.	+		+
8. <i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.	+		
9. <i>Filaginella uliginosa</i> (L.) Opiz	+		
10. <i>Imula oculus-christi</i> L.	+		+
11. <i>Jurinea polyclonos</i> (L.) DC.	+	+	+
12. <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.	+	+	
13. <i>Senecio paucifolius</i> S.G.Gmel.	+		
14. <i>S. schwetzovii</i> Korsh.	+	+	
15. <i>Serratula cardunculus</i> (Pall.) Schischk.	+		

Продолжение таблицы

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
<u>ATHYRIACEAE</u>			
16. <i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth	+		
<u>BORAGINACEAE</u>			
17. <i>Myosotis popovii</i> Dobrocz.	+		
18. <i>Onosma volgensis</i> Dobrocz.	+		
<u>BRASSICACEAE</u>			
19. <i>Alyssum tortuosum</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	+		+
20. <i>Clausia aprica</i> (Steph.) Korn.-Tr.	+		+
21. <i>Hesperis pycnotricha</i> Borb. et Degen	+	+	
<u>CAMPANULACEAE</u>			
22. <i>Adenophora liliifolia</i> (L.) A. DC.	+		
23. <i>Campanula persicifolia</i> L.	+		
24. <i>C. rapunculoides</i> L.	+	+	
<u>CARYOPHYLLACEAE</u>			
25. <i>Dianthus leptopetalus</i> Willd.	+		
26. <i>Lychnis chalcedonica</i> L.	+	+	
<u>CUPRESSACEAE</u>			
27. <i>Juniperus sabina</i> L.	+	+	
<u>DIPSACACEAE</u>			
28. <i>Cephalaria uralensis</i> (Murr.) Schrad.ex Roem. et Schult.	+	+	+
<u>DRYOPTERIDACEAE</u>			
29. <i>Dryopteris carthusiana</i> (Vill.) H.P. Fuchs	+		
<u>EPHEDRACEAE</u>			
30. <i>Ephedra distachya</i> L.	+		+
<u>FABACEAE</u>			
31. <i>Astragalus cornutus</i> Pall.	+		
32. <i>A. dasyanthus</i> Pall.	+		
33. <i>A. zingeri</i> Korsh.*	+		
34. <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	+	+	
35. <i>Hedysarum grandiflorum</i> Pall.*	+		+
<u>IRIDACEAE</u>			
36. <i>Gladiolus tenuis</i> Bieb.	+		
37. <i>Iris halophylla</i> Pall.	+		
38. <i>I. pumila</i> L.*	+		+
<u>LAMIACEAE</u>			
39. <i>Ajuga glabra</i> C.Presl.	+		
40. <i>Nepeta ucranica</i> L.	+		

Продолжение таблицы

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
<u>LILIACEAE</u>			
41. <i>Fritillaria ruthenica</i> Wikstr.*	+	+	+
42. <i>Tulipa gesneriana</i> L.*	+		
43. <i>T. patens</i> Agardh ex Schult. et Schult. Fil.	+		
<u>LIMONIACEAE</u>			
44. <i>Goniolimon elatum</i> (Fisch. ex Spreng.) Boiss.	+		
45. <i>Limonium bungei</i> (Claus) Gamajun.	+		
<u>MELANTHIACEAE</u>			
46. <i>Bulbocodium versicolor</i> (Ker.-Gawl.) Spreng.*	(+)		
<u>NYMPHAEACEAE</u>			
47. <i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	+		
<u>ONOCLEACEAE</u>			
48. <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod.	+		
<u>OPHYOGLOSSACEAE</u>			
49. <i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.	+		
<u>ORCHIDACEAE</u>			
50. <i>Epipactis helleborine</i> (L.) Crantz	+	+	
51. <i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.	+		
<u>PAEONIACEAE</u>			
52. <i>Paeonia tenuifolia</i> L.*		+	
<u>POACEAE</u>			
53. <i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	+		
54. <i>Eragrostis suaveolens</i> A.Beck. ex Claus	+		
55. <i>Hordeum bogdanii</i> Wilensky	+	+	
56. <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevkyi	+		
57. <i>Secale sylvestre</i> Host	+	+	
58. <i>Stipa pennata</i> L.	+		
59. <i>S. zalesskii</i> Wylensky*	+		+
<u>POLEMONIACEAE</u>			
60. <i>Polemonium coeruleum</i> L.		+	
<u>POLYGONACEAE</u>			
61. <i>Atraphaxis frutescens</i> (L.) C. Koch.	+		
62. <i>A. replicata</i> Lam.	+		
<u>PYROLACEAE</u>			
63. <i>Orthilia secunda</i> (L.) House	+		
<u>RANUNCULACEAE</u>			
64. <i>Adonis vernalis</i> L.	+		

Продолжение таблицы

<i>1</i>	<i>2</i>	<i>3</i>	<i>4</i>
65. <i>A. wolgensis</i> Stev.	+	+	+
66. <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill.	+		+
67. <i>P. pratensis</i> (L.) Mill.*	+		+
68. <i>R. polypylos</i> Waldst. et Kit. ex Willd.	+		
<i>SCROPHULARIACEAE</i>			
69. <i>Dodartia orientalis</i> L.	+	+	
70. <i>Linaria incompleta</i> Kuprian.	+	+	
71. <i>Pedicularis dasystachys</i> Schrenk.	+		
72. <i>Scrophularia umbrosa</i> Dumort.	+	+	
<i>TRYLLIACEAE</i>			
73. <i>Paris quadrifolia</i> L.	+		
<i>VIOLACEAE</i>			
74. <i>Viola ambigua</i> Waldst. et Kit.	+	+	+

Большая часть охраняемых растений являются эуантропофобами, то есть вовсе не встречаются на антропогенных местообитаниях города. Лишь небольшая часть охраняемых видов растений встречена нами на вторичных (антропогенных) местообитаниях. Все эти виды следует отнести к гемиантропофобам, так как их популяции незначительны по площади, и, как правило, сокращающие численность. Характерно, что значительная часть местообитаний охраняемых видов на антропогенных местообитаниях города приурочена к техногенным участкам. Так, на железнодорожных насыпях и полосах отчуждения нами обнаружены популяции *Glycyrrhiza glabra* L., *Hordeum bogdanii* Wilensky, *Dodartia orientalis* L., *Adonis wolgensis* Stev., *Viola ambigua* Waldst. et Kit. В карьерах произрастают *Jurinea polyclonos* (L.) DC., *Hesperis pycnophytha* Borb. et Degen, *Cephalaria uralensis* (Murr.) Schrad.ex Roem. et Schult.; на насыпях трамвайных путей – *Adonis wolgensis*, *Fritillaria ruthenica* Wikstr. Возможно, данный факт объясняется повышенной вероятностью заноса дисперсии охраняемых видов на эти местообитания при помощи транспорта. Виды, встречающиеся на естественных местообитаниях в пределах городской черты, в большинстве своем тоже эуантропофобны, так как не встречаются на вторичных (антропогенных) местообитаниях города. Лишь небольшая часть видов зарегистрирована нами как в субурбинофлоре, так и на естественных и антропогенных местообитаниях города. Лишь два охраняемых вида - *Paeonia tenuifolia* L. и *Polemonium coeruleum* L. обнаружены только на антропогенных местообитаниях и не встречаются в окрестностях города. Их популяции здесь созданы человеком и представлены несколькими высаженными и несколькими самосевными растениями.

Литература

Ильминских Н.Г., Тарасова Е.М. К охране фитогенофона урбанизированной флоры // Вестник Удм. ун-та. 1992. № 3. С. 90 – 93.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 880 с.

Красная книга Саратовской области: Растения, грибы, лишайники. Животные. Саратов, 1996. 264 с.

УДК 576.895.2

О НОВОМ МЕСТОНАХОЖДЕНИИ ЖИВОКОСТИ ПУНЦОВОЙ (*DELPHINIUM PUNICEUM* PALL.) В КАЛМЫКИИ

В.В.Аникин

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского

В ходе летней экспедиции в 2005 году сотрудников Зоологического института РАН (г. С.-Петербург) и Саратовского государственного университета по территории Нижнего Поволжья были уточнены местонахождения *Delphinium puniceum* Pall. в пределах республики Калмыкия.

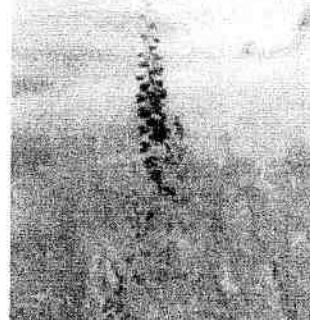


Рис. *Delphinium puniceum* в балке у с. Плодовитое (фото автора)
площадью от 10 до 20 м². Материал собран 2-5.06.2005 и хранится в Гербарии Саратовского государственного университета.

На территории республики вид представлен спорадически встречающимися популяциями с сокращающейся численностью особей, что послужило основанием для включения этого вида в Красную книгу Калмыкии (Аникин, Бакташева, Близнюк и др., 2005). Живокость пунцовая также включена в Красную книгу РСФСР (1988).

Местонахождение: Калмыкия, Малодербетовский р-он, в 5 км восточнее с. Плодовитое, песчано-меловая балка (рис.), пологая часть северо-западного склона, отдельные популяции вила с проектной

Интересным является также факт обнаружения нового вида жуков из семейства долгоносиков, которые развиваются в соцветиях этого вида.

Автор выражает признательность М.А. Березуцкому за подтверждение определения живокости пунцовой.

Литература

Аникин В.В., Бакташева Н.М., Близнюк А.И. и др. Материалы для Красной книги Республики Калмыкия. – Элиста, 2005. 68 с.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 880 с.

ГЕНЕТИКА, ЦИТОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.16 +575.42

ЗНАЧЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ ВЫБОРКИ СЕМЯН ПРИ ОТБОРЕ НА ПОЛИЭМБРИОНИЮ У КУКУРУЗЫ И ПШЕНИЦЫ

В.С. Тырнов, Ю. В. Смолькина, Н.Г. Геворгян

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Полиэмбриония – явление возникновения более одного зародыша в одном семени, представляет интерес по разным причинам. Она может быть связана с разными эмбриологическими предпосылками, гетероплоидией, половыми и неполовыми системами размножения (апомиксисом, партеногенезом, андрогенезом, гаплоидией) (Поддубная-Арнольди, 1976; Хохлов и др., 1976; Лакшманан, Амбагаокар, 1990; Maheshwari, 1963). Все эти явления обычно трудны для диагностики и поэтому полиэмбриония, как коррелятивный и наиболее простой, легко доступный для анализа признак, может быть своего рода маркером при их выявлении и отборе. Кроме того, за счёт увеличения числа зародышей не исключена возможность снижения нормы высева семян, повышения их пищевых качеств, увеличения продуктивности зелёной массы (Селиванов, 1983).

Семена разных видов, популяций одного вида, а также разных сортов и линий возделываемых культур могут сильно различаться по склонности к полиэмбрионии. В большинстве случаев её частоты лежат в пределах десятых и сотых долей процента, в том числе и у исследуемых нами видов (Хохлов и др., 1976; Зайкина, 1978; Цветова, 1971). Однако их можно увеличить путём отбора в потомстве близнецовых растений (Хохлов и др., 1976; Селиванов, 1983).

Отбор обычно связан с проращиванием большого количества семян десятков, сотен, а иногда и тысяч различных образцов популяций, сортов или линий. Напротив, после первичного отбора потомство второго и даже третьего поколения единичных отобранных растений, в зависимости от их семенной продуктивности, может быть представлено очень небольшим количеством семян. Поэтому мы, на основе конкретных экспериментов, попытались определить, какое минимальное количество семян необходимо прорастить на самых первых этапах отбора, чтобы сделать заключение о предрасположенности исходной формы к полиэмбрионии, и какое количество семян необходимо иметь для получения достаточного количества полиэмбрионных семян при дальнейшей работе.

Материал и методы

В качестве исходного материала мы использовали различные линии кукурузы и сорта мягкой яровой пшеницы. Из них лишь у двух линий кукурузы АТ-1 и АТ-3 с генетически обусловленной способностью к партеногенезу была известна высокая предрасположенность и к полизибрионии, достигающая нескольких процентов (Смолькина, 2002). Все линии кукурузы были созданы в Отделе генетики и репродуктивной биологии СГУ. Сорта пшеницы мы ежегодно получали из НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов).

Весь семенной материал пшеницы был разделён на отдельные партии по 3000 зерновок, которые проращивались одновременно или в разное время. Аналогичная работа проводилась с частью линий кукурузы. Однако у линий АТ-1 и АТ-3, из-за их высокой предрасположенности к полизибрионии, использовались партии зерновок состоящие из 500 зерновок.

Зерновки проращивались в эмалированных кюветах на влажной фильтровальной бумаге и полизибронные зерновки отбирались на стадии колеоптилей, имеющих размеры 2 – 4 см.

Результаты и обсуждение

В таблицах 1 и 2 приводятся данные по числу полизибронных зерновок, найденных в каждой партии. Поскольку определенная часть зерновок (в основном в пределах 5 -10%) не прорастала, то средние частоты рассчитывались не на их общую сумму, а на конкретное число проростков. В графах «Частоты полизибрионии» приведены соотношения всех полизибронов к общему числу проростков за все годы, число проростков, на которое приходится 1 зерновка с близнецами и процент полизибрионии.

Таблица 1.
Встречаемость полизибронных зерновок у линий кукурузы среди отдельных партий зерновок

Линия	Год	Количество полизибронных зерновок, шт.	Частоты полизибрионии
СК-1	2000	0, 1, 1, 1	10: 43476
	2001	0, 0, 0, 2	1: 4348
	2002	0, 0, 0, 3	0,02%
	2003	0, 0, 1, 1	
ПТ-1	2000	0, 0, 2, 3	15: 29830
	2001	0, 0, 0, 4	1: 1989
	2002	0, 1, 1, 4	0,05%
АТ-3	2002	1, 1, 2, 2, 3, 3, 4, 5, 5, 9	67: 11031
	2003	1, 1, 2, 3, 4, 6	1: 165
	2004	1, 1, 1, 2, 4, 7	0,6%
АТ-1	2001	5, 7, 8, 12	107: 4967
	2002	3, 9, 11, 13	1: 46
	2003	3, 10, 12, 14	2,6%

Показатель частоты полизембрионии, выраженный в единице к числу проростков, приводится в связи с удобством его использования при практической работе, поскольку он сразу позволяет определить количество семенного материала, необходимого для получения желаемого количества зерновок с близнецами. Этот показатель иногда более нагляден, чем десятые и сотые доли процента.

Для линий кукурузы, у которых частоты полизембрионии низкие, лежащие в пределах 0,02 – 0,05%, отмечено 50 и более процентов случаев отсутствия близнецов в партиях семян по 3000 штук. Вместе с тем, в отдельных партиях встречались 2 – 4 полизембрионные зерновки. Это связано со случайнym распределением последних при разделении общей суммы семян на отдельные более мелкие варианты, и в зависимости от того, какая партия будет пророщена, могут быть допущены ошибки в заключениях о высокой или низкой склонности к полизембрионии исходного материала.

При частотах полизембрионии 0,02 – 0,05% минимальная партия семян, вероятно, не может быть менее 10000.

Иная ситуация наблюдается у линий, которым свойственна более высокая частота полизембрионии (0,6 – 2,6%). У них, несмотря на то, что минимальная партия семян содержала всего 500 зерновок, не было ни одного «нулевого» варианта из 34. Однако, размах изменчивости по встречаемости полизембрионных зерновок лежал в пределах 1 – 9 (для АТ-3) и 3 – 14 (для АТ-1), что соответствует частотам 0,2 – 2,8 процентов, то есть различия могут быть больше одного порядка. Это может вести к некоторым затруднениям при выборе вариантов для дальнейшего отбора и увеличению объёма работ. Вероятно, более надёжную оценку, приближающуюся к истинной средней можно получить при использовании трёх – пяти тысяч семян.

Мы также попытались получить ориентировочные данные при дроблении 600 зерновок на 3 партии по 200 (для линии АТ-3). В двух повторностях выявилось по одному «нулевому» варианту. Таким образом, при первичном отборе, опираясь лишь на показатель «присутствие – отсутствие признака» и выбранном уровне частот полизембрионии от 0,5% и несколько выше, можно ограничиться выборкой, включающей около 500 зерновок.

Сходные закономерности были выявлены также и у пшеницы. У сорта Саратовская 64, при средней частоте полизембрионии около 0,2 %, среди 51-й партии по 3000 зерновок не было ни одного нулевого варианта; даже доля единичных случаев полизембрионии (6 из 51) достигает всего лишь около 12%. В то же время, относительно высокая встречаемость полизембрионии (5 – 10 на одну партию) наблюдалась в более 50 процентов случаев. В остальных партиях число полизембрионных зерновок варьировало от 2-х до 4-х. Всё это указывает на то, что при средней частоте около 0,2% (или 1: 500) минимальная выборка в 3000 зерновок может быть вполне достаточной для оценки исходного материала, особенно при 2-х, 3-х кратной повторности. Более надёжные результаты,

характеризующие повышенную склонность к полизембрионии, вероятно, могут быть получены при некотором относительно минимальном увеличении выборки (до 5 – 6 тысяч). В ряде других опытов мы использовали партии зерновок по 6 тысяч. Соответственно отдельной партии, полизембрионные зерновки были получены в количестве 6, 8, 10, 11, 11, 12. При проращивании 9000 зерновок выделено 15 полизембрионных.

Таблица 2.
Встречаемость полизембрионии у сортов мягкой яровой
пшеницы в разных партиях зерновок по 3000 штук

Сорт	Год	Количество полизембрионных зерновок, шт.	Частоты полизембрионии
Саратовская 64	2000	2, 3, 4	
	2001	1, 2, 3, 3, 5, 6, 7, 8, 9	
	2002	1,1, 2, 2, 3, 3, 4, 5, 5, 5, 5, 6, 6, 7, 8, 8	310: 181028
	2003	1, 2, 4, 4, 5, 6, 7, 10	1: 584
	2004	1,1, 3, 3, 3, 5, 5, 5, 6, 6, 6, 9, 10	0,17%
Юго- Восточная 2	2000	2, 3, 6	
	2001	1, 1, 2	
	2002	0,0,0, 1,1,1,1,1, 2,2,2, 3, 4,4	55: 88530
	2003	1,1,1, 2,2	1: 1609
	2004	1, 2	0,06%
Ершовская 32	2000	0, 1,1	
	2001	0	
	2002	0,0,0,0,0, 1,1	7: 43910
	2004	1,1,1	1: 5489
Саратовская 29	2000	0,0,0	
	2002	0,0,0,0,0, 1,1	0,016%
	2004	0,0	2: 36408
Саратовская 62	2000	0,0,1	
	2001	0,0,0	1: 18204
Альбидум 43	2000	0,0,1	1: 9816
	2001	0,0	0,01%

Иные результаты получены для сорта Юго-Восточная 2, у которого средняя частота равна около 0,06 % (1: 1609). В 27 партиях найдено 3 нулевых варианта (11 %), 10 содержащих по одной полизембрионной зерновке (37%); последние в остальных вариантах встречались в количестве 2, 3, 4, 6 (52%). Таким образом, при оценке по малым выборкам (около 3000 штук), имеется равная вероятность отнесения «среднечастотного» сорта к «низко- или высокочастотным».

У остальных сортов (Ершовская 32, Саратовская 29, Саратовская 62, Альбидум 43), характеризующихся средними частотами (от 1: 5000 и ниже), большая часть выборок (28 из 39; 72%) представлена нулевыми вариантами. Каждый вариант остальных выборок содержал лишь по одной полизембрионной зерновке.

Наш эксперимент включает 3-х - 5-ти летние данные. В опытах тех лет, когда исследовалось наибольшее количество партий, как правило, встречались те же количественные показатели, которые выявлены в другие годы при использовании меньшего числа зерновок и соответственно меньшего числа вариантов. С одной стороны, это может указывать на определённую независимость проявления признака от годов эксперимента, которые обычно по каким-то показателям отличаются друг от друга. С другой стороны, исходя из установленной частоты полизембрионии и используемой выборки можно определить соответствие полученных данных истинным средним частотам. Это достаточно наглядно следует из опытов с сортом Саратовская 29. Ещё в 1969 году у этого сорта, полученного также из НИИСХ Юго-Востока, было выявлено 3 полизембрионных зерновки из 27000 (1: 9000) (Цветова, 1971). Через несколько лет у этого сорта частота полизембрионии определена как 1: 6941 (Зайкина, 1978). Учитывая то, что нами в 2000 году исследовано 8090 проростков, а в 2004 году – 4737, вполне понятна вероятность чисто случайной встречаемости «нулевых» вариантов и соответственно снижения средней частоты. Учитывая свои и литературные данные, средняя частота полизембрионии для сорта Саратовская 29, вероятно, равна не 1: 18204, как это установлено в нашем конкретном опыте, а лежит где-то в пределах 1 на 10 – 12 тысяч.

Из приведённых данных следует, что при оценке склонности к полизембрионии (а равно и к другим явлениям – гаплоидии, апомиксису, андрогенезу и др.), даже при проращивании большой партии семян одновременно, целесообразнее разделить её, хотя бы условно, на множество более мелких партий. В дальнейшем, в зависимости от частоты встречаемости явления, можно будет на основе случайной комбинаторики (например, предлагаемой кем-то посторонним) виртуально объединять первичные выборки в многократные, что в конечном итоге, методами математической статистики, позволит минимизировать ошибки истинных средних частот.

Литература

Зайкина Т.Ф. Встречаемость полизембрионии у яровой мягкой и твёрдой пшеницы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1978. Вып. 4. С. 38 – 39.

Лакшманан К.К., Амбегаокар К.Б. Полизембриония // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции, биотехнологии. М.: ВО «Агропромиздат». 1990. С. 5 – 38.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука. 1976. 507 с.

Селиванов А.С. Многозародышевость семян и селекция. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1983.Ч.1. 84 с.

Хохлов С.С., Тырнов В.С., Гришина Е.В. и др. Гаплоидия и селекция. М.: Наука. 1976. 221 с.

Цветова М.И. Исследование полизмбрионии у некоторых сортов мягкой пшеницы // Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1971. Вып. 2. С.94 – 103.

Maheshwari P., Sachar R .C. Polyembryony // Recent advances in the embryology of angiosperms. Maheshwari P. (ed). 1963. P. 265 – 296.

УДК 581.3

МЕТАМОРФОЗЫ АНТИПОД ПРИ ПСЕВДОГАМНОМ АПОМИКСИСЕ У *POA PRATENSIS L.*

О.И. Юдакова, Т.Н. Шакина

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, г. Саратов

Характерной особенностью апомиктических популяций является формирование определенного процента зародышевых мешков с различными структурными аномалиями (Ноглер, 1990; Тырнов, Шишкинская, Юдакова, 2000). Их появление связано с нарушением процессов поляризации и дифференциации элементов мегагаметофита. Так, например, изменение «обычного» пути развития клеток яйцевого аппарата нередко приводит к формированию яйцеклетконодобных синергид, дополнительных яйцеклеток, а в некоторых случаях, и дополнительных полярных ядер. При развитии антиподального комплекса мегагаметофита апомиктов также могут наблюдаться различные аномалии. Однако сведения о них в литературе практически отсутствуют. Возможно, это связано с тем, что исследователи, уделяя особое внимание развитию яйцевого аппарата и центральной клетки, зачастую оставляют вне своего поля зрения антиподальный комплекс. Анализ структуры зародышевых мешков апомиктической популяции *Poa pratensis L.* с использованием ускоренных методов позволил зарегистрировать интересные отклонения в развитии антипод, которые могут служить диагностическими признаками при выявлении апомиксиса.

Материал и методы

Материалом исследования послужила факультативно апомиктическая популяция *Poa pratensis*, произрастающая на территории г.Саратова. Фиксацию соцветий проводили ацетоалкоголем (3:1) темпорально в фазе бутона, когда в пыльниках присутствовала одноядерная пыльца, а также во время цветения и

через 1, 2, 3 суток от начала цветения. Структуру женских гаметофитов изучали на препаратах, приготовленных методом ферментативной макерации завязей с последующей диссекцией семяпочек (Еналеева, Тырнов, Хохлов, 1971). В каждом варианте анализировали не менее 100 зародышевых мешков.

Результаты и обсуждение

Проведенное цитоэмбриологическое исследование показало, что основным способом размножения данной популяции мяты лугового является псевдогамный апомиксис. Апоархеспорические нередуцированные зародышевые мешки формируются из соматических клеток семяпочки. Количество их в разных семяпочках варьирует от 1 до 5. Наряду с образованием нередуцированных женских гаметофитов возможно и параллельное развитие половых (редуцированных) зародышевых мешков. Морфологически и половые, и апоархеспорические мегагаметофиты соответствуют *Polygonum*-типу.

Как и у подавляющего большинства покрытосеменных растений, в восьмиядерных зародышевых мешках *Poa pratensis* антиподы дифференцируются одними из первых. На халазальном конце зародышевого мешка сначала формируются три небольшие одноядерные клетки с крупным ядром и густой цитоплазмой. По мере созревания женского гаметофита происходит увеличение как числа антипод, так и количества ДНК в них. Практически сразу после завершения процесса клеткообразования в сформированном зародышевом мешке ядра антипод начинают активно делиться. Эти деления не сопровождаются цитокинезом и приводят к образованию полинуклеарных клеток. На завершающем этапе дифференцировки антипод происходит слияние отдельных ядер в одно гигантское многоядрышковое ядро (рис.1). Число ядрышек в нем может варьировать от 2 до 10 и более. Увеличение количества антипод у исследованного вида происходит за счет того, что при формировании полинуклеарных клеток за делением ядра в редких случаях может последовать цитокинез. Обычно количество антипод в зрелых зародышевых мешках невелико (в среднем 5-8), при этом клетки могут отличаться друг от друга по размеру, объему ядра и количеству ядрышек в нем.

Проведенный анализ показал, что нарушение процессов дифференцировки клеток антиподального комплекса может происходить на разных стадиях гаметофитогенеза, как в процессе клеткообразования в восьмиядерном зародышевом мешке, так и во время пролиферации антипод в зрелом мегагаметофите.

Одним из следствий нарушения процессов поляризации и дифференциации элементов зародышевого мешка является формирование из ядра, которое в норме предназначается для антиподальной клетки, дополнительного полярного ядра (рис. 2). Частота зародышевых мешков с тремя полярными ядрами в нашем материале составила 5,4%. Однако появление дополнительного ядра в равной степени может быть связано с нарушением дифференциации элементов как

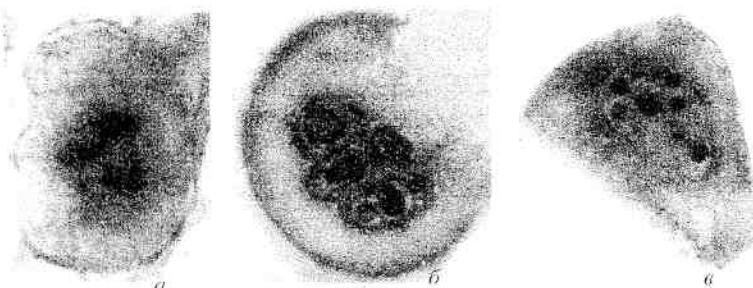


Рис.1. Развитие антипод у *Poa pratensis*:

а – деление ядер в антиподальной клетке; б – многоядерные антиподы; в – зрелая одноядерная многоядерниковая антиподы

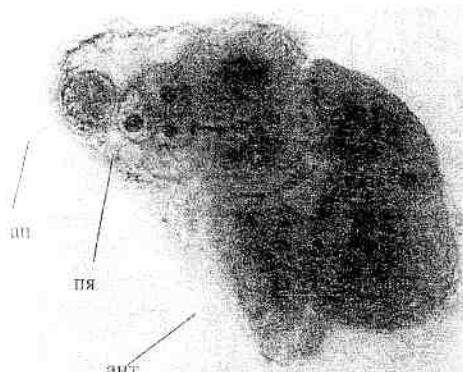


Рис.2. Зародышевый мешок с тремя поллярными ядрами (пя – поллярные ядра; ант – антиподы)



Рис.3. Молодой восьмиядерный зародышевый мешок с тремя поллярными ядрами и двумя антиподами

антиподального комплекса, так и яйцевого аппарата. У апомиктических злаков синергиды довольно рано дегенерируют, а антиподы, наоборот, склонны к пролиферации, поэтому при анализе зрелых гаметофитов точно установить, за счет каких структур произошло образование третьего полярного ядра, весьма проблематично. Кроме того, нельзя исключать и возможность дополнительных делений ядер недифференцированного зародышевого мешка. Все же в одном случае нам удалось зафиксировать процесс образования дополнительного полярного ядра из одного из трех ядер халазального конца женского гаметофита. В молодом восьмиядерном зародышевом мешке на микропилярном конце располагался недифференцированный яйцевой аппарат, на халазальном – две одноядерные антиподы, а в центральной клетке – три полярных ядра (рис. 3).

Формирование центральной клетки с дополнительными полярными ядрами может быть одним из механизмов регуляции соотношения отцовского и материнского геномов в эндосперме псевдогамальных апомиктов. Развитие третьего полярного ядра за счет нарушения процесса дифференциации яйцевого аппарата может повлечь за собой негативные последствия – отсутствие в зрелом мегагаметофонте яйцеклетки или синергиды. Формирование же дополнительного полярного ядра из ядра халазального района зародышевого мешка представляется наиболее оптимальным вариантом. Склонность антипод к эндопрородукции и пролиферации способна компенсировать или восполнить недостающий элемент в зрелом зародышевом мешке.

В антиподальных комплексах зрелых зародышевых мешков нами были обнаружены клетки с нетипичной морфологией. В одних случаях они напоминали апоархеспорические инициали с крупным одноядрышковым ядром и слабо окрашенной цитоплазмой (рис.4), в других – яйцеклетку. В литературе описаны случаи формирования зародышеподобных структур в антиподальном комплексе у *Alangiactae*, *Asteraceae*, *Betulaceae*, *Morinaceae* и *Poaceae* (Жукова, Батыгина, 1994; Солнцева, 1987). Не исключено, что начало подобным структурам могли дать описанные выше инициальные клетки.

Наиболее интересной аномалией у исследованного вида явилось развитие внутри антиподального комплекса дополнительных зародышевых мешков. Формирование нескольких зародышевых мешков в одной семяпочке при апоархеспорическом типе апомиктика явление обычное. Для исследованной популяции частота образования таких семяпочек составила 18,9%. Расположение множественных зародышевых мешков относительно друг друга очень разнообразно. Однако «антиподальные» зародышевые мешки (5,7%) не только со всех сторон были окружены антиподами, но и имели меньший по сравнению с другими мегагаметофтами размер (рис. 5). Как и в соседних зародышевых мешках в них нередко находились партеногенетические зародыши при неслывшихся полярных ядрах. На основании одного местоположения, конечно, нельзя утверждать, что все подобные мегагаметофиты образовались из клетки антиподального комплекса. Однако в некоторых случаях их происхождение из

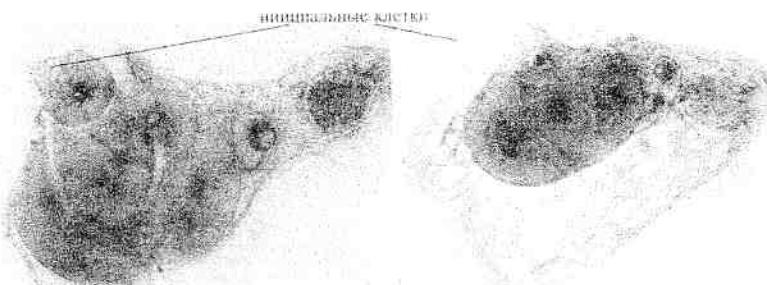


Рис.4. Развитие в антиподальном комплексе клеток, аналогичным инициаторам, дающим зародыши и зародышевые мешки

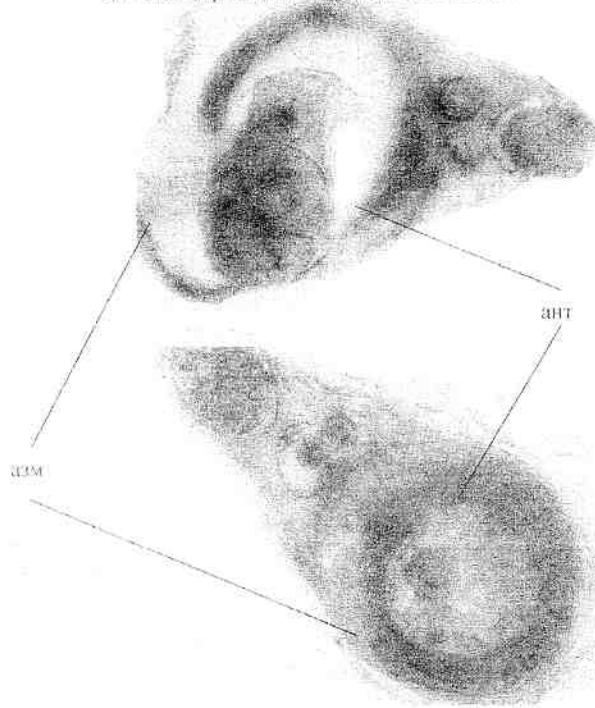


Рис.5. Развитие зародышевых мешков внутри антиподальных комплексов у *Poa pratensis*:
ант — антиподы; азм — «антиподальный» зародышевый
мешок

антипод не оставляет сомнений. Неоднократно мы наблюдали, как небольшой дополнительный зародышевый мешок снизу был прижат к центральной клетке, а по бокам и сверху окружен антиподами. Аналогичное явление ранее было описано лишь у *Poa malacantha* Kom. (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2005) и *Festuca drymeja* Mert. et Koch. (Шишкинская, Бородько, 1987). У мятыника мягкоцветного в антиподальных комплексах были зарегистрированы четырехъядерные и зрелые восьмиядерные зародышевые мешки, а у овсяницы горной вместо одной или двух антипод формировались структуры, по морфологии соответствующие одноядерным и двуядерным зародышевым мешкам. Оба вида, так же как и *Poa pratensis*, являются факультативными апомиктами.

Формирование инициальных клеток в составе антиподального комплекса и развитие в них зародыша или мегагаметофита, с одной стороны, является предпосылкой к полизибрионии, а с другой, создает условия для клеточной селекции, для отбора более жизнеспособных структур и повышения адаптивного потенциала популяции.

Описанные аномалии антипод можно использовать как один из диагностических признаков при выявлении апомиксиса.

Литература

Ноглер Г.А. Гаметофитный апомиксис // Эмбриология растений: использование в генетике, селекции и биотехнологии. Т. 2. М., 1990. С. 39–82.

Тырнов В.С., Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Структурная изменчивость зрелых женских гаметофитов злаков // Докл. РАН. 2000. № 2. С. 44–48.

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Хохлов С.С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем макерации тканей // Цитология и генетика. 1971. Т.6, №5. С. 439–441.

Жукова Г.Я., Батыгина Т.Б. Антиподы // Эмбриология растений: терминология и концепции. Т.1. СПб., 1994. С. 199–202.

Солнцева М.П. Семейство Asteraceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae–Asteraceae. Л.: Наука, 1987. С.318–331.

Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 2005. 176 с.

Шишкинская Н.А., Бородько А.В. Об апомиксисе у овсяницы горной (*Festuca drymeja* Mert. et Koch) // Докл. высш. школы. Биол. науки. 1987. №1. С. 84–89.

УДК 581.331.2; 575.224

**ХАРАКТЕРИСТИКА МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА МУТАНГА
Nicotiana tabacum L. С УВЕЛИЧЕННЫМ ЧИСЛОМ ЭЛЕМЕНТОВ
 В ЗАРОДЫШЕВЫХ МЕШКАХ**

А.Ю. Колесова, Н.Ю. Николаева, Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Основной подход к решению проблемы генетической регуляции систем размножения растений состоит в поиске мутаций, затрагивающих отдельные признаки генеративной сферы, создании коллекций мутантов и последующем их сравнительном анализе. В отделе генетики и цитологии Ботанического сада СГУ у *Nicotiana tabacum* L. с использованием методов культуры изолированных пыльников и рентгеновского облучения получен ряд форм с нарушениями в строении женского и мужского гаметофитов (Enaleeva, 1992; Еналеева, 2000). Одна из таких форм характеризуется образованием аномальных зародышевых мешков (ЗМ), среди которых преобладают ЗМ с увеличенным числом клеток (более 7). Было установлено, что данный признак передается из поколения в поколение, при этом частота его проявления у разных растений варьирует от 0 до 72%. Линия, полученная на основе этого мутанта, была обозначена как СГ-27/4.

Цель настоящей работы заключалась в цитологическом исследовании мужского гаметофита у растений данной линии.

Материал и методы

Объектом исследования служили 20 растений линии СГ-27/4, выращенные на экспериментальном участке Ботанического сада. Предварительно было установлено, что общий процент аномальных ЗМ у отдельных растений исследованной выборки варьирует от 0 до 55, а процент многоядерных – от 0 до 48. В момент массового цветения растений зрелые пыльники перед растрескиванием фиксировали в ацетоалкоголе (1:3). Для каждого растения готовили ацетокарминовые препараты пыльцы из трех пыльников и анализировали по 300 пыльцевых зерен (ПЗ). Диаметр ПЗ (по 100 морфологически нормальных ПЗ для каждого растения) измеряли окуляр-микрометром. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы Excel для Windows.

Результаты

Проведенный цитологический анализ пыльников выявил наличие аномальных ПЗ; их частота у разных растений варьировала от 1,7 до 43,3%. В группе 10 растений с высокой частотой нарушений (более 20%) проведен качественный анализ пыльцы. Установлено, что аномальные ПЗ представлены двуклеточными недоразвитыми, одноядерными и пустыми ПЗ (рис.1). У большинства растений среди аномальной пыльцы преобладали двуклеточные недоразвитые ПЗ (3- 31% от общего числа ПЗ) (рис.2). Они отличались от

морфологически нормальных ПЗ меньшими размерами, слабой окраской цитоплазмы и формой генеративного ядра (рис.2). В отличие от морфологически нормальных ПЗ с интенсивно окрашенным генеративным ядром веретеновидной формы, в двуклеточных недоразвитых ПЗ генеративное ядро имело округлую, овальную или эллиптическую форму. Частота одноядерных ПЗ у изученных растений варьировала от 2 до 20%, частота пустых ПЗ – от 2 до 7%.

В результате измерения морфологически нормальной пыльцы установлено, что средний размер ПЗ у разных растений варьирует от 28,6 до 33,1 мкм. Статистический анализ с использованием критерия Стьюдента не выявил достоверных различий между растениями по размеру ПЗ.

На рисунке 3 представлены данные по частотам аномальных ЗМ и ПЗ в исследованной выборке растений. Сопоставление уровней аномалий в мужской и женской генеративных сферах одних и тех же растений выявило наличие тесной связи между этими показателями. Коэффициент корреляции между частотами аномальных ЗМ и ПЗ составил 0,9. Очевидно, изучаемая мутация влияет на процесс развития мужского гаметофита, вызывая остановку развития ПЗ на одно-двухядерных стадиях.



Рис. 1. Соотношение разных типов пыльцевых зерен у растений линии СГ-27/4.

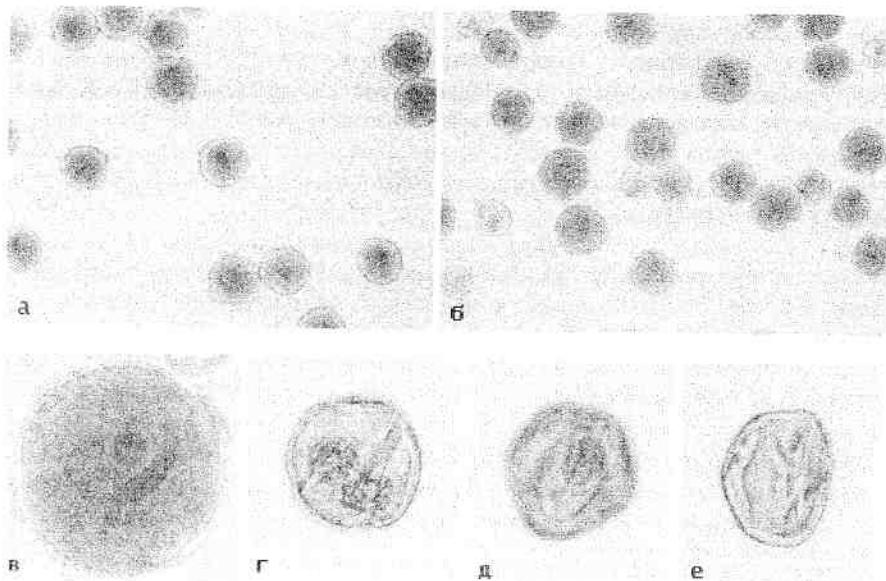


Рис. 2. Пыльца растений линии СТ - 27/4: а, б – пыльца растений с низкой и высокой частотами аномалий (общий вид); в – морфологически нормальное ПЗ; г – двухклеточное недоразвитое ПЗ; д – одноклеточное ИЗ; е – пустое ПЗ.



Рис. 3. Соотношение аномалий в мужской и женской генеративных сferах у растений линии СТ - 27/4.

Таким образом, данную мутацию, подобно ранее описанным гаметофитным мутациям табака (Колесова, Еналеева, 2001) и ряда других видов (Drews et al., 1998), можно отнести к группе мутаций, проявляющихся как в женской, так и в мужской генеративных сферах.

Литература

Еналеева Н.Х. Внутривидовая изменчивость зародышевых мешков покрытосеменных растений: теоретические и прикладные аспекты (на примере *Nicotiana tabacum L.*): Автореф. дис. д-ра биол. наук. С.-Пб., 2000. 41 с.

Еналеева Н.Х., Тырнов В.С., Хохлов С.С. Выделение зародышевых мешков покрытосеменных растений путем макерации тканей // Цитология и генетика. 1972. Т. 6, № 5. С 439-441.

Колесова А.Ю., Еналеева Н.Х. Состояние мужского гаметофорта у мутантов *Nicotiana tabacum L.* с уменьшенным числом элементов в зародышевых мешках // Известия СГУ. Серия биологическая, Вып. специальный. 2001. С. 184-189.

Drews G.N., Lee D., Christensen C.A. Genetic analysis of female gametophyte development and function // Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 5-17.

Enaleeva N.Kh. Experimental production of gametophyte mutants // In: Proc. Of the XI Intern. symp. Embryology and seed reproduction. St.Petersburg "Nauka". 1992. P. 143-144.

УДК 581.143.6: 582.765.2

МОРФОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ СОМАТИЧЕСКИХ ТКАНЕЙ СКУМПИИ

С.Н. Тимофеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Скумпия дубильная (*Cotinusadans coquigria Scop.*) из сем. Сумаховые (*Anacardiaceae Lindl*) является одной из перспективных культур для городского озеленения, что обусловлено сочетанием высокой декоративности на протяжении всей вегетации с неприхотливостью к условиям выращивания. Кроме того, скумпия используется для получения ценного медицинского препарата танина, эфирного масла, красителей для кожи и шерсти (Колесников, 1974).

Несмотря на столь привлекательные хозяйствственно-ценные признаки, скумпия является мало распространенной культурой в Саратовской области. Интродукция и дальнейшее распространение скумпии затруднены низким коэффициентом размножения традиционными методами. Семена характеризуются низкой всхожестью, а размножение черенками строго ограничено стадией онтогенеза.

Использование методов культуры клеток и тканей дает возможность преодолеть подобные ограничения. В этой связи нами были начаты работы по изучению морфогенетического потенциала различных органов и тканей и

выявлению факторов, оказывающих влияние на инициацию и развитие стеблевых меристем склерупии в культуре *in vitro*.

Материалы и методы

Донором растительного материала служило 10-летнее дерево в репродуктивной фазе развития, а также однолетние саженцы из коллекции дендрария Ботанического сада СГУ.

В качестве первичных эксплантов использовали вегетативные почки одревесневших и зеленых побегов, сегменты молодых, но уже полностью сформировавшихся листьев, верхушки однолетних вегетативных побегов длиной 2 – 3 см.

Срезанные в полевых условиях ветки освобождали от листьев, смывали внешние загрязнения проточной водой. Одревесневшие побеги помещали в раствор синтетического моющего средства «Апрель» (СМС) на 10-15 мин, затем промывали проточной водой в течение 20-30 мин. Поверхностную стерилизацию проводили в ламинар-боксе последовательно 70% этанолом (30 сек) и диацидом (15 мин). При стерилизации зеленых побегов раствор СМС заменили на мыльный, отменили промывку проточной водой, а также уменьшили время выдержки в диациде. Срезанные листья промывали водой, затем мыльным раствором, сполоскивали несколько раз дистиллятом, погружали на 30 сек. в 70% спирт, затем – в диацид на 10-30 мин, после чего промывали стерильной водой.

Изоляцию эксплантов проводили под бинокулярной лупой в стерильных условиях ламинара. Для получения апикальных меристем отрезали верхушки побегов длиной 2-3 см; апикальные и латеральные почки освобождали от покровных чешуй и подлежащих тканей; листья нарезали на сегменты размером от 0,8-1,2 x 1,0-1,6 см.

Экспланты помещали на питательную среду, содержащую макро- и микроэлементы по Мурасиге и Скугу; тиамин, пиридоксин и никотиновую кислоту по 0,5 мг/л, аскорбиновую кислоту – 1 мг/л; мезоинозит – 100 мг/л; сахарозу – 20 г/л; агар – 7 г/л; рН- 5,8-6,1. В качестве фитогормонов использовали кинетин, 6-бензиламинопурин (БАП), α-нафтилуксусную кислоту (НУК) в разных концентрациях и соотношениях.

Экспланты культивировали на свету при 14-часовом фотопериоде ($t = 25+1^{\circ}\text{C}$). Листовые диски в первые 10 дней культивирования притеняли.

Инициацию ростовых процессов фиксировали на 10-14 день культивирования. Последующий анализ проводили с интервалом в 7-10 дней на протяжении 2-4 мес. культивирования. Пассивирование на свежую питательную среду аналогичного или измененного состава осуществляли каждые 10 - 15 дней.

Результаты и обсуждение

Культура изолированных почек

В первые дни культивирования наблюдали интенсивное почернение как тканей экспланта, так и питательной среды. Согласно литературным данным (Катаева, 1986), в основе этого процесса лежит активный синтез эксплантом веществ фенольной природы, которые вызывают потемнение тканей, снижают жизнеспособность, замедляют рост и развитие и приводят, в конечном итоге, к гибели культур. Для нейтрализации данного явления используют различные варианты предварительной обработки экспланта: введение в питательную среду антиоксидантов (аскорбиновой кислоты, пролина, поливинилпирролидона), частое пассирование (Джонс, 1987; Катаева, 1986). В нашей работе добавление аскорбиновой кислоты в питательную среду (1 мг/л) оказалось менее результативным, чем частое неоднократное пассирование (3-5 пассажей) на свежие питательные среды аналогичного состава.

Наиболее интенсивно синтезировали фенольные соединения почки, менее – листья и верхушки побегов.

Культивирование изолированных почек на питательной среде без гормонов приводило к почернению и гибели эксплантов на 7-10 день культивирования. Добавление фитогормонов в питательную среду положительным образом повлияло на состояние эксплантов: спустя 5-7 дней после инокуляции начинался рост культур. Почки увеличивались в размерах, листовые примордии вытягивались, образуя листовые пластинки, и зеленили. В отдельных случаях листовые пластинки разрастались, образуя листочки типичной для скумпии овальной формы.

Первичная инициация культур и положительная динамика роста были отмечены во всех изученных вариантах. При культивировании на питательной среде, содержащей 0,5 мг/л БАП, в результате активации и интенсивного роста пазушных меристем формировалась типичная розетка из множества мелких зеленых листочков треугольной формы (Рис.а).

Междоузлия развивающихся побегов были сближены и в процессе дальнейшего культивирования так и не вытянулись. Ширина основания розетки в 1,5-2 раза превышала ее высоту, поэтому визуально данный тип роста мы определили как «рост вширь».

В единичных случаях на данной среде наблюдали прямое развитие одиночного побега с редуцированными листьями, что, по-видимому, было обусловлено эпигенетическими особенностями экспланта.

Изначально более высокие концентрации БАП (2,5 или 5 мг/л) в среде не приводили к увеличению коэффициента размножения. Только в этих вариантах отмечали ярко выраженную витрификацию тканей экспланта.

Одновременное наличие в питательной среде БАП и кинетина (1:1) вызывало интенсивный рост экспланта, определяемый как «рост ввысь» (соотношение высоты к ширине в среднем 2,5:1). В большинстве случаев наблюдали рост одиночного крупного побега интенсивной зеленой окраски; с вытянутыми узкими листьями, плотно обхватывающими побег. Реже фиксировали рост нескольких укороченных побегов, не таких мощных и

крупных, но также имеющих ярко-зеленую окраску без некротизирующих участков. При дальнейшем культивировании эти различия выравнивались; в случаях преимущественного роста одиночного побега активизировались наушные меристемы, образуя новые зоны роста, в результате чего формировалась розетка, а в случаях одновременного роста нескольких побегов – преимущественно развивались 2-3 побега.

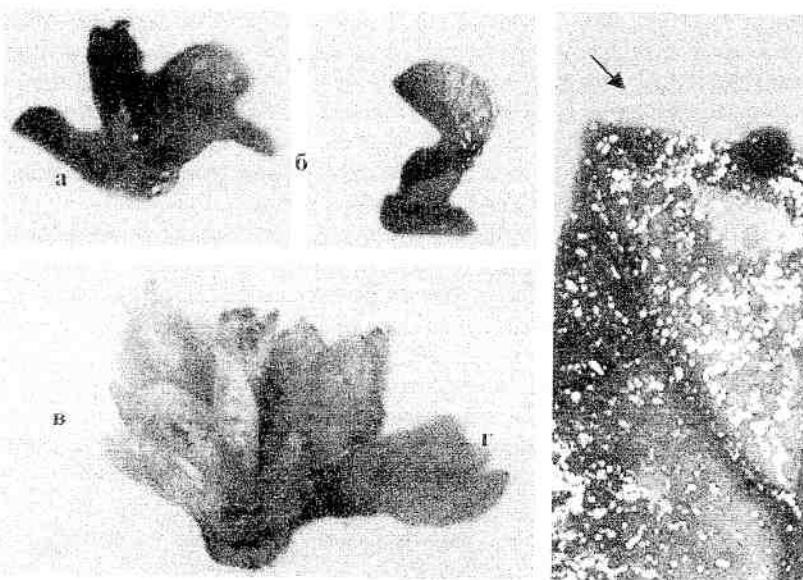


Рис. Различные типы морфогенеза в культуре соматических тканей скумпии
а – листовая розетка, образовавшаяся из вегетативной почки на среде MS, БАП 0,5 мг/л.
б – почка с развернувшимися листочками на среде MS, БАП 1,0 мг/л, НУК 0,5 мг/л.
в – новые апикальные меристемы, развившиеся в результате пассивирования первичных розеток на среде MS, БАП 2,5 мг/л.
г – глобуляриарная структура, сформированная на кромке листового диска на среде MS, БАП 1,0 мг/л, НУК 0,1 мг/л.

При культивировании почек на питательной среде, содержащей БАП и НУК (1,0 и 0,1 мг/л) в первые 2-3 недели наблюдали только незначительное увеличение размеров экспланта. Затем начался стремительный рост витрифицированных и аномальных листьев – узких и длинных (до 10 мм), волнисто-изогнутых, буро-коричневых. Образованная розетка по форме напоминала морскую звезду. Дальнейшее субкультивирование в течение 4 месяцев не изменило размеры или форму розетки и только поддерживало существование культуры без качественных изменений.

Рост и развитие почек на среде, содержащей одновременно 1,0 мг/л БАП и 0,5 мг/л НУК, в целом было аналогично таковому на среде, содержащей только 0,5 мг/л БАП. Отличия проявились в более высокой интенсивности

ростовых процессов, а также – в развитии более крупных, округлых листьев. Это был единственный вариант, где листья имели типичную для скумпии обратнояйцевидную форму (Рис.б). Наряду с этим ткани характеризовались оводненностью и рыхлостью структуры, быстрее некротизировали. Все это осложняло культивирование, так как при пассировании рыхлые ткани легко распадались на отдельные нежизнеспособные куски.

Кинетин в концентрации 1 мг/ л вызывал незначительное увеличение размеров экспланта и появление зеленой окраски в первые две недели культивирования. Эксплант имел вид небольшого зеленого конуса с участками некротизирующей ткани. Затем развитие остановилось, а в процессе дальнейшего культивирования экспланты либо не развивались вовсе, либо погибали.

Как правило, длительное субкультивирование на средах аналогичного состава в большинстве изученных вариантов приводило к прекращению роста и появлению витрификации или некроза культур.

Часть первичных культур, полученных в нулевом пассаже, была перенесена на среды измененного гормонального состава. Наиболее интересными оказались варианты, в которых возрастила концентрация цитокининов. При увеличении концентрации БАП с 0,5 до 2,5 мг/л формировались новые зоны роста (Рис.в). Добавление к БАП (0,5 мг/л) кинетина (0,5 мг/л) также приводило к появлению новых зон роста и, одновременно с этим, к увеличению размеров листовых пластинок. Таким образом, в обоих вариантах удалось достигнуть следующего, после инициации, этапа микроклональной технологий – собственно микроразмножения. Следует отметить, что в данных экспериментальных условиях небольшие размеры побегов ограничивали последующие манипуляции с ними, что, по-видимому, потребует изучения и применения дополнительных приемов, стимулирующих рост и развитие микропобегов.

Культура листовых дисков

Растительный материал (листья) брали как от «взрослого» 10-летнего дерева, так и от однолетних саженцев в стадии активного роста. В процессе последующего культивирования было выявлено, что возраст растения-донора влияет на скорость протекания морфогенетических процессов. Экспланты, полученные от однолетних саженцев, продуцировали структуры на 10-14 дней раньше, чем взятые от 10-летнего дерева. Не выявлено достоверной связи между временем инициации культур и регенерацией.

Для индукции морфогенеза использовали БАП, НУК и кинетин в разных концентрациях и соотношениях. Почти во всех изученных вариантах наблюдали быструю и ярко выраженную дегенерацию эксплантов. Листовые диски теряли естественную зеленую окраску, бурели или чернели, покрывались каплями конденсата и на 7-10 день окончательно некротизировали. Только в двух вариантах: (1) БАП, 1,0 мг/л, + НУК, 0,1мг/л, и (2) БАП, 0,5 мг/л, + кинетин, 0,5 мг/л, первоначальная темно-зеленая окраска тканей листа сохранялась неизменной. Через несколько дней культивирования на данных

средах по кромке экспланта формировался раневой каллус в виде черного гофрированного валика. В дальнейшем в зоне каллуса наблюдали возникновение меристематических зон роста и формирование небольших (1-2 мм), округлых структур светло-зеленого цвета, представлявших собой, по-видимому, адвентивные почки (Рис.г). Один регенерирующий экспланкт продуцировал, как правило, 5-7 почек. Этот показатель не зависел от типа и соотношения фитогормонов в питательной среде, хотя, как известно, цитокинины в сочетании с ауксинами более эффективно индуцируют развитие почек и побегов.

Структуры были отделены от тканей экспланта и перенесены на питательные среды измененного состава, но дальнейшего развития адвентивных почек в побеги ни на одной из используемых сред мы не наблюдали. Возможно, причиной неудачи были небольшие размеры структур.

Культура верхушек побегов

При культивировании *in vitro* верхушек однолетних побегов была выявлена различная чувствительность эксплантов к фитогормонам. Наличие в питательной среде кинетина (0,5 или 1,0 мг/л) вызывало появление зеленой окраски и увеличение размеров почек, однако после 2-х недель культивирования рост тормозился, листовые примордии не развивались, листья не разворачивались. Одновременно с этим наблюдали первые признаки некроза верхней части побега, а вслед за этим, спустя 3-4 недели, - общий некроз и гибель.

При культивировании верхушек побегов на питательной среде с 0,5 мг/л БАП в течение 2-3 недель формировались небольшие (до 1,5 см длиной) зеленые побеги с 3-4 листьями. БАП в указанной концентрации не снял доминирования апикальной меристемы: преимущественное развитие продемонстрировала только верхушечная почка, боковые побеги не развивались, почки лишь незначительно вытянулись. При увеличении концентрации БАП до 2,5 или 5,0 мг/л количество побегов не увеличилось, побеги удлинялись незначительно, листовые пластинки были недоразвиты и скручены в трубочку. Чем выше была концентрация БАП, тем быстрее некротизировал побег. По-видимому, для развития большего количества почек требуется не повышение, а снижение концентрации БАП в питательной среде. Косвенным подтверждением данного предположения может служить развитие эксплантов на питательной среде без регуляторов роста, когда каждая почка, включая боковые, формировалась побег с 2-3 хорошо развитыми листьями.

Выводы

Морфогенный потенциал всех типов эксплантов скумпии реализуется в основном в первые 2-3 недели культивирования, затем происходит быстрая дегенерация и некроз тканей экспланта.

Установлено, что определяющим индуктором морфогенеза для разных типов эксплантов скумпии является БЛП. Для инициации процессов роста и

развития необходимы изначально низкие концентрации БАП в питательной среде (0,5-1,0 мг/л).

Для развития новых зон роста при культивировании почек необходимо в последующих пассажах увеличение концентрации БАП до 2,5 мг/л.

В культуре изолированных листьев органогенез реализуется через каллусогенез, а в культуре почек и верхушек побегов происходит прямая реализация органогенного потенциала почек одновременно с активацией клеток пазушной меристемы.

Литература

Джонс О.П. Размножение хозяйствственно-важных древесных растений *in vitro* // Биотехнология сельскохозяйственных растений, Москва, 1987, С. 139-154.

Катаева Н.В. Особенности микроразмножения трудноукореняемых сортов яблони // Сельскохозяйственная биология. 1986. №4. С.18-23

Колесников А.И. Декоративная дендрология. М., 1974. 517 с.

УДК 575.224.234; 581.48

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОЙ РЕПРОДУКЦИИ У ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ПОЛУЧЕННЫХ ГЕНОМНЫХ И ХРОМОСОМНЫХ МУТАНТОВ *NICOTIANA TABACUM L.*

О.Л. Госенкова, Ю.В. Евсеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Вид *Nicotiana tabacum L.* является естественным аллополиплоидом, характеризуется высокой фертильностью и размножается исключительно половым путем. В силу ряда морфобиологических, физиологических и цитологических признаков (высокая регенерационная способность, обильное длительное цветение, крупные размеры цветков и цитоэмбриологических элементов, а также высокая семенная продуктивность) табак является удобным модельным объектом и широко используется во многих исследованиях (*Nicotiana...*, 1979; Шумный, 2001; Еналеева, 2003). Поскольку полиплоидия и анеуплоидия являются источником генетической изменчивости и факторами эволюции, включая эволюцию систем размножения (Грант, 1984; Otto, Whitton, 2000; Soltis et al., 2003), представляет значительный интерес получение и подробное изучение на модельном объекте мутаций этого типа.

Экспериментально полученные в отделе генетики и репродуктивной биологии Ботанического сада СГУ формы табака с увеличенным набором хромосом являются уникальным материалом для исследований в этих аспектах, и основная задача данной работы заключалась в анализе их некоторых репродуктивных особенностей.

Материал и методика

Объектом исследования служили растения из самоопыленного потомства тетраплоида, полученного методом культуры тканей на основе *Dsyl* мутанта, и

потомки спонтанно возникшего (в популяции этого же мутанта) гипертриплоида с числом хромосом около 80. В качестве контроля использовались диплоидные растения ($2n=48$).

Определение чисел хромосом проводилось с использованием методики укорачивания 0,002 М раствором 8-оксихинолина, фиксации ацетоалкоголем (1:3) и окраски ацетогематоксилином. Анализ препаратов проводился на микроскопе "Zetopan" при увеличении Х 1000. Микрофотографирование метафазных пластинок проводили с помощью цифровой фотокамеры «Оlympus».

После цитогенетического анализа растения из горшков пересаживали в открытый грунт на экспериментальный участок. Для каждого растения регистрировалась дата зацветания.

Параметрические характеристики вызревших коробочек и семян определяли с помощью окулярмикрометра на стереомикроскопе МБС - 9 при увеличении Х 25. Проращивание выполненных семян проводили в чашках Петри в термостате при температуре 25^oC.

Математическую обработку материала и изготовление графических рисунков проводили с использованием программы Excel для Windows.

Результаты

В результате подсчета хромосом у потомков тетраплоида ($4n=96$) установлено, что подавляющее большинство из них являются анеуплоидами. Лишь 9 из 49 исследованных растений этой группы оказались тетрапloidами, то есть 96-хромосомными растениями. У остальных - числа хромосом варьировали в диапазоне от 91 до 95.

В потомстве гипертриплоидного растения числа хромосом у отдельных растений варьировали от 73 до 80. Микрофотографии метафазных пластинок представлены на рисунке 1. Соотношения исследованных растений с разными числами хромосом представлено на рисунке 2.

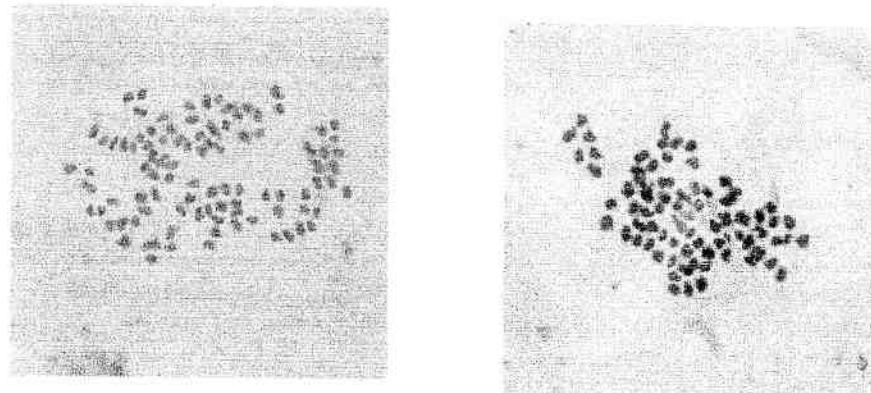


Рисунок 1. Метафазные пластиинки хромосомных мутантов табака: А - 73 хромосомы. Б - 94 хромосомы.

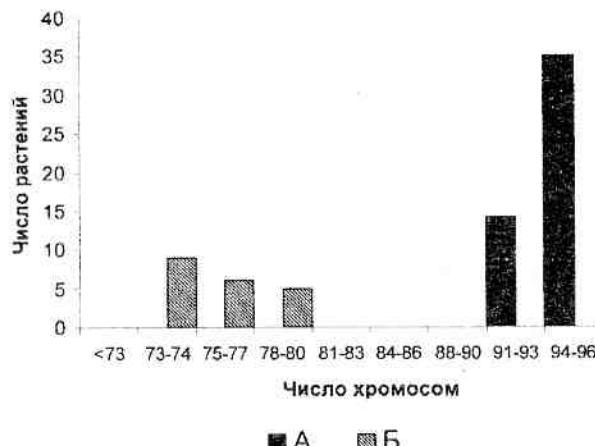


Рисунок 2. Встречаемость растений с разными числами хромосом в потомствах тетрапloidов (А) и гипертриплоидов (Б)

Одним из важных онтогенетических показателей растений является переход от вегетативного к генеративному развитию, который морфологически регистрируется по началу цветения. В нашем эксперименте продолжительность срока зацветания определялась от момента высадки рассады в грунт, которая была осуществлена 2 июня, до появления бутонов и распускания первого цветка. У контрольных, то есть диплоидных растений, как правило, переход к цветению происходит почти одновременно либо с небольшой разницей между отдельными растениями. В нашем опыте период до начала цветения у диплоидов составил 63-70 дней.

В двух других группах растений – потомствах тетраплоида и гипертриплоида картина была иной. Период до зацветания у отдельных растений значительно варьировал: в потомстве тетраплоида он составлял от 60 до 149 дней, в потомстве гипертриплоида – от 50 до 134 дней. В потомстве гипертриплоида 64% растений так и не приступило к цветению. Сравнительное распределение растений по срокам зацветания в трех исследованных группах растений представлено на рисунке 3. Наибольший диапазон зарегистрирован у растений второй группы.

Измерения коробочек с семенами, образовавшимися в результате самоопыления экспериментальных растений, показали существенные отличия от контроля. Особенно значительно различались коробочки опытных и контрольных растений по форме. У диплоидов они были более вытянутой формы, чем у полиплоидов. Качественным параметром, отражающим форму коробочки, является индекс, то есть отношение ширины коробочки к ее длине. Чем меньше этот показатель, тем более вытянутую форму имеет коробочка.

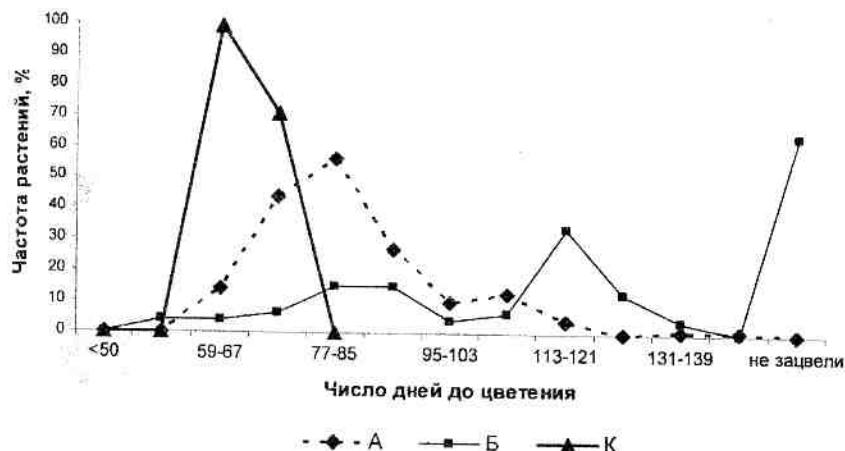


Рисунок 3. Распределение растений разных вариантов по срокам зацветания: А - потомство тетраплоида, Б - потомство гипертриплоида, К - контроль

У диплоидов значения индексов варьировали в диапазоне от 0,37 до 0,66; наиболее высокочастотным было значение от 0,51 до 0,6 (рис. 4).

У растений из группы потомства тетраплоида значения этого показателя колебались в диапазоне от 0,56 до 1,14. Это означает, что некоторые завязи имели практически одинаковые размеры длины и ширины коробочки, а иногда длина даже оказывалась меньше ширины. Наиболее часто встречающимися в этом варианте были завязи, у которых индекс соответствовал значениям 0,71-0,8. Еще более высокие показатели зарегистрированы у большинства растений в потомстве гипертриплоида от 0,67 до 1,0. Самыми высокочастотными оказались растения с индексом от 0,81-0,9 (рис. 4).

В результате анализа семян были выделены 3 группы: выполненные, частично выполненные и щуплые. Встречаемость нормальных, то есть выполненных семян, в контрольной группе варьировала от 55 до 75%, в потомстве тетраплоида – от 18 до 66 % и в потомстве гипертриплоида – от 11 до 57%. Распределения растений по качеству семян разных вариантов представлены на рисунке 5. В контроле наиболее частовстречающимися являются растения, у которых доля выполненных семян составляет 60-70%. В двух других группах у большинства растений выполненные семена составляли 50%.



Рисунок 4 – Распределение растений разных вариантов по индексам коробочек: А – потомство тетраплоида, Б – потомство гипертриплоида, К - контроль

Измерение нормально выполненных семян у разных растений трех исследованных групп показало следующее. У контрольных растений размеры семян варьировали в диапазоне от 0,54 до 0,65 мм, у потомков тетраплоида – от 0,65 до 0,78 мм и у потомков гипертриплоида – от 0,69 до 0,86 мм. На рисунке 5 изображены кривые распределения растений по размеру выполненных семян трех исследованных групп растений.

У диплоидов большинство растений имеют семена размером 0,5-0,6 мм, в потомстве тетраплоидов 0,7-0,8 мм, и в потомстве гипертриплоидов – 0,8-0,9 мм.

Проращивание полностью выполненных семян разных групп растений показало высокую всхожесть семян контрольных растений (86-92%) и низкую у растений из потомства тетраплоида (10-43,8%) и гипертриплоида (2,9-44%).

Таким образом, в результате проведенного сравнительного анализа сроков зацветания, а также количественных и качественных показателей семенной репродукции хромосомных мутантов установлено: 1) рассмотренные нами признаки (размеры и форма семенных коробочек, качество, размеры и способность к прорастанию семян) весьма существенно варьируют у отдельных хромосомных мутантов; 2) эти показатели значительно отличаются от таковых диплоидных растений, в частности, большинство растений обеих групп (потомки тетраплоида и гипертриплоида) намного позже вступали в репродуктивную фазу, имели иную форму завязи, более крупные семена при снижении их качества и способности к прорастанию.

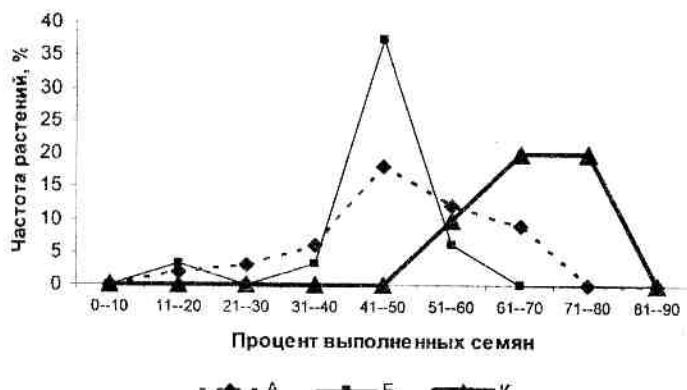


Рисунок 5. Распределение растений разных вариантов по качеству семян: А - потомство тетраплоида, Б - потомство гипертриплоида, К - контроль.

Безусловно, подобные вариации обусловлены влиянием дополнительного генетического материала и, возможно, хромосомным дисбалансом. Некоторые из описанных нами морфобиологических особенностей согласуются с имеющимися в литературе сведениями по полиплоидии и анеуплоидии (Бреславец, 1963; Зосимович и др., 1972; Лаптев, 1984).

Полученные данные указывают на принципиальную возможность сохранения в генетической коллекции анеупloidных форм путем самоопыления, что открывает перспективы их дальнейшего комплексного исследования.

Литература

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 529 с.

Зосимович В.И., Навалихина Н.К., Мареха Л.Н., Павленко Г.С. Влияние анеуплоидии на плодовитость в популяции клевера красного АН-тетра-1 // Полиплоидия и селекция. Минск, 1972. С. 270-278.

Еналеева Н.Х. Изменчивость цитологической структуры мегагаметофита *Nicotiana* // Физиология растений. 2003. Т. 50, №3. С. 398-403.

Лаптев Ю.П. Гетероплоидия в селекции растений. М., 1984. 248с.

Шумный В. К. Генная и хромосомная инженерия растений // Вестник РАН. 2001. Т. 71, № 8. С. 725-732.

Nicotiana. Procedures for experimental use. B.D. Durbin, ed. // Techn. Bul. 1979. Vol. 1., N 1586. 124 p.

Otto S.P., Whitton J. polyploid incidence and evolution // Annual Review of Genetics. 2000. Vol.34. p. 401-437.

Soltis D.E., Soltis P.S., Tate J.A. Advances in the study of polyploidy since plant speciation// New Phytologist. 2003. Vol.161. P. 173 -191.

УДК 581.16 + 582.998

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЧАСТОТЫ АПОМИКСИСА В
ПОПУЛЯЦИЯХ *CHONDRILLA JUNCEA* L. И *CH. GRAMINEA* BIEB.

Н.В. Добрыничева, И.С. Кочанова, А.С. Кашина

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Виды рода *Chondrilla* редко попадают в поле зрения исследователей, занимающихся проблемами апомиксиса или систем размножения у растений. Между тем известные литературные данные по вопросам семенного размножения видов страдают противоречивостью. Так, одни авторы считают, что род представлен исключительно апомиктическими видами (Ильин, 1930), другие все диплоидные виды рода относят к размножающимся половым путем, а все полиплоидные – к апомиктическим (Bergman, 1952; Поддубная-Арнольди, 1976). Однако из примерно тридцати видов рода таких диплоидных видов выявлено два: *C. ambigua* Fisch. и *C. chondrilloides* Fisch. (Поддубная-Арнольди, 1933; Bergman, 1952), причем один из них (*C. ambigua* Fisch.) некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928). Сам же вид *C. juncea* является факультативно апомиктическим. Второй из перечисленных видов (*C. chondrilloides*) у ряда авторов указан как апомиктический диплоспоровый вид (Поддубная-Арнольди, 1964; Хохлов с соавт., 1978).

В связи с этим исследование системы семенного размножения видов родового агамного комплекса *Chondrilla* представляет интерес, по крайней мере, по двум причинам.

Во-первых, это связано с изучением путей эволюции агамных комплексов у цветковых, которую обычно представляют в виде последовательной смены ряда стадий развития от юности к старости. Считается, что на стадии юности комплекс содержит морфологические вариации, группирующиеся в относительно малое число таксономических видов, обитающих в ограниченной географической провинции, при обязательном наличии половых предковых видов с большим ареалом распространения. Зрелый агамный комплекс содержит сотни или тысячи агамоспермных микровидов, распространенных по обширной географической области. Зрелые комплексы подразделяют на комплексы ранней стадии зрелости, у которых сохранились многие или большая часть диплоидных предковых видов, и комплексы поздней стадии зрелости, у которых многие или большинство диплоидных и полиплоидных половых предковых видов вымерло, но агамоспермная структура достигает полного развития. Считается, что старый агамный комплекс обединен не только половыми диплоидами и половыми полиплоидами, но и числом агамоспермных микровидов. В таксономическом аспекте он представляется изолированным агамоспермным видом, не имеющим известных половых родичей (Грант, 1984).

Исходя из вышеизложенных принципиально важно определить имеются в пределах рода *Chondrilla* половьи виды или нет. Ибо, если таковые отсутствуют, то определить стадию развития агамного комплекса *Chondrilla* не

представляется возможным. Род имеет достаточно сложную таксономическую структуру, насчитываю в своём составе около тридцати видов, объединяемых в два подрода с четырьмя секциями. Географически он широко распространён, - по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки. Большая часть видов рода имеет обширные ареалы (Леонова, 1964; 1989). Следовательно, агамный комплекс *Chondrilla* нельзя считать находящимся на ранней стадии развития уже из-за обширности ареалов аномиктических видов. Если в нём действительно нет половых видов, то его нельзя считать и находящимся на стадии ранней зрелости. Для отнесения к стадии поздней зрелости агамный комплекс явно недостаточно сложен в таксономическом отношении. Отнесению к стадии стареющего, вымирающего агамного комплекса мешает обширное географическое распространение, да и для стареющего комплекса он слишком таксономически сложен. Проблему ещё более усложняет то, что ряд авторов вообще включают виды *Chondrilla* в состав сложного агамного комплекса *Taraxacum* (Nijs den, Sterk, 1980; Nogler, 1984) или считают общим происхождение диплоспории в этих родах как результата либо происхождения этих родов от общего предка, либо гибридизации между видами двух родов (Dijk van, 2003). Филогенетически эти два рода действительно находятся в тесном родстве (Втремер, 1994), хотя имеют разное основное число хромосом (в роде *Taraxacum* $n = 8$, а в роде *Chondrilla* $n = 5$), а случаев гибридизации между растениями двух родов не отмечено (Dijk van, 2003). К тому же морфотипы растений того и другого рода сильно различны.

Вторая причина, по которой изучение системы семенного размножения видов рода *Chondrilla* привлекает внимание, связана с неоднозначностью понимания таксономической структуры рода разными авторами. Так, например, в отношении таксономического ранга *C. juncea* L., *C. graminea* Bieb. и *C. canescens* Kat. et Kir. нет единодушного мнения. Одни авторы рассматривают их как самостоятельные виды (Маевский, 1940; Леонова, 1964; 1989; Определитель..., 1984; Губанов и др., 1992), другие объединяют в один вид *C. juncea* L. (Ильин, 1930; Еленевский и др., 2001). Наши наблюдения показывают, что, по крайней мере, на территории Саратовской и Волгоградской областей все три вида или формы *C. juncea* L., *C. graminea* Bieb. и *C. canescens* Kat. et Kir. существуют в виде смешанных популяций. Правда, *C. graminea* обнаруживается фактически в местах обитания любой популяции *C. juncea*, в то время как растения *C. canescens* встречаются в местах обитания популяций *C. juncea* только в южных районах Саратовского Заволжья и в Волгоградской области. Однако, это может быть связано исключительно с тем, что ареал *C. canescens* ограничен с севера именно этими районами. Не исключено, что подобного рода картина свойственна и для других видов рода. Эмбриологическое изучение может дать дополнительные сведения о степени таксономического родства форм рода *Chondrilla*, а в совокупности с изучением характера семенной продуктивности при различных режимах цветения пролить свет на причины столь трудной в интерпретации таксономической структуры. Но системы семенного размножения видов рода в целом исследованы явно

недостаточно. Довольно фрагментарные сведения по эмбриологии в литературе приведены, например, лишь по 11 видам *Chondrilla* (Сравнительная..., 1987). Поэтому любые дополнительные исследования системы семенного размножения видов рода заслуживают внимания.

Целью нашего исследования являлось сравнительное изучение частоты апомиксиса в популяциях *C. juncea* и *C. graminea* по признакам развития мегагаметофита без оплодотворения. Часть данных нами уже была опубликована ранее (Добрыничева и др., 2003).

Материал и методика

Цитоэмбриологическое изучение частоты апомиксиса осуществляли в 3-х популяциях *C. juncea*, одна из которых произрастает в черте г. Саратова (гора Лысая), вторая - в окрестностях с. Дьяковка, Краснокутского района, третья - в окрестностях с. Алексеевка, Базарно-Карабулакского района Саратовской области, и в 2-х популяциях *C. graminea*, занимающих те же места обитания в окрестностях с. Дьяковка и в черте г. Саратова. Каждая из популяций вне г. Саратова находится на расстоянии более 100 км в северо-восточном (Базарно-Карабулакский р-н) или юго-восточном (Краснокутский р-н) направлениях. (рис. 1). По каждой популяции исследовано в среднем по 30 растений, отобранных случайным образом в полевые сезоны 1999, 2003 и 2004 гг. на расстоянии 15-25 м друг от друга. Видовая принадлежность растений по гербарным образцам определена профессором кафедры ботаники и экологии Саратовского госуниверситета им. Н.Г. Чернышевского (СГУ), д.б.н. М.А. Березуцким.

Соцветия для цитоэмбриологического анализа за 1-3 суток до цветения (раскрытия бутона) краевых цветков фиксировали в фиксаторе Кларка (3 части 96%-ного этанола: 1 часть ледяной уксусной кислоты). Препараты зародышевых мешков готовили с использованием микропрепаровальных игл после макерации цитазой (Куприянов, 1982). Материал предварительно окрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 4-6 часов. Частоту апомиксиса определяли по частоте встречаемости зародышевых мешков с признаками развития зародыша и (или) эндосперма без оплодотворения. В среднем по каждой популяции исследовано по 120 зародышевых мешков.

Результаты и их обсуждение

В популяциях *C. juncea* частота встречаемости зародышевых мешков с признаками апомиктического развития не опускалась ниже $17,45 \pm 5,18\%$ и по большинству лет наблюдения достоверно не различалась. Исключением являются только популяция, обитающая в черте г. Саратова, где в 2004 г. она была в 2 раза выше ($51,78 \pm 12,02\%$). При этом, в большинстве популяций на момент исследования чаще всего наблюдалась преждевременная эмбриония без индукции к развитию центральной клетки зародышевого мешка (в 60 - 86% от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктического развития). Исключением является всё та же популяция, обитающая в черте г. Саратова, в которой в 2004 году преждевременная эмбриония без признаков развития

центральной клетки отмечена лишь у 1/3 от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития (табл. 1).

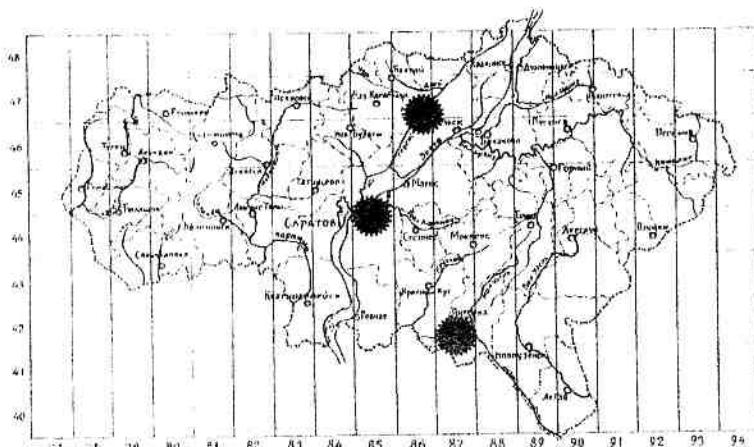


Рис. 1. Местонахождение исследованных популяций *C. junccea* и *C. graminea*: 1 – Б.-Карабулакский (БКар); 2 – Краснокутский (КрК) районы Саратовской области, 3 – черта г. Саратова (Cap)

В последней популяции в 2004 г эндоспермогенез без партеногенетического развития яйцеклетки отмечен более, чем в половине зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития. В остальных популяциях доля зародышевых мешков с развитием центральной клетки было значительно ниже, и варьировала в интервале 0 – 21,9% от числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития.

Развитие обоих элементов зародышевого мешка (яйцеклетки и центральной клетки) одновременно в популяциях *C. junccea* отмечено в 0 – 26,2% от общего числа зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития в каждой популяции. При этом чаще всего около 20% таких мешков имели развивающимися оба элемента. Только в популяции черты г. Саратова в 2003 году их доля была равна 0.

Проязмбрио чаще всего состоял из 2-16 ядер или клеток. Эндосперм также был ядерным или клеточным.

Доля дегенерирующих зародышевых мешков во всех популяциях этого вида независимо от года наблюдения достоверно не различалась и варьировала в интервале $21,1 \pm 5,3 - 29,3 \pm 8,8\%$ (табл. 1)

Таблица 1.

Состояние мегагаметофита у растений *Chondrilla* на момент исследования

Вид, № популяции и место обитания	Год иссле- дования	Зародышевые мешки, %			
		дегенерирую- щие	из них с развитием		
			всего	в том числе	
<i>C. juncea</i> 85 (Саратов)	1999	24,07±6,48	27,04±6,17	21,98	0
	2003	21,06±5,30	19,39±6,10	16,67	2,70
	2004	24,44±8,74	51,78±12,02	31,11	11,33
<i>C. juncea</i> 67 (Дьяковка)	1999	24,80±6,44	21,08±5,28	16,27	0,49
	2004	29,26±8,79	27,83±8,33	21,17	1,67
<i>C. juncea</i> 94 (Алексеевка)	2004	25,06±6,36	17,46±5,18	5,50	9,46
<i>C. graminea</i> 67 ^a (Дьяковка)	1999	68,46±8,26	0	0	0
	2003	25,14±6,57	12,66±5,90	9,94	2,72
<i>C. graminea</i> 85 ^a (Саратов)	2004	78,15±5,4	1,39±1,39	1,39	0

Примечательно, что в отличие от популяций *C. juncea*, в популяции *C. graminea* из окрестностей с. Дьяковка не обнаружено ни одного зародышевого мешка с признаками апомиктичного развития, а в популяции в черте г. Саратова в оба года наблюдения их доля она была на уровне 1,4 – 12,7% (табл. 1). Этот факт тем более интересен, что обе популяции *C. graminea* занимают те же места обитания, что и две исследованные популяции *C. juncea*. Одно из мест обитания – склон г. Лысая в черте г. Саратова, второе – опушка нагорной дубравы в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района. Они значительно (более чем на 100 км) удалены друг от друга и контрастны по условиям обитания. Так для одного из них характерны аридные условия степного Заволжья на обеднённых песчаных почвах, в то время как для второго – в лесостепной зоне Правобережья почти двукратное превышение среднегодовой нормы осадков, более низкая среднегодовая температура, меньшая амплитуда их колебания и т.п. (табл. 2) (Энциклопедия..., 2002).

Кроме того, обращает на себя внимание почти в три раза более высокая частота встречаемости дегенерирующих зародышевых мешков у растений популяции *C. graminea* в сравнении с популяциями *C. juncea* (68,46±8,26 и 78,15±5,40% против 21,08 – 29,26%). Только в 2003 году в популяции из черты г. Саратова доля таких зародышевых мешков в популяции *C. graminea* приближалась к таковой по популяции *C. juncea* (25,14±6,57%).

У растений *C. graminea*, по сравнению с растениями *C. juncea*, несколько отличались также форма и структура зародышевых мешков. Поверхность зародышевых мешков *C. graminea* была складчатой («гофрированной»), цито плазма интенсивно окрашивалась ацетокармином и была слабо или почти не вакуолизирована, ядра зачастую были очень крупные, «рыхлые» и содержали не несколько ядрышек. У растений *C. juncea* поверхность зародышевого мешка

была гладкой, цитоплазма менее интенсивно прокрашивалась ацетокармином и была сильно вакуолизирована, ядра были мельче и плотнее, в каждом ядре, как правило, содержалось одно ядрышко (Добрыничева и др., 2003).

Таблица 2.
Сравнительная характеристика природно-климатических условий в
районах произрастания исследованных популяций

Районы	Географическое положение	Тип климата	Среднегодо- вая темпера- тура воздуха	Среднегодо- вое кол- во осадков	Почва
Б.-Карбу- лакский	Северная часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно- континента- льный	4,2 °C	500-550 мм	Дерновая лесная на песках
Красно- кутский	Южная часть Саратовского Заволжья в юго-западной части Сыртовой равнины	Континен- тальный	5,4 °C	274 мм	Дерновая лесная на песках
Саратов	Средняя часть Правобережья на Приволжской возвышенности	Умеренно- континента- льный	5,3 °C	451 мм	Чернозём щебнист- ый на известня- ке

Интересно, что в годы с высокой долей дегенерирующих зародышевых мешков в популяциях *C. graminea*, фактически не отмечено зародышевых мешков с признаками апомиктического развития, в то время как в популяции с низкой долей дегенерирующих зародышевых мешков доля таковых была относительно высокой ($12,66 \pm 5,90\%$). Подавляющий процент таких зародышевых мешков характеризовался преждевременной эмбрионией.

Таким образом, между растениями *C. juncea*, с одной стороны, и *C. graminea*, - с другой, имеют место различия в морфологии мегагаметофита. При этом из того, что у растений *C. graminea* наблюдается высокий процент дегенерирующих зародышевых мешков, следует, что нормальное развитие мегагаметофита у растений данного вида затруднено. Такого рода нарушения мегагаметофитогенеза у цветковых, как правило, бывает связано: а) с неблагоприятными условиями обитания, б) с отдалённой гибридизацией, в) с полиплоидией нечётного или некратного основному числу уровня пloidности,

с апомиксисом (Куприянов, 1989). Однако, объяснить различия между популяциями *C. juncea* и *C. graminea* по уровню дегенерирующих зародышевых мешков условиями произрастания невозможно, так как популяции *C. graminea* обитают в тех же условиях, что и соответствующие популяции *C. juncea*. Тем не менее, последние имеют втрое более низкий уровень дегенерирующих мешков и характеризуются довольно высокой частотой встречаемости

зародышевых мешков с признаками апомиктичного развития. Это указывает на то, что и апомиксис сам по себе не может являться причиной дегенерации зародышевых мешков у *C. graminea*. К тому же видам рода свойственна диплоспория (Терёхин, 1996), при которой в принципе не может быть конкурентных отношений между апомейотическими и мейотическими мешками в силу того, что в семязачатке может быть только либо тот, либо другой по определению. Скорее, эти факты позволяют предполагать, что причиной высокого уровня дегенерации зародышевых мешков являются как раз низкая (или нулевая) склонность популяции *C. graminea* к апомиктичному размножению при сложностях в развитии мегагаметофита, связанных либо с гибридогенным происхождением, либо с нечётным или некратным основному числу хромосом уровнем пloidности растений. В пользу данного предположения говорит и высокий процент растений нечётного уровня пloidности в данной популяции (Кашин и др., 2003). Некоторые отличия в структуре зародышевых мешков у *C. graminea*, - если они, правда, не связаны с дегенерационными процессами или различиями в уровне пloidности растений, - указывает на то, что между растениями *C. graminea* и *C. juncea* существуют не только различия по морфологическим, но и цитоэмбриологическим признакам.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 05-04-49001).

Литература

- Грант В. Видообразование у растений. М: Мир, 1984. 528 с.
- Губанов И.А., Кисилёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений. М.: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.
- Добрыниченко Н.В., Кочанова И.С., Кащин А.С. Сравнительное изучение некоторых параметров системы семенного размножения популяций *Chondrilla juncea* L. и *C. graminea* Bieb. // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. трудов. Вып. 6. Саратов: Научная книга, 2003. С. 35-42.
- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М.: Изд-во МПГУ, 2001. 278 с.
- Ильин М.М. *Chondrilla L.* // Бюлл. отд. каучукон. 1930. № 3. С. 1-61.
- Кащин А.С., Демочки Ю.А., Мартынова В.С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктических и половых видов агамных комплексов Asteraceae // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 9. С. 35-54.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков. А.С. № 919636 // Бюлл. изобр. 1982. С. 14. С. 7.
- Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов: Изд-во Сарат. 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. Л: Наука, 1989. Т. 8. С. 57 – 61.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. М.: Л.: Сельхозгиз, 1940. 824 с.

Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.

Сравнительная эмбриология цветковых растений. Davidiaceae – Asteraceae. Л.: Наука, 1987. 392 с.

Талиев В.И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.Л.: Госиздат, 1928. 630 с.

Терёхин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 377 с.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.

Энциклопедия Саратовского края. Саратов: Приволжское кн. изд-во, 2002. 688 с.

Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, N 3. P. 367-369.

Bremer K. Asteraceae cladistics and classification. Portland: Timber Press, 1994. 180 p.

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.

Nijs J.C.M. den, Sterk A.A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in Central Europe // Bot Jahrb. Syst. 1980. Vol 101. P. 527-554.

Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e.a., 1984. P. 475—518.

УДК 581.331.2; 582.542.1

ИССЛЕДОВАНИЕ КАЧЕСТВА ПЫЛЬЦЫ У НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ОВСЯНИЦЫ КРАСНОЙ В УСЛОВИЯХ г. САРАТОВА

К.Е. Крайнов, А.Х. Миндубаева, Н.Х. Еналеева

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Вид овсяница красная (*Festuca rubra L.*) - представитель низовых многолетних злаков, широко применяется в зонах с умеренным климатом в качестве газонной культуры. Согласно имеющейся информации, популяции данного вида обладают морфобиологической пластичностью и высокими адаптационными возможностями (Fairey, Lefkovitch, 1996 а, б; Мальцев, 2001; Мифтахова, 2005; Herben et al., 2003), что открывает большие перспективы для поиска наиболее приспособленных форм к экстремальным климатическим условиям Нижнего Поволжья (высокая температура в летние месяцы, нередко сопровождающаяся засухами, низкая – в зимний период, часто сменяющаяся оттепелями). Одним из существенных факторов, определяющих успех интродукции и способствующих практическому внедрению сортов овсяницы, является высокая семенная продуктивность, которая в свою очередь определяется состоянием элементов системы размножения.

По некоторым сведениям для овсяницы красной характерна значительная внутривидовая вариабельность цитологических и эмбриологических показателей (Mariany et al, 2000; Шишканская, Юдакова, 2003; Шишканская и др., 2004), свидетельствующая о тенденции к апомиктическому способу размножения (Шишканская и др., 2004).

Одним из объективных критериев, используемых при диагностике системы размножения, служит состояние пыльцы. Эмпирически установлено, что степень дефектности пыльцы (СДП), превышающая 11,7% указывает на возможность апомиксиса (Куприянов, Жолобова, 1983; Куприянов, 1989), при этом в случае варьирования пыльцевых зерен (ПЗ) по размеру вероятность наличия апомиксиса у растений данных популяций существенно возрастает (Шишканская, Юдакова, 2003; Шишканская и др., 2004).

Целью настоящего исследования было изучение мужской генеративной сферы у шести сортов *F. rubra L.*, произрастающих на коллекционном участке Ботанического сада СГУ.

Материал и методика

В качестве материала использовали сорта овсяницы красной: Арета, Выдумецкая славная, ГБС 202, Саласпилс, Тамара, и №116. Число растений каждого сорта в выборке варьировало от 20 до 30. В период массового цветения соцветия фиксировали ацетоалкоголем (1:3) на стадии перед выбрасыванием пыльников. Для анализа брали пыльники нижних цветков из колосков, расположенных в центральной части соцветия. Пыльцу окрашивали азокармином, и заключали в глицерин-желатиновую смесь. Подсчет разных морфологических типов проводили в ходе анализа выборки из 300 пыльцевых

зерен на микроскопе МБИ-6. Статистический анализ производили с использованием компьютерной программы Excel. Микрофотографии изготовлены с помощью цифровой камеры Praktica.

Результаты

У растений всех исследованных сортов, наряду с нормальными пыльцевыми зернами, то есть, окрашенными, почти изометрической формы (рис. В, Г), встречались дефектные. К ним отнесены ПЗ, остановившиеся на ранних стадиях развития (Рис. Д-И), с признаками плазмолиза (Рис. К-М), с дегенерирующими содержимым (Рис. Н-Ф) и полностью пустые (Рис. Х-Ч). СДП у исследованных растений варьировала в диапазоне от 0,3 до 97%, при этом разные сорта в отношении этого показателя существенно различались (табл. 1).

Таблица 1.

Степень дефектности пыльцы у растений исследованных сортов
овсяницы красной

№ растен- ия	СДП (%) сортов					
	Арета	Выдубецкая славная	ГБС 202	Саласпилс	Тамара	№116
1	5	10	33	7,7	8	2
2	2	0,3	2	19,7	6,7	1,7
3	1	10,3	2,3	18	57,7	7,3
4	3,3	3,3	47,9	26	53	42
5	1,3	0,3	11	1,3	6,3	4,3
6	3	2,3	9	7,3	46,3	0,7
7	12,7	2,3	10,7	10,3	41	6,7
8	7	0,7	66,7	4,7	11,3	5,7
9	3,3	0,7	4,7	4,3	34	6,7
9	3	6	6	3	11	50
10	4,7	3,7	3,3	2	8,7	51
11	7,7	2	3,7	11,7	26	43
12	7,3	29	5,3	14,3	28,7	4,3
13	7,7	3,3	9	16,3	32,3	16,7
14	5	2	2,7	7,3	16,7	3
15	7,3	1,7	24,7	5,7	4	2,3
16	8,3	3	2,7	7	24	48,3
17	5	4,3	10	6,3	3,7	29,7
18	0,7	4	3,3	5,3	38,3	11,7
19	4	1,3	78,7	1,5	4,7	4

20	0,3	19,3	14,3	3,3	9,7	47
21	1,3	4,7	7,3		31,7	5,3
22	7,7	2	17,7		19	1,7
23	1,3	2,7	0,3		97	4,7
24	0,7	1,7	31		4,7	42,3
25	1	3	84,3		65	3,3
26	0,7	3	7,3		39,3	0,7
27	1,3	1,7	5,7			11,3
28	0,7	2,3	15,3			1,7
29	8	1,7	7			11,8
30		0,7				5,3

В исследованных выборках доли растений с высокой дефектностью пыльцы, то есть растений, у которых СДП превышал порог 11,7%, весьма значительно варьировали. Наиболее часто такие растения встречались у сорта Тамара (61,5%), наиболее редко (3,4%) – в выборке сорта Арета. У сорта Тамара зарегистрирована самая высокая индивидуальная СДП – 97% (Табл. 2). У единственного из 29 изученных растений сорта Арета уровень дефектности составлял всего 12,7% (Табл.1).

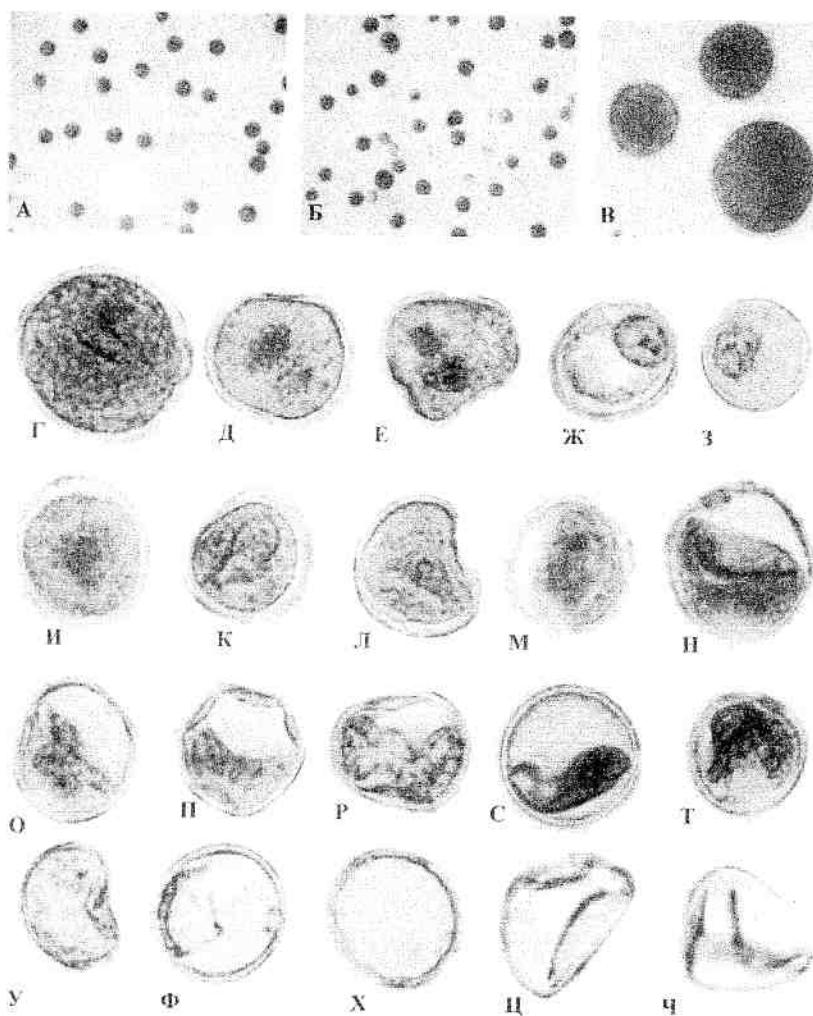
Таблица 2.

Частоты встречаемости растений с высокой СДП у исследованных сортов овсяницы красной

Сорт	Число исследованных растений	Растений с высокой СДП		%
		шт.	%	
Тамара	26	16		61,5
Саласпилс	20	7		35
ГБС 202	29	10		34,5
№116	30	10		33,3
Выдубецкая				
славная	30	2		6,7
Арета	29	1		3,4
F				22,9***

Примечание: *** различия значимы при $P < 0,001$

Результаты анализа морфологических типов дефектных ПЗ в группах с высокой СДП показали, что основную долю у всех исследованных сортов составляют дегенерирующие ПЗ (Табл. 3). Плазмолиз не отмечен лишь у растений сортов ГБС 202 и Выдубецкая славная. Какой-либо закономерности в частотах встречаемости определенных морфологических типов в зависимости от степени дефектности пыльцы не выявлено.



Пыльцевые зерна *Festuca rubra* L.: А, Б – пыльца растений с низкой и высокой СДП (общий вид); В – нормально окрашенная пыльца разного размера; Г – типичное зрелое ПЗ; Д – И – остановка развития: на стадиях двуклеточного ПЗ (Д, Е), одноядерной микроспоры (Ж – И); К – М – плазмолизированные ПЗ; И – Ф – ПЗ с дегенерацией содержимого; Х, Ч – устые ПЗ.

Таблица 3.

Морфологические типы пыльцевых зерен у растений овсяницы красной с высокой СДП

Сорт	№ расте- ния	Пыльцевые зерна, %				
		норма- льные	остановив- шиеся в развитии	плазмо- лизиро- ванные	дегенери- рующие	пустые
Тамара	3	42,3	8,7	7,3	38	3,7
	4	47	4,3	4	39,3	5,3
	6	53,7	5,7	1,3	37,7	1,7
	7	59	6	0,7	29	5,3
	9	66	7,7	5,7	18	2,7
	11	74	2,7	1,7	18,7	3
	12	73,3	1	1,3	25	1,3
	13	67,7	0,3	4	27	1
	14	83,3	1,7	0,7	14	0,3
	16	76	2	0,3	20,7	1
	18	61,7	2,7	1,7	32,7	1,3
	21	68,3	5,7	0	23,3	2,7
	22	81	3	2	9,7	4,3
	23	0	16	1,7	78	1,3
Саласпилс	25	18,3	8	1,3	54	1,7
	26	60,7	2,3	2	32,7	2,3
	1	92,3	0,3	1	3,7	2,7
	2	80,3	2,7	0,6	15	1,3
	3	82	6,7	0,6	9,3	1,3
	4	74	8,3	0,7	11,3	5,7
	11	88,3	3	0,3	3,3	5
ГБС 202	12	85,7	2,3	0	7,7	4,3
	13	83	6	0,3	5,3	4,7
	4	52,1	6,3	0	41,3	0,3
	8	33,3	6,7	0,3	59,7	0
	15	75,3	3	0	21,7	0
	19	21,3	8	0	70,7	0
	20	85,7	3,3	0	10,7	0,3
	22	82,3	2,3	0	15	0,3
	24	69	4,7	0	25	1,3
	25	15,7	11,7	0	71,7	1

	28	84,7	0,3	0	13,7	1,3
№116	4	58	14,3	0	27,7	0
	10	49	5	1	45	0
	11	57	8,3	0,3	33,7	0,7
	13	83,3	3,7	0,3	11	1,7
	15	51,7	1,7	2	43,7	1
	17	70,3	0,3	0	29	0,3
	18	88,3	0,7	0,3	9,3	1,3
	20	53	6,7	0,3	39,3	0,7
	24	57,7	2	3,7	36,7	0
	29	85	1	0	0,7	10,1
Выдубецкая	12	71	3,7	0	23,7	1,7
славная	20	80,7	1	0	18	0,3
Арета	7	87,3	5	1	4,3	2,3

Обсуждение

В результате проведенного исследования пыльцы шести сортов вида *Festuca rubra L.* выявлено внутрисортовое разнообразие растений в отношении СДП. Наличие растений с высоким уровнем дефектности, то есть растений с частотой аномалий выше 11,7%, отмечено практически у всех образцов, хотя последние с высокой достоверностью различались как в отношении долей таких растений в выборках, так и количественной выраженности индивидуальной СДП. Самым «высокодефектным» оказался сорт Тамара, а сорта Выдубецкая славная и Арета обнаружили минимальную дефектность пыльцы. То обстоятельство, что все растения произрастали на одной и той же территории, цветение и фиксация пыльников проходили практически одновременно, а для анализа использовались зрелые пыльники одновозрастных цветков, локализованных в одной и той же части соцветия, дает основание заключить, что установленные различия обусловлены генетическими особенностями сортообразцов. Усредненные показатели дефектности пыльцы для каждого сорта, представленные в таблице 4, могут служить их популяционными характеристиками.

Сравнительный анализ морфологических признаков дефектных ПЗ дает основание для предположения, что выделенные нами типы являются проявлениями последовательных стадий процесса дегенерации ПЗ. В большинстве случаев этому процессу подвержены ПЗ, развитие которых по каким-либо причинам оказалось блокированным на стадии одноядерной микроспоры (Рис. Ж-И), либо на более поздних стадиях, вплоть до двуклеточного ПЗ (Рис. Д, Е). В ряде случаев пыльца на этих стадиях не имеет признаков дегенерации, и ее присутствие наряду с нормально выполненными зрелыми ПЗ можно объяснить асинхронностью развития микроспор в пыльниках. Плазмолиз – это начало дегенерационного процесса, который

наступает вслед за блокадой развития, а далее проявляются явные признаки деструкции – никноз ядерной массы, деградация и уменьшение

Таблица 4.

Средние показатели дефектности пыльцы для исследованных сортов овсяницы красной

Сорт	Дефектные пыльцевые зерна, %				
	Всего	остановив- шиеся в развитии	плазмо- лизиро- ванные	дегенери- рующие	пустые
Саласпилс	9,00 ± 0,96	2,38 ± 0,33	0,37 ± 0,07	4,35 ± 0,57	1,9 ± 0,30
Тамара	27,63 ± 2,74	3,58 ± 0,46	1,49 ± 0,25	20,60 ± 2,18	1,85 ± 0,21
№116	14,34 ± 1,85	1,9 ± 0,38	0,28 ± 0,09	10,97 ± 1,63	1,09 ± 0,21
ГБС 202	17,52 ± 2,52	2,18 ± 0,37	0,02 ± 0,02	14,69 ± 2,23	0,62 ± 0,10
Выдубецкая славная	4,19 ± 0,76	0,43 ± 0,10	0	3,38 ± 0,64	0,38 ± 0,08
Арета	4,03 ± 0,45	0,91 ± 0,15	0,09 ± 0,04	2,06 ± 0,30	0,98 ± 0,17

объема цитоплазмы и, наконец, полное исчезновение содержимого ПЗ. Последняя стадия диагностируется как тип «пустые ПЗ». На микрофотографиях (Рис. М-Ч) представлены последовательные этапы процесса дегенерации ПЗ.

Наряду с дегенерационными процессами, пыльца отдельных растений характеризовалась весьма существенным варьированием по размеру нормально выполненных и окрашенных зерен (Рис. В).

Таким образом, полученные нами данные в значительной степени совпадают с известными в литературе сведениями о внутривидовой изменчивости генеративных признаков *Festuca rubra* L. (Мальцев, 2001; Шишканская, Юдакова, 2003; Шишканская и др., 2004). Особый интерес представляет обнаружение в имеющейся коллекции образцов с контрастным проявлением признака «СДП», открывающее перспективы дальнейшего комплексного исследования этих форм в связи с проблемой апомиксиса и его генетических предпосылок.

Литература

- Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.
- Куприянов П.Г., Жолобова В.Г. Уточнение понятий нормальная и дефектная пыльца в анатоморфологическом методе //Апомиксис и цитоэмбриология растений. Саратов, 1975, вып. 3. С. 47-52.
- Мальцев А.В. Изучение репродуктивной биологии овсяницы красной (*Festuca rubra* L.) при интродукции //Итоги интродукции и селекции травянистых растений на Урале. Екатеринбург, 2001. С. 225-240.

Мифтахова С.А. Биологические основы интродукции некоторых видов злаковых трав для газонов среднетаежной подзоны Республики Коми //Автореф. дисс... канд. биол. наук, Сыктывкар, 2005. 22 с.

Шишканская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2004. 148 с.

Шишканская Н.А., Юдакова О.И. Новый подход к использованию антморфологического метода для диагностики апомиксиса у злаков //Бюлл. Ботанического сада Сарат. гос. ун-та. Саратов, 2003. С. 180-187.

Fairey, N. A. and Lefkovitch, L. P. Crop density and seed production of creeping red fescue (*Festuca rubra* L. var.*rubra*). 1. Yield and plant development. *Can. J. Plant Sci.* Vol. 76. 1996. P. 291-298.

Fairey, N. A. and Lefkovitch, L. P. Crop density and seed production of creeping red fescue (*Festuca rubra* L. var. *rubra*). 2. Reproductive components and seed characteristics //Can. J. Plant Sci. Vol. 76. 1996, P. 299-306.

Herben T, Krahulec F, Hadincova V, Pechackova S, Wildova R Year-to-year variation in plant competition in a mountain grassland //Journal of Ecology Vol. 91. 2003, P. 103-113.

Mariani A., Roscini C., Basili F., Paoletti R., Rosafio M. Cytogenetic study of forage grasses and legumes // Legumes for Mediterranean forage crops, pastures and alternative uses = Légumineuses pour cultures fourragères, pâturages et autres usages en région méditerranéenne. Zaragoza, CIHEAM-IAMZ, 2000. p. 79-83

УДК 633. 174

ВОПРОСЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И СИСТЕМАТИКИ *SORGHUM MOENCH*.

Г.И. Костина, А.Г. Ишин
ФГНУ РодНИИСК «Россорт»

Сорго выращивают в 85 странах мира на площади более 45 млн. га (Якушевский, 1969; Щербаков, 1983; Шепель, 1981; Заварзин, 1994). В России сорго по данным учёных может возделываться на площади 12 - 14 млн. га, в том числе зерновое – на 3 - 3,5, сахарное 5 - 6, травянистое – на 4 - 5 млн. га (Малиновский, 1990).

На земном шаре имеется несколько очагов видового разнообразия сорго: Африка, Индия и Китай. Вопрос о точном времени и месте введения сорго в культуру является дискуссионным. Предполагают, что предки сорго возникли в первой половине мела в период горообразования, в результате одного из расколов Гондваны на границе юрского и мелового периодов (140 млн. лет назад), когда Африкано-Южноамериканский блок раскололся на две части.

По мнению Н. Н. Цвелёва и Л. К. Иванюкович культурные виды сорго произошли политопно на Африканском континенте от разных дикорастущих видов в результате многократной гибридизации (Иванюкович, 1980, 1990). Кроме гибридизации важную роль в процессе эволюции, селекции и продвижения этой теплолюбивой культуры к северу от границ естественного ареала сыграли мутации фотопериодической реакции. Эволюция рода *Sorghum*,

относящегося к семейству злаков - *Poaceae Bernh.* трибы бородачевниковых - *Andropogoneae Dum.* подтрибы *Andropogoninae C. Presl* проходила на территориях, подвергшихся аридизации, что способствовало ксероморфогенезу.

Об истории древнего сорго известно мало. Семена этой культуры находили в древних пирамидах Египта и в раскопках древних поселений Ближнего Востока. Окончательное археологическое доказательство доисторического возделывания сорго отсутствует (Doggett, 1970).

Изучение рода *Sorghum* начинается с работ Плиния (I век н. э.) который дал описание двух видов сорго.

Род *Sorghum* приурочен в своем распространении к странам Старого Света. Эта культура простирается почти непрерывно от Южной Африки до субтропической Австралии. В западном полушарии в район Карибского моря сорго было завезено более двухсот лет назад из Африки (Quinby, 1975). Наибольшее значение сорго приобрело спустя сто лет при распространении в более северные районы, вызвавшее активизацию естественного мутационного процесса с появлением мутаций изменения чувствительности к фотопериоду, короткостебельности, белого перикарпа и других признаков культурного сорго.

Морфологический анализ образцов сорго свидетельствует о наличии трёх более или менее независимых центров происхождения этой культуры, где ещё сегодня сохраняются сорта и образцы сорго, распространение которых обусловлено экологической адаптацией диких предков и этнографией народов, которые его возделывали. Следует отметить, что сорго в Африке возделывали для приготовления, в первую очередь, продуктов питания (лепёшки, каши и другие изделия), а также на кормовые цели.

Практика окультуривания сорго началась с Ближнего Востока (Эфиопия) и оттуда распространилась в западную и южную Африку. Clark и Doggett указывали на данные археологических раскопок, свидетельствующих о том, что практика возделывания сорго пришла из Египта в Эфиопскую область возможно 3000 лет до н. э.

Распространение сорго, как пищевой культуры, в Африке исследовано Show, Churen, Murdock, Wills, Porters, Netting, De Wet. Они определили два фактора, лимитирующих распространение сорго: количество осадков и пищевые потребности населения (цит. по: Иванюкович, 1990).

Индия сорго достигло в первом веке н. э. Там его в легендах называли "тростниковый ячмень". В этой стране зерновое сорго является третьей по значимости продовольственной культурой, сразу после пшеницы и риса. В Индии уже в течение нескольких тысячелетий из зерна сорго выпекают лепёшки, производят напитки и другие продукты. Из Индии сорго было завезено в Китай (Doggett, 1970), в котором успешно выращивают зерновое, пищевое сорго и знаменитый в этой стране гаолян (китайское сорго). Из этих районов (Индия, Китай) 2 - 3 тысячи лет тому назад сорго было ввезено в Среднюю Азию, а в 17 веке - в Европу, хотя первые попытки внедрения этой культуры во Франции имели место ещё в 15 веке.

В Америке сорго появилось в период работорговли в 1874 г., в том числе сортотипы Майло (1880), Фетерита (1906), Хегари (1908). Кафское сорго было

завезено в США из Южной Африки в 1876 году, сортотип Шеллю из Индии - в 1890 г., а суданская трава - в 1908 годах. В США основные площади под посевами сорго сосредоточены в так называемом "сорговом поясе", куда входят штаты: Небраска, Миссури, Канзас, Оклахома, Техас.

В Россию сорго было завезено в 19 веке из Манчжурии во время русско-японской войны, сначала на Северный Кавказ, а затем, на Украину (Малиновский, 1990).

Сортотип хлебного сорта джугара в Средней Азии использовалась как продукт питания. Причём, в начале века в этом районе на одного едока приходилось в год 262 кг пшеничной муки, 60,8 кг риса и 40 кг джугары (Шаповал, 1931).

В Саратовской области сорго выращивали с конца прошлого века, преимущественно на корм скоту. Первые попытки получения из сорго продуктов питания в нашем регионе относятся к началу 20 века, когда в Сарепте (бывшая Саратовская губерния) был построен и действовал соргопаточный завод. В 1912 году разные сорта и линии этой культуры были изучены на Саратовской и Краснокутской опытных станциях. В Нижнем Поволжье и в Саратовской губернии в начале века предпринимались попытки производить сорго для переработки его на муку, крахмал, патоку, спирт, уксус, пиво.

Зерновое сорго может заменять кукурузу в рационах цыплят и другой сельскохозяйственной птицы. Хорошие результаты получены рыбоводами при использовании зерна сорго для выращивания прудовой рыбы.

Систематика рода *Sorghum Moench* до настоящего времени подвергается многократным ревизиям и в соргосеющих странах используются разные классификации.

В Америке отдают предпочтение классификации Snowden J. D. Степень морфологической вариабельности внутри вида так огромна, что такие авторы, как De Wet, Huscebay, систематизируя его на несколько секций и подсекций, выделили 28 возделываемых и 24 диких родственных подвида (цит. по: Иванюкович, 1990).

С учётом имеющихся материалов по систематике сорго Иванюкович Л. К. предложена новая система рода *Sorghum*, в которой все разнообразие видов (70) объединено в семь секций, представленных пятью сериями.

Сопоставление систем J. D. Snowden и Иванюкович Л. К. позволяет оценить самостоятельность видов и проследить эволюционную линию в развитии рода *Sorghum* (табл.).

Подход к виду как к системе показывает, что культурные виды сорго имеют политипное происхождение и ведут начало от различных дикорастущих видов. Современные культурные виды являются результатом гибридизации первичных культивируемых видов с дикорастущими. Самыми древними представителями рода следует считать виды *Sect. parasorghum* с кариотипом $2n = 10$. Виды с кариотипом $2n = 40$ произошли от скрещиваний корневищного вида *S. propinquum* с видами из *Sect. arundacea* с последующим удвоением числа хромосом. Для теоретических исследований целесообразно использовать

классификацию сорго, разработанную Иванюкович Л.К. В селекционной практике в странах СНГ предпочитают систематику Е.С. Якушевского, которая делит разнообразие сорговых культур по способу использования и хозяйствственно-полезным признакам на две группы, включающие 8 видов: - кормовое: сахарное, веничное, суданская трава; - зерновое: хлебное, кафское, гвинейское, китайское, негритянское.

Сравнение системы J. D. Snowden с системой,
разработанной Л.К. Иванюкович

Система J. D. Snowden (1935) (60 – 62 вида, 155 разновидностей)	Система Л.К. Иванюкович (70 видов, 164 разновидности)
<i>Sect. Eu – Sorghum</i>	<i>Sect. Arundinacea</i>
<i>Subsect. Arundinacea</i>	<i>Sect. Sorghum</i>
<i>Ser. Spontanea</i>	<i>Ser. Sorghum</i>
<i>Ser. Sativa</i>	<i>Ser. Guineensis</i>
<i>Subser. Bicoloria</i>	<i>Ser. Caffra</i>
<i>Subser. Guineensis</i>	<i>Ser. Durra</i>
<i>Subser. Caffra</i>	<i>Ser. Nervosa</i>
<i>Subser. Durra</i>	<i>Sect. Drummondii</i>
<i>Subser. Nervosa</i>	<i>Sect. Blumenbachia</i>
<i>Subser. Drummondii</i>	<i>Sect. Parasorghum</i>
<i>Subsect. Halepensis</i>	<i>Sect. Heterosorghum</i>
<i>Sect. Parasorghum</i>	<i>Sect. Chaetosorghum</i>

Источником исходного материала для селекции сорго является мировая коллекция ВИР. Сбор мирового генофонда этой культуры был начат с образцов, привезенных Н.И. Вавиловым из Эфиопии, Северного Кавказа и Цариканской губернии. В течение продолжительного времени сохранением и расширением разнообразия представителей сорговых культур занимался Е.С. Якушевский, автор многих сортов зернового и кормового сорго. Один из этих сортов Кубанское красное 1677 является примером сортов-долгожителей. Он находится в районировании с 1939 года. В настоящее время в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, включено более 100 сортов и гибридов сорго, 30 из которых районировано в Саратовской области, являющейся северной границей соргосеяния.

Литература

- Заварзин А.И. Агроэкологические основы культуры зернового сорго в засушливом Поволжье // Дисс. в форме научного доклада на соиск. уч. степ. доктора с.-х. наук. Саратов. 1994. 59с.
- Иванюкович Л.К. К истории и происхождению культуры сорго // Ботанический журнал . 1980. Т. 65. № 07. С. 1014-1020.
- Иванюкович Л.К. Эволюция рода *Sorghum Moench* (*Poacea Barnh*) // Проблемы и задачи по селекции, семеноводству и технологии производства и переработки сорго в СССР. Зерноград. 1990. С. 12-16.
- Исааков Я.И. Сорго. М. Россельхозиздат. 1982. 134с.
- Малиновский Б.Н. Основные направления в селекции сорго и пути использования мирового генофонда в создании новых сортов и гибридов на современном этапе //Технология создания сортов, возделывания и использования сорго. Зерноград. 1990. С.2-15.
- Шаповал А.Г. Сорго М.,1931. С 5-13.
- Шепель Н.А. Основные направления и результаты селекции и семеноводства гибридного сорго в условиях Юга Украины и Северного Кавказа: Автореф. дисс. д-ра с.-х. наук. Одесса. 1981.
- Щербаков В.Я. Зерновое сорго // Киев, Одесса, Вища школа. Головное изд-во., 1983., 192с.
- Якушевский Е.С. Видовой состав сорго и его селекционное использование // Тр. По прикл. бот., генет. и селекц./ ВИР, 1969. Т.41.Вып. 2. С.148-178.
- Doggett H. *Sorghum* // London, 1970, P.86-117.
- Quinby J.R. The genetics of sorghum improvement //J. Hered. 1975, 66. № 2. P. 56-62.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.823 + 581.1.001

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ И ГЛАВНОЙ ЛИСТОВОЙ ПОДУШКИ *MIMOSA PUDICA L.*

С.А. Степанов

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

Классическими объектами по изучению электрической активности клеток и тканей (Мамулашвили и др., 1972; Опритов и др., 1991) является группа растений, обладающих визуально видимой реакцией некоторых структур побега в ответ на раздражение в виде их движения. Среди них особое место занимает *Mimosa pudica L.*, изучение которой позволило прийти к заключению о наличии у неё клеток, в которых осуществляется генерация и распространение потенциалов действия, других форм электрической активности (Roblin, 1979; Пятыгин, 2003).

Однако существующий недостаток данных об анатомических и цитологических особенностях *Mimosa pudica L.* не позволяет до сих пор однозначно выделить клетки, которым свойственна подобная функция.

Материал и методика

Объектом исследования являлись побеги *Mimosa pudica L.* – мимозы стыдливой, семена и взрослые растения которой были получены из Сухумского ботанического сада (Абхазия) и Ботанического сада СГУ. Побеги растений фиксировались в фиксаторе Навашина (Прозина, 1960) в течение суток, после чего одни – двое суток промывались в проточной воде, затем помещались для размягчения клеток ксилемы и склеренхимы в раствор глицерин – 96% спирт (1:1). Время выдерживания объектов в растворе глицерин-спирт составляло от недели до нескольких месяцев. Затем образцы подвергалась обезвоживанию и последующему анатомированию по общепринятой методике. Срезы, толщина которых составляла от 7 до 15 мкм, окрашивались гематоксилином Гейденгайна и альциановым синим. Гематоксилин, введенный в анатомическую практику в XIX столетии немецким исследователем Рудольфом Гейденгайном, является прекрасным красителем для хромосом и белков, представляет собой бесцветную форму красителя гематеина. Кислый гематеин используется для выявления фосфопротеинов (Дженсен, 1965).

Анализ степени развития тканей стебля и главной листовой подушки производили путем их микроскопирования и измерения параметров клеток с помощью окуляра - микрометра и микроскопа МБИ -15.

Результаты и обсуждение

Диаметр стебля мимозы стыдливой на уровне 1-4 междуузлия составляет от 2400 до 2800 мкм, при этом доля сердцевины стебля достигает более 50 % - 1400 - 1500 мкм.

На поперечном срезе стебля клетки коровой паренхимы, содержащие, вероятно, таниновые вакуоли, представлены 4-5 рядами по направлению от поверхности к центру стебля. Размеры клеток составляют 4x20 мкм (длинная ось клетки направлена вдоль периметра стебля), но наблюдаются и более крупные клетки - 9x27 мкм. Эпидермальные клетки стебля содержат также замыкающие клетки устьиц (рис.1).

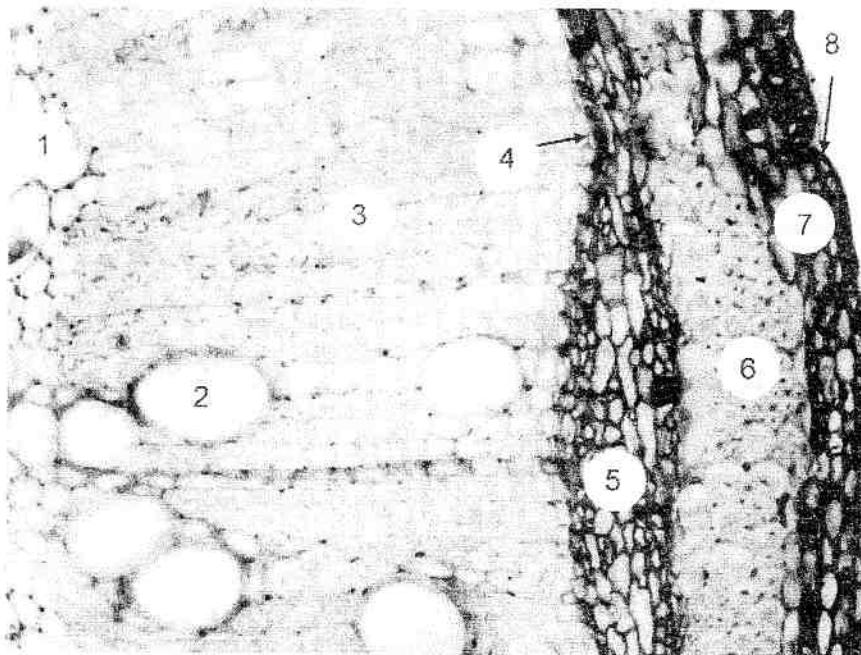


Рис.1. Поперечный срез стебля *Mimosa pudica* L.: 1 – перимедулярная зона сердцевины; 2 – сосуд ксилемы; 3 – ксилема; 4 – камбий; 5 – флоэма; 6 – волокна склеренхимы; 7 – коровая паренхима; 8 – эпидермис.

В коровой части стебля, выраженность которой различна, от 600 до 1200-1300 мкм, в разных участках стебля, отмечаются также волокна склеренхимы и флоэма. Волокна склеренхимы образуют сплошное кольцо по периметру стебля, более широкое в местах более активной работы камбия в сторону флоэмной части коры. Отмечено, что такие развитые участки флоэмы тяготеют к зонам ксилемы, содержащим достаточно крупные сосуды. Размеры сосудов – одиночных или расположенных совместно с другими – составляет от 14x14 мкм до 36x 64 мкм. На поперечном срезе стебля таких участков стебля с хорошо

выраженной флоэмой отмечается от 13 до 15 штук. Трахеиды ксилемы образуют радиальные ряды клеток по направлению от камбия к сердцевине. Размеры трахеид на поперечном срезе стебля составляют примерно 9x9 мкм, но иногда встречаются и более крупные и более мелкие трахеиды (рис.1).

Ширина зоны ксилемы также варьирует по периметру стебля - от 230 до 350 мкм. Более широкая ксилема в зоне образования сосудов и соответственно зоны флоэмы. Большинство клеток флоэмы имеют размеры 9x9 мкм, но часть клеток, вытянутых вдоль периметра стебля, более крупные, представленные ситовидными трубками флоэмы. Во флоэме, так же как и в клетках коровой паренхимы, наблюдаются отдельные клетки, содержащие какой-то секрет, окрашивающийся в интенсивно желтый или коричневый цвет.

В зоне склеренхимы, составляющей примерно 50 % от ширины коры стебля, отмечены волокна с разной степенью развития клеточной стенки и внутреннего содержимого. Более развитые клеточные стенки (до 30-40 % от диаметра волокна) отмечены у волокон, расположенных на удалении от камбиальной зоны. У большинства волокон не выражена слоистость клеточных оболочек, а к волокнам не прилегают, как у других объектов (Степанов, 1993, 2001), клетки, содержащие кристаллы. В отличие от волокон других объектов (Худякова, Степанов, 1998; Степанов, 2001) волокна стебля мимозы хуже прокрашиваются гематоксилином Генденгайна.

На продольных срезах стебля мимозы, в его эпидермальной части, отмечены многоклеточные головчатые структуры, а также многоклеточные шипообразные образования.

Изучение главной листовой подушки мимозы позволило установить, что клетки коровой паренхимы, ответственные, как полагают (Любимова - Энгельгардт, 1977; Штейн-Марголина, 1982), за настические движения листьев, отличаются в разных частях листовой подушки. Как правило это клетки округлой формы, с межклетниками, по разному окрашивающиеся красителями. В нижней части главной листовой подушки они содержат больше таниновых вакуолей, интенсивно окрашивающихся в коричневый цвет. При сокращении подобных клеток в них явственно просматриваются фибрillоподобные структуры, получившие разное объяснение у ряда исследователей (Любимова - Энгельгардт, 1977; Штейн-Марголина, 1982).

Центральная часть главной листовой подушки на поперечном срезе имеет эллипсоидную форму протяженностью 1700 x 2000-2100 мкм. Зона коровой паренхимы выражена примерно одинаково по периметру подушки и составляет 580-620 мкм. Зону коровой паренхимы отделяет от клеток в центре подушки слой клеток, содержащих крахмал (рис.2), определяемых в литературе как клетки эндодермы (Штейн-Марголина, 1982).

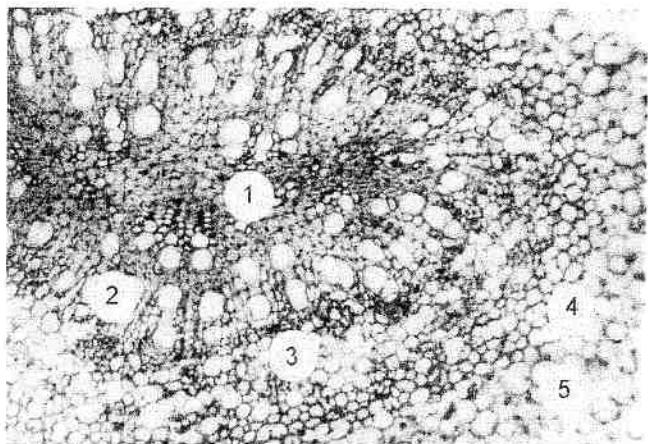


Рис.2 Поперечный срез центральной части листовой подушки:
1 - волокна склеренхимы; 2 - ксилема; 3 - флоэма; 4 -
крахмалоносная паренхима; 5 - паренхима коры

В эпидермальной части листовой подушки располагаются клетки разного вида - сосочкообразные, шилообразные, одноклеточные или многоклеточные.

В отличие от описания других авторов (Roblin, 1979) нами наблюдалось, что центральную часть главной листовой подушки составляют не несколько, а один большой, сложный, проводящий пучок, в центре которого располагаются "шлангообразные" клетки Габерляндта (Roblin, 1979), а по периферии последовательно находятся клетки ксилемы и флоэмы. Отмечено также, что клетки Габерляндта прилегают и к клеткам ксилемы, располагаясь преимущественно между сосудами, размеры которых в главной листовой подушке составляют от 16 x 22 мкм до 26 x 36 мкм (рис.2).

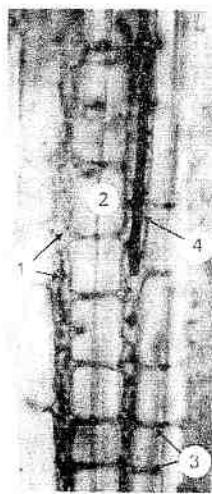


Рис.3. Продольный срез волокон склеренхимы главной листовой подушки: 1 - светлые и темные участки цитоплазмы волокна; 2 - светло-зеленая стекла; 3 - поры; 4 - ядро клетки.

По своей анатомической организации "шлангообразные" клетки Габерляндта сходны с волокнами склеренхимы (Степанов, 1993, 2001), имеют вытянутое ядро, светло-зеленые и темноокрашенные участки цитоплазмы, систему пор и плазмодесм, связывающих их друг с другом. Как правило, поры располагаются достаточно часто вдоль оси волокна - на расстоянии от 5 до 18 мкм. Отмечено, что толщина стенки волокна и выраженность содержимого клеток неравнозначна в разных участках проводящего пучка. В отличие от волокон

в стебле мимозы клетки Габерляндта хорошо прокрашиваются гематоксилином Гейденгайна (рис.3).

Таким образом, анатомический анализ развития стебля и главной листовой подушки позволил установить своеобразие их организации. При анализе явления раздражимости, как у мимозы, так и у других видов растений следует, видимо, обратить внимание на организацию и функциональную роль клеток склеренхимы. В частности, наличие связей между клетками Габерляндта, которые, по нашим наблюдениям, являются типичными волокнами склеренхимы, позволяет признать за склеренхимой не только механическую функцию, но и функцию, связанную с явлением раздражимости у растений.

Литература

Мамулашвили Г.Г., Красавина М.О., Лялин О.О. Сравнительное изучение электрической активности корня и стебля растений // Физиология растений. 1972. Т.19. Вып.3. С.551-557.

Орбитов В.А., Пятыгин С.С., Ретивин В.Г. Биоэлектротогенез у высших растений. М.: Наука, 1991. 214 с.

Roblin G. *Mimosa pudica: a model for the study of the excitability in plants* // Bull. Revs. Cambridge Phil. Soc. 1979. Vol. 54. N2. P.135-153.

Пятыгин С. С. Электрогенез клеток в условиях стресса // Успехи современной биологии. 2003. Т.123. №6. С.552-562.

Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.

Дженсен У. Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377с.

Степанов С.А. Склеренхима. Саратовский госуниверситет. Саратов, 1992. 67 с. Деп. в ВИНИТИ 06.05.92., № 1520-В92.

Худякова В.В., Степанов С.А. Полиморфизм склеренхимы зерновки и побега *Triticum aestivum* L. // Саратовский госуниверситет. Саратов, 1998. С.1-8. Деп. в ВИНИТИ 23.09.98., № 2853-В98.

Степанов С.А. Развитие склеренхимы *Populus nervirubens* // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: Сб. науч. ст. Вып.4. Саратов: ЗАО "Сигма-плюс", 2001. С. 26-29.

Любимова - Энгельгардт М.Н., Файн Ф.С., Митина Н.А., Попрыкина Я.М., Бурлапцева С.А. О локализации Ca^{2+} , H^+ -АТФазы в морфологических структурах *Mimosa pudica* L. // Физиология растений. 1977. Т.24. Вып.6. С.1114 - 1122.

Штейн-Марголина В.А. Некоторые аспекты механизма движения растений // Успехи современной биологии. 1982. Т.94. Вып.1(4). С.111 - 123.

РОСТ И РАЗВИТИЕ ЭПИКОТИЛЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

С.А. Степанов, В.В. Коробко, М.Ю. Касаткин

Саратовский государственный университет им. Н.Г.Чернышевского, г. Саратов

Эпикотилем (от греч. *эпи* - над, *котиледон* - семядоля) называют междуузлие, расположенное между узлом колеоптиле и узлом первого листа. Во время периода покоя зерновки эпикотиль состоит из меристематической ткани; в процессе всхода, благодаря интеркалярному росту именно этого междуузлия, главная почка зародыша выносится к поверхности почвы (Добринин, 1969).

По данным А.И. Митрополенко (1984) растяжение эпикотиля у озимой пшеницы начинается с момента развертывания первого листа, а максимальный рост - в фазу формирования второго листа побега. Представления о моменте завершения роста эпикотиля, фазе развития растений в это время, характеризуются противоречивостью. Многие исследователи, не указывая конкретно время возобновления роста эпикотиля с момента посева зерновок пшеницы, отмечают, что прекращение выноса почки в приповерхностный слой почвы происходит: а) в фазе всходов (Добринин, 1969); б) до выхода первого листа на поверхность почвы (Федоров, 1980); в) при образовании 3-4 листа (Носатовский, 1965); г) как только кончик колеоптиля приблизится к поверхности почвы (Митрополенко, 1984). При этом предполагается (Кумаков, 1980), что гормональный сигнал от вышедшего на поверхность колеоптиле обуславливает прекращение роста эпикотиля.

Особенности анатомической организации эпикотиля, качественные изменения, происходящие в процессе роста в изученной нами литературе, за редким исключением (Якубципер, 1970), не рассматривались. Отмечают только (Добринин, 1969; Кумаков, 1980), что эпикотиль имеет иное, чем междуузлия соломинки или зародышевый корень, анатомическое строение. В частности, анатомическая организация эпикотиля имеет сходство с выше расположенными междуузлиями побега, но проводящие пучки в нем менее отчетливо выражены (Якубципер, 1970).

В данной работе были изучены некоторые закономерности роста эпикотиля на разных стадиях развития проростка пшеницы, а также определены особенности его анатомической организации.

Материал и методика

Объектом исследования являлись сорта яровой пшеницы: Саратовская 36, Саратовская 52 и Нададорес. Определение состояния конуса нарастания и динамики роста колеоптиля, эпикотиля и листьев проводили на группе из 20 растений, взятых через день с момента посева до прекращения их линейного роста (Коробко и др., 2002). Анатомическое изучение строение эпикотиля проводили по методике, описанной ранее (Степанов и др., 2001).

Результаты и обсуждение

Как показали проведенные исследования, существует определенная сопряженность в росте эпикотиля и пластохронных, онтогенетических изменений конуса нарастания побега пшеницы. В частности, для Нададорес это проявлялось в том, что на момент 4-5 пластохрона конуса нарастания побега (8-12 день от начала прорастания зародыша зерновки) длина эпикотиля составляла 8,5-12,7% от его предельной, конечной длины. Нахождение конуса нарастания в 6,7 пластохроне (14-16 день от начала прорастания) соответствовало 54,7-78,7% предельной длины эпикотиля. На момент завершения роста эпикотиля, на 20 день в условиях года изучения, конус нарастания завершил формирование вегетативных метамеров побега и вступал в префлоральный этап флорального периода органогенеза, что прослеживалось преимущественно в вытягивании конуса нарастания побега пшеницы.

Нами отмечен факт сортовой специфичности сопряженности роста эпикотиля с состоянием конуса нарастания побега. В частности, у Саратовской 52 на 8 день от посева зерновок длина эпикотиля составляла 4,6% от его конечной длины, что было меньше относительно Саратовской 36 и Нададорес. На 10 день (5 пластохрон), 12 день (6 пластохрон), 14 день (6,7 пластохрона), 16 день (7,8 пластохрона) длина эпикотиля была существенно больше по сравнению с другими исследуемыми сортами – Саратовской 36 и Нададорес. В отличие от Нададорес, на 18 день (7,8 пластохрона) эпикотиль у Саратовской 36 и Саратовской 52 достигал своей предельной длины.

Наряду с сопряженностью пластохронных и онтогенетических изменений конуса нарастания и эпикотиля наблюдается сопряженность в фенофазном состоянии проростков и роста эпикотиля пшеницы с проявлением сортовой специфичности.

Абсолютная длина эпикотиля в одноименные сроки взятия проб (с 8 по 20 день) была как правило различной у исследуемых нами сортов. Наиболее быстро рос эпикотиль Саратовской 52, что отмечалось на 10, 12, 14 и 16 день роста. Тем не менее, наибольшая длина эпикотиля по завершении его роста отмечена у Саратовской 36, меньшая – Нададорес. Наибольшее значение абсолютной скорости роста (4,65 мм/день) отмечено у Саратовской 52, меньшее – у Нададорес (2,95 мм/день). Одновременно с ростом эпикотиля в длину осуществлялся его рост в ширину за счет увеличения размеров представленных в нем клеток, их дифференциации, прежде всего в проводящих пучках эпикотиля. В частности, на 10 день с момента посева диаметр эпикотиля Саратовской 36 составлял 863 мкм, на 26 день – 1012 мкм. Наблюдается сортоспецифичность роста эпикотиля в ширину.

Следует предположить, что выявленные нами различия сортов по динамике, скорости роста эпикотиля есть проявление связей, существующих между отдельными метамерами побега и зародышевой корневой системой. В основе этих связей лежит развитие проводящей системы побега и зародышевых корней проростков пшеницы.

Учитывая, что росту эпикотиля предшествует рост колеоптиля и листьев проростка пшеницы, то представляло интерес проследить закономерности их

сопряженного роста, сопоставляя полученные нами данные с фактами, представленными в литературе (Добрынин, 1969; Митрополенко, 1984; Кумаков, 1980).

Как показали наши исследования, ускорение роста эпикотиля происходит в момент завершения роста колеоптиля; в это же время быстро растет пластинка первого листа и вслед за ней пластинка второго листа (на 8-10 день с момента посева). Характерно при этом, что пластинка третьего листа в это время только начинает ускоренно развертываться, достигая на этот момент величины 700-900 мкм (рис.1). Для каждого из исследуемых нами сортов яровой пшеницы в это время наблюдалось различие по длине колеоптиля, пластинки и влагалища первого и второго листьев.

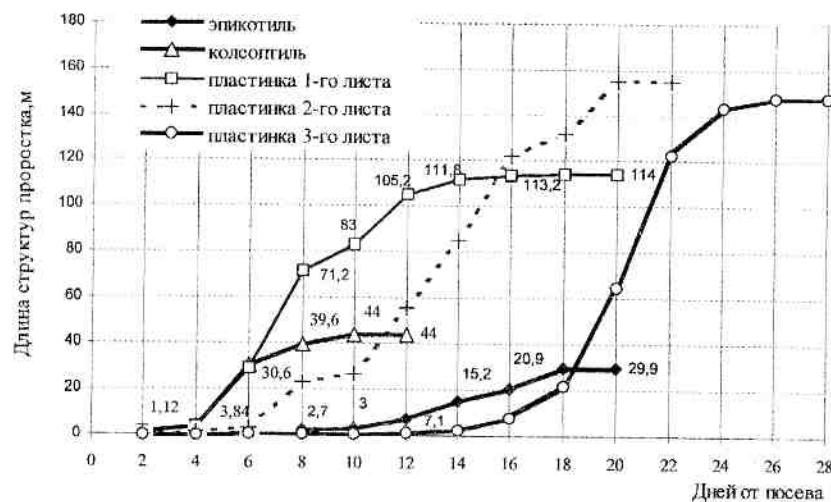


Рис.1. Рост колеоптиля, эпикотиля и 1-3 листьев проростка

Саратовской 36, 1999 г.

Для Саратовской 36 максимальные значения скорости роста колеоптиля отмечались на 6 день от посева семян, а снижение скорости роста совпадало с ускорением роста эпикотиля. Установлено различие сортов по абсолютной скорости роста колеоптиля: большие максимальные значения наблюдались у Саратовской 36 и Нададорес – 13, 38 мм/день, меньшие – у Саратовской 52 (10,32 мм/день).

Снижение абсолютной скорости роста колеоптиля на 8 день у Саратовской 36 и Нададорес происходило на фоне увеличения абсолютной скорости роста пластинки первого и второго листа. Завершение роста эпикотиля Саратовской 36 на 18 день с момента посева зерновок сопровождалось возрастанием скорости роста пластинки третьего листа, максимальные значения для которого наблюдались на 22 день – 29,1 мм/день.

Анатомическая организация эпикотиля существенно отличается от анатомической организации междуузлий. На поперечном срезе эпикотиля можно выделить следующие зоны: покровную ткань, первичную кору, осевой цилиндр. Проводящие пучки сдвинуты к центру, что характерно также для подземных побегов типа корневища (рис. 2).

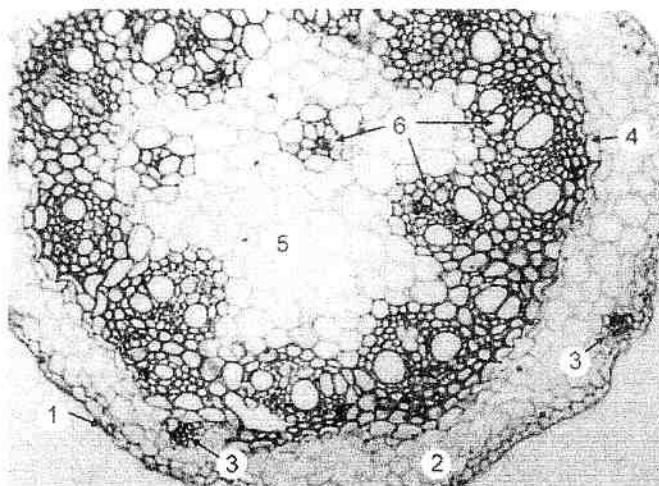


Рис.2. Поперечный срез эпикотиля пшеницы Саратовская 36:
 1 – эпидермис; 2 – паренхима первичной коры; 3 – проводящие пучки в коровой части; 4 – эндодерма; 5 – паренхима центрального цилиндра; 6 – проводящие пучки центрального цилиндра

Поверхность эпикотиля покрыта эпидермисом, состоящим из плотно сомкнутых клеток, на поперечном сечении имеющих четырех-пятиугольные очертания. Толщина эпидермиса составляет 10-16,5 мкм. Длина эпидермальных клеток достигает 99-165 мкм. Наружные оболочки эпидермальных клеток слегка выпуклые, утолщенные, покрыты кутикулой. Поверхность кутикулы гладкая. Внутренние оболочки клеток незначительно утолщены, боковые оболочки – тонкие. Устьица в эпидермисе эпикотиля единичны.

Первичная кора эпикотиля по сравнению с первичной корой надземных междуузлий значительно развита. В частности, для Саратовской 36 доля первичной коры составляет 23-24% от диаметра эпикотиля. Клетки коровой паренхимы округлые, диаметром от 13,2 до 16 мкм, с хорошо развитой системой межклетников между ними. Величина паренхимных клеток возрастает в направлении от периферии к средней части первичной коры, а затем уменьшается в направлении к эндодерме (рис.2).

Внутренний слой первичной коры – эндодерма, состоит из плотно сомкнутых клеток, имеющих на поперечном срезе прямоугольные очертания.

Характерной особенностью строения эндодермальных клеток является утолщение оболочек. Одревеснение усиливается на радиальных и поперечных стенках по направлению к центру эпикотиля. Наиболее утолщенной является внутренняя тангенциальная оболочка. У Саратовской 36 толщина эндодермального слоя клеток 16,6-19,8 мкм, ширина отдельных клеток на поперечном срезе – 23-39,6 мкм.

В коровой части, обособленно от проводящих пучков центрального цилиндра, расположены два проводящих пучка, отличающихся от пучков, расположенных в центральном цилиндре. Ранее Г.М. Добрыгин (1969) показал, что в коре зародышевого побега овса расположен пучок, часть которого идет к корню, другая – в колеоптиль. При этом проводящие пучки, идущие в первый ассимиляционный лист, являются ответвлениями от пучков колеоптиле. На основании проведенных нами исследований поперечных и продольных срезов эпикотиля, мы полагаем, что коровые проводящие пучки являются ответвлениями колеоптильных пучков. Диаметр коровых пучков 36-38 мкм, диаметр отдельных проводящих элементов ксилемы 3-10 мкм.

Периферическая часть центрального цилиндра эпикотиля представлена механическими волокнами перициклического происхождения. Диаметр склеренхимных волокон на поперечных срезах эпикотиля составляет 13,2-19,8 мкм, толщина оболочки около 3,3 мкм.

Проводящие пучки центрального цилиндра расположены по окружностям разного диаметра. По периферии центрального цилиндра расположены 7 больших пучков, имеющих характерное для стебля злаков строение. Поперечный размер пучков 115,5-132 мкм, радиальный – 115,6 мкм. Диаметр пористых сосудов составляет от 36,4 до 49,5 мкм, растяжимых сосудов протоксилемы – 16,5-19,8 мкм. Проводящие пучки имеют хорошо выраженные механические обкладки, сливающиеся с перициклическим механическим кольцом. Толщина механической обкладки над пучком составляет 33-40 мкм, под ним – 23-25 мкм. Пять менее крупных пучков центрального цилиндра чередуются с крупными пучками и отличаются по расположению проводящих тканей от больших коллатеральных пучков. В частности, ксилема, расположенная адаксиально, полуобъемлет флоэму со стороны центрального цилиндра и с боков. Такой тип пучка является переходной формой между коллатеральным и концентрическим. Механическая обкладка пучков данного типа представлена механическими волокнами и выражена в меньшей степени по сравнению с обкладкой больших проводящих пучков.

Два проводящих пучка, расположенные в паренхиме, ближе к центру осевого цилиндра, несколько отличаются от других пучков размерами и расположением проводящих тканей. Диаметр проводящих элементов составляет 10 - 13 мкм. Некоторые окружающие их клетки вытянуты в радиальном направлении и достигают в ширину 13-14 мкм, их радиальный размер на поперечных срезах эпикотиля 30-32 мкм (рис. 2).

Центральная часть осевого цилиндра представлена паренхимными клетками, диаметр которых варьирует от 32 до 37 мкм (рис. 2).

Таким образом, внутрипочечный рост эпикотиля с момента посева семян и до достижения им длины 1,2-2,7 мм происходит одновременно с ускоренным ростом колеоптиля и удлинением пластинки первого листа, в последующем интенсивный рост эпикотиля осуществляется с одновременно идущими процессами развертывания пластинки первого листа и удлинением, развертыванием пластинки второго листа. Условия роста эпикотиля отражаются на его анатомической организации: значительной доли коровой части, по сравнению с вышележащими междуузлиями, смещения проводящих пучков к центру, развития механической ткани. Ряд особенностей анатомической организации эпикотиля обусловлены положением в системе метамеров побега – число пучков и их развитие. На основании одинакового числа пучков в пластинке первого листа (Степанов, 2001) и центрального цилиндра эпикотиля следует предположить, что площадь первого листа может являться маркерным признаком в определении степени развития структуры эпикотиля, роста и развития зародышевых придаточных корней пшеницы.

Литература

Добрынин Г.М. Рост и формирование хлебных и кормовых злаков. Л.: Колос, 1969. 276 с.

Митрополенко А.И. Влияние уровня развития растений озимой пшеницы на скорость роста эпикотиля и глубину заложения узла кущения // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1984, № 5. С. 14-15.

Федоров Н.И. Продуктивность пшеницы. Саратов: Приволжск. книжн. изв., 1980. 175 с.

Носатовский А.И. Пшеница: биология. М., 1965. 568 с.

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

Морфология растения пшеницы // Пшеница и ее улучшение / Под. ред. М.М. Якубцинера. М.: Колос, 1970. 519 с.

Коробко В.В., Яхшиян Н.Л., Степанов С.А. Особенности морфогенеза вегетативных метамеров главного побега *Triticum aestivum* L. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. Вып.1. Саратов: изд-во «Слово», 2002. С.132-137.

Степанов С.А., Коробко В.В., Щеглова Е.К. Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы // Вестник Башкирского университета. Уфа: Изд-во БГУ, 2001. № 2(1). С. 162-163.

Степанов С.А. Морфогенез пшеницы: анатомические и физиологические аспекты. Саратов: Слово, 2001. 213 с.

УДК 581.1:633.7.635

ОСОБЕННОСТИ РИЗОГЕНЕЗА ЗЕЛЕНЫХ ЧЕРЕНКОВ КЛОНОВЫХ ПОДВОЕВ ЯБЛОНИ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ТИПОМ РОСТА

¹Н.А Спивак, ²В.А Спивак

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

²Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

В условиях Саратовской области продуктивность яблони остается на низком уровне - до 5-6 т/га, в то время как новые местные сорта способны дать в 4-6 раз больше (Кондратьев, 1991).

Благодаря создания посадочного материала на базе карликового и слаборослого подвоя, характеризующегося особым типом роста, становится возможным раннее вступление в товарное плодоношение саженцев (на 3-5 год) и как результат эффективное использование земель (Потапов, Лебедев, Гусева, 1990).

Тип роста растения находится под генетическим контролем организма. Целью нашей работы являлось изучение особенностей ризогенеза генотипически различающихся клоновых растений.

Материал и методика

В качестве экспериментальных объектов нами использовались четыре клоновых подвоя яблони (ПБ-9, 62-396, 54-118, 57-490), которые по типу роста классифицируются на три группы: карлики, полукарлики и среднерослые.

Весь черенковый материал перечисленных клонов был отобран в один срок и высажен в один день. Маточные растения клоновых подвоев находились в фенофазе "активный рост". Однако, судя по таким параметрам как длина и диаметр черенка, количество междуузий и листьев на нем, можно сказать, что зеленые черенки клоновых подвоев физиологически различались, что не могло ни отразиться на регенерационной активности образовательных тканей. Основным критерием готовности к укоренению зеленых черенков является степень дифференциации (полуодревеснение) тканей, устанавливаемая визуально.

Зеленые черенки без обработки физиологически активными веществами (ФАВ) высаживали в арочную теплицу специальной конструкции (Потапов, Пчелинцев, 1988). В ней использовалась туманообразующая установка, а почвенный слой был заменен на широко распространенную смесь компонентов - торф и песок (1:1) (Мак-Миллон Броуз, 1992). Схема посадки черенков 8x6 см. Овеществленность укореняющихся растений в период укоренения составляла 6-54 тыс.люкс. Влажность воздуха поддерживалась на уровне 90-100%, обеспечивающем регенерацию и развитие корней.

С целью снижения температуры в теплице и адаптации растений к условиям внешней среды через две недели культивирования зеленых черенков, когда в основном произошло заживление раневой поверхности среза и

заложение корней, проводили проветривание помещения, начиная с 10-15 минут в первые дни до 1-2 часов к десятому дню от начала проветривания.

Доза действующего вещества NPK в субстрате составляла (в г/м²): N - 6, P - 3, K - 10. В течение всего процесса укоренения зеленых черенков проводили контроль за уровнем минерального состава субстрата, который поддерживали путем внесения минеральных удобрений. По окончанию анализа состояния растений проводили подкормку минеральными удобрениями, включающими NPK (1:0,5:1,7) и микроэлементы B, Zn, Cu, Mn - 0,12; Fe - 0,15; Mo - 0,06 г/м². Еще через неделю - пинцеровку побегов с целью подавления линейного и усиления радиального роста побегов. Последнюю подкормку минеральными удобрениями проводили через месяц после предыдущей.

Результаты анализировали и обрабатывали по общепринятой методике (Доспехов, 1985).

Результаты и их обсуждение

Основой любых исследований, как известно, является знание состояния исходного материала. Перед высадкой черенков в субстрат был проведен морфофизиологический анализ состояния испытуемых нами клоновых подвоеев (табл. 1), позволивший выявить некоторые особенности. Так, карликовые клоны по длине, диаметру черенка и площади листовой поверхности оказались тождественными. Единственным отличием являлось количество листьев на черенке, по которому клон 62-396 превосходил ПБ-9 - на 5. К особенностям полукарликового клона 54-118 следует отнести равное с карликовыми клонами значения диаметра, длины черенка и количество листьев на нем, но с меньшей листовой поверхностью. Зеленые черенки среднерослого клона 57-490 превосходили все перечисленные клоны по диаметру и длине стеблевой части, не уступая карликовому 62-396 и полукарликовому 54-118 подвоям по числу листьев, имея при этом самую малую площадь листовой поверхности.

Очевидно, что меньшая площадь листьев у клона 57-490 обусловлена особенностью распределения роста составляющих элементов метамера. В частности, доминированием радиального роста стебля при отставании роста листа в длину и ширину.

Первый анализ черенков на укоренение провели через 7 недель культивирования. В результате среди клонов определили 5 морфологических групп регенерантов:

Первая группа. Сюда отнесли черенки, имеющие на базальном конце каллус или 1 - 2 слабо развитых корня первого порядка. Листья чаще отсутствовали в результате опадения, но могли и сохраняться - 1, реже - 2.

Вторая группа. Характерной особенностью этих растений являлось заложение трех и более развивающихся корней первого, а иногда и второго порядка.

Наземная часть либо совсем не имела листья, либо имела 1-2 исходных. Терминальная почка иногда развивалась, формируя укороченный побег с розеткой листьев.

Таблица 1.

Морфофизиологическая характеристика состояния зеленых черенков
яблони перед высадкой в субстрат

Исследуемые клоны подвоев	Длина черенка, см	Диаметр черенка у основания, мм	Число листьев на черенке, шт.	Площадь листовой поверхности черенка, см ²
КАРЛИКИ				
ПБ - 9	16,1±0,35	2,2±0,26	12,5±0,52	127,4±6,34
62-396	15,3±2,4	2,3±0,38	18,0±2,3	111,0±37,5
ПОЛУКАРЛИКИ				
54-118	15,0±1,5	2,1±0,28	16,0±2,5	94,7±11,3
СРЕДНЕРОСЛЫЕ				
57-490	18,5±0,9	2,9±0,14	17,0±0,8	86,7±4,3

Примечание: ИСР - 0,5.

Третья группа. Основное отличие растений этой группы - более развитая корневая система, формирующаяся как в узловой зоне метамера, в месте расположения латеральной почки, так и по всей длине междуузлия.

Четвертая группа. Отличительной чертой растений данной группы, следует считать наличие еще более мощно развитой корневой системы, чем у растений предыдущей группы, побег возобновления имел укороченный прирост и розетку листьев.

Пятая группа. Здесь представлены растения самые развитые. Корневая система мочковатая, мощная. Побег возобновления находился в состоянии активного роста, междуузлия удлинены, площадь листьев максимальна (табл. 2).

Установление перечисленных групп позволяло нам прогнозировать потенциальную продуктивность посадочного материала (количество подвоя, пригодного для зимней прививки, используемого на окулировку и нуждающегося в добрачивании), а также регулировать рост укореняющихся подвоев до фенофазы "окончания роста и заложения верхушечной почки" (Исаева, 1974).

После выкопки подвойный материал был разобран по следующим параметрам: приросту побегов, диаметру штамбика, объему коревой системы и ширине каллуса, которые также позволяли разделить их на пять групп (табл. 3). В результате оказалось, что среди испытуемых клонаов всех подвоев лишь единичные экземпляры могли быть отнесены к 5-й группе. Все клоны имели растения, принадлежащие к первым двум и четвертой группам. Растения, относящиеся к третьей группе, четко выделялись только у клона ПБ-9. Причем,

такие параметры как развитость корневой системы и диаметр штамбика, использовали в качестве основных критериев оценки укорененного подвойного материала. На основании анализа этих показателей весь выращенный материал мы разделили на три категории:

- I - корневая система развита хорошо, подвой пригоден для зимней прививки;
- II - корневая система развита удовлетворительно, растения нуждаются в добрачивании и могут быть использованы для окулировки;
- III - корневая система слабо развита, подвой подлежит либо частичному добрачиванию, либо выбраковке.

Таблица 2.

Характеристика морфогрупп укореняющихся черенков клоновых подвоев
через 7 недель культивирования

Показатели	Морфогруппы регенерантов				
	1	2	3	4	5
100%-ный сброс листьев	+	+	0	0	0
Сохраняется 1-2 листа	+	+	+	+	+
Образуется укороченный побег розеточным расположением листьев	0	+	+	+	0
Образуется побег с удлиненными междуузлями	0	0	0	0	+
Корни отсутствуют	+	0	0	0	0
Образовались единичные корешки	+	+	+	0	0
Формируются корни второго порядка	0	+	+	+	+
Сформировалась слабая мочка, состоящая из первичных корней	0	0	0	+	+
Сформировалась развитая мочка из ветвящихся корней	0	0	0	0	+

В первую категорию включили растения четвертой и пятой группы, во вторую - второй и третьей группы, а в третью - первой группы.

В результате установили, что между клонами прослеживается явное отличие в степени развития подвойного материала. Свидетельством данного утверждения могут служить как высота укоренившихся растений, так и их соотношение по группам (табл. 4). Так, для карликовых клонов характерен больший прирост побегов в высоту и диаметре, тогда как для среднерослого клона типичен минимальный прирост в высоту. Полукарликовый клон 54-118 занимал промежуточное положение. Аналогичное распределение среди клонов можно видеть и при рассмотрении растений по категориям.

Таблица 3.

Характеристика морфогрупп укоренившихся зеленых черенков клоновых подвоев яблони в конце вегетации

Показатели	Морфогруппы регенерантов				
	1	2	3	4	5
Прирост побегов:					
>30 см	0	0	0	+	+
>15 см	0	+	+	0	0
<5 см	+	0	0	0	0
Диаметр штамбика, см	3	3-4	4-5	5-6	6-7
Объем корневой системы, см ³	1,5	2-3	3-5	6-10	11-25
Ширина каллуса по окружности побега, мм	2-7	1-5	1-4	1-4	1-3

Полученные значения можно интерпретировать как специфику растений, различающихся типом роста (Шитт, 1968). Более активный рост и ускоренное восстановление утраченных органов характерно для карликовых кустарниковых форм растений, в то время как подвоям с явно выраженным "ростом ствола", сохраняющим долголетнее развитие и рост центральной оси, присущ медленный рост побегов и низкая регенерационная активность образовательных тканей.

Таблица 4.

Характеристика укоренившихся зеленых черенков подвоев яблони на субстрате торф:песок (1:1), по окончанию вегетации

Исследуемые клоны подвоев	Группа подвоя	Длина побега, см	Диаметр стебля у основания, мм	Объем корневой системы, см ³	Площадь листовой поверхности и черепка, см ²	Величина каллуса в баллах
КАРЛИКИ						
ПБ - 9	4	54	0,71	10	1104	2-3
	3	41	0,56	5	621	2
	2	18	0,31	2	437	2
	1	16	0,23	1	230	4-5
62-396	4	54	0,56	10	537	2
	2	28	0,37	2,5	377	1
	1	11	0,27	1	203	1-3
ПОЛУКАРЛИКИ						
54-118	4	44	0,55	7,5	639	2-3
	2	23	0,34	3	385	2-3
	1	10	0,19	1	210	2
СРЕДНЕРОСЛЫЕ						
57-490	4	39	0,56	10	598	3
	2	25	0,29	2	375	1-2
	1	10	0,25	1,5	306	2

Таким образом, полученные результаты позволили не только оценить вклад таких важных факторов, как физиологическое состояние побегов и генотип растений при укоренении зеленых черенков, но и наметить необходимые дополнительные меры, способные оказать существенное влияние на увеличение укореняемости побегов растений. В частности, при культивировании зеленых черенков, необходимо создавать все условия для сохранения и оптимального функционирования листового аппарата.

Выводы

1. Фактором успешного укоренения зеленых черенков является площадь листовой поверхности, которая определяет в конечном счете объем корневой системы саженца.
2. Карликовый клоновый подвой обладает более активным ростом в период укоренения зеленых черенков, не зависимо от площади и количества листьев.
3. Снижение площади листьев приводит к уменьшению объема корневой системы, длины побега и диаметру стебля у основания и увеличению размеров каллуса, характернос для карликовых клонов.

Литература

- Кондратьев К.Н. Экологические ресурсы продуктивности яблони в Поволжье. Саратов: Изд-во Саратовского гос. ун-та, 1991. 167 с.
- Потапов В.А., Лебедев В.М., Гусева Н.Н. Описание и характеристика районированных и перспективных зимостойких слаборослых подвоев яблони Плодовоощного института им. И.В. Мичурина // Зимостойкие слаборослые клоновые подвои яблони. Мичуринск, 1990. С.6-23.
- Потапов В.А., Пчелинцев А.С. Объемная пленочная теплица // Садоводство и виноградорство. N3. 1988. С.15-17.
- Мак-Миллон Броуз Ф. Размножение растений. М.: Мир, 1992. 192 с.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Исаева И.С. Морфофизиология плодовых растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1974. 135с.
- Шитт П.Г. Избранные сочинения. М.: Колос, 1968. 584 с.

УДК 631.11: 631.529.144.4:581.8

ИЗМЕНЕНИЕ АРХИТЕКТОНИКИ КЛЕТОК МЕЗОФИЛЛА В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ ПШЕНИЦЫ

¹В.А. Спивак, ²Е.В. Гулина

¹*Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского, г. Саратов*
²*Саратовский государственный аграрный университет им. Н. И. Вавилова, г. Саратов*

Построение анатомической структуры в ходе развития биосистемы зависит от механических сил, которые генерируются организующими её клетками. Направленность и величина этих сил – факторы, изменяющиеся в онтогенезе под действием условий среды и способные оказывать влияние на морфогенез клетки. Онтогенез листа складывается из ряда этапов: 1) образования листового бугорка в основании конуса нарастания; 2) роста листового бугорка в трёх направлениях – высоту, ширину, толщину; 3) роста листового примордия; 4) роста листовой пластинки и влагалища; 5) разрастания частей листа до конечных размеров и дифференциации их анатомической структуры (Серебряков, 1952).

Рост злаков своеобразен. Растениям этого семейства свойственен особый, интеркалярный или вставочный, способ роста. Специфика данного роста листа злаков заключается в том, что « в начале меристематическая активность оси листа концентрируется на верхушке. Позднее она распространяется повсюду; иными словами, апикальный рост сопровождается интеркалярным» (Эсау, 1969). Расположенные по окружности стебля, меристематические клетки основания листового примордия злаков строго ориентируют направленность роста формирующихся клеток мезофилла относительно продольной оси листовой пластинки. Кроме того, рост листовой пластинки – процесс ритмичный, характеризующийся спадами и подъёмами ростовой активности (Францева, Гулина, Быховцев и др., 2002), которые четко выделяются морфологически у некоторых видов злаков (Тутаюк, 1972).

В настоящее время возникла неясная ситуация относительно вопроса становления архитектоники листа: известно – из каких клеток формируются его структуры, какие клетки представляют ту или иную структуру и очень мало данных, касающихся самого принципа создания внутренней конструкции листа. Наличие ограниченного числа форм клеток в листовом примордии (Ростовцева, 1984) и многообразие морфологических типов клеток в хлоренхиме дифференцированного листа (Березина, Корчагин, 1987) означает, что именно в промежутке между этими временными состояниями происходит направленное морфогенетическое изменение клеток, которые в дальнейшем составят хлоренхиму и определят внутреннюю структуру листовой пластинки.

Цель нашей работы заключалась в изучении изменения архитектоники клеток мезофилла в процессе роста и развития листовой пластинки листа пшеницы.

Материал и методика

В качестве модельного объекта исследования был выбран первый лист проростков *Triticum aestivum L.* (сорт Саратовская 36) и *Triticum tontosoccum L.* (линия 30090). Эти виды пшеницы с фестукоидным типом анатомического строения листьев различаются особенностями проявления физиологических функций – активностью фотосинтеза, устойчивостью хлоропластов проростков к темноте, реакцией на изменение светового режима (Зеленский, 1995), суммарной внутренней ассимиляционной поверхностью клеток (Храмцова, Киселева И.С., 2003). Кроме того, изучаемые нами виды используют разные стратегии развития, на это указывает существование отрицательной корреляционной зависимости между площадью листьев и интенсивностью фотосинтеза у видов пшеницы разной пloidности (Зеленский, 1995).

Опытные растения *Tr. aestivum* выращивали в лабораторных условиях при 12-ти часовом фотoperиоде в двух вариантах: I вариант – проростки культивировали в чашках Петри на фильтровальных дисках и дистиллированной воде при освещенности 2500 лк, что соответствует фотосинтетическому насыщению; II – вариант – проростки выращивали в растильнях на почвенном субстрате при отсутствии фотосинтетического насыщения с освещенностью в 570 лк.

Температура окружающей среды составляла 24±1°C.

Морфологический анализ состояния клеток мезофилла у обоих видов пшеницы проводили на листовых пластинках различного возраста: в начале развертывания листовой пластинки и по окончании её развертывания, то есть в момент отгиба. Листовые пластинки, не закончившие рост, отбирали с растений первого варианта, а завершившие рост – со второго варианта.

Морфометрический анализ проводили на клетках мезофилла *Tr. aestivum*. Листовые пластинки опытных растений измеряли, затем делили на шесть равных фрагментов, которые мацерировали по способу Манжена (Прозина, 1964). Клетки мезофилла в мацерированных тканях отделяли друг от друга и готовили временные препараты. Для анализа особенностей становления архитектоники трёх- и пятиячечистых клеток мы использовали предложенные ранее (Березина, Корчагин, 1987) параметры: длину, высоту и их соотношение.

На рисунке и в таблице цифрой 1 обозначены апикальные фрагменты листовых пластинок, а цифрой 6 – базальные.

Повторность опыта 10-ти кратная. Измерения осуществляли под микроскопом с помощью окуляр - микрометра МОВ × 1-15^x.

Результаты и обсуждение

Первые листья для анализа отбирали в момент, когда конус нарастания растений находился в начале и конце пятого пластохрона, что морфологически соответствовало разворачиванию и отгибу листовой пластинки, соответственно. Данный лист выбран неслучайно – селекция пшеницы меньше всего коснулась этого органа, и он почти не изменился относительно исходных

родительских форм (Кумаков, 1980). К тому же формирование первого листа в меньшей степени зависит от активности фотосинтеза, так как, в отличие от последующих листьев, происходит при гетеротрофном типе питания.

В результате сравнительного анализа длины листьев у исследуемых растений установили, что в условиях освещенности в 2500 лк длина листовой пластинки *Tr. aestivum* достигала 8,96 см, а у *Tr. толососсум* – 10,22 см. Этот факт можно объяснить тем, что при данном уровне освещения теневыносливая мягкая пшеница раньше заканчивала рост, чем светолюбивая однозернянка. Более того, при меньшем весе зерновки вес зародыша *Tr. толососсум* превосходил зародыш *Tr. aestivum* и составлял $14,17 \cdot 10^{-4}$ г, против $9,7 \cdot 10^{-4}$ г, соответственно. Это определяется большими размерами базальной части зародыша – корешка с колеоризой. Так, длина зародышевого корешка от основания эпифлора до терминальной части составляла у *Tr. толососсум* – 643,6 мкм, у *Tr. aestivum* – 501,0 мкм, а с колеоризой – 1169,0 и 676,4 мкм, соответственно. Представленные данные могут служить доказательством существования различий в стратегиях развития исследуемых видов пшеницы, которые проявляются у растений уже на стадии зародыша.

Сложность изучения листа злаков заключается в том, что его рост – интегральный процесс, складывающийся из нескольких периодов: 1) скрытого роста; 2) видимого роста; 3) вставочного роста. При переходе от скрытого к видимому росту происходит изменение пространственного положения листовой пластинки с вертикального на горизонтальное. Перечисленные особенности в развитии листа злака приводят к тому, что активность процесса дифференциации по всей длине листовой пластинки неодинакова: она снижается от её верхушки к основанию. При вставочном росте ткани листа, расположенные в его базальной части, продолжают расти, причем по морфологии клеток они не тождественны клеткам тканей, которые находятся в апикальной части листовой пластинки. Окончательно форма определяется условиями среды, складывающимися во время роста листа. К тому же, формирующиеся клетки мезофилла при росте листовой пластинки в длину испытывают нарастающее действие физических сил на сжатие с её апикальной и базальной стороны.

На начальных этапах видимого роста наряду с развитием тканевых структур продолжается становление физиологических функций. Листовые пластиинки, которые вышли из колеоптиля и начали разворачиваться в апикальной части, были отобраны нами для морфогенетического анализа состояния клеток мезофилла. Во всех шести исследуемых фрагментах листовой пластинки встречались клетки мезофилла со складками, или ячеистые (Березина, Корчагин, 1987). По очертаниям эти клетки у исследуемых видов пшеницы мало различались. Тем не менее, особенностью мезофилла *Tr. aestivum* следует считать преобладание во всех выделенных фрагментах четырёх- и пятиячеистых клеток, у *Tr. толососсум* – двух- и трёхячеистых.

Ввиду отсутствия сведений о распределении в мезофилле клеток с разным количеством ячеек по клеточным слоям, мы провели морфометрический анализ трёх- и пятиячеистых клеток, ориентируясь на

частоту их встречаемости у *Tr. aestivum*, на всем протяжении формирующейся листовой пластинки.

Нами установлено, что в развертывающейся листовой пластинке пшеницы, выращенной при освещенности 2500 лк, клетки с меньшим числом ячеек (рис. 1а) всегда имели большую (1, 3, 5, 6 отрезки) или равную (2, 4 отрезки) высоту с пятиячестыми клетками. Причем в среднем (четвертый) и базальном (шестом) фрагментах листовой пластинки высота этих клеток была меньше, чем в других. Это свидетельствует о том, что рост клеток в высоту процесс периодичный, не зависящий от числа ячеек в клетке. Особенно четко данный факт выявляется при анализе изменения длин указанных клеток. На диаграмме видно, что по этому параметру клетки базальной части уступали верхушечным более чем на 30%, по высоте различия составляли около 20%. Следовательно, рост клеток в высоту завершается раньше, чем в длину. Такая направленность роста клеток должна способствовать раннему установлению размера толщины и ширины листовой пластинки, обеспечивая прочность конструкции всей структуры. Достаточно близкие значения высоты клеток во всех фрагментах (кроме шестого) позволяют заключить, что ограниченность толщины листовой пластинки будет определяться степенью развития проводящих пучков и эпидермиса. Так как в свернутой листовой пластинке в период роста листа вдоль центральной оси побега включаются механизмы дифференциации клеток, выполняющих несущую функцию.

Морфометрическое состояние клеток мезофилла листа, полностью сформировавшегося при освещенности 570 лк (рис. 1б), заметно отличается от предыдущего варианта. Так, ячеистые клетки по размеру четко разделились на две группы, в каждую из которых вошло равное количество фрагментов. Рост и дифференцировка клеток этих групп происходили в разных условиях освещения, питания, водообеспечения и механической нагрузки, что не могло не отразиться на их размерах.

Клетки нижней части листа, включающей четвертый, пятый, шестой фрагменты, независимо от количества ячеек, обладали большими размерами. Так, пятиячестые клетки по длине превышали такие же клетки верхней половины листовой пластинки на 40%, а трёх-ячеистые - почти на 30%. Для высоты наблюдалась аналогичная тенденция, но с меньшей разностью значений: пятиячестые клетки нижней части листовой пластинки превышали по этому показателю клетки верхней части на 27-35%, а трёхячестые клетки имеют либо равные, либо большие размеры (~ на 20%).

При рассмотрении изменчивости формы клеток по длине листовой пластинки мы установили (табл. 1), что в растущем листе, у которого начала развертываться верхушка листовой пластинки, а базальная часть находилась в трубке, трёхячестые клетки в трех из шести фрагментах имели укороченную прозенхимную форму, в то время как в базальном фрагменте - паренхимную. Пятиячестые клетки во всех фрагментах листовой пластинки были прозенхимными. Удлиненность клеток снижалась от верхушки листа к его основанию.

В закончившей рост листовой пластинке клетки мезофилла отличались распределением форм по фрагментам. Прежде всего, среди трёхячеистых клеток паренхимными клетки находились в апикальном фрагменте с коэффициентом равным 1,83 (табл.). Во всех последующих фрагментах наблюдалось четкое последовательное увеличение значения данного коэффициента, что свидетельствует об удлинении клеток. Пятиячеистые клетки на данном этапе развития листа распределились по участкам листовой пластинки особым образом: фрагменты с менее вытянутыми клетками (1, 3, 5) чередуются с фрагментами, в которых клетки более вытянутые (2, 4, 6).

*Изменение соотношений длины и высоты клеток ассимиляционной паренхимы в процессе формирования листовой пластинки первого листа *Tr. aestivum**

Тип клеток	Фрагменты листовой пластинки					
	1*	2	3	4	5	6
Развертывающаяся листовая пластинка, 2500 лк						
Трёх-ячеистые клетки	2,19	2,05	2,27	2,13	2,28	1,53
Пяти-ячеистые клетки	4,19	3,46	3,74	3,65	3,32	3,13
Отогнувшаяся листовая пластинка, 570 лк						
Трёх-ячеистые клетки	1,83	2,27	2,31	2,54	2,50	2,70
Пяти-ячеистые клетки	3,71	4,72	3,74	4,49	3,77	4,19

Примечание: 1* - обозначение см. в разделе «Материал и методика»

Установленная особенность распределения клеток, различающихся архитектоникой, указывает на то, что в процессе развития листа клетки приобретают форму, соответствующую механической нагрузке, испытываемой хлоренхимой в различных фрагментах листовой пластинки.

Исследуемые нами ячеистые клетки пшеницы можно анализировать, пользуясь языком классической механики, как самостоятельные конструкции, созданные из эластичного материала, и представляющие собой мягкие оболочки. В частности осесимметричный цилиндр или, точнее, подкрепленную одноосную цилиндрическую оболочку (Алексеев, 1967). Подкрепление цилиндра становится необходимым в том случае, когда прочность конструкции ткани оказывается недостаточной, что имеет место при значительных размерах оболочек или при высоком давлении в них. Подкрепляющие элементы (в клетках это складки) мягких оболочек выполняют двойную функцию. Во-первых, они непосредственно разгружают ткань, воспринимая на себя значительную часть нагрузки от внутреннего давления. Во-вторых, обеспечивая

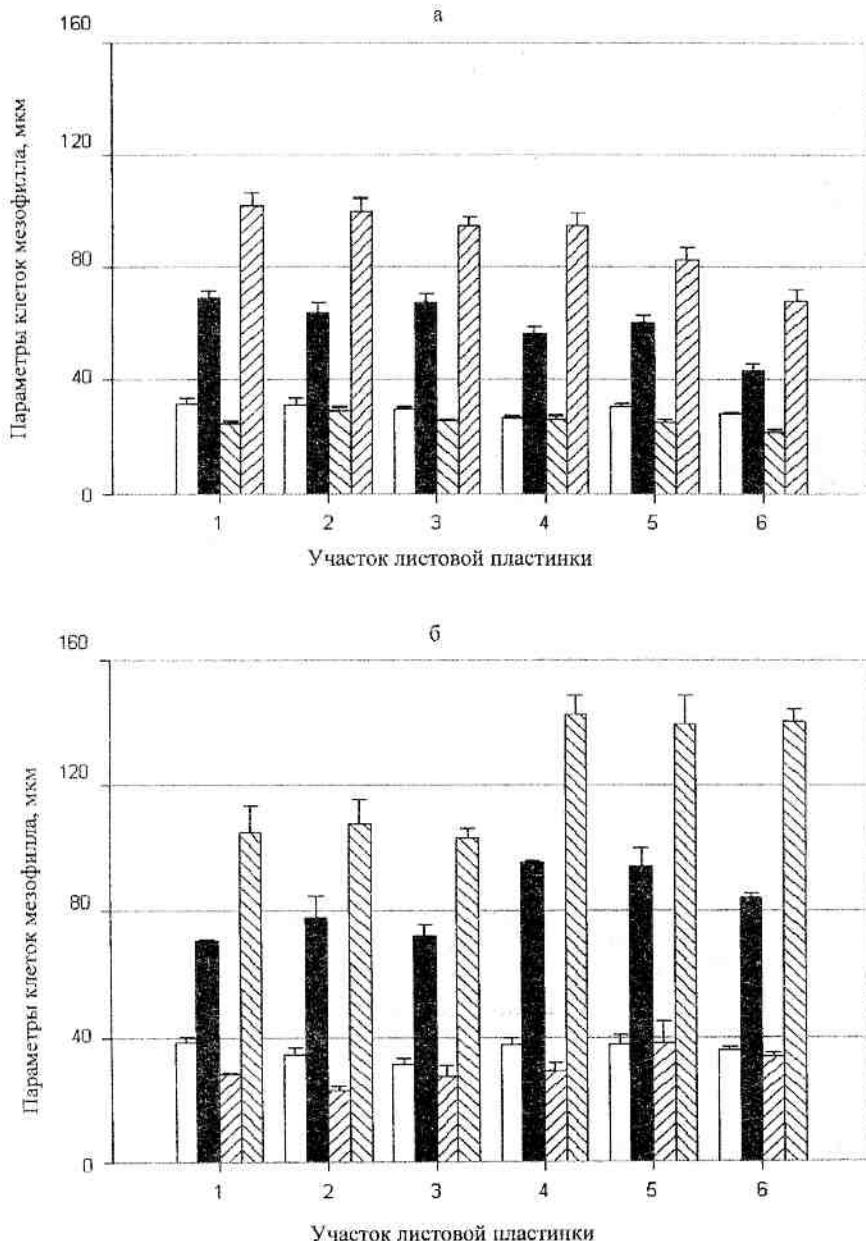


Рис.1 Изменение параметров клеток мезофилла в процессе роста первого листа *Tr. aestivum*: а – разворачивающаяся листовая пластина, при освещенности 2500 лк; б – отогнувшаяся листовая пластина, при освещенности 570 лк.

■ высота трёхчленных клеток; ■ высота пятичленных клеток;
 ■ длина трёхчленных клеток; ■ длина пятичленных клеток.

одноосность напряженного состояния, приводят к дополнительному увеличению прочности конструкции.

Выше изложенное позволяет выделить два важных момента в развитии анатомической организации клеток мезофилла листа пшеницы: 1) скрытый рост, во время которого структура не испытывает больших напряжений со стороны внешних и внутренних факторов. Об этом свидетельствует отсутствие складок у клеток мезофилла, минимальное количество проводящих пучков и склеренхимных тяжей в листе (Серебрякова, 1971); 2) переход к открытому и собственно видимому росту, который сопровождается не только увеличением развития механических и проводящих тканей, но и существенным изменением архитектоники клеток ассимилирующей паренхимы. Недостаток воды и более высокая освещенность верхней части листовой пластинки в начале её развития приводят к тому, что в верхней половине листовой пластинки формируются близкие по размерам клетки. Клетки нижней части листовой пластинки, напротив, развиваются в условиях большей водообеспеченности и низкой освещенности. Поэтому при сравнении размеров клеток мезофилла в листовой пластинке можно заключить, что в верхней части листа хлоренхима формируется за счет большего числа клеток, а в нижней – за счет увеличения их размеров.

Таким образом, на основании проведенного анализа изменений архитектоники клеток мезофилла, можно заключить, что в процессе развития листа, происходят преобразования в конструкции клеток, направленные на усиление прочности их оболочек, тем самым создавая определенную гармонию между структурой клетки и физиологическими функциями.

Выводы

- При формировании мезофилла на уровне клетки происходит смена направленности ростовой активности: сначала у неё доминирует рост в высоту, затем в длину.

- По числу и размерам клеток листовая пластинка не является однообразно организованной структурой: начиная от верхушки, её фрагменты, по мере изменения нагрузки на клетки, сначала строятся за счет количества клеток, а затем (в базипитальном направлении) за счет их размеров, но при меньшем числе.

Литература

Алексеев С.А. Основы теории мягких осесимметричных оболочек // Расчет пространственных конструкций. М., 1967. Вып. 11. С. 5-37.

Березина О.В., Корчагин Ю.Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* L. (Poaceae) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 535-540.

Зеленский М. И. Фотосинтетические характеристики важнейших сельскохозяйственных культур // Физиологические основы селекции растений/ Под ред. Г. В. Удовенко (Теоретические основы селекции растений. Т. II). Санкт-Петербург, 1995. С. 466-545.

- Кумаков В.А. Физиология яровой пшеницы. М., 1980. 297 с.
- Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 205 с.
- Ростовцева З.П. Рост и дифференцировка органов растения. М., 1983. 153 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1954. 390 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Тутаев В.Х. Анатомия и морфология растений. М., 1972. 336 с.
- Францева О.В., Гулина Е.В., Быховцев Б.Г., Сливак В.А. Особенности роста листа пшеницы под действием внешних факторов // Бюлл. Бот. сада СГУ. Саратов. 2001. Вып. 1. С. 138-143.
- Храмцова Е.В., Киселева И.С. Изменение структуры мезофилла листа злаков в связи с их окультуриванием и повышением продуктивности // V Съезд о-ва физиологов России. Междунар. конф. «Физиология растений – основа фотобиотехнологии». Тез. докл. Пенза, 2003. С. 229-230.
- Эсай К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

УДК 581.1

**АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ
БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA ROTH.*),
ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ
ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ**

Н.Н. Егорова, А.А. Кулагин
Институт биологии УНЦ РАН, г. Уфа

В связи с увеличивающимся объемом вводимых в строй промышленных предприятий, с возрастающим количеством вовлекаемых в технологические процессы различных металлов, а также несовершенством используемых технологий производств, актуальной остается проблема загрязнения окружающей среды. Техногенное загрязнение наряду с природными явлениями нередко выступает в роли экстремального фактора окружающей среды, способствующего снижению эффективности регуляторных механизмов стабильности развития организма, что в свою очередь способствует появлению отклонений в морфологических признаках отдельных особей (Шмальгаузен, 1982).

Материал и методика

Целью нашей работы являлось изучение особенностей анатомических изменений тканей ассимиляционного аппарата березы повислой (*Betula pendula Roth.*) в течение вегетационного периода при произрастании в экстремальных условиях. Для этого образцы листьев отбирали на пяти пробных площадях: 1 – отвалы Башкирского медно-серного комбината (г. Сибай), 2 - отвалы Учалинского горно-обогатительного комбината, 3 - отвалы Кумертауского буруугольного разреза, 4 – зона промышленных предприятий г. Стерлитамака, 5

— склоны северной экспозиции с многолетней почвенной мерзлотой (район Уфимского плато, Предуралье).

Сбор образцов для анатомических исследований осуществляли в течение вегетационного периода — июнь, июль, август. Отбирали сформировавшиеся листья (3-6 лист на побеге) из средней части кроны со 100 растений, произрастающих на каждой из пробных площадей. Образцы фиксировали в этиловом спирте (96%). Затем, при камеральной обработке, из средней части листовой пластинки готовили поперечный срез и помешали его в водно-белковый раствор на 2-3 минуты. Далее срез переносили на охладитель микротома (ОМТ 0228) и, закрыв колпачком замораживающий столик, выдерживали в течение 5 минут. На следующем этапе готовили временный препарат — срез толщиной 20 мкм (микротом санный МС-2). Срезы готовили при температуре — 18°C. Приготовив временный препарат, изучали форму клеток, толщину отдельных слоев с использованием микроскопа (JENAMED-2 CZSS) при 192-кратном увеличении. После получения цифрового материала данные обрабатывали статистически, используя при этом пакет программ Microsoft Excel 2000.

Результаты и их обсуждение

Результаты настоящих исследований показывают изменения значений толщины отдельных слоев (табл.). В таблице приведены стационарные значения компонентов системы (даны средние арифметические пятидесяти измерений и рассчитана стандартная ошибка).

Описательная статистическая обработка результатов проводилась общепринятыми методами. В результате анализа установлено, что ошибки средних параметров составили от 0 до 1,3 мкм. Показано, что в условиях техногенного загрязнения окружающей среды внешние слои листьев становятся плотнее и увеличиваются в размерах. Экстремальные факторы позволяют сравнить степень увеличения отдельных слоев в условиях загрязнения среды. Следует отметить тот факт, что в течение вегетационного периода отмечается постоянное увеличение толщины листьев берескы.

В июне стенки клеток нижнего эпидермиса утолщены, а нижняя кутикула незначительна. Строение столбчатой паренхимы характеризуется наличием крупных клеток эллипсовидной формы, стенки которых толстые. Клетки губчатой паренхимы располагаются очень рыхло, образуя крупные межклетники. Все границы слоев прослеживаются четко.

В июле происходят изменения в столбчатой паренхиме листьев, что выражается в значительном уменьшении клеток в размерах, более тесном прилегании клеток друг к другу, форма клеток при этом становится цилиндрической, а размеры клеток столбчатой паренхимы значительно уменьшились по сравнению с июнем (на 15-35%). Губчатая паренхима увеличивается в размерах, форма клеток округлая. Толщина нижнего эпидермиса значительно превосходит показатели, характерные для начала сезона.

В листьях береск, отобранных в августе форма клеток всех слоев не отличается от проб июля. Однако толщина слоев существенно различается.

Сезонная динамика изменения анатомического строения листьев (мкм) бересы повислой (*Betula pendula* Roth.), при произрастании в экстремальных лесорастительных условиях

Пробная площадка	Сроки отбора образцов	Толщина отдельных слоев листовой пластинки, мкм					
		В.к.	В.э.	С.п.	Г.п.	Н.э.	Н.к.
Отвалы БМСК	июнь	0,7±0,06	0,9±0,11	5,9±0,38	6,8±0,45	0,7±0,03	0,6±0,06
	июль	0,9±0	1,6±0,05	4,1±0,19	6,4±0,53	0,8±0,03	0,6±0,02
	август	0,9±0,03	0,8±0,07	5,9±0,20	6,6±0,6	1,0±0,06	0,7±0,06
Отвалы Учалинского ГОК	июнь	0,9±0,04	1,4±0,07	6,1±0,23	6,9±0,28	0,9±0,06	0,7±0,06
	июль	0,9±0,08	2,1±0,26	5,0±0,37	9,6±1,3	1,0±0,13	0,7±0,07
	август	1,2±0,07	1,5±0,19	4,8±0,14	9,4±0,53	0,8±0,03	0,7±0,03
Отвалы Кумертауского буроводного разреза	июнь	0,8±0,04	1,4±0,11	6,2±0,22	5,8±0,53	0,8±0,05	0,6±0,02
	июль	0,8±0,06	1,5±0,12	4,5±0,22	7,0±0,38	1,5±0,69	0,6±0,08
	август	0,9±0,04	1,9±0,04	4,6±0,16	7,9±0,54	1,1±0,04	0,7±0,04
Промтранс г. Стерлитамака	июнь	0,9±0,06	1,4±0,06	5,3±0,55	8,1±0,26	0,7±0,05	0,6±0,02
	июль	0,8±0,04	1,2±0,06	4,3±0,36	6,4±0,70	0,8±0,08	0,5±0,03
	август	0,8±0,03	1,2±0,09	4,1±0,24	6,2±0,50	0,7±0,07	0,5±0,03
Многолетняя почвенная мерзлота (Уфимское плато)	июнь	0,8±0,02	1,6±0,05	5,0±0,16	6,7±0,18	0,7±0,02	0,5±0,04
	июль	0,9±0,10	1,6±0,08	4,4±0,16	9,2±0,29	0,8±0,08	0,8±0,05
	август	0,9±0,08	2,1±0,09	4,6±0,23	8,7±0,63	1,0±0,05	0,7±0,09

Примечание: В.к.- верхняя кутикула, В.э.- верхний эпидермис,
С.п.- столбчатая паренхима, Г.п. - губчатая паренхима,
Н.э.- нижний эпидермис, Н.к. - нижняя кутикула.

Заключение

Таким образом, установлено, что в экстремальных условиях произрастания значительных изменений толщины отдельных слоев листовых пластинок березы повислой (*Betula pendula* Roth.) не обнаружено. В течение вегетационного периода число отдельных слоев мезофилла листа увеличивается, но в количественном отношении сильно варьирует между собой. Следует отметить, что наблюдается увеличение толщины листовой пластинки на деревьях березы повислой, произрастающих на отвалах Башкирского медно-серного комбината (г. Сибай), на отвалах Кумертауского буровольного разреза, на склонах северной экспозиции с многолетней почвенной мерзлотой (район Уфимского плато, Предуралье), что свидетельствует о неспецифической реакции ассимиляционного аппарата березы повислой на действие различных техногенных и природных экстремальных факторов внешней среды.

Изменение мощности развития различных слоев листьев у растений, произрастающих в экстремальных условиях, связано с нарушением процессов роста и развития листьев. Ассимиляционные ткани листа содержат клетки с хлоропластами и увеличение объемов клеток, содержащих хлоропластины, дает возможность более свободного перемещения последних. Это связано как с циклизом, так и с режимом освещения отдельной клетки хлоренхимы листа. В целом это может быть одним из проявлений адаптивных реакций ассимиляционного структурно-функционального комплекса, обеспечивающего успешное произрастание березы повислой в экстремальных условиях.

Работа выполнена в рамках исследований, поддержанных РГФИ – гранты №№ 05-04-97901, 05-04-97906, 05-04-97903.

Литература

Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии: Избранные труды. М., 1982, 364 с.

ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 582.5 : 581.163 : 575.8

ЭВОЛЮЦИЯ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ У ЦВЕТКОВЫХ

А.С. Кашин

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов

По самым скромным подсчётом гаметофитный апомиксис встречается в 126 родах цветковых растений, относящихся к 33 из 460 семейств покрытосеменных (Carman, 1997). Восьмидесят четыре из этих родов (67%) принадлежат к Asteraceae, Poaceae или Rosaceae (Carman, 2000).

Сохраняя преимущества семенного размножения, гаметофитный апомиксис, как известно, вносит специфичный вклад в формирование генотипической структуры популяций и видов. Прежде всего, он неизбежно приводит к разрушению единства структуры вида. Это происходит за счёт гибридогенеза, полиплоидии и чрезвычайного таксономического полиморфизма, которые всегда тесно скоррелированы с наличием у видов данной системы семенного размножения. Как следствие, в тех группах цветковых растений, в которых встречается гаметофитный апомиксис, значительно усложняется таксономическая структура. При этом большинство групп апомиктических видов часто содержат очень большое число слабо выраженных микровидов. Различные микровиды столь многочисленны и столь взаимосвязаны морфологически, что удовлетворительная таксономическая трактовка этих групп становится фактически невозможной. Такая картина изменчивости уже давно известна у комплексов апомиктических видов *Hieracium*, *Taraxacum*, *Antennaria*, *Crepis*, *Rubus*, *Potentilla*, *Crataegus*, *Alchemilla*, *Poa*, *Calamagrostis* и т.д. (Grant, 1981).

Однако очевидно, что агамные комплексы в пределах цветковых растений демонстрируют достаточное разнообразие структур. Поэтому в принципе невозможно определить или описать какой-то один универсальный тип структуры, приложимый ко всем агамным комплексам. При этом разнообразие их структур явно отражает различные этапы, а, возможно, и пути эволюции агамных комплексов. Обращает на себя внимание и неслучайный характер географического распространения агамных комплексов цветковых, также, вероятно, отражающий характер их эволюции.

ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ

Принято считать, что переход на апомиктическое размножение необратим и, раз возникнув, он уже не исчезает, так что степень апомиктизации группы возрастает с течением времени до полного вытеснения сексуальности (Darlington, 1939; Gustafsson, 1946-1947; Завадский, 1968; Рубцова, 1989). Поэтому эволюцию агамных комплексов у цветковых чаще представляют в виде последовательной смены ряда стадий развития от юности через раннюю и

позднюю зрелость к старости, за которой следует неизбежное вымирание всех форм. Относительную стадию, на которой находится агамный комплекс, определяют по степени таксономической сложности, широте географического распространения и наличию или отсутствию в нём диплоидных половых предковых видов (Grant, 1981). Комплекс *Parthenium* приводится в качестве комплекса, находящегося на относительно юной стадии развития: морфологические вариации группируются всего в два таксономических вида, обитающих только в одной географической провинции. Половые предковые виды этого комплекса - тетрапloidные формы *P. argentatum* и *P. incanum* - имеют несколько ограниченное распространение. На стадии зрелости агамный комплекс содержит сотни или тысячи агамоспермных микровидов, распространенных по обширной географической области. В. Грант подразделяет их на комплексы ранней стадии зрелости, у которых сохранились многие или большая часть диплоидных предковых видов (*Crepis*, *Rubus*, *Taraxacum*, *Hieracium* и др.), и комплексы поздней стадии зрелости, у которых многие или большинство диплоидных и полиплоидных половых предковых видов вымерло, но агамоспермная суперструктура достигает полного развития (подроды *Aphanes* и *Alchemilla* рода *Alchemilla*, группы *Potentilla gracilis* и *P. pectinisecta* рода *Potentilla*, группы *Poa pratensis* и *P. polystris* рода *Poa*). Старый агамный комплекс обединен, по представлениям В. Гранта, не только половыми диплоидами и половыми полиплоидами, но также и числом агамоспермных микровидов. В таксономическом аспекте он представляется изолированным агамоспермным видом, не имеющим известных половых родичей.

Однако, во-первых, те родовые агамные комплексы, которые считаются находящимися на стадии ранней зрелости, имеют в своём составе преимущественно диплоидные половые виды. А родовые агамные комплексы, считающиеся находящимися на стадии поздней зрелости, в своём составе имеют как минимум по несколько видовых агамных комплексов и половых видов, преимущественно полиплоидных, - в том числе и обособленно стоящие группы половых видов. Род *Poa*, например, наряду с агамными комплексами *P. pratensis*, *P. palustris* и *P. nemoralis* включает в свой состав ещё и такие полиплоидные половые группы как *Triviales*, *Homalopoa* и *Oreinos* (Петров, 1988). Род *Potentilla* содержит в своём составе более 30 видовых агамных комплексов. Но в нём имеются и диплоидные (*P. rupestris*, например), и полиплоидные (*P. pectinisecta*, например) половые виды (Clausen et al., 1940).

Во-вторых, из ныне существующих лишь один комплекс *Honttuynia cordata* (*Saururaceae*) может быть отнесен к старым, так как он состоит из одного вида, высокий полиплоид ($2n=94-98$), размножающийся при помощи агамоспермии, и не имеет известных половых родичей (Babcock, Stebbins, 1938; Grant, 1981). За всё время достаточно интенсивных исследований иных примеров подобного рода агамных комплексов не обнаружено.

В-третьих, у целого ряда агамных комплексов цветковых, исходя из вышеизложенных принципов, определить стадию развития не представляется возможным. Например, агамный комплекс рода *Chondrilla* не подпадает ни под одну из четырех перечисленных стадий развития. Род имеет достаточно

сложную таксономическую структуру, насчитывая в своём составе около тридцати видов, объединяемых, по крайней мере, в два подрода с четырьмя секциями. Географически род широко распространён, - по крайней мере, во всех степных и пустынных районах Евразии и Северной Африки, - и большая часть видов рода имеет обширные ареалы (Леонова, 1964; 1989). Виды рода широко распространены в настоящее время также в Австралии, Северной и Южной Америке, куда, как считается, занесены человеком (Dijk, 2003). По представлениям одних авторов, род *Chondrilla* представлен исключительно апомиктическими видами (Ильин, 1930), по представлениям других - в роде все диплоидные виды размножаются половым путём, а все полиплоидные виды размножаются апомиктически (Bergman, 1952; Поддубная-Арнольди, 1976). Однако из примерно тридцати видов рода таких диплоидных видов выявлено два: *C. ambigua* Fisch. и *C. chondrilloides* Fisch. (Поддубная-Арнольди, 1933; Bergman, 1952; Хромосомные..., 1969; Числа..., 1990), причём один из них (*C. ambigua* Fisch.) некоторые авторы считают не самостоятельным видом, а лишь разновидностью *C. juncea* var. *ambigua* Fisch. (Талиев, 1928). Сам же вид *C. juncea* является факультативно апомиктическим. Второй из перечисленных видов (*C. chondrilloides*) у ряда авторов указан как апомиктический диплоспоровый вид (Поддубная-Арнольди, 1964; Хохлов с соавт., 1978). Следовательно, агамный комплекс *Chondrilla* нельзя считать находящимся на ранней стадии развития из-за отсутствия или малочисленности половых видов и обширности ареалов апомиктических видов. Из-за отсутствия или малочисленности половых видов его нельзя считать и находящимся на стадии ранней зрелости. Для отнесения к стадии поздней зрелости агамный комплекс явно недостаточно сложен в таксономическом отношении. Отнесению к стадии стареющего, вымирающего агамного комплекса мешает обширное географическое распространение и достаточная таксономическая сложность. Проблему ещё более усложняет то, что ряд авторов вообще включают виды *Chondrilla* в состав сложного агамного комплекса *Taraxacum* (Nijs den, Sterk, 1980; Nogler, 1984), а другие считают общим происхождение диплоспории в этих родах вследствие либо дивергенции этих родов от общего предка, либо гибридизации между видами двух родов (Dijk van, 2003). Филогенетически эти два рода действительно находятся в тесном родстве (Bremer, 1994), хотя имеют разное основное число хромосом (в роде *Taraxacum* $n = 8$, а в роде *Chondrilla* $n = 5$), а случаев гибридизации между растениями двух родов не отмечено (Dijk van, 2003). Да и морфотипы растений того и другого рода сильно различны.

Таким образом, подавляющее большинство известных агамных комплексов пребывают на стадии зрелости, причём на стадии полной зрелости в их состав входят преимущественно полиплоидные, а на ранней стадии - диплоидные половые виды, т.е. напрашивается вывод об эволюции агамных комплексов от половых диплоидных к половым полиплоидным видам. А из этого факта, что старые комплексы с тенденцией к вымиранию отсутствуют в природе, следует, что либо явление агамоспермии вообще эволюционно молодое, либо "старение" просто не свойственно агамным комплексам и эволюция их со стадии зрелости происходит по-другому.

Известно, что структура агамного комплекса во многом представляет собой результат тесного взаимодействия гаметофитного апомиксиса, полипloidии и отдалённой гибридизации (Babcock, Stebbins, 1938; Grant, 1981; Кашин, 2000), и обязательными чертами агамных комплексов является наличие полиплоидных, а, зачастую и анеуплоидных рядов и многочисленных гибридогенных производных.

В качестве иллюстрации достаточно красноречив пример со структурой родового агамного комплекса *Sorbus* (Rosaceae). Род состоит из пяти подродов, каждый из которых представлен одним диплоидным видом, а именно *S. aria*, *S. aucuparia*, *S. torminalis*, *S. chamaemespilus* и *S. domestica*. Подрод *Aria*, или *S. aria aggregate*, содержит кроме полового ещё и апомиктические три- и тетраплоидные виды. Кроме того, в пределах рода имеется множество видов, по морфологии промежуточных между растениями четырёх главных подродов. С использованием метода анализа полиморфизма длин фрагментов рестрикции (RFLP) подтверждено, что эти виды действительно являются гибридными производными между видами из *S. aria aggregate* и видами других подродов (*S. aucuparia*, *S. torminalis* или *S. chamaemespilus*), а вид *S. intermedia* содержит геномы трёх видов *S. aria*, *S. aucuparia* и *S. torminalis*. При этом при исследовании митохондриальной ДНК показано, что в большинстве случаев гибридная комбинация возникала в случаях, когда половой вид выступал в качестве материнского родителя, а апомиктические были донорами пыльцы. Но для полиплоидных апомиктических видов из *S. aria aggregate* показано, что они не являются гибридными производными, вариабельность которых объясняется многократностью возникновения и/или факультативностью апомиктического размножения у них (Nelson-Jones et al., 2002).

При этом возникновение полиплоидных геномов у цветковых, вероятно, является следствием именно гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), а не соматической полипloidии (Harlan, de Wet, 1975; Кашин, 1998; Roche et al., 2001). А полипloidия является благоприятным фоном для гибридогенного формообразовательного процесса сальвационного характера.

Примечательно, что проявление гаметофитного апомиксиса само является зависимым от полиплоидного состояния. Несколько гипотез объяснения этой связи были предложены. Наиболее убедительной из них представляется гипотеза J.G. Carman (1997, 2000). В соответствии с ней, апомиксис вызывается "интергеномной" (или гомеологической) гетерозиготностью по некоторым или многим локусам, которые являются критическими для хронологии мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. У гибридов, гетерозиготных по этим критическим локусам, и возникает репродуктивная асинхронность, ведущая к апомиксису. Это может происходить и у автополиплоидов, но аллополиплоиды обеспечивают лучший геномный фон для апомиктов (Carman 2000). Изменение пloidности может количественно и качественно изменить выражение генов (Comai, 2000; Wendel, 2000), причём быстрые изменения происходят не только в выражении гена, но также и в геномной структуре (Leitch, Bennet, 1997). Некоторые формы подобной

геномной реорганизации могут нарушать мейоз и стимулировать формирование аномейотического зародышевого мешка (Roche et al., 2001).

Полиплоидия же (прежде всего, аллополиплоидия) - важный и единственно доказанный механизм видообразования (Grant, 1981; Ramsey, Schemske, 1998; Otto, Whitton, 2000.). И коль скоро гибридогенез, полиплоидия и гаметофитный апомиксис так тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены, при условии, что до 50 (Grant, 1981; Стеббинс, Айала, 1985) - 70 (Averett, 1980; Готшлак, 1989) % видов покрытосеменных - аллополиплоиды и могли образоваться только с участием гаметофитного апомиксиса или его элемента (апомейоза), то не может не напрашиваться вывод о существеннейшей роли гаметофитного апомиксиса в видообразовании.

Эта тесная взаимообусловленность авто- и аллополиплоидии, с одной стороны, и гаметофитного апомиксиса, с другой, неизбежно находит выражение у апомиктов в хромосомной нестабильности геномов (Кашин, 2004). Поэтому агамные комплексы на различных этапах эволюции должны различаться характером кариотипической изменчивости и степенью хромосомной сбалансированности геномов. Типы структур агамных комплексов с этой точки зрения выстраиваются в следующий ряд:

- имеющие слабо развитую таксономическую структуру типа *Parthenium argentatum* (с половыми диплоидами и 2-3-мя низкими уровнями пloidности апомиктов);
- имеющие большое число апомиктических форм, преимущественно близких к облигатным, длинные, непрерывные анеуплоидные ряды, и содержащие низкие половые полиплоиды, как у *Poa pratensis*, *P. palustris*, *Potentilla gracilis* или *Bouteloua curtipendula*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм широкого спектра уровней пloidности, кратных основному числу, но с большим числом нечётных полиплоидов и миксоплоидов, и содержащие относительно высокие половые полиплоиды, как у *Pilosella*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Rubus*;
- имеющие большое число факультативно апомиктических форм преимущественно чётных уровней пloidности и большое число высоких половых полиплоидов, типа *Dichanthium*—*Bohriochloa*—*Capillipedium*;
- половые полиплоидные комплексы со вторично половыми видами высоких уровней пloidности.

Такая последовательность стадий развития агамного комплекса у цветковых с постепенной стабилизацией хромосомно разбалансированного генома и возвратом в перспективе к облигатноциальному воспроизведению по ряду причин видится более правдоподобной, чем изложенная выше. Это следует из того, что в механизмах реализации и детерминации амфи-апомиксиса - настолько единая система семенного размножения (Grossniclaus et al., 2001), что не только апомиксис в облигатном выражении оказывается принципиально невозможным (Clausen, 1954; Skalinska, 1971; Asker, 1979; Nogler, 1984; Asker, Jerling, 1992; Mazzucato et al., 1996; Кашин, 1999), но и нет никаких оснований считать, что невозможен возврат от факультативно апомиктического к облигатному половому размножению. Детерминация гаметофитного

апомиксиса, скорее всего, связана с эпигенетическими (физиологическими) механизмами регуляции (Ellestrum, Zagorcheva, 1977; Kashin, 1992; Willemse, Naumova, 1992; Кашин, Куприянов, 1993; Dickinson, 1994; Carman, 1997, 2000; Grimanelli et al., 2001; Koltunow, Grossniklaus, 2003). Эпигенетические же механизмы перехода на тот или иной способ размножения предполагают наличие факторов, дестабилизирующих систему семенного размножения у отдельных групп покрытосеменных и приводящих её в стабилизированное состояние в эволюционно значимых отрезках времени. А, значит, гаметофитный апомиксис должен был встречаться в той или иной мере у растений во все периоды их существования.

Отсутствие в природе старых агамных комплексов в свою очередь тоже говорит о том, что они вовсе не вымирают, а лишь трансформируются в половые полиплоидные комплексы с рядом новых хорошо отдифференцированных видов с реверсией к половому размножению на более высоких уровнях пloidности.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ АГАМНЫХ КОМПЛЕКСОВ

Обращает на себя внимание, что центры разнообразия почти всех современных апомиктов находятся в средних и высоких широтах (Asker, Jerling, 1992), причём доля апомиктов резко возрастает по градиенту от средних к высоким широтам (Rosenzweig, 1995). При этом большинство апомиктов, как показывают ископаемые остатки, а также исследования по молекулярной дивергенции и таксономической сложности, возникли относительно недавно в эволюционно значимых отрезках времени. Их возникновение в подавляющем большинстве случаев датируется плейстоценом (Stebbins, 1971), то есть не более 1.8 млн лет назад. Возникновение молодых апомиктических групп, таких как *Beuteloua*, *Hieracium*, *Pilosella*, приурочивают к последнему (8-20 тысячелетий назад) ледниковому периоду (Grant, 1981; Asker, Jerling, 1992), а более древних, таких как *Crepis*, *Dichantium*, *Eupatorium*, *Parthenium*, *Rubus*, *Toumendia*, *Antennaria*, - к нескольким более ранним ледниковым периодам (Asker, Jerling, 1992; Bayer, 1996). В плейстоцене же 0.1-1 млн лет назад, как предполагают, возникли и гибридогенные агамные комплексы *Amelanchier*, *Cotoneaster*, *Malus*, *Crataegus*, *Sorbus*, *Taraxacum*, *Erigeron*, *Antennaria*, *Calamagrostis*, *Poa* (Nygren, 1946; Richards, 1973; Kellogg, 1990; Campbell, Dickinson, 1990; Carman, 2000). Подавляющая часть всех вышеперечисленных комплексов занимает ареалы преимущественно в boreальной зоне, причём ареалы апомиктических полиплоидных и гибридогенных видов преимущественно ограничиваются районами, освободившимися от ледника в постледниковый период, в то время как их половые диплоидные сородичи чаще всего занимают локальные ареалы вне зоны, охватываемой ледником (Bierzychudek, 1985; Dynesius, Jansson, 2000). Интересно, что только для тропических апомиктов *Panicoideae* (*Panicum*, *Pennisetum*, *Setaria* и др.) предполагается более древнее (до плейстоцена) происхождение (Asker, Jerling, 1992;), - более 3 млн. лет назад (Carman, 2000).

Покрытосеменные, по палеонтологическим данным, возникли не позднее мелового периода. Самое раннее подтверждение существования покрытосеменных в виде окаменелостей найдены в слоях, датированных возрастом в 140 млн. лет, то есть в раннем меловом периоде (Taylor, Hickey, 1996). Их появление связывают с неустойчивой средой обитания либо в рифтовых долинах между тропической и умеренной зонами (Красилов, 1989), либо на островах (Тахтаджян, 1987) или на холмах и возвышенностях (Raven, Axelrod, 1974) тропиков. Но в любом случае это – тропическая или близкая к тропической зона. Затем они распространялись и эволюционировали от тропиков к boreальной зоне. Имели место две ветви их эволюции – криофильная и ксерофильная. При этом в меловой период (мезозой), как полагают, существовала только тропическая флора, в палеогене (кайнозой) появилась и развилась субтропическая флора, и лишь в неогене – плейстоцене (кайнозой) (не более 1.8 млн лет назад) развилась boreальная флора (Попов, 1982), причём речь идёт не столько о широтном положении флор, сколько о современном представительстве таксономических групп. Ибо, если даже флора на широтах современной boreальной зоны существовала и много ранее плейстоцена, как это показывают палеонтологические исследования, то она, во-первых, существовала в условиях тёплого влажного климата, аналогичного тропическому или жаркому пустынному климату, т.е. была представлена исключительно тропическими и субтропическими видами, которые отличались лишь фотопериодической реакцией (Frakes et al., 1992), а, во-вторых, была сметена полностью в ледниковые периоды, и широты современной boreальной зоны многократно как бы осваивались заново.

Существование покрытосеменных в представительстве большинства современных семейств насчитывает, как полагают, около 65 млн. лет (Taylor, Hickey, 1996). Существенное похолодание климата произошло в Эоцене, т.е. 45-55 млн. лет назад, и в последующем наблюдались значительные колебания природно-климатических условий, причём преимущественно вне современной тропической зоны. Вплоть до этого времени флора покрытосеменных была представлена только тропическими и субтропическими видами, так как даже на полюсах Земли температура в течение суток и в течение года до этого времени колебалась незначительно (Frakes et al., 1992). Именно к периоду между 60 и 20 млн. лет назад относят возникновение многих представителей родов и видов покрытосеменных современных умеренных и boreальных флор (Webb, 1988). Наиболее экстремальные условия существования на Земле сложились между 1.6 млн. и 10 тыс. лет назад и связаны с циклическими изменениями климата. Было по крайней мере восемь больших циклов оледенения с межледниковыми периодами примерно в 100 тыс. лет каждый (Frakes et al., 1992).

Всё это, то есть приуроченность именно к плейстоцену возникновения известных апомиктов, склонность полиплоидов, гибридов, апомиктов и сложных агамных комплексов к boreальной зоне, с одной стороны, и сомнительность того, что в более ранние периоды эволюции покрытосеменных апомиктика как способа размножения не существовало, на наш взгляд, указывает на следующее. Вероятно, в период существования одной

тропической флоры с интенсивным гибридогенезом и гораздо меньшей стабильностью условий существования в тропической зоне гаметофитный апомиксис в факультативной форме был широко представлен, может быть, даже господствовал в формах, близких к облигатным. Затем по мере продвижения флоры покрытосеменных в направлении бореальной зоны и стабилизации природно-климатических условий в тропиках «пик» активности апомиктических форм размножения сместился в том же направлении, а в тропиках постепенно затухал в силу всё большей стабилизации там природно-климатических условий и исчерпанности гибридогенного потенциала форм: всё более редкого возникновения гибридов и сложности их выживания в условиях жёсткой конкуренции за ресурсы, которая имела и имеет место в тропиках.

Эволюция цветковых в тропиках в условиях относительного природно-климатического гомеостаза в настоящее время, вероятно, преимущественно идёт по пути адаптации к биотическому фактору: биотический компонент биогеоценозов и его коэволюция определяет эволюцию растений в большей мере, чем относительно стабильные условия внешней среды. В субтропиках роль биотической и абиотической компоненты уравниваются, а в бореальной зоне преимущественную роль начинают играть абиотические условия существования видов и форм. Поэтому в тропиках на современном этапе, вероятно, в эволюции покрытосеменных доминирующую роль играет мутационный фактор и рекомбинация на базе облигатно полового размножения, в то время как в бореальной – гибридизация и полиплоидия на базе дестабилизованных систем семенного размножения, при которых апо- и амфимиксис находятся в динамическом равновесии.

В пользу вышеизложенных представлений говорит и то, что стрессовые нестабильные условия обитания могут выступать в качестве фактора, дестабилизирующего систему семенного размножения, приводящего к многочисленным переходам по различным путям семенного воспроизведения (эуспория, апомейоз, зиготия, апозиготия), как это показано при исследовании популяций *T. officinale* и ряда видов *Pilosella* (Кашин и др., 2003). Может быть, именно поэтому гибридогенные полиплоиды, в том числе и апомиктические, чаще обнаруживаются в средах обитания, недавно изменённых антропогенным воздействием или подвергшихся изменениям климата (Stebbins, 1971; Кашин, 1998). Их доля резко возрастает в высоких широтах, т.е. тоже в стрессовых нестабильных условиях существования (Rosenzweig, 1995).

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект № 05-04-49001).

Литература

Готшлак В. Полиплоидия в эволюции высших растений // Современные достижения молекулярной биологии хромосом и клеток. Алма-Ата, 1989. С. 7—5.

Завадский К.М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.

Ильин М.М. *Chondrilla L.* // Бюлл. отдел. каучукон. 1930. № 3. С. 1-61.

Кашин А.С. Половое размножение, агамоспермия и видообразование у цветковых // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 2. С. 171—191.

Кашин А.С. Генетический контроль гаметофитного апомиксиса и проблема хромосомной нестабильности геномов у покрытосеменных // Генетика. 1999. Т. 35, № 8. С. 1041-1053.

Кашин А.С. Геномная изменчивость, гибридогенез и возможности хромосомного видообразования при гаметофитном апомиксисе // Успехи соврем. биол. 2000. Т. 120, № 5. С. 501-511.

Кашин А.С. Проблема вида и видообразования при гаметофитном апомиксисе как неустойчивой системе семенного размножения // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 4. С. 521-542.

Кашин А.С., Куприянов П.Г. Апомиксис в эволюции цветковых растений. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1993. 196 с.

Кашин А.С., Демочки Ю.А., Мартынова В.С. Кариотипическая изменчивость в популяциях апомиктических и половых видов агамных комплексов Asteraceae // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 9. С. 35-54.

Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.

Леонова Т.Г. Род. Хондрила — *Chondrilla L.* // Флора СССР. М.-Л.: Наука, 1964. С. 560-586.

Леонова Т.Г. Хондрила — *Chondrilla L.* // Флора Европейской части СССР. Ленинград: Наука, 1989. Т. 8. С. 57 — 61.

Петров Д.Ф. Апомиксис в природе и опыте. Новосибирск: Наука, 1988. 214 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1964. 482 с.

Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с.

Попов М.Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика: Избр. тр. В 2-х ч.. Киев: Наукова думка, 1983. 478 с.

Рубцова З.М. Эволюционное значение апомиксиса. Л: Наука, 1989. 154 с.

Стеббинс Дж.Л., Айала Ф.Х. Эволюция дарвинизма // В мире науки. 1985. № 9. С. 13—39.

Талиев В.И. Определитель высших растений Европейской части СССР. М.-Л.: Госиздат, 1928. 630 с.

Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.

Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктических растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. 224 с.

Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с.

Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Семейства Aceraceae — Menyanthaceae. Л.: Наука, 1990. 509 с.

Asker S. Progress in apomixis research // Hereditas. 1979. Bd. 66, N. 2. P. 231—240.

Asker S.E., Jerling L. Apomixis in Plants. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.

Averett J.E. Polyploidy in Plant taxa: Summary // Polyploidy in Plant, biological relevance. New York, 1980. P. 269—273.

Babcock E.B., Stebbins G.L. The American species of *Crepis*. Their interrelationships and distribution as affected by polyploidy and apomixis. Washington. 1938. Carnegie Inst. Publ. № 504. 199 p.

Bayer R.J. Evolution of polyploid agamic complexes with examples from *Antennaria* (Asteraceae) // Opera Bot. 1996. Vol. 132. - P. 53-65.

Bergman B. *Chondrilla chondrilloides*, a new sexual *Chondrilla* species // Hereditas. 1952. Vol. 38, N 3. P. 367-369.

Bierzychudek P. Patterns in plant parthenogenesis // Experientia. 1985. Vol. 41. P. 1255-1264.

Bremer K. Asteraceae cladistics and classification. Portland: Timber Press, 1994. 180 p.

Cambel C.S., Dickinson T.A. Apomixis, patterns of morphological variation, and specien concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae) // Syst. Bot. 1990. Vol. 15, N 1. P. 124-135.

Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixes, bisporic, tetrasporic, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51-94.

Carman J.G. The evolution of gametophytic apomixis // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. В 3х т. Т. 3. Системы размножения. Санкт-Петербург, 2000. С. 218-245.

Clausen J. Partial apomixis as an equilibrium system in evolution // Caryologia. 1954. Vol. 6, № 1-3. P. 469-479.

Clausen J., Keck D.D., Hiesey W.M. Experimental studies on the nature of species. I. Effect of varied environments on western American plants // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1940. Vol. 520. P. 1- 452.

Comai L. Genetic and epigenetic interactions in allopolyploid plants // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 43. P. 387-399.

Darlington C.D. Apomixis: the escape // The evolution of genetic systems. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1939. P. 108-113.

Dickinson H.G. The regulation of alternation of generation in flowering plants // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. 1994. Vol. 69, № 3. P. 419-442.

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

Dynesius M., Jansson R. Evolutionary consequences of changes in species geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. Vol. 97, N 16. P. 9115-9120.

Ellestrum S., Zagorcheva L. Sterility and apomictic embryo sac formation in *Raphanobrassica* // Hereditas. 1977. Vol. 87. P. 107.

FrakesL.A., Francis J.E., Syktus J.I. Climate Modes of the phanerozoic. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1992. 274 p.

Gadella T.W.J. Variation, hybridization and reproductive biology of *Hieracium pilozela* L. // Proc. Kon. Ned. Akad. v. Wetensch. 1991. Vol. 94, N 4. P. 455—488.

Grant V. Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 528 p.

Grimanelli D., Leblanc O., Perotti E., Grossniclaus U. Developmental genetics of gametophytic apomixes // Trends in genetics. 2001. Vol. 17, 10. P. 597-604.

Grossniclaus U., Nogler A.G., van Dijk P.J. How to avoid sex. The Genetic Control of Gametophytic Apomixis // The Plant Cell. 2001. Vol. 13. P. 1491-1498.

Gustafsson A. Apomixis in higher plants. Pt. I-III // Lunds. univ. Arsskrift. 1946. Bd. 42, S. 1—68; 1947. Bd. 43. S. 69—370.

Harlan J.R., de Wet J.M.J. On O. Winge and a prayer: the origins of polyploidy // Bot. Rev. 1975. Vol. 41. P. 361-390.

Kashin A.S. Discussing the role of determination of apomixis monogenic heredity // Apomixis Newsletter. 1992. № 6. P. 27-29.

Kellogg E.A. Variation and species limits in agamospermous grasses // Syst. Bot. 1990. Vol. 15, N 1. P. 112-123.

Koltunow A.M., Grossniklaus U. Apomixis: A Developmental Perspective // Annual Review of Plant Biology. 2003. Vol. 54, P. 547-574.

Leitch I.J., Bennet M.D. Polyploidy in angiosperms // Trends Plant Sci. 1997. Vol. 2. P. 270-476.

Mazzucato A., Falcinelli M., Veronesi F. Evolution and adaptedness in a facultatively apomictic grass, *Poa pratensis* L. // Euphytica. 1996. Vol. 92. P. 13-19.

Nijs J.C.M. den, Sterk A.A. Cytogeographical studies of *Taraxacum* sect. *Taraxacum* (= sect. *Vulgaria*) in Central Europe // Bot Jahrb. Syst. 1980. Vol 101. P. 527-554.

Nelson-Jones B., Briggs D., Smith G. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus* // Theor. Appl. Genet. 2002. Vol. 105. P. 953-963.

Nogler G.A. Gametophytic apomixis // Embryology of Angiosperms. Berlin e.a., 1984. P. 475—518.

Nygren A. The genesis of some Scandinavian species of *Calamagrostis* // Hereditas. 1946. Vol. 32. P. 131-262.

Otto S. P., Whitton J. Polyploid incidence and evolution // Annu. Rev. Genet. 2000. Vol. 34. P. 401-437.

Poddubnaja-Arnoldy W.A. Geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung bei einigen *Chondrilla*-Arten // Planta. 1933. B. 19, H. 1. S. 46-86.

Ramsey Ju., Schemske D.W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1998. Vol. 29, N 1. P. 467-501.

Raven P.H., Axelrod D.I. Angiosperm biogeography and past continental movements // Ann. Missouri Bot. Gard. 1974. Vol. 61. P. 539-673.

Richards A. The origin of *Taraxacum* agamospecies // Bot. J. Linn. Soc. 1973. Vol. 66. P. 189-211.

Roche D., Hanna W.W., Ozias-Akins P. Is supernumerary chromatin involved in gametophytic apomixes of polyploid plants? // Sex Plant Reprod. 2001. Vol. 13. P. 343-349.

- Rosenzweig, M.L. Species Diversity in Space and Time. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K., 1995. 225 p.
- Skalinska M. Experimental and embryological studies in *Hieracium aurantiacum L.* // Acta biol. crac. Ser. bot. 1971. V. 14, № 2. P. 139-152.
- Stebbins G.L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Arnold Press, 1971. 216 p.
- Taylor D.W., Hickey L.J. Flowering plant origin, evolution and phylogeny. N.Y.: Chapman & Hall, 1996. 403 p.
- Webb T. Eastern Nort America // Vegetation history. T. III. Kluwer Acad. Publ., 1988. P. 385-414.
- Wendel J.F. Genome evolution in polyploids // Plant Mol. Biol. 2000. Vol. 42. P. 225-249.
- Willemse M.T.M., Naumova T. Apomictic genes and seed plant reproduction // Apomixis Newsletter. 1992. № 5. P. 19-32.

СОДЕРЖАНИЕ

Лаистасия Андреевна Чигуряева (к 100-летию со дня рождения)	3
ПАЛИНОЛОГИЯ, ПАЛЕОПАЛИНОЛОГИЯ И ПАЛЕОБОТАНИКА 5	
Забалуев А.П., Подгайная Н.Н., Степанов М.В. Палинологические исследования в Саратове	5
Подгайная Н.Н. Из воспоминаний о профессоре А.А. Чигуряевой и о палеонтологических буднях и праздниках	14
Андреева М.А. Коллекция палеооценовой флоры Камышина на кафедре ботаники КГУ.....	18
Викулин С.В. Полвека палеопалинологических исследований бурых углей села Пасекова (Воронежская обл., Михайловский р-н).	22
Линкина Л.И. Палинокомплексы неогеновых отложений Восточного Закамья (междуречье рек Мензеля и Ик).	27
Здобнова Е.Н. Одколеточные зеленые водоросли <i>Tasmanites Newton</i> , 1875 г. в отложениях Нижней Перми западной части Прикаспийской впадины...	30
ФЛОРИСТИКА 35	
Березуцкий М.А., Скворцова И.В. О современных миграционных путях флоры Саратовской области.....	35
Скворцова И.В., Березуцкий М.А. Флора железнодорожных насыпей: краткая история изучения и характерные особенности.....	40
Васюков В.М., Канеев Р.Р. Лишайники Пензенской области.....	46
Панин А.В., Березуцкий М.А. Флористические комплексы урбанизированной территории г. Саратова и их анализ	55
Архипова Е.А., Березуцкий М.А., Болдырев В.А. Дополнение к «Флоре окрестностей Саратова». Семейство <i>Cyperaceae</i>	60
Серова Л.А. К изучению эфемеров и эфемероидов Национального парка «Хвалынский».....	63
ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА 66	
Гребенюк С.И. Растительность солончаков Саратовской области	66
Пятницына Т.В. История формирования пойменной растительности Волги в Нижнем Поволжье	84
Седова О.В., Гребенюк С.И. Гидрофиты Волгоградского водохранилища в районе Саратова и Энгельса	89
Кабанов С.В., Заигралова Г.Н. Состояние старовозрастных сосновых насаждений заповедной зоны НП «Хвалынский».....	95
Шилова И.В. Дубравные ассоциации Саратовской лесостепи.....	100
Овчаренко А.А., Золотухин А.И. Демографическая структура древостоя пойменных лесов Прихоперья	106

<i>Невский С.А., Плотникова Е.В.</i> Ценопопуляционная структура и динамика древостоев луба обыкновенного в южной части Саратовского Правобережья.....	111
<i>Турцева Е.А., Ляпкина Е.С., Заикина М.В., Дзичковский Ю.И., Горин В.И.</i> Размещение лесных сообществ и их компонентов на склонах мезорельефа различной экспозиции.....	116
<i>Машурчак М.В., Свирикова М.В., Машурчак Н.В., Кашин А.С.</i> Влияние условий произрастания на рост и развитие <i>Chelidonium majus L.</i>	120
<i>Вдовина М.Б., Кашин А.С., Решетникова Т.Б.</i> Характеристика растительных сообществ с <i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench. в Саратовской области	129
<i>Машурчак Н.В., Кашин А.С., Анфалов В.Э.</i> Влияние условий произрастания на качественный и количественный состав алкалоидов <i>Chelidonium majus L.</i>	138
<i>Давиденко О.Н., Пискунов В.В.</i> Фитоценотическая классификация индивидуальных территорий жаворонков в подзоне опустыненных степей	150
<i>Межсунц Б.Х.</i> Содержание и распределение тяжелых металлов в растениях горных лугов <i>Панюко Т.Н., Пискунов В.В.</i> Сравнительная характеристика местообитаний наземногнездящихся видов птиц в лесных растительных сообществах.....	155
<i>Попов Н.В., Удовиков А.И., Болдырев В.А.</i> Влияние роющей деятельности малого суслика <i>Spermophilus pygmaeus</i> (Rodentia, Sciuridae) на ландшафт Северного и Северо-западного Прикаспия	160
<i>Попов Н.В., Удовиков А.И., Болдырев В.А.</i> Особенности питания малого суслика <i>Spermophilus pygmaeus</i> (Rodentia, Sciuridae) в зональных условиях степей и полупустынь Северного и Северо-западного Прикаспия	165
<i>Грищенко К.Г.</i> Влияние рельефа на возрастную структуру популяций клена остролистного в лесах Саратовского Правобережья	170
ОХРАНА РАСТЕНИЙ.....	175
<i>Панин А.В.</i> Охраняемые виды сосудистых растений на территории города Саратова и его окрестностей	182
<i>Анискин В.В.</i> О новом местонахождении живокости пунцововой (<i>Delphinium nigriceum</i> Pall.) в Калмыкии	182
ГЕНЕТИКА, ЦИТОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.....	186
<i>Тырнов В.С., Смолькина Ю.В., Геворгян Н.Г.</i> Значение величины выборки семян при отборе на полиэмбрионию у кукурузы и пшеницы	187
<i>Юдакова О.И., Шакина Т.Н.</i> Метаморфозы антипод при псевдогамном апомиксисе у <i>Poa pratensis L.</i>	187
<i>Колесова А.Ю., Николаева Н.Ю., Еналеева Н.Х.</i> Характеристика мужского гаметофита мутанта <i>Nicotiana tabacum</i> L. с увеличенным числом	192

элементов в зародышевых мешках	198
<i>Тимофеева С.Н.</i> Морфогенез в культуре соматических тканей скумпии	201
<i>Госенова О.Л., Евсеева Ю.В.</i> Особенности семенной продуктивности у экспериментально полученных геномных и хромосомных мутантов <i>Nicotiana tabacum</i> L.	207
<i>Добрыничева Н.В., Кочанова И.С., Каин А.С.</i> Цитоэмбриологическое изучение частоты апомиксиса в популяциях <i>Chondrilla juncea</i> L. и <i>Ch. graminea</i> Bieb.	213
<i>Крайнов К.Е., Миндубаева А.Х., Еналеева Н.Х.</i> Исследование качества пыльцы у некоторых сортов овсяницы красной в условиях г. Саратова	221
<i>Костина Г.И., Ишин А.Г.</i> Вопросы происхождения и систематики <i>Sorghum Moench</i>	228
АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.....	
<i>Степанов С.А.</i> Анатомия стебля и главной листовой подушки <i>Mimosa pudica</i> L.	233
<i>Степанов С.А., Коробко В.В., Касаткин М.Ю.</i> Рост и развитие эпикотиля яровой пшеницы	238
<i>Спивак Н.А., Спивак В.А.</i> Особенности ризогенеза зеленых черенков клоновых подвоев яблони, различающихся типом роста	244
<i>Спивак В.А., Гулина Е.В.</i> Изменение архитектоники клеток мезофилла в процессе формирования листовой пластинки пшеницы	250
<i>Егорова Н.Н., Кулагин А.А.</i> Анатомо-морфологические особенности строения листьев бересклета повислой (<i>Betula pendula</i> Roth.), произрастающей в экстремальных лесорастительных условиях	257
ЭВОЛЮЦИЯ РАСТЕНИЙ.....	
<i>Каин А.С.</i> Эволюция агамных комплексов у цветковых	261
СОДЕРЖАНИЕ.....	
	273

Научное издание

Бюллетень Ботанического сада Саратовского
государственного университета

Выпуск 4

Оригинал-макет изготовлен А.В. Паниным

Н/К

ЛР № 0110110 от 6.03.97

Подписано в печать 17.11.2005 г. Формат 60x84¹/16.
Бумага офсетная. Ризопечать. Усл.-печ. л. 18,5.
Тираж 500 экз. Гарнитура Таймс. Заказ № 145.

Издательство "Научная книга".
410054, г. Саратов, ул. Б. Садовая, 127.
Отпечатано в типографии ООО "Мелон"
410005, г. Саратов, ул. Пугачевская, 161