

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

Полуконова Н. В., Байтман Т. Н., Полуконова А. В., Наволокин Н. А., Аврамец О. А., Прилепский А. Ю., Гелевера Н. И., Бучарская А. Б. Исследование активности флавоноидсодержащего экстракта кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium*) в экспериментах *in vitro* и *in vivo* 3

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

Касаткин М. Ю., Загнухина Н. А., Степанов С. А. Изменение спектральных характеристик тканей coleoptily и epikotily при прорастании пшеницы 16

Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Самсонова Е. А., Баталин С. Д., Лунова М. А. Влияние N, O, S-содержащих гетероциклических соединений на морфогенез и пигментный состав первого листа проростков пшеницы 24

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Степанов С. А. Нервная система растений: гипотезы и факты 31

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Аникин В. В., Никельшпарг М. И. Первая находка в России галлицы-галлообразователя *Asphondylia serpylli* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) с тимьяна *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae) 57

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Шилова И. В. Валерий Иванович Талиев (1872 – 1932): к 145-летию со дня рождения 60

CONTENS

BOTANICAL RESOURCES

<i>Polukonova N. V., Baitman T. N., Polukonova A. V., Navolokin N. A., Avramets O. A., Prilepsky A. Yu., Gelevera N. I., Bucharskaya A. B.</i> Investigation of the activity of the flavonoid-containing <i>Chamerion angustifolium</i> extract in the experiments <i>in vitro</i> and <i>in vivo</i>	3
---	---

AGRICULTURAL BIOLOGY

<i>Kasatkin M. Y., Zagnumina N. A., Stepanov S. A.</i> Changes in the spectral characteristics of wheat coleoptile and epicotyl tissues during germination	16
<i>Korobko V. V., Pchelintseva N. V., Samsonova E. A., Batalin S. D., Lunejva M. A.</i> Effect of N, O, S-containing heterocyclic compounds on morphogenesis and pigment composition of the first leaves of wheat seedlings ...	24

ANATOMY AND PHYSIOLOGY OF PLANTS

<i>Stepanov S. A.</i> Nervous system of plants: the hypotheses and facts	31
--	----

SHORT COMMUNICATIONS

<i>Anikin V. V., Nikelshparg M. I.</i> The first record in Russia the Gallformed Midge – <i>Asphondylia serpylli</i> Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) on Thyme – <i>Thymus serpyllum</i> L. (Lamiaceae)	57
---	----

ANNIVERSARIES AND DATES

<i>Shilova I. V.</i> Valery Ivanovich Taliev (1872 – 1932): to the 145 th anniversary of the birthday	60
--	----

БОТАНИЧЕСКОЕ РЕСУРСОВЕДЕНИЕ

УДК 615.28

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ФЛАВОНОИДСОДЕРЖАЩЕГО ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ УЗКОЛИСТНОГО (*CHAMERION ANGUSTIFOLIUM*) В ЭКСПЕРИМЕНТАХ *IN VITRO* И *IN VIVO*

Н. В. Полуконова¹, Т. Н. Байтман¹, А. В. Полуконова¹,
Н. А. Наволокин¹, О. А. Аврамец¹, А. Ю. Прилепский²,
Н. И. Гелевера¹, А. Б. Бучарская¹

¹ Саратовский государственный медицинский университет
имени В. И. Разумовского

Россия, 410012, Саратов, Б. Казачья, 112

E-mail: polukonovanv@yandex.ru

² Институт биохимии и физиологии растений и микроорганизмов РАН
Россия, 410049, Саратов, пр. Энтузиастов, 13

Поступила в редакцию 14.09.2017 г.

Исследование активности флавоноидсодержащего экстракта кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium*) в экспериментах *in vitro* и *in vivo*. – Полуконова Н. В., Байтман Т. Н., Полуконова А. В., Наволокин Н. А., Аврамец О. А., Прилепский А. Ю., Гелевера Н. И., Бучарская А. Б. – Флавоноидсодержащий экстракт травы Кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium*) не обладает противоопухолевой активностью в отношении перевиваемого рака печени крыс РС-1. Полученные нами данные свидетельствуют об усилении роста данного типа опухоли под действием флавоноидсодержащего экстракта Кипрея. Установлена цитотоксическая активность экстракта Кипрея в отношении нормальных клеток животных. Для сравнения противоопухолевый препарат Ханерол, полученный из цветков Кипрея узколистного, содержит действующие олигомерные соединения класса гидролизуемых танинов, а не биофлавоноиды, как в настоящем исследовании. Следовательно, флавоноидсодержащие фракции травы Кипрея перспективны для дальнейшего исследования противоопухолевой активности.

Н. В. Полуконова, Т. Н. Байтман, А. В. Полуконова и др.

Ключевые слова: Кипрей узколистный, флавоноиды, культура клеток почки эмбриона свиньи (SPEV), перевиваемый рак печени крыс PA-1, противоопухолевая активность.

Investigation of the activity of the flavonoid-containing *Chamerion angustifolium* extract in the experiments *in vitro* and *in vivo*. – Polukonova N. V., Baitman T. N., Polukonova A. V., Navolokin N. A., Avramets O. A., Prilepsky A. Yu., Gelevera N. I., Bucharskaya A. B. – Flavonoid-containing extract of the *Chamerion angustifolium* herb does not exhibit antitumor activity against transplantable rat liver cancer PC-1. According to our data the enhancement of the growth in this tumor type occurs under the action of the flavonoid-containing extract of *Chamerion*. The cytotoxic activity of the *Chamerion* extract against normal animal cells was established. For comparison, the antitumor drug «Hanerol» that obtained from the *Chamerion* flowers contains active oligomeric compounds belonging to hydrolysable tannins group but not bioflavonoids group, as in the present study. Consequently, the flavonoid-containing fractions of the *Chamerion* herb are unpromising for further antitumor activity investigations.

Key words: *Chamerion angustifolium*, flavonoids, pig embryo kidney cell culture (SPEV), transplantable liver cancer of rats PA-1, antitumor activity.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-3-15

Кипрей узколистный (*Chamerion angustifolium*) не внесен в Государственную фармакопею РФ, вследствие чего – мало изучен. С каждым годом, открывая все новые полезные свойства Кипрея, доказывают перспективность его дальнейшего исследования. Травя Кипрея содержит фенольные соединения: простые фенолы (эллаговую и галловую кислоты), фенилпропаноиды, кумарины, флавоноиды (ауроной группы: миквелианин – производное кверцетина, афцелин и кемпферол-3-О-глюкуронид – производные кемпферола, мирицитрин и др.), танины, слизистые вещества (до 15%), сахара, витамин С, каротиноиды, хлорофиллы, ксантофиллы, стеролы, аминокислоты, органические кислоты (Валов, 2012). На фармацевтическом рынке России существуют такие формы БАД Кипрея, как: трава, таблетки («Иван-чай П таблетки»), мультиактивный экстракт «Нормализация веса» (скипидарные ванны). На базе онкологического Центра Российской Академии Наук им. Н.Н. Блохина разработан противоопухолевый препарат Ханерол, относящийся к олигомерным соединениям класса гидролизуемых танинов (Балицкий, Воронцова, 1982). На данный момент противоопухолевая активность Кипрея нашла применение в ветеринарии. Так, препарат «Мета-

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

стоп» – лекарственное средство в форме таблеток – содержит в своем составе биологически активные вещества из лекарственного растительного сырья, в том числе из травы Кипрея (http://www.omedvet.ru/veterinarnaja_apteka/antitumor-drugs/metastop-2.html).

Метод экстракции, направленный на снижение токсичности и большему выходу флавоноидов (RU 2482863; Navolokin et al., 2012; Наволокин и др., 2012, 2013; Полуконова и др., 2013; Polukonova et al., 2014), в отношении Кипрея узколистного ранее не применялся. Между тем, получены данные о том, что экстракты, полученные таким способом, обладают противовоспалительным, жаропонижающим, антимикробным, противотуберкулезным, противоопухолевым и антикахектическим свойствами (Наволокин и др., 2013, 2015, 2016 а, б, в; Курчатова и др., 2014; Полуконова и др., 2015).

Исследование активности растительных экстрактов, в т.ч. и противоопухолевой, в экспериментах *in vitro* проводится нами на клеточных культурах рака шейки матки человека (*Hela*) (Полуконова и др., 2016), клеток почки эмбриона свиньи (*SPEV*) и клеток почки эмбриона свиньи, инфицированных онковирусом (*SPEV-2*) (Наволокин и др., 2014; Полуконова и др., 2015; Байтман и др., 2016; Андреева и др., 2016). Клеточные культуры (живые клетки *in vitro*) являются одним из наиболее распространенных тест-объектов для оценки цитотоксичности и цитостатичности различных веществ. Работа с ними менее сложна и затратна, чем с лабораторными животными и позволяет не только оценить воздействие различных субстанций на клеточном уровне, но и спрогнозировать возможные токсические последствия для всего организма. Адгезионные клеточные культуры в нормальном состоянии имеют веретенообразную форму и образуют монослой на ростовой поверхности флакона. Поэтому первым признаком гибели клеток является утончение веретенообразных клеток, когда на их концах появляются длинные узкие выпячивания мембраны. Затем мертвые клетки принимают шарообразную форму и открепляются от монослоя.

Цель работы – исследование активности флавоноидсодержащего экстракта Кипрея узколистного в экспериментах *in vitro* и *in vivo*.

Материал и методы

В работе использована трава Кипрея узколистного, собранная в пойме реки Медведицы Саратовской обл. в июне 2016 г. Экстракт травы Кипрея готовили способом, заявленным в патенте (RU 2482863).

Объектом в эксперименте *in vitro* послужила культура клеток почек эмбрионов свиньи (SPEV) из криобанка коллекции клеточных культур лаборатории вирусологии научно-исследовательской ветеринарной станции РАСХН (г. Саратов). Культура представлена эпителиоподобными клетками.

Культуру клеток выращивали в среде RPMI 4 (10% эмбриональной сыворотки, гентамицин, ампициллин, амфотерицин) в 96-луночных планшетах. В экспериментальные лунки вносили раствор экстракта, разведенный в питательной среде с двухкратным понижением концентрации в каждой последующей лунке от 30 мг/мл до 0.9375 мг/мл. Контролем служили клетки в среде без экстракта, выросшие в течение суток. Клетки культивировали в CO₂-инкубаторе при 37 °C в течение 24 ч. В качестве красителя был использован йодистый пропидий, как интеркалирующий в нуклеиновые кислоты и не проникающий через неповрежденные клеточные мембраны, поэтому окрашивающий только мертвые клетки, и акридиновый оранжевый, окрашивающий только живые клетки. Через 24 ч. и 48 ч. фотографировали клетки в режимах фазового контраста, флуоресцентного свечения и обычного светового режима. Режим фазового контраста позволяет анализировать поверхность клеток, флуоресцентного свечения – подсчитывать число мертвых клеток по светящимся красным ядрам, окрашенных акридиновым оранжевым. Обычный световой режим позволяет дифференцировать мертвые и живые клетки. Для визуализации клеток использовали комбинирование нескольких микроскопических режимов регистрации светорассеяния и флуоресценции на микроскопе Leica DM 2500, цифровую видеокамеру Leica DFC 420C с программным обеспечением Leica Application Suite V 3.1.

Для оценки результатов использованы следующие усредненные показатели: общее количество клеток (живых и мертвых) в поле зрения, свидетельствующее о пролиферативной активности; количество мертвых клеток и отношение числа мертвых клеток к общему количеству клеток в поле зрения, умноженное на 100%, отражающее цитотоксическое действие; количество клеток с ядерным материалом в виде «серпов»; количество клеток с апоптотическими тельцами и их отношение к общему количеству клеток. Появление клеток с ядерным материалом в виде серпов расценивали как предшествующее апоптотической гибели. Распад ядерной ДНК на многочисленные мелкие

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

фрагменты неодинаковой величины (выявляемый при флуоресцентном режиме) расценивали, как признаки апоптоза.

В эксперименте *in vivo*, проводимом в соответствии с руководством по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ (Хабриев, 2005), использовано 12 самцов белых лабораторных крыс массой 150 ± 50 г, которым имплантировали подкожно в области лопатки по 0.5 мл 25% опухолевой взвеси в растворе Хэнкса штамма альвеолярного рака печени – РС-1, полученного из банка опухолевых штаммов РОНЦ имени Н. Н. Блохина РАМН. Животные с переносимым раком методом случайной выборки были разделены на четыре группы по 6 крыс – первую опытную, получавшую экстракт Кипрея, вторую – контрольную, не получавшую экстракт. В опытных группах крысам раствор вводили внутримышечно в дозировке 100 мг/кг, один раз в сутки в течение 16 дней с момента трансплантации опухоли. После отмены введения экстракта наблюдения за животными продолжались еще неделю. Работу с лабораторными животными осуществляли согласно протоколу исследований, не противоречащих Женевской Конвенции 1985 г. о «Международных принципах биомедицинских исследований с использованием животных».

Динамику роста опухоли оценивали по изменению ее объема по формуле: $V = A \times B \times C$, где A – ширина, B – толщина, C – высота опухоли. Измерения проводили электронным штангенциркулем каждые два дня от начала эксперимента. На 23-е сутки крыс выводили из эксперимента и производили забор образцов ткани органов, опухоли, крови для дополнительных исследований. Статистическую обработку результатов проводили в программе «SPSS 13.0» методами медико-биологической статистики с вычислением средней и стандартной ошибки средней, значимость различий при параметрическом распределении определяли при помощи t -критерия Стьюдента для независимых выборок при $P < 0.05$.

Результаты и их обсуждение

В результате эксперимента *in vitro* были зафиксированы следующие варианты клеток: живые клетки, мертвые клетки, клетки, погибшие в результате некроза, клетки с апоптотическими тельцами, клетки с ядерным материалом в виде серпов. В контроле находились живые клетки полигональной формы. Формирование полного моно-

слоя происходило в течении 24 ч. При воздействии раствора экстракта во всех концентрациях по сравнению с контролем, отмечали значительное увеличение числа клеток, не прикрепленных к подложке, форма которых менялась до округлой. Под действием экстракта Кипрея при всех концентрациях происходило уменьшение общего количества клеток, что свидетельствовало о подавлении пролиферативной активности клеток или о цитостатическом действии. Анализ зависимости количества погибших клеток от концентрации экстракта показал, что практически 100% клеток погибало при действии экстракта в концентрации от 7.5 мг/мл (таблица, рис. 1), что свидетельствовало о цитотоксическом действии экстракта.



Рис. 1. Зависимость процента количества мертвых от концентрации, нормированная на контроль

Увеличение времени воздействия на клетки с 24 до 48 ч. с экстрактом Кипрея в концентрации 1.875 мг/мл привело к уменьшению общего числа клеток в 1.6 раз, но процент мертвых клеток практически не изменился (уменьшился в 1.07 раз).

Высокие концентрации экстракта (7.5 мг/мл и выше) приводили к быстрой массовой гибели клеток (см. таблицу и рис. 1). При этом механизмы гибели этих клеток остались неизвестными, т.к. они сработали довольно быстро и не могли быть зафиксированы в эксперименте. В

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

связи с чем, при работе с экстрактом в концентрациях от 7.5 мг/мл необходимо уменьшение временного интервала эксперимента: 1 ч, 6 ч, 12 ч.

Сравнения числа клеток в эксперименте при разных концентрациях
экстракта Кипрея и контроле

Кон- центра- ции, мг/мл	Общее число клеток	Погибшие клетки			Живые клетки	
		Общее число	Клетки с апоптози- ческими тельцами	Некроз	Общее число	Клетки с ядерным материалом в виде серпов
Кон- троль 24 ч	482	3 ± 0.87 (0.6 ± 0.18) %	0	0	479 ± 75.1 (99.4 ± 15.6) %	0
30	346.3	346.3 ± 94.3 (100 ± 27.2) % $P = 0.002$	0.33 ± 0.33 (0.09 ± 0.09) % $P = 0.12$	0	0	0
15	381.3	381.3 ± 35.3 (100 ± 9.3) % $P = 0.03$	0.33 (0.09) % $P = 0.004$	1 ± 0.4 (0.26 ± 0.1) % $P = 0.02$	0	0
7.5	292.3	292.0 ± 11.7 (99.9 ± 4) % $P = 0.003$	0.33 ± 0.35 (0.1 ± 0.1) % $P = 0.02$	15 ± 2.0 (5.1 ± 0.7) % $P = 0.002$	0.33 (0.1) %	0
3.75	351.7	188.7 ± 27 (53.6 ± 7.7) % $P = 0.008$	3.7 ± 0.9 (1.0 ± 0.26) % $P = 0.02$	19 ± 6.6 (5.4 ± 1.88) % $P = 0.03$	163 ± 23.5 (46.4 ± 6.7) % $P = 0.04$	0
1.875	408.7	45 ± 3.2 (11 ± 0.78) % $P = 0.02$	1.3 ± 1.3 (0.3 ± 0.3) % $P = 0.002$	1.7 ± 0.87 (0.42 ± 0.21) % $P = 0.01$	363.7 ± 15.1 (89 ± 3.7) % $P = 0.04$	6.0 ± 2.4 (1.5 ± 0.59) % $P = 0.008$
0.9375	379.7	7.7 ± 0.4 (2.0 ± 0.11) % $P = 0.02$	2.7 ± 0.33 (0.7 ± 0.09) % $P = 0.003$	1 ± 0.58 $P = 0.02$	372 ± 64.7 (98 ± 17) % $P = 0.002$	0
1.875	248.7	25.7 ± 6.35 (10.3 ± 2.55) % $P = 0.01$	6.0 ± 1.5 (2.4 ± 0.60) % $P = 0.01$	11.3 ± 4.6 (4.6 ± 1.85) % $P = 0.03$	223 ± 22.05 (89.7 ± 8.87) % $P = 0.04$	8.4 (3.4) % $P = 0.2$

Полулетальная концентрация экстракта Кипрея составила 2.96 мг/мл (Ig 0.47) (рис. 2).

С уменьшением концентрации экстракта (до 7.5 мг/мл) уменьшалось и количество погибших клеток. Также снизилась скорость их возникновения. Поэтому механизм гибели клеток было возможно распознать.

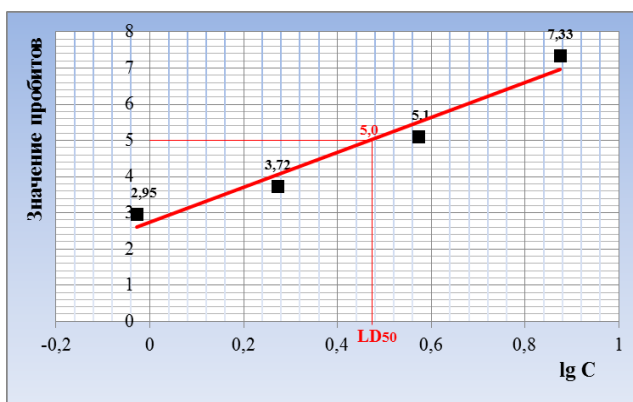


Рис. 2. Зависимость процента погибших клеток (в пробитах) от концентрации (определение LC_{50})



Рис. 3. Зависимость процента клеток с апоптотическими тельцами от концентрации, нормированная на контроль

При концентрациях экстракта 3,75 мг/мл и 0,9375 мг/мл через 24 ч. клеток с ядерным материалом в виде серпов не обнаруживалось, в то время как количество клеток с апоптотическими тельцами варьи-

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

ровало от 2.7 до 3.7 (рис. 3). Такие данные свидетельствуют о достаточно быстрой апоптотической реакции экстракта в данных концентрациях в течение 24 ч.

Экстракт в концентрации 1.875 мг/мл через 24 ч., наоборот, приводит к большему количеству клеток «с серпами», чем клеток с апоптотическими тельцами (см. таблицу), что отражает более медленное воздействие на апоптотическую активность. Полученные результаты свидетельствуют также о нелинейной зависимости воздействия разных концентраций экстракта в отношении апоптозиндуцирующей активности. Наиболее активными в отношении апоптозиндуцирующей активности оказались концентрации экстракта 3.75 мг/мл и 0.9375 мг/мл, из которых концентрация 3.75 мг/мл уже через 24 ч. приводила к образованию 1.0% клеток, погибших апоптозом.

В эксперименте in vivo. В контроле заметный рост опухоли наблюдали на 11 сутки (см. рис. 1), который плавно повышался до конца эксперимента.

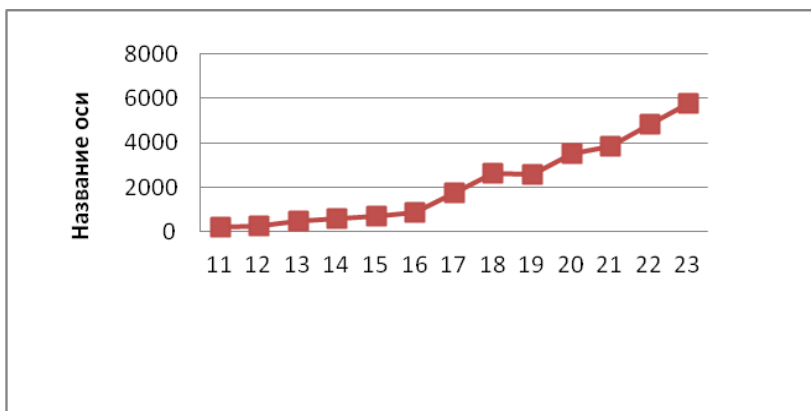


Рис. 4. Динамика роста перевиваемой опухоли крыс РС-1 под действием экстракта Кипрея узколистного, нормированная на данные в контроле. По вертикали – объем опухоли в мм³, по горизонтали – дни измерений

В опытной группе рост опухоли до 16 дня наблюдений не отличался от контроля, а, начиная с 17-го дня, стал выше, чем в контроле,

из чего следует, что исследованный нами экстракт в выбранной дозировке не обладал противоопухолевой активностью. Заметное увеличение размеров опухоли с 17-го дня по сравнению с контролем может быть обусловлено прекращением введения экстракта (рис. 4).

Результаты анализа массы опухоли на конец эксперимента полностью соответствуют динамике ее роста (рис. 5). Действие экстракта Кипрея привело к существенному повышению, как динамики роста опухоли, так и ее массы (см. рис. 5).

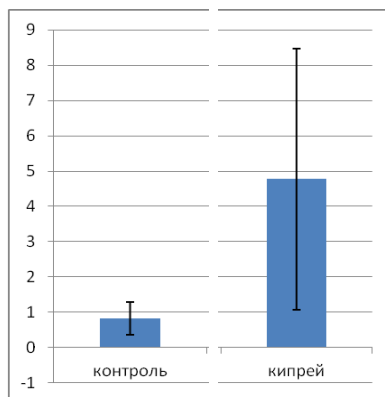


Рис. 5. Масса перевиваемой опухоли крыс РС-1 к окончанию эксперимента в контроле и под действием экстракта Кипрея узколистного. По вертикали – масса опухоли в граммах, по горизонтали – экстракты

Полученные нами данные свидетельствуют об усилении роста данного типа опухоли под действием флавоноидсодержащего экстракта Кипрея.

Таким образом, флавоноидсодержащий экстракт из травы Кипрея не обладает противоопухолевой активностью в отношении перевиваемого рака печени крыс РС-1. Кроме того, установлена цитотоксическая активность экстракта Кипрея в отношении нормальных клеток животных. В противоопухолевом препарате Ханерол, разработанным на базе онкологического Центра Российской Академии Наук (Балицкий, Воронцова, 1982), действующие вещества относились к олигомерным соединениям класса гидролизуемых танинов Кипрея, а

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

не биофлавоноидов, как в настоящем исследовании. Следовательно, флавоноидсодержащие фракции травы кипрея бесперспективны для дальнейшего исследования противоопухолевой активности.

Список литературы

Андреева А. А., Гелевера Н. И., Шаркова Е. А., Полуконова А. В., Прилепский А. Ю., Полуконова Н. В. Сравнение активности экстрактов кирказона ломоносовидного (*Aristolochia clematitis*) и кипрея узколистного (*Chamerion angustifolium*) на культуру клеток SPEV-2 // Саратов. науч.-мед. журн. 2016. Т. 12, № 2. С. 226.

Байтман Т. П., Полуконова А. В., Прилепский А. Ю., Полуконова Н. В. Сравнение биологической активности растительных экстрактов в экспериментах *in vitro* по показателю LC50 // Неделя науки – 2016: матер. Всерос. молодежн. форума с междунар. участием. 2016. С. 378 – 381.

Балицкий К. П., Воронцова А. Л. Лекарственные растения и рак. Киев: Наукова думка, 1982. 348 с.

Валов Р. И. Фармакогностическое исследование надземной части *Chamerion angustifolium* (L.) Scop. Автореферат дис. ... канд. биол. наук. Улан-Уде, 2012. 23 с.

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

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

Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова Н. В., Тычина С. А., Корчаков Н. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Оценка противоопухолевой и антикахексической активности экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) у крыс с перевитой саркомой // Сибирский онкологический журнал. 2016. Т. 15, № 1. С. 37 – 43.

Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова Н. В., Тычина С. А., Канаева Т. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Антикахексическая и противоопухолевая активность флавоноидсодержащего экстракта бессмертника песчаного (*Helichnysum arenarium*) при пероральном введении крысам с перевитой саркомой-45 // Злокачественные опухоли. 2016. № 4 (20). С. 329 – 330.

Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Морфофункциональные изменения у лабораторных крыс с перевитым раком печени РС-1 при длительном пероральном введении флавоноидсодержащих

экстрактов // Вестник Российского государственного медицинского университета. 2012. № S1. С. 277 – 278.

Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н., Бучарская А. Б., Дурнова Н. А. Морфология внутренних органов и опухоли лабораторных крыс с перевитым раком печени рс-1 при пероральном введении флавоноидсодержащих экстрактов аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) и кукурузы антоциановой (*Zea mays* L.) // Саратовский научно-медицинский журнал. 2013. Т. 9, № 2. С. 213 – 220.

Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н., Скворцова В. В., Байтман Т. П., Бучарская А. Б., Дурнова Н. А. Противоопухолевая активность растительных экстрактов, содержащих биофлавоноиды // Российский биотерапевтический журнал. 2013. Т. 12, № 2. С. 59 – 59а.

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

Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова Н. В., Тычина С. А., Байтман Т. П., Корчаков Н. В., Воронков М. О., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Сравнение противоопухолевой и антиапоптозной активности флавоноидсодержащих экстрактов в эксперименте на животных с перевитой саркомой 45 // Российский биотерапевтический журнал. 2016. Т. 15, № 1. С. 72 – 73.

Омедвет. Фитоэлита метастоп. // [http:// www.omedvet.ru/veterinarnaja_apteka/antitumor-drugs/metastop-2.html](http://www.omedvet.ru/veterinarnaja_apteka/antitumor-drugs/metastop-2.html)

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

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Дурнова Н. А., Маслякова Г. Н., Бучарская А. Б. Способ получения сухого экстракта из растительного сырья, обладающего биологической активностью // Патент на изобретение RU 2482863 15.02.2012

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Райкова С. В., Маслякова Г. Н., Бучарская А. Б., Дурнова Н. А., Шуб Г. М. Противовоспалительная, жаропонижающая и антимикробная активность флавоноидсодержащего экстракта аврана лекарственного (*Gratiola officinalis* L.) // Экспериментальная и клиническая фармакология. 2015. Т. 78, № 1. С. 34 – 38.

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Полуконова А. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Культура клеток почки эмбриона свиньи, инфицированных онковирусом (SPEV-2) как модельный объект для исследования цитотоксического действия противоопухолевых средств на примере экстракта аврана

ИССЛЕДОВАНИЕ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА КИПРЕЯ

(*Gratiola officinalis* L.) // Бюллетень медицинских интернет-конференций. 2015. Т. 5, № 6. С. 926 – 928.

Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Прилепский А. И., Широков А. А., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Исследование цитотоксической активности экстракта аврана лекарственного и кверцетина на клеточной культуре рака шейки матки // Российский биотерапевтический журнал. 2016. Т. 15, № 1. С. 88 – 89.

Navolokin N. A., Polukonova N. V., Maslyakova G. N., Bucharskaya A. B., Durnova N. A. Effect of extracts of *Gratiola officinalis* and *Zea mays* on the tumor and the morphology of the internal organs of rats with trasplanted liver cancer // Russian Open Medical Journal. 2012. Т. 1, № 2. С. 0203.

Polukonova N. V., Kurchatova M. N., Navolokin N. A., Bucharskaya A. B., Durnova N. A., Maslyakova G. N. A new extraction method of bioflavanoids from poisonous plant (*Gratiola officinalis* L.) // Russian Open Medical Journal. 2014. Т. 3, № 3. С. 304.

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 633.11:[581.823+581.824]+578.686

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ КОЛЕОПТИЛЯ И ЭПИКОТИЛЯ ПРИ ПРОРАСТАНИИ ПШЕНИЦЫ

М. Ю. Касаткин, Н. А. Загнухина, С. А. Степанов

*Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: kasatkinmy@info.sgu.ru*

Поступила в редакцию 16.09.2017 г.

Изменение спектральных характеристик тканей coleoptily и epikotily при прорастании пшеницы. – Касаткин М. Ю., Загнухина Н. А., Степанов С. А. – Цитофотометрическим методом исследовались спектральные характеристики coleoptily и epikotily пшеницы. В coleoptile оценивалась оптическая плотность участка в 300 мкм его верхушки, паренхимы и проводящего пучка в средней и нижней частях. В epikotile исследовалась оптическая плотность паренхимы коры и центрального цилиндра в верхней части органа. В coleoptile и epikotile обнаружено присутствие нескольких различных пигментных систем, поглощающих в синей и красной частях видимого спектра и не перекрывающихся по своим спектральным характеристикам. Установлена тканеспецифичность в распределении пигментных систем в исследованных структурах. Методом определения оптических свойств тканей *in vivo* в верхушке coleoptily подтверждено наличие фитохромной системы регуляции. Делается предположение, что различия в оптической плотности более чем на 30 – 50% в разных частях видимого спектра указывает на наличие активных пигментных систем в тканях. Изменение среднего показателя поглощения на фоне нивелирования различий по участкам спектральной кривой говорит о преобладании вклада структурных перестроек в оптические свойства тканей.

Ключевые слова: coleoptily, epikotily, спектральные характеристики, рост, пшеница.

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ

Changes in the spectral characteristics of wheat coleoptile and epicotyl tissues during germination. – Kasatkin M. Y., Zagnuhina N. A., Stepanov S. A.

– The spectral characteristics of wheat coleoptile and epicotyl were studied by the cytophotometric method. In the coleoptile, the optical density of the 300- μ m section of its apex, parenchyma and conductive bundle in the middle and lower parts was estimated. In the epicotyl, the optical density of the parenchyma of the cortex and the central cylinder in the upper part of the organ was examined. In coleoptile and epicotyl, the presence of several different pigment systems absorbing in the blue and red parts of the visible spectrum and not overlapping in their spectral characteristics was detected. The tissue-specificity in the distribution of pigment systems in the structures studied is established. The method of determining the optical properties of tissues *in vivo* at the top of the coleoptile confirmed the presence of phytochrome regulation system. It is suggested that differences in optical density of more than 30 – 50% in different parts of the visible spectrum indicate the presence of active pigment systems in tissues. The change in the average absorption index against the background of leveling the differences along the sections of the spectral curve indicates the predominance of the contribution of structural rearrangements to the optical properties of tissues.

Key words: coleoptile, epicotile, spectral properties, growth, wheat.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-16-23

Функциональная значимость видимой части электромагнитного спектра для растения в современном понимании определяется тем, что свет является как источником энергии, так и самым быстроменяющимся информативным фактором внешней среды (Dietz, 2015; Vignolini, 2016). Ответная реакция на световое воздействие в большой степени обуславливается оптическими свойствами растительных тканей, зависящими от содержания пигментов и структурных особенностей клеток (Vogelmann, 1993).

Благодаря изменениям ультраструктуры тканей в процессе онтогенеза и развёртыванию пигментных систем оптические параметры растительного организма получают возможность адаптивно подстраиваться с малым временем отклика к меняющимся условиям. Определение спектра поглощения видимой части света тканями, т.е. их спектральной характеристики *in vivo*, представляет интерес с целью идентификации механизмов, регулирующих гомеостаз клеток, тканей и органов растения.

Целью настоящего исследования являлось определение спектральных характеристик тканей колеоптиля и эпикотиля путём решения следующих задач: 1) выявить динамику изменения оптических

свойств тканей колеоптиля и эпикотилия; 2) оценить распределение пигментных систем по тканям указанных органов; 3) установить изменение спектральных характеристик тканей по продольной оси колеоптиля.

Материал и методы

Исследования проводились на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского. Объектом изучения являлись мягкая пшеница *Triticum aestivum*, жизненная форма яровая, сорт Саратовская 29. Семена проращивались в термостатируемых условиях в вермикулите с глубиной заделки 6 см при 18 °С. Источником освещения являлись люминесцентные лампы белого света с максимальной освещённостью 6000 лк.

Изучение спектральных характеристик в области от 380 до 750 нм проводили согласно методики для цитофотометрических исследований (Агроскин, 1977; Merzlyak, 2005). Источником света служила галогеновая лампа накаливания мощностью 75 Вт. Пучок света большой степени монохроматичности (± 2 нм) подавался на микроскоп МББ-1А. Для получения света с узкой длиной волны использовался монохроматор спектрофотометра SPEKOL 11. Интенсивность прошедшего через ткани света определяли с помощью фотоэлектронного умножителя ФЭУ-68 со спектральной чувствительностью, лежащей в области 300 – 820 нм.

Временные препараты растительного материала готовили на ручном микротоме. Толщина среза подбиралась таким образом, чтобы оптическая плотность тканей укладывалась в пределы от 0.2 до 0.8, тем самым уменьшая погрешность измерения (Агроскин, 1977). Для сравнения неодинаковых по толщине срезов все значения оптической плотности пересчитывались на 1000 мкм.

Оптические свойства тканей изучались у колеоптиля и эпикотилия. Рост колеоптиля прекращался с прорывом его первым листом на 9-е сутки с момента замачивания семян. Рост эпикотилия начинался на 6-е сутки с момента начала опыта. В колеоптиле оценивалась оптическая плотность участка в 300 мкм его верхушки, паренхимы и проводящего пучка в средней и нижней частях. В эпикотиле исследовалась оптиче-

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ

ская плотность паренхимы коры и центрального цилиндра в верхней части органа.

Результаты и их обсуждение

В верхушке колеоптиля (размер участка ткани примерно 300 мкм) обнаруживается сразу несколько пиков поглощения в синей части спектра (390, 430, 450 480 нм). В жёлто-зелёной области присутствуют максимумы поглощения, соответствующие 490 – 510 и 580 нм; в красной – наблюдалось наличие слабо выраженной области поглощения в районе 730 нм (рис.1).

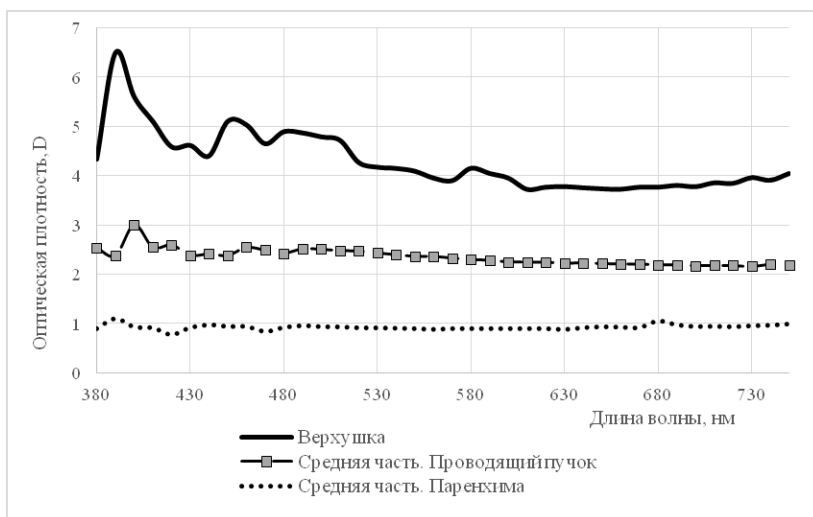


Рис. 1. Оптическая плотность тканей колеоптиля через 2-е суток с момента начала опыта

Сравнение со спектральными характеристиками верхушки этиолированного колеоптиля, описанных ранее (Касаткин и др., 2017), показало сохранение чётко выраженной области поглощения при 450 нм. Вместе с тем, остальные пики поглощения в синей и жёлто-зеленой областях спектра были несколько сдвинуты или не столь ярко выражены. Что касается красной части спектра, нами было обнаружено, став-

шее уже классическим (Физиология растений, 2005), характерное проявление функционирования фитохромной системы: в условиях этиоляции хорошо заметная область поглощения при 660 нм, в условиях освещения – поглощение в области 730 нм. При этом следует отметить и сохранение правила уменьшения концентрации фитохрома на свету – поглощение тканей при 730 нм в условиях освещения было слабо выражено по сравнению с областью 660 нм этиолированных колеоптилей, где наблюдалось заметное увеличение оптической плотности клеток исследованного образца в этом участке спектра.

В средней части колеоптиля, где хорошо выражена паренхима, установлено различие между ней и проводящими пучками по поглощению в видимой части спектра. В частности, паренхимные клетки средней части колеоптиля имеют незначительные максимумы поглощения при 390, 440 и 680 нм, тогда как проводящие пучки обладают единственным чётко выраженным максимумом поглощения при 400 нм и слабо заметным при 470 нм.

В наших исследованиях развитие эпикотилия наблюдалось на 6-е сутки с момента замачивания семян. В это время колеоптиль продолжал рост и прорывался первым зародышевым листом на 9-е сутки. Оптические свойства тканей эпикотилия в начале развития данной структуры (на 9-е сутки с момента начала опыта) изображены на рис. 2.

По результатам исследований выявлено, что паренхимные клетки коры эпикотилия имеют слабо выраженные участки поглощения при 390, 420, 460, 490 нм. В красной области спектра обнаружена слабая область поглощения в районе 680 нм. Паренхимные клетки сердцевинны эпикотилия также имеют нечеткие области поглощения при 420 и более выраженную при 450 нм. Проводящий пучок заметно поглощает при 460 и 500 нм, менее характерны области поглощения при 580 и 700 нм.

Определение в ходе исследований средней оптической плотности тканей колеоптиля и эпикотилия в синей (400 – 490 нм), желто-зелёной (500 – 590 нм) и красной (600 – 700 нм) областях видимой частях спектра позволила изучить дальнейшее развитие пигментных систем тканей указанных органов в ходе онтогенеза проростка.

Увеличение оптической плотности во всех участках спектра верхушки колеоптиля наблюдается до момента прорыва его первым листом на 9-е сутки после прорастания.

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ

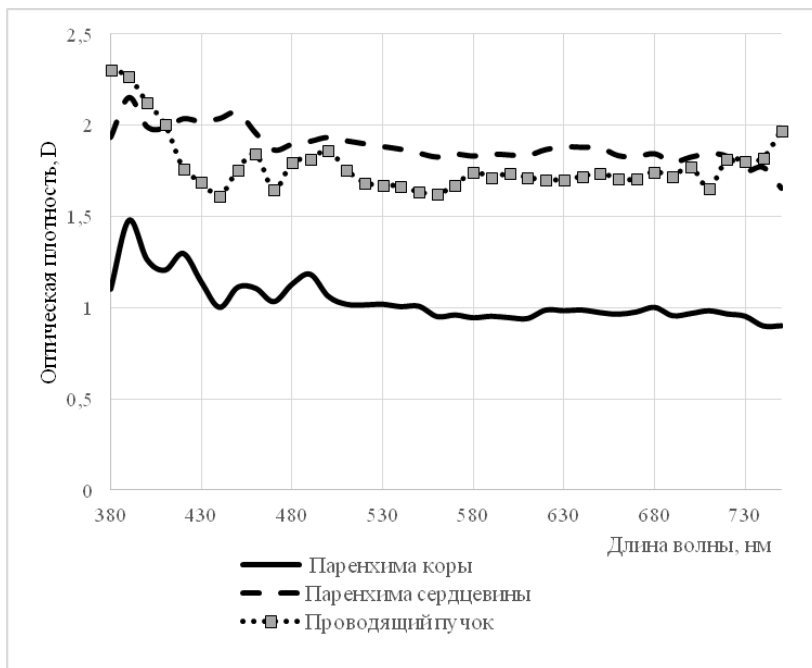


Рис. 2. Оптическая плотность тканей верхней части эпикотила в начале развития (через 9 суток с момента начала опыта)

Максимальные средние значения указанной величины составляют 4.885 для синей, 4.221 для желто-зелёной и 3.775 для красной областей спектра, увеличиваясь с начала опыта от значений 1.740, 0.886 и 0.759 соответственно. После прорыва coleoptila отмечено снижение оптической плотности до 1.311, 1.168 и 0.991. Вместе с этим наблюдается уменьшение различий в оптической плотности по участкам спектра – в начале опыта поглощение в синей области более чем на 50% превышало таковую в красном участке спектра, тогда как в момент прорыва coleoptila первым листом эти различия не превышали 25%. По нашему мнению, это может указывать на активное функционирование пигментных систем верхушки coleoptila в начале прорастания с последующим постепенным снижением их содержания. Косвенным до-

казательством данному тезису может служить показатели оптической плотности нижележащих тканей в базальной части колеоптиля – клеток паренхимы и проводящего пучка, где не отмечено заметного содержания пигментов. Здесь различия по участкам спектра не превышали 10% и колебались вокруг средних значений 0.916 для паренхимы и 2.980 для клеток проводящего пучка.

Средняя оптическая плотность тканей эпикотили также была также тканеспецифичной и изменялась в онтогенезе. Паренхима коры эпикотили в начале активации ростовой активности на 9-е сутки с момента прорастания имеет максимальные значения оптической плотности по всем участкам спектра (1.918 для синей, 1.712 для желто-зелёной и 1.359 для красной). В этот же период отмечены максимальные различия поглощения в разных участках спектра (30%). Дальнейший рост эпикотили приводил к уменьшению оптической плотности до средних значений 0.814 на 14-е сутки с момента начала опыта с повышением поглощения до 1.037 на 17-е сутки. Вместе с этим, отмечается выравнивание оптической плотности по разным областям спектра с разбросом в пределах 10% от средних значений.

Клетки паренхимы сердцевины в исследованный период роста эпикотили повышали средние значения оптической плотности от значения 1.048 в начале до 1.899 в конце опыта. Различия в поглощении света по участкам спектра не превышало 5 – 10% в зависимости от возраста данного органа.

Колебания средних значений оптической плотности проводящих пучков эпикотили наблюдалось от 2.066 в начале до 3.591 в конце опыта. В середине опыта на 14-е сутки отмечено снижение показателя поглощения до 1.230 единиц.

В продольной оси эпикотили (от верхней к нижней его частям) отмечено снижение оптической плотности в указанных участках спектра по всем исследованным тканям. Эта тенденция сохранялась в течении всего опыта.

Таким образом, на основании проведенных исследований выявлено, что эпикотиль и колеоптиль различаются по спектральным характеристикам. По мере роста органов наблюдается изменение как характера спектра поглощения, так и оптической плотности в целом по исследуемым тканям. Различие в поглощении по частям видимого спектра указывает на наличие активных пигментных систем в тканях. Из-

ИЗМЕНЕНИЕ СПЕКТРАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ТКАНЕЙ

менение среднего показателя поглощения на фоне нивелирования различий по участкам спектральной кривой говорит о преобладании вклада структурных перестроек в оптические свойства тканей. По оптическим свойствам своих тканей колеоптиль и эпикотиль, несомненно, являются динамической саморазвивающейся системой, как во временной, так и в пространственной системе координат проростка.

Выводы

1. В колеоптиле и эпикотиле отмечено присутствие пигментов, поглощающих в синей и красной областях спектра.
2. Наибольшая дифференциация сенсорных пигментных систем, изученных по методу определения оптических свойств тканей колеоптиля и эпикотиля *in vivo*, наблюдается в начале онтогенеза каждого органа.
3. В колеоптиле и эпикотиле изменение оптической плотности и спектральных характеристик происходит вдоль продольной оси органа.

Список литературы

- Агроскин Л. С., Папаян Г. В.* Цитофотометрия. Аппаратура и методы анализа клеток по светопоглощению. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1977. 295 с.
- Касаткин М. Ю., Степанов С. А., Страпко А. М.* Влияние этиоляции на спектральные характеристики тканей колеоптиля и эпикотиля пшеницы // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2017. Т. 15. Вып. 1. С. 50 – 59.
- Физиология растений. М: ИЦ «Академия», 2005. 640 с.
- Dietz K.-J.* Efficient high light acclimation involves rapid processes at multiple mechanistic levels // J. Exp. Bot. 2015. Vol. 66, № 9. P. 2401 – 2414.
- Merzlyak M. N., Solovchenko A. E., Smagin A. I., Gitelson A. A.* Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and technique for non-destructive assessment // J. Plant Physiol. 2005. Vol. 162 (2). P. 151 – 160.
- Vignolini S., Moyroud E., Glover B.J., Steiner U.* Analysing photonic structures in plants // J. R. Soc. Interface. 2013. Vol. 10. P. 1 – 9.
- Vogelmann T. C.* Plant tissue optics // Annu. Rev. Plant. Physiol. Plant Mol. Biol. 1993. Vol. 44. P. 231 – 251.

УДК 581.144

ВЛИЯНИЕ N, O, S-СОДЕРЖАЩИХ ГЕТЕРОЦИКЛИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ НА МОРФОГЕНЕЗ И ПИГМЕНТНЫЙ СОСТАВ ПЕРВОГО ЛИСТА ПРОРОСТКОВ ПШЕНИЦЫ

**В. В. Коробко, Н. В. Пчелинцева, Е. А. Самсонова, С. Д. Баталин,
М. А. Лунева**

*Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: v.v.korobko@mail.ru, pchelinzevanv555@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.09.2017 г.

Влияние N, O, S-содержащих гетероциклических соединений на морфогенез и пигментный состав первого листа проростков пшеницы. – Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Самсонова Е. А., Баталин С. Д., Лунева М. А. – Проведено биологическое тестирование синтетических гетероциклических соединений: 2-бензил-3-бензоил-2-фенилазиридина, 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфурана и 2-амино-4(1,3-дифенил-2-хлорпропен-1-он-3-ил)-5-фенил-1,3-тиазола. Тест-объектом служили проростки яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 36. Для оценки физиологической активности испытуемых соединений использовали сравнительный анализ морфометрических показателей проростка (длины листовой пластинки и влагилица) и количественное содержание фотосинтетических пигментов в пластинке первого листа опытных и контрольных растений. На основании проведенного исследования установлено, что испытуемые гетероциклические соединения оказывают положительное действие на рост первого листа. Исключение составили проростки пшеницы, культивированные на растворе 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфурана в концентрации 10^{-6} М. При этом отмечен различный характер влияния испытуемых соединений на рост влагилица и листовой пластинки опытных растений. Обнаружен положительный эффект испытуемых гетероциклических соединений на количественное содержание пигментов в пластинке первого листа растений пшеницы. При этом установлена зависимость между концентрацией растворов и содержанием хлорофилла *a* и хлорофилла *b* в листовой пластинке растений пшеницы. Отмечено, что во всех вариантах опыта наблюдается снижение соотношения количества хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* относительно контрольных

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОЦИКЛИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

значений. Таким образом, испытуемые синтетические гетероциклические соединения обладают росторегулирующей активностью.

Ключевые слова: гетероциклические соединения, регуляторы роста, биотестирование, рост и развитие растений.

Effect of N, O, S-containing heterocyclic compounds on morphogenesis and pigment composition of the first leaves of wheat seedlings. – Korobko V. V., Pchelintseva N. V., Samsonova E. A., Batalin S. D., Lunejva M. A. – Conducted biological testing of synthetic heterocyclic compounds: 2-benzyl-3-benzoyl-2-phenylaziridine, 2-benzoyl-3,5-diphenyl-4-chlorofuran and 2-amino-4(1,3-diphenyl-2-chloropropene-1-one-3-yl)-5-phenyl-1,3-thiazole. The objects of the study were the seedlings of spring wheat *Triticum aestivum* L. To assess the physiological activity of test compounds used for comparative analysis of characteristics of seedlings – the length of the lamina and the sheath of the first leaf and the quantitative content of photosynthetic pigments in the plate of the first leaf of experimental and control plants. Based on the study, it was established that the test heterocyclic compounds exert a positive effect on the growth of the first leaf. The exception was plants grown on a solution of 2-benzoyl-3,5-diphenyl-4-chlorofuran (10^{-6} M). At the same time, the effect of the test compounds on the growth of morphological parts of the leaf of the experimental plants was different. The positive effect of the test heterocyclic compounds on the quantitative content of pigments in the plate of the first leaf of test objects was established. A direct relationship between the concentration of solutions and the content of chlorophyll *a* and chlorophyll *b* in a leaf of wheat plants was established. It was noted that in all variants of the experiment a decrease in the ratio of the amount of chlorophyll *a* to chlorophyll *b* relative to the control values was observed. Analysis of the results leads to the conclusion that the tested synthetic heterocyclic compounds have regulatory activity.

Key words: heterocyclic compounds, growth regulators, biological testing, plant growth and development.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-24-30

По разнообразию гетероциклические соединения занимают одно из первых мест среди органических соединений и благодаря широкому спектру биологических свойств интерес к изучению их активности очень высок (Мельников, 1995). Для изучения биологической активности веществ широко используется метод биотестирования, позволяющий в относительно короткий срок объективно оценить испытуемые соединения (Жигачева, Спивак, 2010; Коробко и др., 2017а).

Материал и методы

Исследования проводились в 2017 году на кафедре микробиоло-

гии и физиологии растений Саратовского национального исследовательского государственного университета. Исследуемые вещества – представители трех рядов гетероциклических соединений. Трех- и пятичленные гетероциклические системы с одним или двумя гетероатомами: ранее неизвестный 2-бензил-3-бензоил-2-фенилазиридин (ББФА), 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфуран (БХФ) (Пчелинцева, 1998), 2-амино-4(1,3-дифенил-2-хлорпропен-1-он-3-ил)-5-фенил-1,3-тиазол (АПФТ) (Пчелинцева, 2008), полученные в результате гетероциклизации 1,3,5-трифенил-2-пентен-1,5-диона (рис.1 а) с гидроксиламином солянокислым в присутствии гидроксида калия (ББФА) либо его 2,4-дихлорзамещенного аналога (рис.1 б) при кипячении в уксусной кислоте (БХФ) или в присутствии тиомочевины (АПФТ). Концентрацию веществ устанавливали по молекулярному весу, в трех характерных для физиологически активных веществ действующих концентрациях: 10^{-6} М, 10^{-9} М, 10^{-12} М.

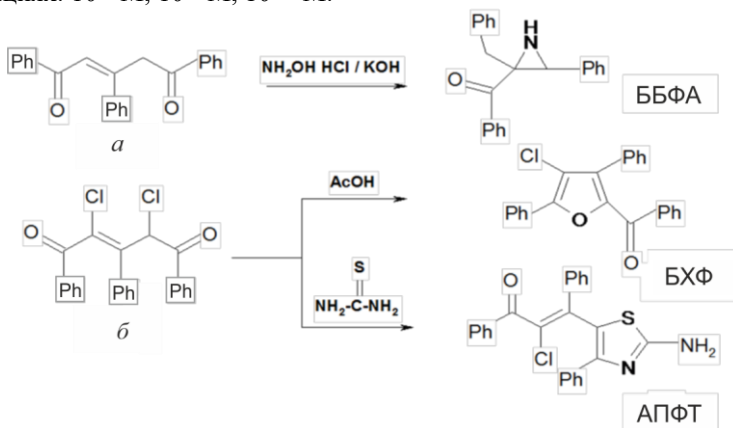


Рис. 1. Получение испытуемых соединений:

а – 2-бензил-3-бензоил-2-фенилазиридин (ББФА), *б* – 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфуран (БХФ) и 2-амино-4(1,3-дифенил-2-хлорпропен-1-он-3-ил)-5-фенил-1,3-тиазол (АПФТ)

Тест-объектом служили проростки *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 36. В качестве контроля использовали растения, выращенные на дистиллированной воде. Культивирование осуществлялось в

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОЦИКЛИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

климатостате при температуре +18 °С. Через 14 дней от начала эксперимента измеряли длину пластинки и влагища первого листа ($n = 20$), определяли содержание пигментов спектрофотометрическим методом (Гавриленко, Жигалова, 2003).

Результаты и их обсуждение

На основании проведенного морфометрического исследования установлено, что испытуемые гетероциклические соединения (за исключением БХФ в концентрации 10^{-6} М) оказали в той или иной степени положительное действие на рост первого листа в длину. При этом отмечен различный характер влияния веществ на рост морфологических частей листа (рис. 2).

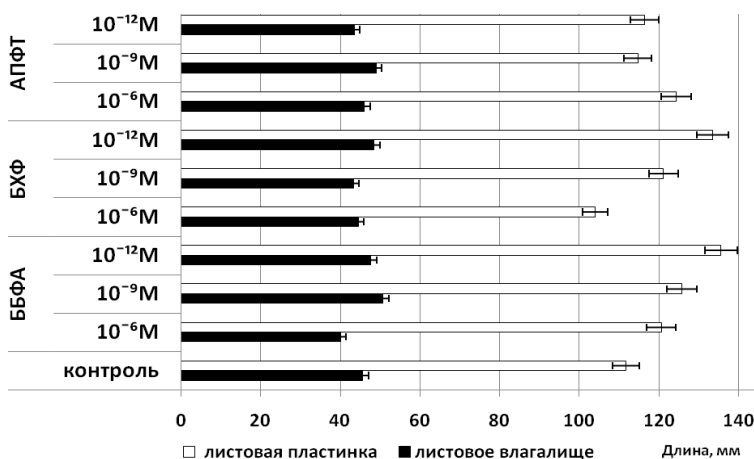


Рис. 2. Влияние гетероциклических соединений на рост первого листа проростков *Triticum aestivum* L.

Анализ полученных данных показал, что наблюдается обратная зависимость между концентрацией растворов ББФА и БХФ и длиной листовой пластинки тест-объектов: длина данного морфометрического показателя возрастает в ряду уменьшения концентрации растворов этих соединений. При этом БХФ в концентрации 10^{-6} М оказывает слабое ингибирующее действие на длину листовой пластинки по срав-

нению с контрольными значениями: длина листовой пластинки составила 104 мм, что на 7% ниже контроля. При культивировании растений на АПФТ в концентрациях 10^{-9} М и 10^{-12} М длина листовой пластинки отличалась от контрольных значений не существенно, а при концентрации 10^{-6} М превысила контрольные значения на 9%.

Испытуемые соединения по-разному влияют на рост влагалища первого листа. ББФА в концентрации 10^{-6} М оказывает подавляющий эффект на рост влагалища: его длина составила 40 мм, что на 12% ниже контрольных значений, тогда как при других концентрациях проявляется положительное действие соединения на данный показатель. Слабым подавляющим действием характеризуются БХФ в концентрациях 10^{-6} , 10^{-9} М и АПФТ в концентрации 10^{-12} М, тогда как растворы этих соединений в других концентрациях оказали слабое стимулирующее воздействие (АПФТ в концентрации 10^{-9} М, БХФ в концентрации 10^{-12} М) или не влияли на рост влагалища в длину (АПФТ в концентрации 10^{-6} М).

Содержание пигментов в пластинке первого листа проростка,
(в % от контрольных значений)

Испытуемое соединение, М		Хлорофилл <i>a</i>	Хлорофилл <i>b</i>	Каротиноиды	Суммарное содержание хлорофиллов	<i>a/b</i>
ББФА	10^{-6}	168.9	373.0	123.7	211.9	45.3
	10^{-9}	158.6	296.2	131.4	187.6	53.6
	10^{-12}	137.1	228.8	117.1	156.4	59.9
БХФ	10^{-6}	134.7	237.6	112.9	156.4	56.7
	10^{-9}	145.1	193.3	125.8	155.2	75.1
	10^{-12}	141.3	183.5	126.1	150.2	77.0
АПФТ	10^{-6}	123.7	157.0	115.1	130.7	78.7
	10^{-9}	138.0	178.8	132.2	146.6	77.2
	10^{-12}	118.8	171.8	115.4	129.9	69.1

Одним из важных показателей продуктивности растения, характеризующим развитие фотосинтетического аппарата растений, является пигментный состав (Тарчевский, Андрианова, 1980; Коробко и др., 2017 б). Сравнительный анализ количественного содержания пигментов показал, что все испытуемые вещества оказывают положительный эффект на содержание пигментов в пластинке первого листа тест-

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОЦИКЛИЧЕСКИХ СОЕДИНЕНИЙ

объектов. При этом установлена прямая зависимость между концентрацией испытуемого раствора и содержанием зеленых пигментов в листовой пластинке (таблица). Отмечено, что во всех вариантах опыта наблюдается снижение соотношения количества хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* относительно контрольных значений.

Стимулирующее действие испытуемых гетероциклических соединений на количественное содержание пигментов группы каротиноидов является менее выраженным (на 15 – 32% выше контроля), чем на содержание хлорофиллов. Максимальное количество каротиноидов отмечено в пластинке первого листа растений при воздействии ББФА и АПФТ в концентрации 10^{-9} М и БХФ в концентрациях 10^{-9} и 10^{-12} М. Следует отметить, что АПФТ во всех опытных концентрациях оказал менее значительный стимулирующий эффект на содержание пигментов, по сравнению с аналогичными концентрациями ББФА и БХФ.

Заключение

Исследование физиологической активности 2-бензил-3-бензоил-2-фенилазиридина, 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфурана и 2-амино-4(1,3-дифенил-2-хлорпропен-1-он-3-ил)-5-фенил-1,3-тиазола показало, что испытуемые соединения оказывают положительное действие на рост первого листа в длину (исключение составили растения, культивированные на растворе 10^{-6} М 2-бензоил-3,5-дифенил-4-хлорфурана). Отмечен различный характер влияния гетероциклических соединений на рост пластинки и влагалища первого листа растений пшеницы. Установлено, что растворы испытуемых веществ в концентрациях 10^{-6} М, 10^{-9} М, 10^{-12} М способствуют повышению количества пигментов в пластинке первого листа, что в большей степени проявляется на содержании хлорофилла *b*. Отмечено, что при культивировании объектов на растворах 2-амино-4(1,3-дифенил-2-хлорпропен-1-он-3-ил)-5-фенил-1,3-тиазола стимулирующий эффект на содержание пигментов фотосинтеза был менее выражен.

Список литературы

Гавриленко В. Ф., Жигалова Т. В. Большой практикум по фотосинтезу. М.: Академия, 2003. 256 с.

Жигачева В. И., Стивак В. А. Биотестирование гетероциклических синтетических соединений некоторыми растительными объектами // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та 2010. № 9. С. 179 – 185.

В. В. Коробко, Н. В. Пчелинцева, Е. А. Самсонова и др.

Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Лунёва М. А., Самсонова Е. А. Особенности роста и развития проростков пшеницы (*Triticum aestivum* L.) При действии 2,4,6-трифенил-3,5-дихлорпиридина и 2,6-дифенил-3-хлорпиридина // Изв. Саратов. ун-та. Нов. Сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017 а. Т. 17, № 1. С. 83 – 90.

Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Самсонова Е. А., Аль Саммарраи Анес Исмаил Салех. Влияние перхлоратов халькоген(тио)пирилия на морфогенез и пигментный состав первого листа проростков пшеницы // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2017 б. Т. 15, вып. 1. С. 60 – 68.

Мельников Н. Н., Новожилов К. В., Белан С. Р. Пестициды и регуляторы роста растений. Справочник. М.: Химия. 1995. 576 с.

Пчелинцева Н.В. Синтез биологически активных 3-хлорзамещенных гетероциклов на основе дихлорпентендионов // Химия для медицины и ветеринарии: сб. ст. Саратов: Изд-во Саратов. гос. ун-та, 1998. С. 161 – 163.

Пчелинцева Н. В. Галогензамещенные пентен-, пентандионы, их конденсированные аналоги в синтезе N, O, S-содержащих гетероциклических соединений. Дисс. ... д-ра хим. наук. Саратов, 2008. 260с.

Тарчевский И. А., Андрианова Ю. Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиология растений. 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341 – 348.

АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 581.1

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

С. А. Степанов

*Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Поступила в редакцию 20.09.2017 г.

Нервная система растений: гипотезы и факты. – Степанов С. А. – В работе анализируются представления исследователей о природе интеграции клеток и органов растения в период формирования нейронной доктрины организации нервной системы животных. Отмечен вклад Ч. Дарвина в развитии учения о фитогормонах и электрофизиологии растений. Рассматриваются существующие в настоящее время гипотезы интеграции, базирующиеся на различных экспериментальных фактах. Отмечено, что дополнительным импульсом к решению проблемы интеграции явилось создание в 2005 г. нового направления физиологии растений – нейробиологии растений. Существенным недостатком всех гипотез является исключение фитомерного принципа организации структуры побега растения. На основании исследования последовательности заложения конусом нарастания и развития отдельных элементов фитомеров побега пшеницы предлагается рассматривать каждый из фитомеров как относительно автономную систему. Степень автономности фитомеров определяется наличием и степенью зрелости компонентов системы управления – рецепторов, путей проведения возбуждения, центральных регулирующих элементов, эффекторов и элементов обратной связи между рецепторами и эффекторами. В онтогенезе растения степень их относительной автономности постоянно трансформируется. Все образовательные ткани предлагается рассматривать как исключительно исполнительные элементы, а склеренхиму в качестве центральных регулирующих элементов системы интеграции клеток и органов растения. В работе обращено внимание на критические замечания по поводу признания за склеренхимой только механической, опорной функции. Отмечено множество нерешенных вопросов относительно происхождения, роста и развития, организации клеточной стенки и

структуры цитоплазмы клеток склеренхимы – волокон и склереид. При изучении анатомии стебля *Populus nervirubens* L. среди различных типов клеток склеренхимы обнаружены клетки, аналогичные по форме нейронам животных, имеющие расширенные участки цитоплазмы (тело), длинные и короткие отростки.

Ключевые слова: фитомер, онтогенез, склеренхима, флоэмные волокна, склереиды, нейробиология растений.

Nervous system of plants: the hypotheses and facts. – Stepanov S. A. – In work representations of researchers about the nature of integration of cages and bodies of a plant in formation of the neural doctrine of the organisation of nervous system of animals are analyzed. Darwin's contribution to doctrine development about phytohormones and electrophysiology of plants is noted. There are considered existing in the present time of a hypothesis of the integration, based on the various experimental facts. It is noticed, that an additional impulse to the decision of a problem of integration was creation in 2005 of a new direction of physiology of plants – neurobiology plants. An essential lack of all hypotheses is the exception of a phytomeasured principle of the organisation of structure of runaway of the plant. On the basis of sequence research formation the cone of increase and development of separate elements phytomers wheat runaway offers to consider each of phytomers as rather independent system. Autonomy degree phytomers is defined by presence and degree of a maturity of components of the control system – receptors, ways of carrying out of excitation, the central regulating elements, executive elements and feedback elements between receptors and executive elements. In ontogeny plants degree of their relative autonomy is constantly transformed. All educational fabrics are offered to be considered as executive elements and sclerenchyma as the central regulating elements of system of integration of cages and plant bodies. In work the attention to critical remarks concerning the recognition for sclerenchyma only mechanical, basic function is paid. The set of unresolved questions concerning an origin, growth and development, the organisation of the cellular wall and structure of cytoplasm of cages sclerenchyma – fibres and sclereids is noted. At studying of anatomy of stalk *Populus nervirubens* L. among various types of cages sclerenchyma the cages similar under the form neurons of animals, the having expanded sites cytoplasms (body), long and short shoots are found out.

Key words: phytomer, ontogeny, sclerenchyma, phloem fibres, sclereids, neurobiology plants.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-31-56

Первое десятилетие XX столетия завершилось окончательным триумфом клеточной теории Шлейдена и Шванна. В научных дискуссиях по поводу анатомической организации нервной системы животных, в виде сросшихся отростков нервных клеток, образующих единый синцитий (ретикулярная теория), или же в виде отдельных нерв-

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

ных клеток, нейронов, победила нейронная доктрина (Кацнельсон, 1963; Bullock et al., 2005; De Felipe, 2010). В знак признания трудов о строении нервной системы двум крупнейшим нейроанатомам, итальянцу Камилло Гольджи (1843 – 1926) и испанцу Сантьяго Рамон-и-Кахаль (1852 – 1934) в 1906 г. была вручена Нобелевская премия по физиологии и медицине (Golgi, 1906; Ramón-y-Cajal, 1906).

В растениях, также как и в животных организмах, мы можем наблюдать различное число (до 80) разнообразных клеток (Полевой, 2001), объединяемых в ткани – устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками (морфологическими, топографическими, физиологическими) и общностью происхождения (Haberlandt, 1914). Следуя принципу функционального назначения тканей, предложенному Г. Габерландтом (1854 – 1945), в растениях выделяют различные ткани: 1) образовательные; 2) покровные; 3) проводящие; 4) механические; 5) ассимилирующие; 6) абсорбционные; 7) секреторные и выделительные; 8) проветривающие или вентиляционные; 9) запасающие (Лотова, 2007).

Обязательным условием жизни растений является постоянный рост, обеспечиваемый за счёт деятельности различных образовательных тканей – меристем, отличающихся способностью к делению клеток. Они составляют лишь небольшую часть всего растения, но обеспечивают образование его новых органов в течение всей жизни (Иванов, 2011; Эверт, 2015), продолжительность которой у некоторых видов составляет несколько сотен и тысяч лет, ограничиваясь преимущественно за счёт экологических факторов (Гэлстон и др., 1983; Полевой, 1989).

Многообразие типов клеток и тканей, представленных в разных органах растения – стебле, листьях, почках, корне, цветках, плодах с семенами – предполагает координацию их деятельности. Однако до настоящего времени не существует объективного понимания механизмов координации, позволяя говорить (Гамалей, 1997), что «... феномен растений как формы жизни остается, как и прежде, загадочным». На этапе развития клеточной теории строения животных и растений М. Ферворн (1863 – 1921) постулировал, что животный организм можно представить как монархическое государство клеток, тогда как растение – республиканское государство клеток (Кацнельсон, 1963). Одной из основ данного утверждения явилось открытие у животных

нервной системы и отрицание подобной системы у растений (Дарвин, 1941; Пятюгин, 2008; De Felipe, 2010).

На современном этапе развития биологии принято рассматривать, что интеграция клеток и органов растения обеспечивается: 1) посредством гормонов – ауксинов, гиббереллинов, цитокининов, этилена, абсцизовой, жасминовой, салициловой кислот, брассиностероидов, пептидов (Медведев, 2012; Kende, Zeevaart, 1997; Creelman, Mullett, 1997; Czyzewicz et al., 2013); 2) за счёт различных видов биоэлектрической активности – потенциала покоя (ПП), потенциала действия (ПД), переменного потенциала (ВП), микроритмов (Опритов и др., 1991; Пятюгин, 2008). Впервые идея о гормональной (химической) регуляции в растениях была высказана Ч. Дарвином в 1880 г. на основе анализа ростовых движений (тропизмов) в его книге «Способность к движению у растений» («The Power of Movements in Plants»). Анализируя реакцию проростков канареечника канарского (*Phalaris canariensis* L.) на свет, Ч. Дарвин и его сын Фрэнсис установили, что изгиб проростка происходит в случае поглощения света верхушкой coleoptilya. По их мнению, причиной ростового изгиба (при одностороннем освещении) является «некоторый стимул, который перемещается из верхней части coleoptilya в нижнюю» (Дарвин, 1941).

Во второй половине XIX века под влиянием бурно развивающейся электрофизиологии животных (Гальвани, Вольта, 1937) были проведены первые исследования электрических явлений, сопровождающих возникновение и распространение возбуждения у высших растений. Стимулом к проведению подобных исследований послужило изучение Ч. Дарвином насекомоядных растений – росянки и венериной мухоловки. Ему всегда доставляло большое удовлетворение, отмечает Н. Г. Холодный (1882 – 1953), возможность «поднять растение на высшую ступень в системе живых существ». В одном из своих писем к известному американскому ботанику Аза Грею (1810 – 1888), Ч. Дарвин, упоминая о росянке (*Drosera*), говорит, что это «удивительное растение или, скорее даже, очень умное животное» (Дарвин, 1948). Он начал свои исследования над насекомоядными растениями с наблюдений в природе над росянкой летом 1860 г. Только спустя 15 лет, когда накопленные им данные частично уже были подтверждены другими исследователями, Ч. Дарвин подвел итоги всей своей многолетней работе в книге «Insectivorous Plants» (1875). «Промедление в

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

этом случае, как и при работе над всеми другими моими книгами» – пишет он в своей «Автобиографии» (Дарвин, 1959) – «было для меня большим преимуществом, так как по истечении, столь большого промежутка времени человек может почти так же хорошо критиковать свою собственную работу, как и чью-нибудь чужую».

Основателями электрофизиологии растений являются Д. С. Бэрдон-Сандерсон (1828 – 1905), Г. Мунк (1839 – 1912), Н. Ф. Леваковский (1833 – 1896). Ч. Дарвин отмечал: «Д-р Бэрдон Сандерсон прочел в Королевском институте лекцию (напечатанную в «Nature» 14 июня 1874 года), где в первый раз было вкратце упомянуто о моих наблюдениях над способностью *Drosera* и *Dionaea* к настоящему пищеварению» (Дарвин, 1948). Поэтому неудиви-

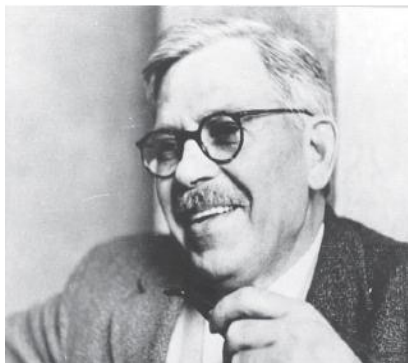


Рис. 1. Гунар Иван Исидорович
(30.07.1906 – 2.03.1984)

тельно, что первые электрофизиологические исследования проводились преимущественно на насекомоядных или локомоторных растениях: венериной мухоловке и мимозе (Леваковский, 1867; Опритов и др., 1991).

В 1960 – 1970-е годы было выявлено существование ПД у обычных растений, не обладающим локомоторной активностью. Существенный вклад в это открытие внесли исследования И. И. Гунара (рис. 1) и его учеников (Гунар, 1953; Гунар, Синюхин, 1962). В 1964 г. под его руководством в СССР был осуществлен перевод и издание избранных произведений по раздражимости растений Д. Ч. Боса (1858 1937). В серии электрофизиологических исследований, осуществленных им (Бос, 1964), впервые было установлено, что существует специальный канал проведения возбуждения, локализованный в проводящих пучках – клетках наружной и внутренней флоэмы.

Гипотезы интеграции органов растений

Существующие в настоящее время гипотезы интеграции можно разделить на две основные парадигмы:

1. Растения не являются организмами, и могут быть определены «как многоклеточные эукариотные системы». Согласно Ю. В. Гамалею (1997), «тело растений слабо дифференцировано, возможность его вегетативного размножения любой частью и практически в любом возрасте подтверждает отсутствие дифференциации и специализации органов и тканей в сравнимой мере с животными». В этом случае отсутствует необходимость в наличии у растений особой, специализированной нервной системы. Рассматриваемая парадигма основывается преимущественно на данных электронной, конфокальной микроскопии.



Рис. 2. Схема системы интеграции у вегетирующего высшего растения: Цк – цитокинины (Полевой, 2001)

Одной из первых организменных концепций интеграции органов растения явилась гипотеза В. В. Полевого (1975, 1981) о доминирующих центрах (центрах управления), в качестве которых выступают апексы побега и корня, контролирующие все процессы на уровне клетки, тканей и органов (рис. 2). Предполагается (Полевой, 2001), что «интегрирующая функция доминирующих центров осуществляется путем формирования полярности, канализированных связей, регуляторных контуров и осцилляции».

Важнейшую роль в обеспечении интеграции органов растения играют регуляторные контуры (Полевой, 2001), компонентами которых

2. Растение определяется как организм, в котором выделяют один или несколько командных центров интеграции. Эта парадигма представлена несколькими гипотезами, в которых такими центрами рассматриваются апикальные меристемы побега и корня (Полевой, 1975), зона перехода от побега к корню (Зубкус, 1979), зона перехода (transition-zone) корня (Baluška et al., 2004), узлы стебля (Степанов, Головинская, 2001).

Одной из первых организменных концепций интеграции органов растения явилась гипотеза В. В. Полевого (1975, 1981) о доминирующих центрах (центрах управления), в качестве которых выступают апексы побега и корня, контролирующие все процес-

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

являются: 1) сенсорные зоны; 2) ткани, осуществляющие дальний транспорт эндогенных сигналов (каналы связи), 3) эффекторные ткани и органы; 4) обратные связи. В определенной степени данная концепция явилась реанимацией взглядов Ч. Дарвина (1809 – 1882) на особую роль апикальной меристемы. В частности им отмечалось (Дарвин, 1941), что «... кончик корешка, наделенный способностью направлять движения соседних частей, действует подобно мозгу одного из низших животных, находящемуся в переднем конце тела, воспринимающему впечатления от органов чувств и дающему направление различным движениям».

Другая концепция интеграции органов растения предложена О. П. Зубкус (1979). Электрофизиологические исследования особенностей генерации и распространения электрических импульсов в разных частях побега и корневой системы различных обычных, не локомоторных видов растений показало, что возможным центром интеграции является зона перехода между побегом и корнем. Принимая во внимание работу Н. Винер (1968), ею было сформулировано предположение (Зубкус, 1979), что система интеграции органов растений имеет общие принципы с животным организмом. Обязательными компонентами подобной системы являются шесть элементов: рецепторы, эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, афферентные пути проведения возбуждения, исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами (рис. 3).

Дополнительным импульсом к определению возможной нервной системы растений явилось создание в 2005 г. научного общества нейробиологов растений, инициаторами которого выступили Stefano Mancuso (Флорентийский университет) и Frantisek Baluska (Институт клеточной и молекулярной ботаники Боннского университета) (рис. 4). Основными целями общества являются: выявление структуры действующих в высших растениях информационных сетей, изучение про-

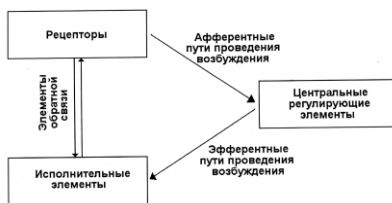


Рис. 3. Элементы системы регуляции гомеостаза растения (Зубкус, 1979)

цессов передачи импульсов и механизмов преобразования и обработки информации (Baluška et al., 2005; Baluška, Mancuso, 2009).



Рис. 4. Стефано Манкузо, профессор Флорентийского университета, Италия

Несмотря на существующие критические замечания относительно методики отдельных исследований и их интерпретации со стороны инициаторов общества нейробиологов, следует, на наш взгляд, признать плодотворность привлечения внимания физиологов растений к проблемам поведения и сигналинга растения. Этим целям соответствовало проведение в июне 2016 г. в г. Санкт-Петербурге 4-го международного симпозиума (Proceedings of Fourth International Symposium on Plant Signaling and Behavior, 2016).

При всей убедительности и насыщенности фактами существующих гипотез об основах интеграции органов растения вне поля зрения исследователей остался значительный массив данных, позволяющих представить другую концепцию интеграции на различных этапах онтогенеза растения.

Гипотеза множественности автономных блоков побега растения

Прежде всего, следует обратить внимание на фитомерный принцип организации структуры побега растения, где каждый из фитомеров состоит из нескольких элементов – узла, междоузлия, листа и боковой почки; к элементам фитомера можно отнести и придаточные корни, хорошо выраженные у некоторых растений (Шафранова, 1980). Представление об организмах, составленных из повторных стандартных блоков, содержащих области деления клетки, ранее было развито У. Бэтсоном (1861 – 1926). У высших растений повторный блок (модуль) определяется как фитомер, соответствуя модели «стебель-лист», предложенной R. Rutishauser, R. Sattler (1985). Фитомер имеет фундаментальное значение в развитии растения (Forster et al., 2007). Образование фитомеров осуществляется за счет деятельности конуса нарастания побега (Abbe, Pinney, 1951; Williams, 1975), в цитогистологиче-

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

ских зонах которого происходит деление клеток и вычленение в ходе соответствующих пластохронов фитомеров (Williams, 1975; Kwiatkowska, 2004).

Последующий рост и развитие каждого фитомера осуществляется относительно скоординировано с ростом и развитием конуса нарастания побега, морфогенезом других новообразованных фитомеров (Степанов и др., 2005; Nakajima, Benfey, 2002). Поэтому, второе, на что следует обратить внимание при разработке концепции интеграции органов растения, это возрастное различие фитомеров в процессе его роста и развития.

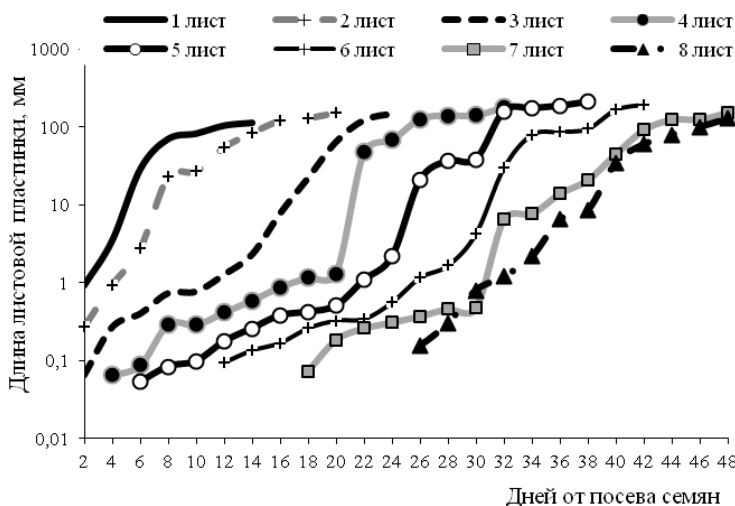


Рис. 5. Рост листовых пластинок яровой пшеницы Саратовская 36

При изучении морфогенеза одного из элементов фитомеров, в частности листьев яровой мягкой пшеницы (Степанов и др., 2001) были выявлены следующие особенности:

1. С момента прорастания зародыша зерновки некоторое время, специфичное для каждого из листьев, рост идет более медленными темпами. Эта тенденция прослеживается до тех пор, пока примордий листа не достигнет длины примерно 1 мм, что соответствует завершению лаг-фазы роста (рис. 5). Одной из возможных причин подобной

тенденции является дифференциация определенного числа проводящих пучков листа за этот период и завершение фазы апикального роста листа. Другой возможной причиной может быть доминирование процесса компартментализации некоторых структур клеток, определяющего динамику роста многоклеточной системы. В частности, показано (Асланиди и др., 1996), что размеры всех функциональных компартментов (как дифференцированных, так и пролиферирующих) у самых различных организмов практически одинаковы и определяются величиной порядка 1 мм. Эта величина отражает расстояние, на котором эффективны не только электрические взаимодействия, но также и энергетическая кооперация между клетками посредством ионных потоков через проницаемые контакты.

2. Завершение роста первого листа совпадает по времени с ускорением роста третьего листа, второго листа – ускорением роста четвертого листа и т.д., что можно определить как эстафетный принцип роста листьев. В его основе, вероятно, лежит специфика развития проводящих тканей (флоэмы и ксилемы). В частности, анатомические исследования показали (Patrick, 1972), что проводящая система одного из листьев, например, первого листа непосредственно «входит» в аналогичную систему второго и третьего листьев, тогда как объединение с другими листьями происходит при участии особого типа проводящих пучков узлов побега пшеницы, т.е. опосредованно.

3. В случае удаления пластинки 1-го листа происходит изменение скорости роста других листьев, роста и развития конуса нарастания побега (Щеглова, Степанов, 2003).

На основании исследования последовательности заложения конусом нарастания и развития отдельных элементов фитомеров побега пшеницы, можно предположить, что каждый из фитомеров является относительно автономной системой. В процессе инициации и развития элементов фитомеров (узла, междоузлия, листа, почки, корня), формируются элементы системы управления – рецепторы, пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы исполнительные элементы (эффекторы) и элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами. Степень автономности фитомеров, по нашему мнению, определяется наличием и степенью зрелости компонентов системы управления (рис. 6).

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

В онтогенезе растения степень их относительной автономности будет постепенно изменяться – от полной зависимости от ранее дифференцированных фитомеров, и в этом случае они выступают как акцепторные элементы донорно-акцепторной системы (Мокроносов, Холодова, 1990; Nam Byung-Kook, Lucas, 2014), до почти полной независимости от них, что объясняет отсутствие обмена ассимилятами между зрелыми фитомерами (Гамалей, 1997; Полевой, 2001). Вызывает сомнение признание за апикальными меристемами побега и корня роли доминирующих центров, контролирующих многие физиологические процессы в дифференцированных клетках, тканях и органах растения. Парадоксальная ситуация контроля физиологии зрелых клеток и органов растения клетками меристематическими, находящимися на разных стадиях дифференциации. Более вероятно взаимозависимость меристематических и дифференцированных клеток, где большая регулирующая функция принадлежит всё же зрелым клеткам. Все меристематические ткани, на наш взгляд, следует рассматривать как исключительно исполнительные, эффекторные элементы системы интеграции растения (Степанов, 2008).

Изучение последовательности развития элементов отдельных фитомеров (узел → лист → междоузлие → почка → корни) позволяет считать, что центральные регулирующие элементы, как наиболее важные элементы системы интеграции, расположены в узле стебля пшеницы, где объединяются проводящие пучки смежных фитомеров. Исходя из особенностей образования и развития фитомеров разных видов растений (Серебрякова, 1971; Хохряков, 1982; Мазуренко, Хохряков,



Рис. 6. Модель системы интеграции фитомеров растения. Каждый из фитомеров побега представляет модуль, регулируемый 6-ю элементами: рецепторы, афферентные и эфферентные пути проведения возбуждения, центральные регулирующие элементы, эффекторы, элементы обратной связи между рецепторами и эффекторами. В онтогенезе растения степень автономности фитомеров определяется зрелостью её 6-и элементов.

1991) следует предположить, что системы интеграции органов для однодольных, у которых, как правило, отсутствует камбий, и двудольных растений имеют свою специфику. Однодольным растениям свойственен блочный принцип интеграции вдоль продольной оси побега, для двудольных – блочной и сетевой (радиальной) интеграции. Наиболее выражен блочно-сетевой принцип интеграции, вероятно, у древесных форм двудольных растений, построенный на совокупности нескольких фитомеров и цилиндромеров (Мазуренко, Хохряков, 1991), образованных камбием.

В настоящее время в качестве тканей, по которым распространяются потенциалы действия в побеге растений, рассматриваются клетки флоэмы, в частности ситовидные трубки (Volkov, 2000). Однако следует учитывать, что их основная функция заключается в транспорте ассимилятов, а клеточные стенки незначительны по толщине. Наиболее предпочтительно, на наш взгляд, рассматривать в качестве центральных регулирующих элементов (см. рис. 6), обеспечивающих хранение, переработку и передачу информации, клетки склеренхимы (волоконка и склереиды), отличающихся от других клеток растения хорошо развитой клеточной стенкой (Эверт, 2015; Gorshkova et al., 2012). Укоренившееся представление об этой ткани, как только механической (Haberlandt, 1884), следует подвергнуть ревизии.

Тайны склеренхимы

Понятие склеренхима является одним из наименее определенных в анатомии растений (Яценко-Хмелевский, 1961). Оно введено в анатомию растений Меттениусом (Mettenius, цит. по Де Бари, 1877) и образовано от греческих слов «склеро» – жесткий и «енхима» – влитое, разлитое. Словообразованием подчеркивается прочность оболочек клеток склеренхимы. Представление о только механической, опорной роли склеренхимы, укоренившееся в анатомии растений, основывается на классических работах Г. Габерландта и С. Швенденера (Haberlandt, 1884), проведенных в конце XIX столетия.

Некоторые исследователи предполагали другую роль склеренхимы в теле растения и высказывали по поводу опорной функции склеренхимы ряд критических суждений. По мнению И. П. Бородина (1938), не все клетки склеренхимы, встречающиеся в стебле, служат непременно для придания ему крепости; некоторые из них имеют более специальное значение. Им же (Бородин, 1938) отмечалось: «... едва

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

ли, впрочем, главное назначение толстостенного луба – способствовать крепости всего стебля, эта задача возложена обыкновенно на древесину». Аналогично высказывался и В. Г. Александров (1966), подчеркивавший, что «... механический принцип объясняет лишь одну сторону функционирования системы механических тканей. Только с этих позиций трудно объяснить, например, значение незначительного по толщине кольца лубяных волокон в древесном стволе с его солидной древесиной». В. Ф. Раздорский (1949), наиболее развивший конструктивно-механические принципы в конструкции органов растения, также признавал, что значение склеренхимы для растения или его частей не во всех случаях ясно и что чисто механическую роль они играют редко.

По С. Швенденеру (цит. по Де Бари, 1877) склеренхима, кроме специфической механической функции, возможно, участвует отчасти в транспорте воды. Некоторые типы клеток склеренхимы у *Nymphaea* и *Nuphar* выполняют роль конденсаторов влаги (Schanderl, 1973). В ряде работ высказывается мнение, что склеренхима кроме обычных механических функций, возможно, выполняет запасующую роль (Эзау, 1980; Vietez, 1975). Отдельные клетки склеренхимы, вероятно, могут функционировать как оптические волокна, способствуя распространению света в мезофилле толстых и склерифицированных листьев (Karabourniotis et al., 1994).

Склеренхима имеется почти у всех высших растений: у мхов, плаунов, хвощей, голосеменных и покрытосеменных (Де Бари, 1877; Раздорский, 1949; Эзау, 1969). Хорошо выраженные прозенхимные клетки с толстыми оболочками, подобные склеренхимным клеткам высших растений, отмечены также в сердцевине слоевища у отдельных представителей бурых водорослей (Голлербах, 1977). Лучше изучены в этом плане голосеменные и покрытосеменные растения. Склеренхима наблюдается во всех органах растения: листьях, стебле, корне, цветках, плодах (Эзау, 1980).

Склеренхимные клетки отличаются большим разнообразием по форме. Наличие множества систем, предложенных для классификации клеток склеренхимы, позволяет утверждать, по мнению К. Эзау (1969), об отсутствии точного критерия для их разграничения. Для них характерно значительное разнообразие по происхождению – из меристематических или других тканей. Многие исследователи отмечают, что

размеры зрелых клеток склеренхимы больше размеров инициальных клеток или клеток, от которых они произошли. Очень большая длина первичных флоэмных волокон (до 0.5 м) отмечена у *Boehmeria nivea* (Эсау, 1969). Многие склеренхимные клетки по форме очень похожи на нейроны животных организмов (рис. 7).

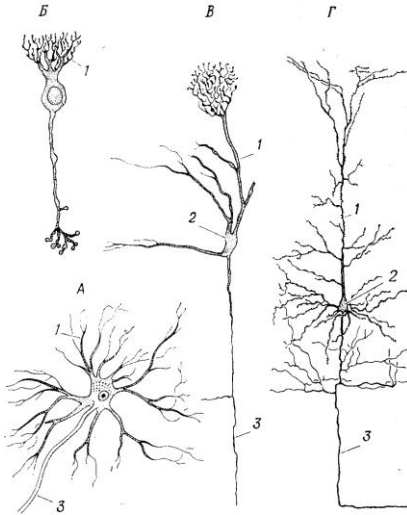


Рис. 7. Морфология нейронов:
А – Г – типы нейронов;
1 – дендриты; 2 – тело клетки;
3 – аксон
(Куффлер, Николс, 1979)

Представления относительно внутреннего содержимого склеренхимных клеток отличаются значительным разнообразием. Первоначально получило распространение суждение об отсутствии внутреннего содержимого в клетках склеренхимы, по крайней мере, в тех из них, что достигли своего окончательного развития. Отсутствие внутреннего содержимого или небольшое его наличие в виде коегде рассеянных в клеточной полости остатков объяснялось тем, что живое содержимое склеренхимных клеток часто атрофируется сейчас же по достижении ими окончательных размеров и завершении процесса вторичного утолщения. В дальнейшем склеренхимные клетки, лишенные протопласта, функционируют как мертвые пассивные образования (Де Бари, 1877; Имс, Мак Даниэльс, 1935; Эсау, 1969).

Однако представление о клетках склеренхимы, как мертвых пассивных образованиях во взрослом состоянии, разделялось не всеми исследователями (Бородин, 1938; Раздорский, 1949). В настоящее время во многих работах установлено наличие живого протопласта в клетках склеренхимы (Dumbroff, Elmore, 1977; Jurzitza, 1988; Эверт, 2015). Присутствие сильных перетяжек, вздутий и сужений в длинных лубяных волокнах было отмечено ещё в ранних исследованиях

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

(Де Бари, 1877), однако, значение этого факта до сих пор не получило своего объяснения.

Многие исследователи указывают на наличие септ, утолщений или перегородок в волокнах склеренхимы (Эсау, 1980). В цитоплазме клеток склеренхимы различных видов растений установлено наличие одного или нескольких (более 10) ядер, вакуолей, многочисленных митохондрий с хорошо развитой системой крист и плотным матриксом, хлоропластов, часто с крахмальными зёрнами, аппарата Гольджи, рибосом, микротелец, элементов ЭПС, отдельных липидных капель (Снегирева и др., 2010; Lev-Yadun, 2010). Плазмалемма в волокнах склеренхимы часто отходит от оболочки и имеет неправильный контур, в периплазматическом пространстве можно наблюдать скопление пузырьков и трубочек, сходных по диаметру с микротрубочками, но искривленных. Гиалоплазма волокон склеренхимы в одних участках выглядит плотной, в других – прозрачной (Данилова, 1980). В некоторых клетках склеренхимы обнаружены кристаллы, содержащие кремний или кальций (Parameswaran, Schlitz, 1974; Jalan, 1985).

Характерной особенностью склеренхимных клеток является очень сильное развитие многослойной клеточной стенки у отдельных их типов. Одним из интереснейших свойств, наблюдаемых в процессе роста вторичной клеточной стенки первичных флоэмных волокон, является то, что эта стенка не сцементирована с первичной клеточной стенкой. Последовательные слои её также не связаны друг с другом, по крайней мере, до тех пор, пока не заканчивается процесс окончательного формирования клетки (Эсау, 1969). В клеточной стенке клеток склеренхимы обнаружено присутствие простых и разветвленных пор, у некоторых из них щелевидных, плазмодесм (в местах пор). Поры с плазмодесмами отмечены и на стенках, смежных с паренхимными клетками (Parameswaran, Liese, 1977; Barnett, 1987). В поровых каналах можно обнаружить присутствие митохондрий, липидных капель и мелких вакуолей (Данилова, 1980).

Рост клеток склеренхимы обычно происходит интрузивно и независимо от роста других клеток (Эсау, 1969). Интрузивный рост растительных клеток отчасти напоминает рост аксонов и дендритов животных (Lev-Yadun, 2001). Причины и механизмы, вызывающие разрастание склереид и волокон склеренхимы, до настоящего времени плохо изучены.

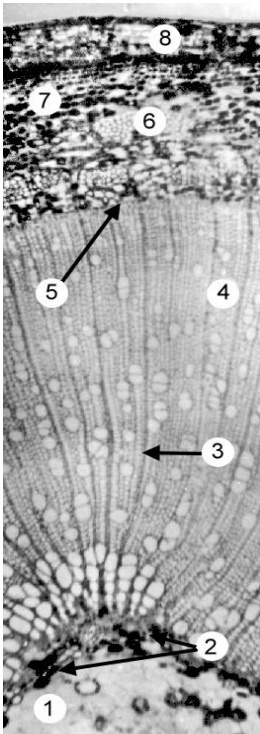


Рис. 8. Поперечный срез стебля тополя:

- 1 – сердцевина;
- 2 – перимедулярная зона; 3 – ксилемный луч; 4 – ксилема;
- 5 – камбий; 6 – флоэма; 7 – коровая паренхима;
- 8 – перидерма (увеличение $\times 35$)

Исследование интрузивного роста первичных флоэмных волокон льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.) показало, что на стадии координированного роста в клеточных стенках между волокнами и между волокнами и паренхимой имеются плазмодесмы. На стадии интрузивного роста в хлоропластах сильнее развита система гран, чем при координированном росте; появляются крахмальные зерна. В цитоплазме наблюдаются скопления митохондрий и активный шероховатый эндоплазматический ретикулум. Однако самой отличительной особенностью интрузивно растущих волокон является существенное возрастание числа ядер – до 77 шт. в одной клетке, что не имеет аналогов среди других типов клеток вегетативных органов растений (Снегирёва и др., 2010).

В сериях экспериментов с использованием методов культивирования *in vitro* и ЯМР было обнаружено (Снегирёва и др., 2010), что механическое повреждение части интрузивно растущих волокон останавливает интрузивное удлинение волокон, удаленных от места повреждения. Предполагается (Снегирёва и др., 2006), что должна существовать биоэлектрическая составляющая сигнальных систем в координации развития растительных волокон.

Склеренхима древесного растения *Populus nervirubens* Alb.

Представляющие интерес особенности анатомии клеток склеренхимы выявлены нами при изучении одного из видов тополей (*Populus nervirubens* Alb.). Для анатомических исследований использовали однолетние и семилетние образцы ствола *P. nervirubens* Alb., произрастающего на территории Ботанического

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

сада Саратовского университета. Для фиксации объектов, взятых в феврале и марте, использовали фиксатор Навашина (Прозина, 1960), в состав которого входит хромовая кислота. Время фиксации составляло 24 часа, после чего осуществлялось промывание образцов в проточной воде. В дальнейшем объекты готовились для резки на микротоме (Дженсен, 1965). Срезы окрашивались гематоксилином по Гейденгайну, широко используемым для получения обзорной гистологической окраски различных тканей и выявления внутриклеточных структур (Прокопьев, 2016).

Для *Populus nervirubens* L. характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега. В центральной части стебля наблюдается хорошо выраженная сердцевина, ограниченная от ксилемы перимедулярной зоной (Степанов, 2016). Камбий разделяет ксилему от коровой части стебля, где различают участки проводящей и не проводящей флоэмы, коровую паренхиму, колленхиму и покровные ткани (рис. 8).

На поперечных срезах зона флоэма наблюдается как последовательное чередование полос мягкого и твёрдого луба, пересекаемых клетками лучевой паренхимы, в которых имеется хорошо выраженное ядро и цитоплазма, интенсивно окрашиваемая гема-

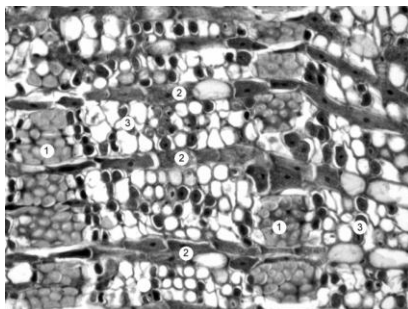


Рис. 9. Поперечный срез коровой части ствола тополя:

- 1 – волокна склеренхимы (твёрдый луб); 2 – лучевая паренхима;
 - 3 – флоэма (мягкий луб)
- (увеличение $\times 200$)

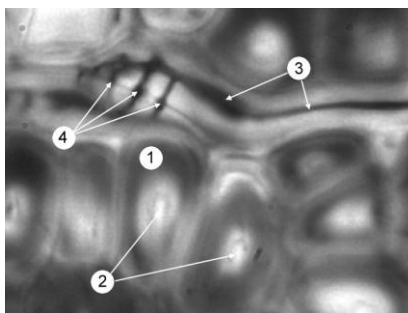


Рис. 10. Поперечный срез волокон склеренхимы:

- 1 – клеточная стенка; 2 – цитоплазма волокна; 3 – склерифицированная клетка лучевой паренхимы;
 - 4 – контакты между смежными клетками
- (увеличение $\times 1000$)

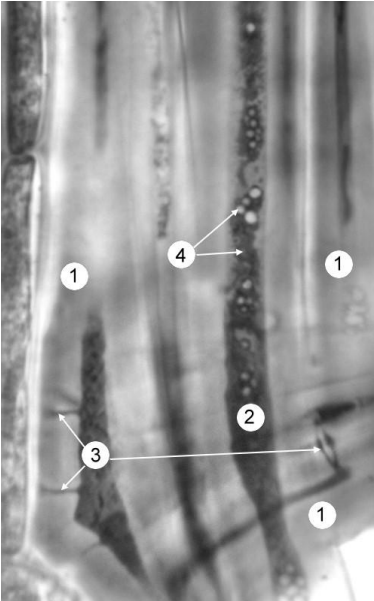


Рис. 11. Продольный срез волокон склеренхимы:

- 1 – клеточная стенка; 2 – цитоплазма волокна; 3 – контакты между смежными волокнами; 4 – светлые и темные участки цитоплазмы волокна (увеличение $\times 1000$)

них. Ширина отдельных волокон на поперечном срезе может отличаться по осям клетки. Между ними на отдельных участках среза наблюдались волокнистые склереиды с хорошо выраженными контактами смежных клеток (рис. 10). Возможно, подобные клетки дифференцируются из клеток флоэмной паренхимы или же непосредственно из клеток лучевого камбия.

В клеточной стенке флоэмного волокна на поперечном срезе установлено наличие нескольких слоёв, причём более светлый слой находится ближе к центру волокна (рис. 10). На продольных срезах

токсилином по Гейденгайну. Мягкий луб в коре побега *Populus nervirubens* L. представлен ситовидными трубками, клетками-спутниками, клетками флоэмной паренхимы – лучевой и осевой, клетками кристаллоносной паренхимы, твёрдый луб – флоэмными волокнами и склереидами (рис. 9). Число полос твёрдого луба во флоэме стебля однолетних образцов тополя составляло от 2 до 3 шт. по направлению от камбия к перидерме, отмечены небольшие группы склереид, некоторые из которых находились в контакте с волокнами флоэмы. Во флоэме ствола семи-летних образцов тополя число полос твёрдого луба в направлении от камбия к ритидуму достигало 17 – 19 шт., что позволяет считать, что ежегодно одновременно с клетками мягкого луба образуется 2 – 3 кольца слоёв твёрдого луба.

Флоэмные волокна на поперечном срезе ствола тополя располагаются группами с различным числом отдельных волокон в каждой из

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

стебля выявлено, что отдельные волокна склеренхимы располагаются со смещением относительно друг друга вдоль оси стебля.

К специфическим особенностям флоэмных волокон можно отнести следующее: 1. Наличие мелких или крупных пор, расположенных под косым или прямым углом к продольной оси волокна. Поры могут отмечаться небольшими группами или единично. 2. Присутствие цитоплазмы, в которой можно наблюдать светлые и темные участки, вакуоли. 3. Наличие рядом с волокнами, как правило, по периферии групп волокон, клеток кристаллоносной паренхимы, содержащих кристаллы, возможно, оксалата кальция (рис. 11, 12). Каждая клетка кристаллоносной паренхимы разделена на две камеры, в одной из которой находится цитоплазматический отросток из прилегающего флоэмного волокна, в другой камере – непосредственно кристалл (рис. 12).

Во флоэме ствола семилетних образцов тополя наблюдаются большие группы склерид, число которых возрастает к периферии ствола. К специфическим особенностям склерид можно отнести следующее: 1. Разнообразие формы склерид. 2. Присутствие цитоплазмы,

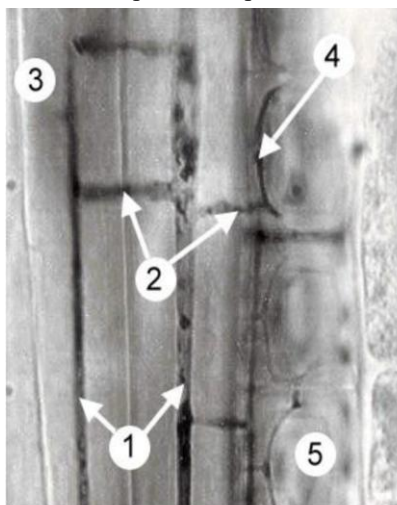


Рис. 12. Флоэмные волокна:

- 1 – цитоплазма, 2 – поры клеточной стенки, 3 – клеточная стенка;
- 4 – цитоплазматический тяж в клетке кристаллоносной паренхимы,
- 5 – кристалл (увеличение $\times 900$)

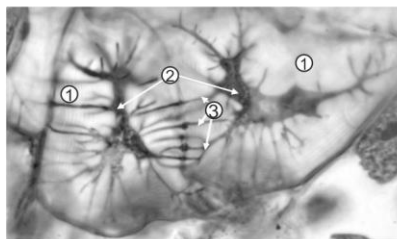


Рис. 13. Склеренхимы коровой части ствола тополя:

- 1 – клеточная стенка; 2 – тело клетки;
- 3 – отростки клеток (увеличение $\times 1000$)

в которой можно наблюдать светлые и темные участки, вакуоли и обязательно ядро. 3. Слоистая клеточная стенка, обычно окрашенная в желтый цвет. 4. Наличие большого числа пор. 5. Образование расширений пор в месте соединения цитоплазмы смежных склереид; по своей форме эти участки склереид имеют сходство с синапсами нейронов. 6. Наличие рядом с склереидами клеток кристаллоносной паренхимы (рис. 13). Отмечено наличие склереид также в коровой паренхиме, колленхиме и ритидоме.

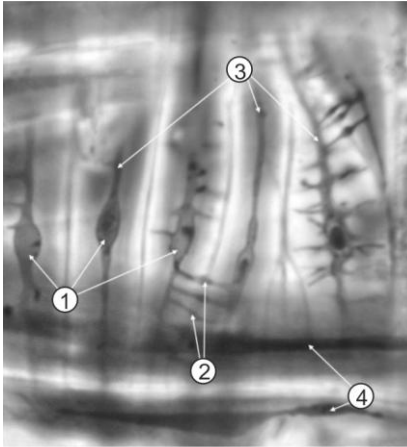


Рис. 14. Различные типы клеток склеренхимы на продольном срезе твёрдого луба:

1 – тело клетки, 2 – контакты между соседними клетками, 3 – отростки клеток, 4 – волокна (увеличение $\times 1000$)

На серии продольных срезов твёрдого луба, в зоне пересечения флоэмных волокон с клетками флоэмного луча, нами впервые наблюдались группы волокнистых склереид, имеющих хорошо выраженное расширение участка цитоплазмы, названное нами телом клетки, и длинные и короткие отростки. В теле клетки всегда отмечалось наличие одного ядра. Волокнистые склереиды имели многочисленные контакты друг с другом и с флоэмными волокнами (рис. 14). Ещё большее разнообразие волокнистых склереид нами наблюдалось на продольных срезах флоэмы тополя в зоне объединения флоэмных волокон

и склереид. Некоторые волокнистые склереиды имели хорошо выраженное тело клетки, несколько длинных отростков, многочисленные короткие отростки (рис. 15). По своей форме они были аналогичны нейронам животных.

Волокна либриформы ксилемы *Populus nervirubens* L. имеют различную длину, клеточные стенки незначительно отличаются по толщине от других клеток ксилемы, но их апикальные концы могут быть

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

разветвлены, что указывает на интрузивный характер роста. В них хорошо выражена цитоплазма, ядра ланцетовидной формы, простые поры. В некоторых из них отмечены септы. Ксилемные волокна, как правило, расположены рядом с клетками лучевой паренхимы ксилемы, для которых характерно наличие крупных поровых полей и ядер различной формы – округлых и вытянутых, ланцетовидных.

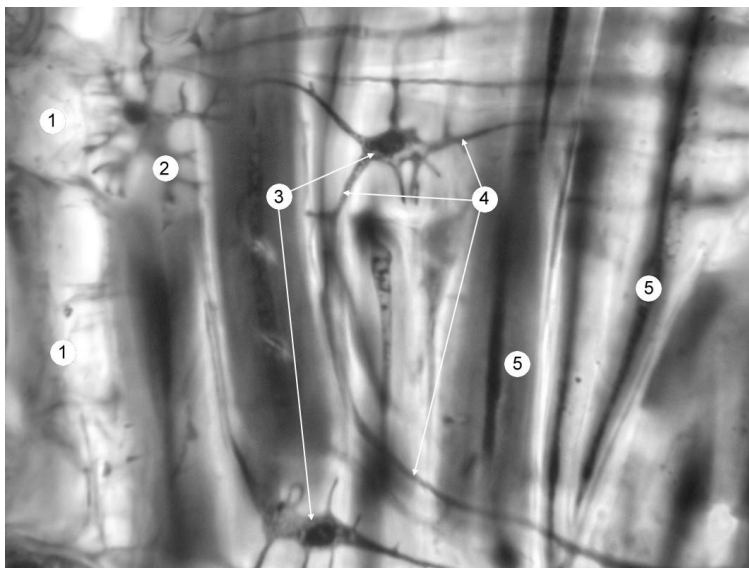


Рис. 15. Клетки склеренхимы на продольном срезе твёрдого луба:
1 – кристаллоносная паренхима, 2 – склереида, 3 – тело клеток, 4 – длинные отростки клетки, 5 – волокна (увеличение $\times 1000$)

Заключение

В настоящее время интеграция клеток и тканей растений определяется преимущественно гормонами и различными видами электрической активности клеток. Эти компоненты физиологии растений включены в различные гипотезы и схемы интеграции, базирующихся на совокупности различных экспериментальных исследований. Тканью, ответственной за хранение, обработку и передачу информации в теле растения, возможно, является склеренхима, представленная различными

ми типами клеток. Однако прямым доказательством рассматривать клетки склеренхимы в качестве нервной системы растений может служить только открытие в них с помощью электрофизиологических методов распространяющихся электрических потенциалов – ПД и ВП. Для этого необходимо, прежде всего, преодолеть существующее предубеждение о преимущественно механической, опорной роли склеренхимы в теле растения.

Список литературы

- Александров В. Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
- Асланиди К. Б., Вагадзе Д. М., Замятнин А. А., Пожарская Т. З., Рочев Ю. А., Селезнева И. И., Цыганов М. А., Чайлахян Л. М.* Компарментализация определяет динамику роста многоклеточной системы // Биологические мембраны. 1996. Т. 13, №3. С. 289 – 298.
- Атлас ультраструктуры растительных тканей.* Петрозаводск: Карелия, 1980. 456 с.
- Бородин И. П.* Курс анатомии растений. М; Л.: Сельхозгиз, 1938. 312 с.
- Бос Д. Ч.* Избранные произведения по раздражимости растений. М.: Наука, 1964. Т. 1. 427 с.
- Бос Д. Ч.* Избранные произведения по раздражимости растений, М.: Наука, 1964. Т. 2. 395 с.
- Винер Н.* Кибернетика или управление и связь в животном и машине. М.: Советское радио, 1968. 325 с.
- Гальвани Л., Вольта А.* Избранные работы о животном электричестве. М.; Л.: ОГИЗ Биомедгиз, 1937. 430 с.
- Гамалей Ю. В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 6. С. 819 – 846.
- Гунар И. И.* Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений // Известия ТСХА. 1953. Вып. 2. С. 3 – 26.
- Гунар И. И., Синюхин А. М.* Распространяющаяся волна возбуждения у высших растений // Докл. АН СССР. 1962. Т. 142, № 4. С. 954 – 956.
- Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 552 с.
- Дарвин Ч.* Сочинения. Т. 8. Лазящие растения. Движения растений. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 543 с.
- Дарвин Ч.* Сочинения. Том 7. Различные формы цветов. Насекомоядные растения. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 650 с.
- Дарвин Ч.* Сочинения. Том 9. Записные книжки. Дневники. Воспоминания. Жизнь Эразма Дарвина. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 734 с.
- Де Бари А.* Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрофных и паразитических растений. СПб.: «Общ. Польза», 1877. 699 с.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

- Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Жизнь растений. Водоросли. Лишайники М., 1977. Т. 3. 487 с.
- Зубкус О. П.* Особенности генерации электрических импульсов растениями // Известия Сиб. отд. АН СССР. Сер. биол. науки. Вып. 5/1. С. 120 – 124.
- Иванов В. Б.* Клеточные механизмы роста растений. М.: Наука, 2011. 104 с.
- Имс А. Д., Мак Даниэльс Л. Г.* Введение в анатомию растений. М; Л.: Сельхозгиз, 1935. 332 с.
- Кацнельсон З. С.* Клеточная теория в её историческом развитии. Ленинград: МЕДГИЗ, 1963. 344 с.
- Куффлер С., Николс Дж.* От нейрона к мозгу. М.: Мир, 1979. 439 с.
- Леваковский Н. Ф.* О движении раздражимых органов растений: дис ... магистра Н. Леваковского. Харьков: Тип. И. Д. Гинзбурга, 1867. 98 с.
- Лотова Л. И.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений. М.: КомКнига, 2007. 512 с.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П.* Классы метамеров деревьев // Журнал общей биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409 – 421.
- Медведев С. С.* Физиология растений. СПб: БХВ-Петербург, 2012. 512 с.
- Мокроносов А. Т., Холодова В. П.* Донорно-акцепторные системы и формирование семян // Физиология семян. Душанбе: Дониш, 1990. С. 3 – 11.
- Опритов В. А., Пятыгин С. С., Ретивин В. Г.* Биоэлектrogenез у высших растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
- Полевой В. В.* Регуляторные системы организмов // Вестник Ленингр. ун-та. 1975. № 15. С. 104 – 108.
- Полевой В. В.* Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.
- Полевой В. В.* Физиология целостности растительного организма // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 4. С. 631 – 643.
- Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.
- Прокопьев Н. Я., Прокопьева А. Н.* Выдающиеся анатомы и их вклад в мировую науку. Часть 3 // Педагогика высшей школы. 2016. № 1. С. 17 – 21.
- Пятыгин С. С.* Распространяющиеся электрические сигналы в растениях // Цитология. 2008. Т. 50, № 2. С. 154 – 159.
- Раздорский В. Ф.* Анатомия растений. М., 1949. 524 с.
- Серебрякова Т. И.* Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 357 с.
- Снегирева А. В., Чернова Т. Е., Анисимов А. В., Воробьев В. Н., Горшкова Т. А.* Биоэлектрическая составляющая сигнальных систем в координации развития растительных волокон // Сигнальные системы клеток растений: роль в адаптации и иммунитете: Сб. тез. Казань: Физтех Пресс, 2006. С. 207.
- Снегирева А. В., Агеева М. В., Аменицкий С. И., Чернова Т. Е., Эбскамп М., Горшкова Т. А.* Интрузивный рост волокон склеренхимы // Физиология растений. 2010. Т. 57, № 3. С. 361 – 375.

Степанов С. А., Головинская О. Н. Роль меристем и склеренхимы в гомеостазе растений // Изв. Саратов. гос. ун-та. Сер. Биология. Спецвыпуск. 2001. С. 137 – 142.

Степанов С. А., Коробко В. В., Щеглова Е. К. Метамерные особенности роста и развития листьев пшеницы // Вестн. Баш. ун-та. 2001. № 2 (1). С. 162 – 163.

Степанов С. А., Коробко В. В., Даистоян Ю. В. Трансформация межметамерных отношений в онтогенезе побега пшеницы // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2005. Т. 5, вып. 2. С. 33 – 36.

Степанов С. А. Проблема целостности растения на современном этапе развития биологии // Изв. Саратов. гос. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2008. Т. 8, Вып. 2. С. 50 – 57.

Степанов С. А. Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. Том 14, вып. 2. С. 126 – 135.

Хохряков А. П. Уровни полимерации в эволюции растений // Известия АН СССР. Сер. Биология. 1982. № 5. С. 722 – 737.

Шафранова Л. М. О метамерности и метамерах у растений // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 437 – 447.

Щеглова Е. К., Степанов С. А. Донорно-акцепторные отношения метамеров побега в онтогенезе пшеницы // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2003. Вып. 2. С. 274 – 280.

Эверт Р. Ф. Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений: строение, функции и развитие. М.: БИНОМ, 2015. 600 с.

Эзау К. Анатомия семенных растений. Т. 1. М., 1980. 218 с.

Эзау К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с.

Abbe E. C., Pinney B. O. The growth of the shoot apex in maize: external features // Amer. J. Bot. 1951. Vol. 38, № 9. P. 251 – 258.

Baluška F., Volkmann D., Menzel D. Plant synapses: actin-based adhesion domains for cell-to-cell communication // Trends Plant Sci. 2005. Vol. 10. P. 106 – 111.

Baluška F., Mancuso S. Plant neurobiology. From stimulus perception to adaptive behavior of plants, via integrated chemical and electrical signaling // Plant Signaling & Behavior. 2009. Vol. 4, № 6. P. 475 – 476.

Baluška F., Mancuso S., Volkmann D., Barlow P. W. Root apices as plant command centres: the unique ‘brain-like’ status of the root apex transition zone // Biologia. 2004. Vol. 59 (Suppl. 13). P. 9 – 17.

Barnett J. R. The development of fibretracheid pit membranes in *Pyrus communis* L. // JAWA Bull. 1987. Vol. 8, № 2. P. 134 – 142.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ: ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

Bullock T. H., Bennett M. V. L., Johnston D., Josephson R., Marder E., Fields R. D. The Neuron Doctrine, Redux // *Science*. 2005. Vol. 310. P. 791 – 793.

Creelman R. A., Mullett J. E. Oligosaccharins, Brassinolides, and Jasmonates: Nontraditional Regulators of Plant Growth, Development, and Gene Expression // *The Plant Cell*. 1997. Vol. 9. P. 1211 – 1223.

Czyzewicz N., Yue K., Beeckman T., Smet I. D. Message in a bottle: small signalling peptide outputs during growth and development // *J. Exp. Bot.* 2013. Vol. 64, № 17. P. 5281 – 5296.

De Felipe J. From the connectome to the synaptome: an epic love story // *Science*. 2010. Vol. 330. P. 1198 – 1201.

Dumbroff E. B., Elmore H. W. Living fibres are a principal feature of the xylem in seedlings of *Acer saccharum* Marsh // *Ann. Bot.* 1977. Vol. 41, № 172. P. 471 – 472.

Forster B. P., Franckowiak J. D., Lundqvist U., Lyon J., Pitkethly I., Thomas W. T. B. The Barley Phytomer // *Ann. Bot.* 2007. Vol. 100, № 4. P. 725 – 733.

Golgi C. The neuron doctrine – theory and facts. (Nobel prize lecture). <http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1906/golgi-lecture.html>.

Gorshkova T., Brutch N., Chabbert B., Deyholos M., Hayashi T., Lev-Yadun S., Mellerowicz E. J., Morvan C., Neutelings G., Pilate G. Plant fiber formation: state of the art, recent and expected progress, and open questions // *Critical Reviews in Plant Sciences*. 2012. Vol.31, № 3. P. 201 – 228.

Haberlandt G. *Physiological Plant Anatomy*. London: Macmillan, 1914. 777 p.

Haberlandt G. *Physiologische Pflanzenanatomie*. Leipzig: W. Engelmann, 1884. 679 s.

Ham Byung-Kook, Lucas W. J. The angiosperm phloem sieve tube system: a role in mediating traits important to modern agriculture // *J. Exp. Bot.* 2014. Vol. 65, № 7. P. 1799 – 1816.

Jalan S. A new type of idioblast in *Schisandra grandiflora* // *J. Indian Bot. Soc.* 1985. Vol. 64, № 2 – 3. P. 195 – 197.

Jurzitza G. Sklerenchyma – nicht immer totes Gewebe // *Mikrokosmos*. 1988. Vol. 77, № 6. S. 168 – 170.

Karabourniotis G., Parastergiou N., Kabanopoulou E., Fasseas C. Foliar sclereids of *Olea europaea* may function as optical fibres // *Can. J. Bot.* 1994. Vol. 72. P. 330 – 336.

Kende H., Zeevaart J. A. D. The Five «Classical» Plant Hormones // *The Plant Cell*. 1997. Vol. 9. P. 197 – 121.

Kwiatkowska D. Structural integration at the shoot apical meristem: models, measurements, and experiments // *Amer. J. Bot.* 2004. Vol. 91. P. 1277 – 1293.

Lev-Yadun S. Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions // *Физиология растений*. 2010. Т. 57, № 3. С. 323 – 333.

Lev-Yadun S. Intrusive growth – the plant analog to dendrite and axon growth in animals // *New Phytologist*. 2001. № 150. P. 508 – 512.

Nakajima K., Benfey P. N. Signaling In and Out: Control of Cell Division and Differentiation in the Shoot and Root // *The Plant Cell*. 2002. Vol. 14. P. 265 – 276.

Parameswaran N., Liese W. Structure of septate fibres in bamboo // *Holzforsehung*. 1977. Vol. 31, № 2. P. 55 – 57.

Parameswaran N., Schltze R. Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of *Acacia senegal* // *Z. Pflanzenphysiol*. 1974. Vol. 71, № 1. S. 90 – 93.

Patrick J. W. Vascular system of the stem of the wheat plant. 2. Development // *Austral. J. Bot.* 1972. Vol. 20, № 1. P. 65 – 78.

Proceedings of Fourth International Symposium on Plant Signaling and Behavior. Saint Petersburg: SINEL Co.Ltd., 2016. 208 p.

Ramón y Cajal S. The structure and connections of neurons. (Nobel prize lecture). http://nobelprize.org/nobel_prizes/medicine/laureates/1906/cajal-lecture.pdf.

Rutishauser R, Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany // *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 1985. № 107. S. 415 – 455.

Schanderl H. Die physiologische Bedeutung der sog. “Sternhaare” in den Vertretern der Gattung *Nymphaea* and *Nuphar* // *Z. Pflanzenphysiol*. 1973. № 2. S. 166 – 172.

Vietez A. M. Ultraestructura de las fibras y esclereidas del anillo esclerenquimático del floema en *Castanea sativa* Mill. // *Ann. edatol. y agríbiol*. 1975. Vol. 34, № 1 – 2. P. 1 – 10.

Volkov A. G. Green plants: electrochemical interfaces // *J. Electroanal. Chem*. 2000. № 483. P. 150 – 156.

Williams R. F. The shoot apex and leaf growth: a study in quantitative biology. London; New York, Camb. Univ. Press., 1975. 256 p.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 58.073:595.768.23

ПЕРВАЯ НАХОДКА В РОССИИ ГАЛЛИЦЫ-ГАЛЛОБРАЗОВАТЕЛЯ *ASPHONDYLIA SERPYLLI* KIEFFER (DIPTERA, CECIDOMYIIDAE) С ТИМЬЯНА *THYMUS SERPYLLUM* L. (LAMIACEAE)

В. В. Аникин¹, М. И. Никельшпарг²

¹ Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: anikinvasiliiv@mail.ru

² Гимназия № 3
Россия, 410012, Саратов, Б.Казачья, 121
E-mail: matveynikel@yandex.ru

Поступила в редакцию 13.09.2017 г.

Первая находка в России галлицы-галлообразователя *Asphondylia serpylli* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) с тимьяна *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae). – Аникин В. В., Никельшпарг М. И. – По результатам сбора материала растений тимьяна с заражением галлообразователями из окрестностей города Кисловодска впервые для фауны галлиц России отмечается вид *Asphondylia serpylli* Kieffer, 1898. Этот вид достаточно широко распространен в Западной Европе и его нахождение на тимьяне в России может свидетельствовать об инвазии галлицы на восток. Будущие находки галлообразователя в других европейских регионах страны подтвердят это предположение авторов.

Ключевые слова: галлогенез, тимьян, *Thymus serpyllum*, галлообразователь, галлица, *Asphondylia serpylli*, фауна, Россия, Ставропольский край.

The first record in Russia the Gallformed Midge – *Asphondylia serpylli* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) on Thyme – *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae). – Anikin V. V., Nikelshparg M. I. – During the collecting plant material dodder field with infestation by gallformed insects from the vicinity of the city of Kislovodsk for the first time for midge fauna of Russia recorded the species – *Asphondylia serpylli* Kieffer, 1898. This species is widely distributed in

В. В. Аникин, М. И. Никельшпарг

Western Europe and his presence on the thyme in Russia may indicate invasion of this midges on the Eastern Europe. Future finds of this midge in other European regions of Russia will confirm this suggestion of the authors.

Key words: gall formation, thyme, *Thymus serpyllum*, gall-inducing insect, midge, *Asphondylia serpylli*, fauna of Russia, Stavropol Province.

DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-57-59

Авторский коллектив продолжает исследования фауны насекомых-галлообразователей (Аникин, Степанов, 2001; Аникин, Никельшпарг, 2017; Аникин, Никельшпарг, Лаврентьев, 2017; Аникин и др., 2017), развивающихся на древесных и травянистых растениях.



a

б

Вышедшая галлица (*Asphondylia serpylli*): *a* – имаго, *б* – соцветие тимьяна *Thymus serpyllum* с галлом (фото М. Никельшпарга)

Обработка коллекционного материала травянистых растений с галлами собранных вторым автором с 21 по 27 июля 2015 г. из окрестностей г. Кисловодска в Ставропольском крае РФ позволил установить новый вид галлиц для фауны России – *Asphondylia serpylli* Kieffer, 1898.

ПЕРВАЯ НАХОДКА ГАЛЛИЦЫ-ГАЛЛОБРАЗОВАТЕЛЯ

Авторы приносят глубокую признательность за помощь при определении материала по галлицам З. А. Федотовой (г. Санкт-Петербург) и М. В. Лаврентьева (г. Саратов) за определение растений рода Тимьян.

Это вид достаточно широко распространен в странах Западной Европы (Gagné, Jaschhof, 2014), развивается на тимьяне и встречается как в природных ландшафтах, так и окультуренных (городские парки, аллеи и т.п.). Находка этого вида на территории России может свидетельствовать о проникновении галлицы на восток нашего континента. Представители рода *Thymus* широко распространены по всей территории европейской части России в ее лесостепной, степной и полупустынной ландшафтных зонах, что вполне обеспечивает этот вид галлицы кормовой базой. Дальнейшие исследования галлообразователей с тимьянов из других регионов, граничащих с Предкавказьем позволит подтвердить или отвергнуть предположение авторов об инвазии этого вида на восток континента.

Материал: 3 самки, ex. l. 4.09.2015 из галлов соцветий тимьяна *Thymus serpyllum* L. (рисунок) собранных 21 – 25.07.2015 в окрестностях г. Кисловодска, Ставропольский край, Россия (М. Никельшпарг).

Список литературы

Аникин В. В., Степанов С. А. Насекомые-галлообразователи Нижнего Поволжья и галлогенез растений // Самарская Лука. 2001. № 11. С. 262 – 271.

Аникин В. В., Никельшпарг М. И. Особенности паразитирования *Eupelmus* sp. (Hymenoptera: Eupelmidae) на орехотворке *Aulacidea hieracii* (Hymenoptera: Cynipidae) – галлообразователе на ястребинке *Hieracium virosum* // Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2017. Вып. 14. С. 67 – 71.

Аникин В. В., Никельшпарг М. И., Лаврентьев М. В. Состав насекомых в галле долгоносика *Smicronyx smreczynskii* (Coleoptera, Curculionidae) на повилике полевой *Cuscuta campestris* (Cuscutaceae) // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2017. Т. 15, вып. 2. С. 20 – 26.

Аникин В. В., Никельшпарг М. И., Никельшпарг Э. И., Конюхов И. В. Фотосинтетическая активность у повилики *Cuscuta campestris* (Convolvulaceae) при заселении растения галлообразователем-долгоносиком *Smicronyx smreczynskii* (Coleoptera, Curculionidae) // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Химия. Биология. Экология. 2017. Т. 17, вып. 1. С. 53 – 59.

Gagné R. J., Jaschhof M. A Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 3rd Edition. 2014. Digital version 2. ZooBank registration (1/1/2014): urn:lsid:zoobank.org:pub:2FC82C5E-40FD-47ED-B6F1-BEC0DFFB776D (дата обращения: 11.09.2017).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ТАЛИЕВ (1872 – 1932): К 145-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

И. В. Шилова

*Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83
E-mail: schiva1952@yandex.ru*

VALERY IVANOVICH TALIEV (1872 – 1932): TO THE 145TH ANNIVERSARY OF THE BIRTHDAY

I. V. Shilova



В феврале 2017 г. исполнилось 145 лет со дня рождения Валерия Ивановича Талиева – известного учёного, ботаника, ботанико-географа, автора учебников ботаники и определителей растений.

Валерий Иванович Талиев родился 22 февраля (5 марта) 1872 года в городе Лукоянове.

Лукоянов (эрз. *Лугаян ош*) в ту пору был уездным городом (с 1779) в Нижегородской губернии России. Расположен в верховьях р. Тёши, в 173 км к югу от Нижнего Новгорода. Здешние земли славились плодородием,

а народ – трудолюбием. Это нашло отражение в гербе города, утверждённом 16 августа 1781 г.: в верхней части щита – Нижегородский герб, а в нижней – на зелёном поле два золотых лемеха – знак плодородия этих мест. Население составляли русские и эрзя-мордва.

В. И. Талиев родился в мордовской семье учителя. Начальное образование получил в Сергачском уездном училище, которое окончил в 1883 г.

Сергач – уездный город в соседнем с Лукояновским уездом Сергачском уезде Нижегородской губернии. Он находится в 150 км к юго-востоку от г. Нижнего Новгорода, на р. Сергачке. Жители занимались хлебопашеством, отчасти садоводством и промыслами – шитьем хомутов, шлей, сделок, вязанием шерстяных варег и чулок, плотничеством, пилой леса и проч. В 1898 г. в Сергаче был один пивомедоваренный завод и один мыловаренный, земская больница (на 28 кроватей), аптека, один врач, один ветеринарный врач, небольшая публичная библиотека при земской управе. Уездное училище с 49 учащимися (1898 г.), приготовительный класс (71 мальчик) и одна начальная женская школа (77 девочек). В полутора верстах от Сергача находилось большое с. Ключево; жители его славились когда-то умением обучать медведей. «Сергачи» с дрессированными медведями ходили по всей стране, бывали и за ее пределами: в Польше, Германии, Франции и Италии. Дрессировка медведей издавна была одним из сергачских промыслов. Вот описание герба города: «В верхнем поле нижегородский герб, в нижнем – черный медведь в золотом поле, означающий, что того рода зверей в окрестностях довольно». По описанию П. И. Мельниковым-Печерским в романе «На горах», во время Отечественной войны 1812 года на Базарной площади Сергача проходил смотр медвежьих «полков», обученных для «борьбы» с Наполеоном.

После окончания училища В. И. продолжил обучение на Украине, в гимназии при Нежинском историко-филологическом институте, находившемся в г. Нежин Нежинского уезда Черниговской губернии.

Вот как описывает г. Нежин того времени (1881 г.) И. А. Скребицкий: «Нежин принадлежит к числу многолюднейших уездных городов России – и по густоте своего населения и занимаемому им пространству смело мог бы стать в ряды губернских городов. В этом отношении он даже стоит выше многих из них, так как в нём больше жителей, чем во Владимире, Новгороде, Пскове, Вологде, чем в каж-

дом из губернских городов Привислянского края – конечно, за исключением Варшавы – и даже больше, чем в главном городе губернии, к которой он принадлежит, то есть в Чернигове. Из числа же уездных городов по всей России – европейской и азиатской – едва ли найдётся более десятка таких, которые бы превосходили Нежин числом жителей... Всякий, кому приходится отправляться в первый раз в Нежин, особенно если при этом предвидится более или менее продолжительное пребывание в нём, при переводе, например, на службу в Нежин, прежде всего, конечно, из тех или иных источников, постарается добыть цифру нежинского населения и, увидевши, что цифра эта простирается почти до 25 000, решает, что, значит, город – ничего, что он должен быть не из последних, что он не трущоба какая-нибудь и в нём можно будет жить сносно. К тому же всякий хоть из учебника отечественной географии знает, что в этом городе есть высшее учебное заведение, значит – есть интеллигенция *par excellence*; знает также хоть по слухам о нежинских соленьях и нежинских корешках, а также о нежинских греках-миллионерах; одним словом, оказывается что это город с известностью – с именем и, притом, таким почтенным, какого не имеют и многие губернские города. Наконец, в довершение всего, стоит он на железной дороге, в каких-нибудь трёх с половиной часах езды от Киева». В городе издавна проживала греческая диаспора. Здесь были греческие церкви, магазины, гимназии, аптеки... «Библиотека греческого училища заключала в себе, среди разного хлама, много драгоценных вещей – старинных изданий XVI и XVII века греческих и латинских классиков. Эти драгоценности перешли теперь в библиотеку Историко-Филологического Института князя Безбородко». «В настоящее время Нежин стоит на линии Курско-Киевской железной дороги, в 118 верстах от Киева и в 324 от Курска. От вокзала железной дороги до города четыре версты и эти четыре версты составляют для Нежина и нежинцев самое больное место, самый жгучий вопрос их существования... Вся эта дорога и в особенности плотина, в осеннее и весеннее время представляет такую невылазную грязь, о которой может иметь понятие – и то приблизительное – только тот, кто хорошо изведal все малороссийские грязи в различных оттенках её благодатного чернозёма... Та же грязь составляет отличительную черту улиц и внутри города. Трудно себе составить, не видевши собственными глазами, что делается в иных улицах Нежина в грязный сезон. Спасения от этой грязи

нет никакого; только на некоторых главных улицах вдоль домов и заборов лепятся кое-какие дощатые тротуары; перейти же через улицу можно разве только в калошах, доходящих до колен... Через город, разделяя его на две неравные части, протекает река Остёр,... летом, когда вода в нём спадает очень низко, поверхность воды покрывается плесенью и зарастает «ряскою» и получает такой грязно-зелёный цвет, вид которого в сухое лето производит чрезвычайно



Лицей князя Безбородко

тоскливое впечатление... Центр города в Нежине составляет так называемая «Мостовая» улица, оканчивающаяся с одной стороны Соборной площадью, а с другой – продолжающаяся, под именем Миллионной улицы, более чем на версту до женского монастыря. На этих улицах находятся лучшие дома Нежина, лучшие магазины, аптеки, конторы нотариусов и прочее... Благодаря заботливости предводителя дворянства Нежинского уезда, В. В. Тарновского, на этой площади (*Соборной, прим. Шиловой*) разведён сквер, уже порядочно разросшийся и обещающий со временем стать украшением Нежина и приятным местом для прогулки его публики. Уже и теперь в хорошую погоду публика собирается в сквер погулять и послушать преплохую музыку оркестра квартирующей в Нежине 5-й артиллерийской бригады. Наконец, в скором времени этот сквер украсится бюстом гениального нежинца, Н. В. Гоголя». Н. В. Гоголь учился в «Гимназии высших наук Князя Безбородко» с 1821 по 1828 гг. Первый в мире бюст Гоголя установлен был именно в указанном сквере в 1881 г.

Гимназию высших наук князя Безбородко была открыта в г. Нежине в 1820 г. Она положила начало высшему образованию во всей Левобережной Украине. Гимназия получила имя князя Безбородко, потому что основные средства, предполагавшиеся для её содержания шли из капитала в 210 000 рублей, завещанного канцлером Российской империи князем Александром Андреевичем Безбородко. Гимназию заложил младший брат канцлера генерал, граф Илья Андреевич Безбородко в 1805 г. А открыта она была пятнадцатью годами позднее, уже после смерти графа И. А. Безбородко, на пожертвованные им для этой

цели средства, его внуком, графом А. Г. Кушелевым-Безбородко. Со времени её открытия здесь давали широкое гуманитарное образование детям дворян и духовенства. В 1832 гимназия была переименована в Нежинский физико-математический лицей; с 1840 по 1875 гг. – Нежинский юридический лицей, который потом был преобразован в Историко-филологический институт князя А. А. Безбородко, существовавший до 1919 г. Ныне это – Нежинский государственный университет имени Н. В. Гоголя).

Институт занимал громадное по тем временам трехэтажное здание, фасад которого украшали двенадцать белых колонн и фамильный герб семьи Безбородко со словами: «Labore et Zello» («Трудом и усердием»). В правом крыле первого этажа находились администрация института и больница на 6 – 8 коек со своим фельдшером. В левом крыле располагались графские покои – несколько комнат с картинами и обстановкой начала XIX в. Здесь же находилась Свято-Александровская домовая церковь с колокольней. На втором этаже институтского здания находились учебные классы. Здесь был и актовый зал, со стен которого строго глядели портреты российских императоров и императриц в золоченых рамах, а также братьев Безбородко и графа А. Г. Кушелева-Безбородко. В этом зале ежегодно устраивались балы, на которые приглашались гимназистки последнего, восьмого класса. На балах играл военный оркестр, а на паркетном полу кружились пары. В 1826 г. при гимназии открыли театр. В 1845 г., к 25-летию института, тогда еще Юридического лицея, его попечитель граф А. Г. Кушелев-Безбородко подарил подопечному заведению 175 картин русских и зарубежных художников. Эта коллекция стала основой великолепной картинной галереи, также расположившейся на вто-



ром этаже. На третьем этаже находились комнаты казеннокоштных студентов. Девушек в институте не было. В институте имелась прекрасная библиотека.

В 1890 г. по окончании гимназии В. И. Талиев поступил на естественно-историческое отделение физико-математического факультета Казанского университета.

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ТАЛИЕВ

В 1894 г. он окончил с золотой медалью университетский курс по специальности ботаника и в этом же году был зачислен на третий курс медицинского факультета Харьковского университета.

Одним из инициаторов основания Харьковского университета был Василий Назарович Каразин, чье имя сейчас носит университет. По переписи 1897 г. 25% харьковского населения признали себя украинцами (45092 чел., из них 23430 мужского, 21662 женского пола), а 58% признали себя россиянами.



После окончания Харьковского университета, с 1897 г. до 1899 г., отбывая воинскую повинность, работал военным врачом в Феодосии.

А. П. Чехов, посетив Феодосию в 1888 г., в письме сестре М. П. Чеховой так описывает город: «Утром в 5 часов изволил прибыть в Феодосию – серовато-бурый, унылый и скучный на вид городишко. Травы нет, деревца жалкие, почва крупнозернистая, безнадежно тощая. Всё выжжено солнцем, и улыбается одно только море, которому нет дела до мелких городишек и туристов. Купанье до того хорошо, что я, окунувшись, стал смеяться без причины».

В эти годы (1845 – 1900) в Феодосии проживал И. К. Айвазовский, отрывший в 1880 г. картинную галерею. Это была первая в России периферийная картинная галерея, пользовавшаяся большой известностью еще при жизни мариниста. Собрание картин в ней постоянно менялось, так как работы художника отправлялись на выставки и уже не возвращались. Их место занимали новые, только что написанные. Здесь же, на специально для этого построенной сцене, выступали многие музыканты и среди них были знаменитый пианист А. Рубинштейн и композитор А. Спендиаров, актеры Мариинского и Александринского театров Санкт-Петербурга.

В 1899 г. В. И. Талиев выдержал магистерские экзамены при Харьковском университете и с 1900 г. работал ассистентом ветеринарного института, а затем был принят на должность приват-доцента Харьковского университета, где работал до 1919 г. В эти же годы Та-



Харьковский ветеринарный институт

лиев преподавал ботанику в Харьковском ветеринарном институте и Харьковском медицинском институте.

Известный советский ботаник, академик В. Н. Сукачев вспоминал о Талиеве: «Я помню то впечатление, какое произвел на меня при первом нашем зна-

комстве с ним в 1901 г. ... Высокий, худой, с особым взглядом фанатика, с горячей, блестящей и образной речью, не признающий никаких авторитетов, идущий наперекор всяким традициям, не стеснявшийся в крайней резкости выражений..., со всей силой клеймщий при случае также все безобразие самодержавия и царизма того времени, он имел вид апостола или пророка, пришедшего в мир возвестить новую идею. Этим он неотразимо влек к себе молодежь, но этим же сильно настраивал против себя и стариков-ученых. Будучи по складу своего характера революционером, он таковым был не только в науке, но и в общественной жизни. Еще окончивая Нежинскую гимназию, он получил аттестат с «четверкой» за поведение «за революционные идеи», при остальных круглых пятерках. В общественной жизни Харькова принимал деятельное участие, близко стоял к революционной молодежи, а в 1905 г. писал революционные статьи, воззвания и боролся на баррикадах».

В 1902 г. В. И. Талиев защитил в Харьковском университете магистерскую диссертацию по теме «Флора Крыма и роль человека в её развитии». Он считал антропогенный фактор определяющим в истории развития и распределения растительности. Своеобразие флоры Крыма, безлесье крымской яйлы, особенности меловых обнажений, безлесье степей и исчезновение редких растений объяснял деятельностью человека и отчасти животных.

В эти годы Валерий Иванович много сил и энергии уделял пропаганде взглядов охраны природы. Он организовал ряд выставок в различных городах Украины (Харькове, Киеве и др.), привлекая внимание общественности к этому важному вопросу.

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ТАЛИЕВ

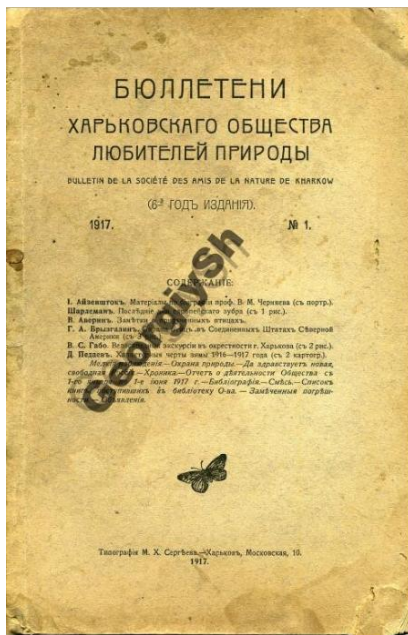
«Россия велика, земельные богатства ее обширны, природа ее сравнимо не так еще искажена! Сохраним же ее в интересах всего культурного человечества!» (Из путеводителя по выставке).

В 1911 г. в Харькове выставку за две недели посетило около 10 тысяч человек. Многие уходили из залов института с тоненькой книжкой «Охраняйте природу!». Автор – В. Талиев – значилось на титульном листе.

Через два месяца экспозиция была перенесена в Киев, где привлекла внимание не только отечественных, но и зарубежных газет. «Первая в России выставка охраны природы положила начало воистину великому и благородному делу» – таково было заключение прессы. Приводились здесь и слова автора книги Талиева – «Красота природы имеет собственную высокую ценность, она должна быть охраняема независимо от узкопрактических задач».

Он также являлся создателем и бессменным руководителем Харьковского общества любителей природы – одного из самых активных и авторитетных природоохранных обществ Российской империи. Был редактором его «Бюллетеней», которые сыграли большую роль в распространении сведений о природе среди широких слоев населения. Бюллетень общества считался по праву самым лучшим журналом по охране природы во всей России.

Вместе с преподавателями и студентами П. Сербиновым, Г. Брызгалиным, В. Авериним, Талиев издал несколько природоохранных книг, организовал экспедиции в Крым, на Северский Донец, к помещику Фальц-Фейну в первый российский заповедник Асканию-Нова.



Все, что проводило в ту пору Харьковское общество, можно смело наградить определением «впервые»: выставка весенней природы, охрана уцелевших полосок целины, ледниковых валунов, байбачих колоний. В 1913 г. в Харькове Талиев впервые в России издает первую популярную книгу, которая называется «Охраняйте природу!». В 1914 г. Талиева избирают членом Постоянной природоохранительной комиссии при Русском Географическом обществе.

Общество любителей природы в Харькове быстро превращалось в авторитетную организацию. Через два года оно уже насчитывало 223 человека: академик И. П. Бородин (русский ботаник, популяризатор науки, зачинатель российского природоохранного движения, один из основателей этико-эстетического подхода в заповедном деле и охране дикой природы), профессор К. А. Тимирязев (русский естествоиспытатель, специалист по физиологии растений, крупный исследователь фотосинтеза, один из первых в России пропагандистов идей Дарвина об эволюции, популяризатор и историк науки), немецкий ученый-естественник Конвенц, организатор Аскании-Нова Фридрих Фальц-Фейн почитали за честь состоять в нем.

Под редакцией В. И. Талиева в Харькове начинает издаваться серия научно-популярных книг по охране природы: «Календарь Харьковского общества любителей природы», «Птицы – друзья человека» Георгия Брызгалина – «для любителей природы, сельских хозяев, охотников и преподавателей со многими рисунками» – сказано на обложке, «Что такое национальные парки и для чего они учреждаются» – Г. Брызгалина и Б. Захарова. Авторы этих книг – талантливые ученики Талиева.



В 1916 году в Петербургском университете В. И. Талиев защитил докторскую диссертацию на тему «Опыт исследования процесса видообразования в живой природе» и в 1917 г. стал деканом в Харьковском университете.

Особенно активную деятельность Талиев развивает в 1917 – 1918 гг. Летом 1917 г.

становится комиссаром охраны природы Харьковской губернии. Осенью 1918 г. подготавливает для правительства гетмана Скоропадского проект закона по охране природы, выступает на съездах, издает несколько природоохранных книг и воззваний.

«Царское правительство, создавшее в стране нищету и невежество, не могло воспитать в широких массах населения любви к своей природе и сознания всей важности для самих себя бережного и заботливого отношения к ней. На почве малоземелья, в трудной борьбе за скудное пропитание беспощадно уничтожались те природные богатства, которыми искони гордилась русская земля. Топор свалил леса и оголил землю. Домашний скот, огонь и плуг dokonчили его разрушительную работу. Рыбак тщетно забрасывает сети там, где рыба когда-то ловилась почти руками. Привольные степи, свидетели минувших дней казачества и Запорожской сечи почти всюду распаханы... Иссабли колодцы и источники, протянулись пустыри, опустели леса и воды от населявшей их дичи... Перед юной Россией стоит грандиозная задача: возобновление и восстановление производительных сил своей природы. Уход за ней вознаграждает человека сторицей и обеспечивает ему существование, довольство и радости ... ».



Петровская сельскохозяйственная академия
(ныне МСХА имени К. А. Тимирязева)

В 1919 г. по конкурсу В. И. был избран на кафедру ботаники Петровской сельскохозяйственной академии (ныне Тимирязевской). Одновременно с кафедрой профессор В. И. Талиев возглавил также и ботанический сад академии. В этот период сад был значительно реорганизован, удалены многие деревья, изменён ассортимент растений.

В 1925 году В. И. Талиев был приглашён профессором на кафедру методики сельскохозяйственной ботаники на Высшие педагогические курсы. Высшие педагогические курсы были организованы Наркомпросом РСФСР в 1920 г. для преподавателей школ 2-й ступени, со сроком обучения 4 месяца, в 1921 г. срок для обучения был продлён до 1 г. С 1922 г. эти курсы получили наименование Высших научно-

педагогических курсов; на их базе в 1924 г. возникли Высшие научно-педагогические курсы при педагогическом факультете 2-го МГУ (ныне Московский государственный педагогический институт имени В. И. Ленина); они готовили не только преподавателей педагогики и методик отдельных предметов для средних специальных учебных заведений, но и научные кадры.

В 1931 г. Талиев утверждён профессором агроботаники Московского зернового института, в котором он работал до последних дней своей жизни.

В Москве Валерий Иванович проводил большую работу по охране памятников природы, был членом многих научных обществ. Весной 1920 г. решением коллегии Научного сектора Наркомпроса РСФСР утвержден Комитет по охране памятников природы. В него вошли: Н. Кулагин (зоология), В. Талиев (ботаника), Н. Смирнов (геология), Д. Артемьев (председатель).

В 1921 г. Талиева назначают заведующим отделом охраны природы при Главмузее Наркомпроса РСФСР, поручают организовывать первый в РСФСР музей охраны природы «с целью организации пропаганды дела защиты природы».

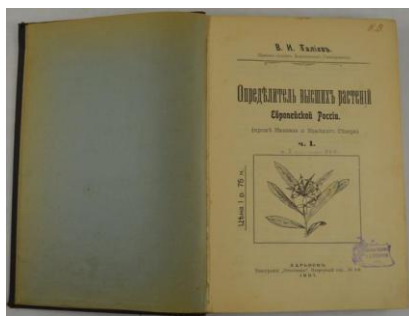
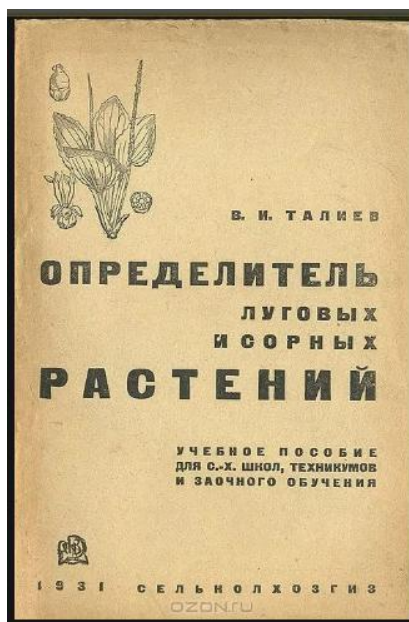
Валерий Иванович Талиев впервые отделил самоценность красоты природы от утилитарных мотивов, заявив, что «Красота природы имеет собственную высокую ценность: она должна быть охраняема независимо от узко-практических задач!»

Летом 1921 г. В. Талиев, совместно с И. Грабарем, Т. Трапезниковым, другими видными учеными и общественными деятелями подготавливает знаменитый декрет «Об охране памятников природы, садов и парков». 25 июля проект декрета обсуждается на заседании коллегии Наркомпроса РСФСР под председательством А. Луначарского, а 16 сентября утверждается Лениным.

Он участник первых трех съездов ботаников, работал в Государственном учёном совете (ГУСе) и руководил научно-исследовательскими работами, имевшими прикладное значение. Помимо научной и общественной деятельности он активно участвовал в работе учебно-методического сектора Наркомпроса.

21 февраля 1932 года В. И. Талиев скончался. По его воле, выраженной в завещании, урна с прахом захоронена на территории ботанического сада Сельскохозяйственной Академии.

Основные научные работы В. И. Талиева посвящены вопросам флористики и ботанической географии, морфологии и биологии растений, фитопатологии, охраны природы, видообразования и эволюции. Он считал антропогенный фактор определяющим в истории развития и распределения растительности. Своеобразие флоры Крыма, безлесье крымской яйлы, особенности растительности меловых обнажений, безлесье степей и исчезновение редких растений объяснял деятельностью человека и отчасти животных. Активно выступал против витализма, подвергая острой критике виталистские взгляды С. И. Коржинского и его теорию гетерогенезиса. Резко отрицательно он относился и к учению А. Вейсмана, находя его теорию наследственности преформистской, возвратом к средневековым представлениям. Разрабатывал отдельные вопросы эволюционного учения и биологии растений (способы опыления). Уделял особое внимание растениям-медоносам, в 1927 году в результате многолетней работы опубликовал «Научные основы учения о медоносах». Предвидел (1926) большую роль биологической химии в раскрытии путей эволюционного процесса, в изучении явлений наследственности. Автор учебников «Основы ботаники в эволюционном изложении»



(7-е изд., 1933) и «Определитель высших растений европейской части СССР» (9-е изд., 1941).

Из многочисленных научных трудов Валерия Ивановича следует отметить «Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов», «Вопросы о реликтовой растительности ледникового периода», за которые он получил премии.

Особенно широкую известность приобрели его «Основы ботаники в общебиологическом (эволюционном) изложении», выдержавшие несколько изданий, а также «Определитель растений Европейской части СССР» – пособие, изданное во многих университетах западных стран. На протяжении почти полустолетия студенты многих вузов России и СССР учились определять высшие растения по определителям В. И. Талиева. Первое издание его определителя высших растений вышло в свет в 1907 г., последнее, десятое издание подготовленное профессором С.С. Станковым, в 1949 г. Выпускаемый в свет в 1959 г. вторым изданием «Определитель» был опять переработан и пересмотрен: в него внесено немало корректировок в сравнении с изданием 1949 г., и еще включено большое количество новых видов, предписанных в работах, вышедших в 1950 – 1955 гг. Однако, весь проект книжки оставлен как правило старым, хотя ряд таблиц понадобилось написать по новой, понадобилось поправить географические указания и так далее. Прежде всего, о земле, для которой написан «Определитель». «Определитель» включает всю Европейскую часть СССР: всю Арктику, Карельскую АССР, Украинскую ССР, Молдавскую ССР, Эстонскую ССР, Латвийскую ССР, Литовскую ССР.

Кроме того, Талиев составил определители луговых и сорных растений, которые также несколько раз переиздавались. В. И. Талиев был мастерским популяризатором научных знаний.

Ему принадлежат свыше 30 научно-популярных книг и статей и множество критических обзоров, рефератов и рецензий. Его книги «Строение и жизнь растений» (1924), «Единство жизни» (1925), «Биология наших растений» (1925) являются образцами отечественной научно-популярной литературы.

Научные труды В. И. Талиева:

Биология наших растений. М; Л: Госиздат, 1925. 156 с.

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ТАЛИЕВ

Бобринский Н. А., Четвериков С. С., Огнев С. И., Талиев В. И. Сбор и приготовление зоологических коллекций: пособие для вузов. М; Л: Госиздат, 1925. 112 с.

Вопросы о реликтовой растительности ледникового периода. Харьков: тип. и лит. Зильберберг, 1897. *Работа отмечена премией*;

Единство жизни растение как животное. М; Л.: Госиздат, 1925. 262 с.

Житков Б. М., Огнев С. И., Талиев В. И. Биология птиц: пособие для вузов. М; Л.: Госиздат, 1925. 95 с.

К морфологии и генезису насекомоядных растений // Тр. о-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1903, 1904 Т 38, вып 1. С. 105 – 144.

Медоносные растения (1925)

Меловые боры Донецкого и Волжского бассейнов // Тр о-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1895, 1896. Т. 29. С. 225 – 282. *Работа отмечена премией*;

Научные основы учения о медоносах в связи с их районизацией. М; Л.: Госиздат, 1927. 187 с.

Наши луговые и сорные растения. М: Новая деревня, 1925. 143 с.

О растительности Крымской Яйлы (1908);

О целесообразности в природе // Научное обозрение. 1902. Вып 1, 2. С. 107–114; 129–139.

Общая диагностика заболеваний растений. М; Л.: Сельхозгиз, 1930. 125 с.

Определитель высших растений Европейской России (кроме Кавказа и крайнего Севера). Ч. 1 – 2. Харьков: тип. «Печатник», 1907. 2 т.;

Определитель высших растений Европейской части СССР. 9-е изд. М.: ОГИЗ-Сельхозгиз, 1941. 644 с.

Определитель высших растений Европейской части СССР (1949, 2-е изд., 1957). *Издано во многих университетах западных стран.*

Определитель луговых и сорных растений: учебное пособие для сельскохозяйств. школ, техникумов и заочного обучения. ОГИЗ-Сельхозгиз, 1931. 152 с.

Опыт исследования процесса видообразования в живой природе Харьков, 1915. 280 с.

Основы ботаники в эволюционном изложении. 7-е изд. М; Л., Сельхозгиз, 1933. 576 с.

Основы ботаники в эволюционном изложении: курс ботаники для сельскохозяй., педагогич. и др. вузов. 6-е изд. М; Л.: Сельхозгиз, 1931. 671 с.

Охраняйте природу: Харьковское общество любителей природы. Харьков, 1914. – 7 с.

Очерк биологии сорных растений // Естествознание и география, 1896. Вып. 8. С. 812 – 821.

Процесс видообразования в роде *Tulipa* // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1929 – 1930. Т 24, вып. 2. С. 57 – 122.

Растительность меловых обнажений южной России (1904);

Растительность окрестностей гор Сергача Нижегородской губернии семенные растения // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казанском ун-те, 1894. Т. 27. С. 1 – 45.

Растительность южного берега Крыма Деревья и кустарники. Харьков: Русская типография и литография, 1909. 184 с.

Руководство к сознательной гербаризации и ботаническим наблюдениям для ботаников-любителей. СПб: Изд-во Ф. Павленкова, 1900. 165 с.

Станков С. С., Талиев В. И., Хржановский В. Г. Определитель высших растений европейской части СССР: учебное пособие для гос. ун-тов, пед. и сельскохозяй. ин-тов. М: Сов. наука, 1957. 740 с.

Строение и жизнь растения. 3-е изд. М: Госиздат, 1924. 226 с.

Талиев В. И., Завадовский М. М. Организм, среда и приспособление. М; Л: Госиздат, 1926. 160 с.

Флора Крыма и роль человека в его развитии // Тр. о-ва испытателей природы при Харьковском ун-те. 1900 – 1901. Т. 35. С 107 – 338.

Флора Крыма и роль человека в её развитии (1900).

Таксоны растений, названные в честь Талиева:

Thymus talijevii Klok & Desiat-Shost – Тимьян Талиева – скальный эндемик Урала и Предуралья занесён в Красные книги Республики Коми и Республики Башкортостан;

Thymus talijevii f. *hirticaulis* Klokov PASchmidt;

Thymus talijevii subsp. *paucifolius* Klokov PASchmidt;

Thymus talijevii subsp. *rotundatus* Klokov Knjaz;

Allium talijevii Klok – Лук Талиева;

Jurinea talijevii Klok – Наголоватка Талиева;

ВАЛЕРИЙ ИВАНОВИЧ ТАЛИЕВ

Erysimum talijevi Klok – Желтушник Талиева;
Syrenia tallijevi Klok – Сирения Талиева;
Tulipa talijevii Klok & Zoz – Тюльпан Талиева;
Rosa talijevii Dubovik – Шиповник Талиева;
Koeleria talievii Lavr – Келерия Талиева, или Тонконог Талиева;
Campanula talievii Juz – Колокольчик Талиева;
Centaurea taliewii Kleop – Василёк Талиева;
Astragalus talievii Sirj = *Astragalus tibetanus* Bunge – Астрагал тибетский.