

СОДЕРЖАНИЕ

ФЛОРИСТИКА И ОХРАНА РАСТЕНИЙ

- Шилова И. В., Богослов А. В., Крицкая Т. А., Кашин А. С.* О трактовке видовой принадлежности гербарных сборов *Delphinium* (Ranunculaceae) из Нижнего Поволжья и прилегающих территорий 73
- Идрисова Г. З., Сергеева И. В., Шевченко Е. Н., Пономарева А. Л., Гулина Е. В.* Анализ галофитной флоры территорий родниковых урочищ Западного Казахстана 90

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

- Лаврентьев М. В.* Синтаксономическое положение фитоценозов с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности 102

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА, ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Касаткин М. Ю., Каргатова А. М., Степанов С. А.* Спектральные характеристики тканей проростков ржи 115
- Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Миронова Н. В., Крылатова Я. Г., Жестовская Е. С.* Влияние предпосевной обработки (тио)семикарбазонами 2,4-диарил-бицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов на рост *Triticum aestivum* L. 124
- Степанов С. А.* Склеренхима *Populus nevirubens* Alb.: генезис клеток ... 133
- Хачатуров Э. Г., Коробко В. В., Степанов С. А.* Формирование зародыша зерновки при затенении узлов стебля *Triticum aestivum* L. 171

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

- Шилова И. В., Петрова Н. А., Лаврентьев М. В., Богослов А. В.* К распространению *Crocus reticulatus* на территории Воронежской области 179

CONTENS

FLORISTICS AND PLANT PROTECTION

- Shilova I. V., Bogoslov A. V., Kritskaya T. A., Kashin A. S.* On species identification of *Delphinium* (Ranunculaceae) herbarium specimens gathered in the Lower Volga region and the adjacent territories 73
- Idrisova G. Z., Sergeeva I. V., Shevchenko E. N., Ponomareva A. L., Gulina E. V.* Analysis of the halophytic flora of the territories of spring areas of West Kazakhstan 90

PLANT ECOLOGY AND GEOBOTANY

- Lavrentiev M. V.* Syntaxonomic position of phytocenoses with participation of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the Southern part of Volga upland 102

STRUCTURAL BOTANY, PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

- Kasatkin M. Yu., Kargatova A. M., Stepanov S. A.* The spectral characteristics of the tissue seedlings of rye 115
- Korobko V. V., Pchelintseva N. V., Mironova N. V., Krylatova Ya. G., Zhestovskaya E. S.* Effect of preplanting cultivation by (thio) semicarbazones 2,4-diarylbicyclo [3.3.1] non-2-en-9-ones on growth of *Triticum aestivum* L. 124
- Stepanov S. A.* The *Populus nervirubens* Alb. sclerenchyma: genesis of cells ... 133
- Hachaturov E. G., Korobko V. V., Stepanov S. A.* Formation of the seed embryo in the shade of the *Triticum aestivum* L. stem nodes 171

SHORT COMMUNICATION

- Shilova I. V., Petrova N. A., Lavrentiev M. V., Bogoslov A. V.* To the distribution of *Crocus reticulatus* in the Voronezh region 179

ФЛОРИСТИКА И ОХРАНА РАСТЕНИЙ

УДК 582.675.1

О ТРАКТОВКЕ ВИДОВОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ГЕРБАРНЫХ СБОРОВ *DELPHINIUM* (RANUNCULACEAE) ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

И. В. Шилова, А. В. Богослов, Т. А. Крицкая, А. С. Кашин

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83
E-mail: kashinas2@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.05.2019 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

В отношении видовой принадлежности проанализированы сборы *Delphinium* (Ranunculaceae) из Нижнего Поволжья (Астраханская, Волгоградская, Саратовская, области) и прилегающих регионов (Пензенская, Самарская, Тамбовская, Ульяновская области, Республика Мордовия), хранящиеся в фондах ряда гербариев (MW, LE, SARAT, SARBG, GMU, PVB). Показано, что ситуация с определением видовой принадлежности и встречаемости тех или иных таксонов во флоре Саратовской области и прилегающих территорий запутана из-за отсутствия четких морфологических критериев. Указывается, что число и численность популяций таксонов рода на этой территории в последние десятилетия, вероятно, катастрофически сокращается. Многие из указанных в литературных источниках или по гербарным сборам популяции не обнаруживаются, несмотря на обширные поиски, что указывает на высокую вероятность их элиминации. Эта тенденция особенно сильно выражена на южной границе ареала рода в пределах исследованной территории. В этой связи отмечается крайняя необходимость обширного изучения морфологической изменчивости популяций таксонов рода *Delphinium*, произрастающих в пределах Нижнего Поволжья и прилегающих территорий.

Ключевые слова: *Delphinium* L., Ranunculaceae, виды, популяции, таксономическая структура, гербарные образцы, видовая принадлежность.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-73-89

Представители рода *Delphinium* L. из семейства *Ranunculaceae* распространены в Северном полушарии от умеренно теплых и субтропических областей до горных районов тропиков (Цвелев, 2001). Отдельные таксоны рода, такие как *D. elatum* L., *D. dictyocarpum* DC. или *D. cuneatum* Steven ex DC., весьма широко распространены, как в природе, так и в культуре. Это, как полагают, служит причиной высокой морфологической изменчивости растений у них в пределах ареалов (Малютин, 1973, 1984). В таком случае целая группа близкородственных таксонов с не всегда четкой экологической и географической дифференциацией, образующих, вероятно, на стыке ареалов переходные формы, рядом исследователей принимается за один вид (Tutin et al., 1993; Федоров, 2003, Дідух и др., 2004; Еленевский и др., 2008, 2009; Давидов, 2014). Например, Н. И. Федоров (2003) характеризует такие группы как сингамеоны в понимании В. Гранта (1957, 1981) или Р. В. Камелина (2009). Однако другие авторы (Цвелев, 1996, 2001; Киселева, по: Маевский, 2014), напротив, считают таксоны подобных комплексов самостоятельными видами, объединяя в группы, называя последние «агрегатами» (таблица).

Для Восточной Европы Н. Н. Цвелев (1996, 2001) указывает 19 видов. Из них 15 он относит к секции *Delphinastrum* DC. и четыре вида – к секции *Diedropetala* Huth. В секции *Delphinastrum* им выделены четыре группы: 1. *D.* aggr. *elatum* L. с пятью видами (*D. elatum* s. str., *D. alpinum* Waldst. et Kit., *D. cryophilum* Nevski, *D. nacladense* Zapal., *D. villosum* Stev. ex DC.), 2. *D.* aggr. *cuneatum* Stev. ex DC. с четырьмя видами (*D. cuneatum* s. str., *D. subcuneatum* Tzvel., *D. litwinowii* Sambuk, *D. duhmbergii* Huth), 3. *D.* aggr. *dictyocarpum* DC. с четырьмя видами (*D. pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth, *D. dictyocarpum* s. str., *D. cyananthum* Nevski, *D. uralense* Nevski), 4. *D.* aggr. *cheilantum* Fisch. с двумя видами (*D. middendorffii* Trautv., *D. grandiflorum* L.). В секции *Diedropetala* Huth он объединяет в группу *D.* aggr. *fissum* Waldst. et Kit. три вида (*D. leuocarpum* Huth, *D. pallasii* Nevski, *D. sergii* Wissjul.), оставляя самостоятельным хорошо от них отличимый *D. puniceum* Pall.

При таком понимании объема видов в Среднем и Нижнем Поволжье (Ульяновская, Пензенская, Самарская, Саратовская, Волгоградская, Астраханская области, Республика Калмыкия) и прилегающих регионах (Республики Мордовия, Тамбовская, Воронежская, Ростовская, Оренбургская

Таблица. Трактовка некоторых таксонов *Delphinium* различными авторами
Table. Interpretation of some *Delphinium* taxa by various authors

	Н.Н. Цвелев (Флора..., 2001) N.N. Tzvelev (Flora..., 2001)	Tutin et al. (Flora Europaea, 1993)	The Plant List*
D. aggr. <i>elatium</i> L.	<i>D. elatum</i> L. 1753	<i>D. elatum</i> L. ssp. <i>elatium</i>	<i>D. elatum</i> L.
	<i>D. alpinum</i> Waldst. et Kit. 1812	<i>D. elatum</i> L. ssp. <i>elatium</i>	<i>D. elatum</i> L.
	<i>D. eryophitum</i> Nevski, 1937	<i>D. elatum</i> L. ssp. <i>elatium</i>	<i>D. elatum</i> L.
	<i>D. nacladense</i> Zapal. 1908	—	неразрешенное название Unresolved
	<i>D. villosum</i> Stev. ex DC. 1817	—	<i>D. villosum</i> Steven ex Choisy
Секция 1. Delphinastrum DC. 1817	<i>D. cuneatum</i> Stev. ex DC. 1817	<i>D. cuneatum</i> Stev. ex DC.	<i>D. cuneatum</i> Steven ex DC.
	<i>D. subcuneatum</i> Tzvel. 1996	<i>D. cuneatum</i> Stev. ex DC.	<i>D. subcuneatum</i> Tzvelev
	<i>D. litvinovii</i> Saubak, 1929	<i>D. cuneatum</i> Stev. ex DC.	<i>D. cuneatum</i> Steven ex DC.
	<i>D. duhmbergii</i> Huth, 1893	<i>D. cuneatum</i> Stev. ex DC.	<i>D. corymbosum</i> Regel
	<i>D. pubiflorum</i> (DC.) Turez. ex Huth, 1895	<i>D. dictyocarpum</i> DC. ssp. <i>dictyocarpum</i>	<i>D. dictyocarpum</i> DC.
D. aggr. <i>dictyocarpum</i> DC.	<i>D. dictyocarpum</i> DC. 1817	<i>D. dictyocarpum</i> DC. ssp. <i>dictyocarpum</i>	<i>D. dictyocarpum</i> DC.
	<i>D. cyananthum</i> Nevski, 1937	—	<i>D. cyananthum</i> Nevski
	<i>D. uralense</i> Nevski, 1937	<i>D. dictyocarpum</i> DC. ssp. <i>uralense</i>	<i>D. dictyocarpum</i> ssp. <i>uralense</i> (Nevski) Pawl.
D. aggr. <i>cheilanthum</i> Fisch. 1817	<i>D. middendorffii</i> Trautv. 1847	<i>D. middendorffii</i> Trautv.	<i>D. cheilanthum</i> Fisch. ex DC.
	<i>D. grandiflorum</i> L. 1753	—	<i>D. grandiflorum</i> L.
Секция 2. Diedropetala Huth, 1895	<i>D. leiocarpum</i> Huth, 1893	<i>D. fissum</i> Waldst. & Kit.	<i>D. fissum</i> Waldst. & Kit.
	<i>D. pallastii</i> Nevski, 1937	<i>D. fissum</i> Waldst. & Kit.	<i>D. fissum</i> Waldst. & Kit.
Секция 2. Diedropetala Huth, 1895	<i>D. sergit</i> Wissjul. 1953	—	неразрешенное название Unresolved
	<i>D. puniceum</i> Paill. 1776	<i>D. puniceum</i> Paill.	<i>D. puniceum</i> Paill.

Примечание / Note: * The Plant List. [Интернет-ресурс] URL: <http://www.theplantlist.org/tpl1.1/search?q=Delphinium>.
Дата создания / Accession date: 2012.

области) встречается 10 видов из рода *Delphinium*. Из секции *Delphinastrum* полностью представлена группа *D. aggr. cuneatum*: *D. cuneatum* s. str. (север и восток Волжско-Донского р-на; Заволжье; в культуре), *D. subcuneatum* (Жигули; Заволжье; в культуре), *D. litwinowii* (Волжско-Донской р-н; Заволжье; иногда в культуре), *D. duhbergii* (Волжско-Донской р-н; окр. Бузулука; в культуре); более половины видов из группы *D. aggr. dictyocarpum*: *D. pubiflorum* (восток Волжско-Донского р-на; север Нижне-Донского р-на; запад Заволжья); *D. dictyocarpum* (Урал; в культуре редко), *D. uralense* (Зилаирское плато); один вид из группы *D. aggr. elatum*: *D. elatum* s. str. (Урал; в культуре и как одичавшее). Из секции *Diedropetala* встречаются два вида – *D. sergii* (юго-восток Воронежской обл.; Нижне-Донской р-н; экземпляр из «Оренбурга» сомнительного происхождения) из группы *D. aggr. fissum* и *D. puniceum* (Нижне-Донской и Нижне-Волжский р-ны) (Цвелев, 2001).

Однако при работе с гербарными сборами из Саратовской обл. мы столкнулись с целым рядом сложностей и разночтений в интерпретации их видовой принадлежности. Например, сборы *D. pubiflorum* из Лысогорского р-на (кустарники в пойме р. Медведицы близ с. Лопуховка, 11.07.1902, С. Петров [MW-0351840]¹) в разное время разными исследователями определялся как *D. elatum* L. (Det. С. Петров), *D. pubiflorum* Huth (Det. П. А. Смирнов, 03.1923), *D. dictyocarpum* DC. (Det. В. Сагалаев и А. Скворцов, 22.10.1983). Сбор *Delphinium* из Хвалынского р-на (окр. г. Хвалынска, южные склоны Катюшиных гор, опушка кустарников. 23.07.1929. К. Гросс. [MW-0351844]), определен как *D. cuneatum* Stev. ex DC. (Det. А. Луферов). Дубликат этого сбора в LE определен первоначально как *D. rossicum* Litv. var. (?) (Det. К. Гросс), а позднее – как *D. duhbergii* (Det. Н. Н. Цвелев).

Образцы *Delphinium* из гербария SARAT, определенные сборщиками как *D. cuneatum* и на которые дана ссылка в Конспекте флоры Саратовской обл. (Еленевский и др., 2008) и Определителе сосудистых растений Саратовской области (Еленевский и др., 2009) как на *D. cuneatum*, имеют четкие признаки *D. pubiflorum*. Странность состоит в том, что последний вид в указанных сводках также приводится, но лишь для Лысогорского (Лопуховка) и Энгельского (Красноар-

¹ Здесь и далее в квадратных скобках указаны акроним Гербария и привнесенный хранящемуся в нём сбору номер или акроним Гербария

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

мейское) районов. Кроме того, к *D. pubiflorum* мы относим и образец, собранный П. А. Смирновым (Саратов. г. и у., бл. д. Александровки, на известковых обрывах. 10.08.1885. Смирнов. [MW-0351862]) и определенный им как *D. dictyocarpum* DC. var. *cuneatum* Zing., а также образцы, определенные сборщиками как *D. cuneatum*, собранные в Вольском [SARBG-2218], Хвалынском [SARBG-2216] и Красноармейском [SARBG-2217] районах.

В гербарии SARAT имеются сборы с территории Саратовской обл. двух видов дельфиниума, на которые нет ссылок во флористических сводках (Еленевский и др., 2008, 2009): *D. dictyocarpum*, Екатериновский р-н, 4 км северо-восточнее с. Бутурлинка, вырубка (51 квартал Бакурского лесничества), 9.07.1994, leg. и det. А. Г. Еленевский [SARAT-V-SE-1223] (дубликат этого сбора, но leg. Е. А. Киреев, det. А. Г. Еленевский [SARBG-2219]); *D. elatum*, Екатериновский р-н, окр. р/п Екатериновка, заросли кустарников в дубраве, 14.07.2000, О. В. Павленкович, Т. Б. Решетникова (был определен сборщиками как *D. cuneatum*) [SARAT-V-SE-1215]. Морфологические признаки у первого образца почти полностью соответствуют признакам вида, название которого приведено на этикетке (завязь и плоды обычно голые; пластинки средних и верхних листьев у самого своего основания клиновидно суженные в черешок; их нижние боковые доли обычно в стороны направленные, с широкой выемкой между ними; верхние лепестки-нектарники желтоватые, нижние синеватые или желтоватые, но хотя бы отчасти синеватые; прицветники и прицветнички линейно-шиловидные), т.е. *D. dictyocarpum*, за исключением густого щетинистотопыренного опушения цветоножек, прицветников и прицветничков, а также единичных отстоящих волосков на стебле и внешней стороне чашелистиков (для *D. dictyocarpum* характерны цветоножки и чашелистики снаружи голые, редко с немногими (до 10) волосками). Мы склонны согласиться с данным видовым названием образца. Второй образец имеет хорошо выраженные признаки *D. elatum* (цветоножки и чашелистики снаружи голые, редко с немногими (до 10) волосками; завязь и плоды обычно голые; пластинки всех листьев у основания внезапно переходят в черешок; их нижние боковые доли отклоненные вниз, с узкой выемкой между ними; прицветники и прицветнички линейно-шиловидные; лепестки-нектарники черно-бурые). Однако по каким-то причинам, зная о существовании этих сборов, в частности даже уча-

ствуя в определении одного из них, А. Г. Еленевский с соавт. (2008, 2009) не указывают эти виды для области.

Таким образом, по результатам проведенного нами анализа гербарных сборов из Саратовской обл. установлено, что *D. pubiflorum* распространен по территории Саратовской обл. гораздо шире, чем считалось ранее, а именно – в Красноармейском, Саратовском, Вольском, Хвалынском, Татищевском, Лысогорском, Энгельском (последний – по: Харитонов, Березуцкий, 2008) р-нах. Есть сборы с северо-запада Правобережья области (из Екатериновского р-на) еще двух видов – *D. dictyocarpum* и *D. elatum*. Однако в ходе проведенных нами в 2016 – 2018 гг. обширных полевых исследований в указанных местобитаниях в Екатериновском р-не ни растения *D. dictyocarpum*, ни растения *D. elatum* не были обнаружены. Из всего выше сказанного следует, что *D. elatum* и *D. dictyocarpum* не характерны для флоры Саратовской обл. Их образцы, хранящиеся в SARAT и SARBG, могли быть собраны со вторично натурализовавшихся культурных форм. Вероятно, образец *D. dictyocarpum* к тому же несет следы гибридизации с каким-то другим культивируемым либо дико произрастающим видом, имеющим шерстистое опушение осей соцветия, цветоножек, прицветников, прицветничков и чашелистиков. В таком случае включать *D. dictyocarpum* и *D. elatum* во флору области по этим единственным пока находкам считаем преждевременным, а сами образцы следует отнести к образцам сомнительного происхождения. Весьма вероятно, по тем же соображениям А. Г. Еленевский проигнорировал указанные образцы при написании Конспекта флоры Саратовской области (Еленевский и др., 2008) и Определителя сосудистых растений Саратовской области (Еленевский и др., 2009). В Лысогорском и Саратовском р-нах в настоящее время не были обнаружены и растения *D. pubiflorum*. Также не обнаружен, собиравшийся К. Ю. Гроссом в 1929 г. в окр. Хвалынска *D. duhmborgii*, несмотря на интенсивные флористические исследования, ведущиеся в последнее время в Хвалынском р-не. Присутствие *D. cuneatum* на территории области также оказалось не подтвержденным ни гербарными сборами, ни проведенными флористическими исследованиями (Шилова и др., 2016).

Не меньше противоречий и нестыковок имеет место и при определении гербарных сборов из соседних с Саратовской обл. регионов. Так сборы *Delphinium* из Волгоградской обл. (Опушка дуб. леса в пой-

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

ме р. Иловли в 25 км к юго-з. от г. Камышина. 25.07.1949. П. П. Жудова [MW-0351841]; Сталинградская обл., Камышинский р-н, Терновская лесная дача, 15 км сев. г. Камышина. По склону байрачного леса. 04.07.1950. В. Коренев [MW-0351839]) сборщиками определены как *D. cuneatum*, а впоследствии переопределены как *D. dictyocarpum* (Det. Сагалаев В. А. 22.10.1983). Мы считаем, что эти сборы относятся, скорее всего, к *D. pubiflorum* (Det. Шилова И. В.). Дополнительным основанием для такого заключения служат следующие обстоятельства. Сбор *D. pubiflorum* из Лысогорского р-на, о котором говорилось выше (кустарники в пойме р. Медведицы близ с. Лопуховка, 11.07.1902, С. Петров [MW-0351840]), В. А. Сагалаевым в тот же период (Det. В. Сагалаев, 22.10.1983) отнесен к *D. dictyocarpum* DC. На произрастание именно *D. pubiflorum* в Камышинском р-не указывает М. А. Ткаченко (Tkachenko, 2017) после ревизии гербарного сбора (Добринка. Дубовый лес Добринского лесхоза. Природный парк «Щербаковский, балка Трехвершинный овраг». 11.07.1952. Былова А., Соловьева М.). Тем не менее, в обоих изданиях Красной книги Волгоградской области (2006, 2017), помимо *D. puniceum* и *D. sergii*, приведены именно *D. cuneatum* и *D. dictyocarpum*, но не указан *D. pubiflorum*.

В Красной книге Республики Мордовия (2017) приводится лишь один вид рода – *D. cuneatum* (авторы очерка – Е. В. Письмаркина, Д. С. Лабутин, Н. А. Бармин), хотя сборы *Delphinium* в Гербарии GMU из перечисленных в Красной книге районов, были переопределены одним из авторов очерка, – Е. В. Письмаркиной, – в 2015 г. При этом образцы, отнесенные сборщиками к *D. cuneatum*, она определила как относящиеся к целому ряду видов. Например, одни сборы она переопределила как *D. litwinowii* (Лямбпрский р-н, окр. д. Малая Елховка. Южная опушка нагорной дубравы. 16.08.2005. Leg. Кирюхин И. В., Чугунов Г. Г. Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015; Дубенский р-н, в 1 км севернее с. Николаевка. Остепненный известняковый склон к ручью – притоку р. Чеберчинка. 25.07.2004. Leg. Н. А. Бармин, И. В. Кирюхин, А. В. Демкин. Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015), другие – как *D. elatum* (Старошайговский р-н, В 3,5 км юго-восточнее с. Говорово. По опушке дубравы. 22.05.2007. Leg. Т. Б. Силаева, И. В. Кирюхин, Г. Г. Чугунов. Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015; Лямбирский р-н, В 4-х км западнее с. Александровка. Остепненный кустарниковый склон к р. Пензятка.

28.05.2002. Leg. И. В. Кирюхин. Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015), третьи – как *D. subcuneatum* (Дубенский р-н, 2 км восточнее с. Енгальчево, левобережье р. Лаша. У подножия остепненного карбонатного склона. 23.07.1998. Leg. Н. А. Бармин. Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015).

Для флоры Пензенской области А. А. Солянов (2001) указывает лишь *D. cuneatum*. Однако позднее В. М. Васюков (2004) для области приводит виды *D. cuneatum* Stev. ex DC. s.l. (*D. dumbergii* Huth; *D. litwinovii* Sambuk; *D. rossicum* Litw.; *D. elatum* auct. non L.) и *D. elatum* L., – последний, правда, с пометкой: «Вид приводится по старым сборам для окр. г. Пензы (Спрыгин, 1927)». При этом в Красной книге Пензенской области (2013) для целого ряда р-нов приведен лишь *D. cuneatum*. *D. cuneatum* указан и для памятника природы «Урочище Чердак» из Лунинского р-на (Письмаркина, 2016). Однако при более поздней обработке гербарных сборов образец дельфиниума с холма Чердак (Окр. с. Б. Вьяс, урочище Чердак, известняковые выходы, 2005 г., собр. Т. Разживина [PVB-013728]) Васюков относит к *D. litwinovii*. Нами на данной территории обнаружен также только *D. litwinovii*, а не *D. cuneatum*. К этому же виду – *D. litwinovii* – Васюков относит и еще один свой сбор (Кольшлейский р-н, отделение «Островцовская лесостепь» заповедника «Приволжская лесостепь», днище степной балки. 06.07.1997. Leg., В. Васюков [PVB-015662]).

В. А. Агафонов (2006) для флоры Воронежской области указывает *D. cuneatum*, *D. dumbergii*, *D. litwinovii* (отмечая, что последний вид встречается на исследуемой территории значительно чаще, чем *D. cuneatum*), *D. sergii*, а в Красную книгу Воронежской области (2011) занесены из этого перечня только *D. dumbergii*, *D. litwinovii* и *D. sergii*, но не занесен *D. cuneatum*, хотя дополнительно указан *D. puniceum*.

Не меньше противоречий имеется и в представлениях о встречающихся во флоре Самарской обл. видах рода. Так для большинства р-нов указывается *D. cuneatum* (Саксонов и др. 2008; Саксонов, Сенатор, 2012; Сенатор и др. 2015). Однако при пересмотре гербарных сборов в 2018 г. Васюков оставляет под названием *D. cuneatum* только сборы из Сергиевского (Окр. пос. Серноводск, памятник природы «Серноводский шихан». 11.07.2011. Leg. С. В. Саксонов и др. [PVB-014217]) и Елховского (Окр. с. Зеленогорск, гора Зеленая. 09.07.2011. Leg. С. В. Саксонов и др. [PVB-015547]) р-нов, а сбор из Камышлин-

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

ского р-на (Окр. с. Татарский Байтуган, 54°09'13" с.ш., 52°17'81" в.д. 11.07.2010. Leg. А. И. Иванова, С. А. Сенатор, Н. С. Раков [PVB-012396]) определяет как *D. litwinowii*. Напротив, сборы из окрестностей г. Самара (пос. Красная Глинка, Каменистый склон, 30.06.1927 г., Leg. Д. Литвинов), из Сызранского р-на. (Между дд. Ширяевым (Богоявленским) и Бахиловой, 25.06.1885 г., Leg. S. Korzchinsky), Ставропольского (Жигули, Степь по буераку между урочищами Кочкарная и Каменная Чаша, 26.07.1926 г., Leg. В. Смирнов), Кинельского (У подножия склона каменистого оврага, 53гр, 15 мин с.ш. и 20гр., 20 мин. в.д., 21.07.1926 г., Leg. Л. Н. Десяткин) р-нов, хранящиеся в Гербарии LE и первоначально определенные сборщиками как *Delphinium elatum*, Цвелев переопределил как *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC., а сбор из Ставропольского р-на (Близ посада Мелекес, 1897 г. Leg. С. Григорьев) – как *D. duhmborgii*. Кроме того, для Ставропольского и Сызранского р-нов указано произрастание *D. subcuneatum* (Сенатор и др., 2016) (Сызранский р-н, ЮВ окр. пос. Майоровский, пам. природы «Раменский лесной массив», лесная опушка. 53°15'08" с.ш., 48°18'56" в.д. 12.07.2015. Leg. В. Васюков, А. Иванова, С. Сенатор, Det. В. Васюков). *D. elatum* указан для Красноярского (Иванова, Елкина, 2008) и Нефтегорского (Ильина, 2013) р-нов. Тем не менее, в Красной книге Самарской области (2017) приведен только *D. subcuneatum*.

Для флоры Ульяновской обл. (Раков и др., 2014) указано четыре вида рода: *D. cuneatum*, *D. litwinowii*, *D. pubiflorum* и *D. subcuneatum*. Однако сборы и из этого региона зачастую определялись неоднозначно. Так сбор из Вешкаймского р-на (вост. окр. с. Зимненки, степные склоны с обнажениями мергеля, опушки сосняков, висячее болотце и пойменные луга по ручью Провал. N 54°03', E 46°54', h 160 – 200 м над ур. м., 17.07.2014. Leg. С. В. Саксонов и др. Det. В. Васюков [PBV-022238]) первоначально был определен как *D. cuneatum* (Сенатор и др., 2014), а позже определен Васюковым как *D. litwinowii*. Еще несколько сборов, первоначально также отнесенных к *D. cuneatum*, были позже переопределены Письмаркиной (Det. Е. В. Письмаркина, 06.2015). При этом, сборы с территории Сурского р-на (в 3 км юго-западнее с. Атяшкино, опушка порослевой нагорной дубравы на высоких карбонатных склонах. 16.06.2004. Т. Б. Силаева, Е. В. Львова, Е. В. Письмаркина, А. В. Львов (GMU)) были определены как *D. elatum*, а из Инзенского р-на (Окрестности с. Мал. Шуватово. Степ-

ной известняковый склон. 19.07.2010. Det. Ю. Уторова, А. Потняева, Д. Рыбкин [GMU]) – как *D. subcuneatum*.

В Красную книгу Тамбовской области (2002) занесен только *D. cuneatum*, а в другом научном издании (Определитель..., 2010) для флоры региона приведен только *D. litwinowii*. В Гербарии LE хранится образец из Тамбовского р-на (Гербарий Тамбовской губернии и уезда. Собр. Е. К. Кардо-Сысоевой. Ямская степь, кустарники, близ Тамбова) определенный Цвелевым тоже как *D. litwinowii*.

Все вышеизложенное указывает на то, насколько запутанной оказывается ситуация с определением видовой принадлежности и встречаемости тех или иных таксонов во флоре Саратовской области и прилегающих территорий из-за отсутствия четких морфологических критериев отнесения образцов к тому или иному таксону, присутствия отдельных таксономически значимых признаков разных таксонов у одного образца и неоднозначности представлений о таксономической структуре рода, по крайней мере, в отдельных ее составляющих.

При этом число и численность популяций таксонов рода на этой территории в последние десятилетия, вероятно, катастрофически сокращается. Многие из указанных в литературных источниках или по гербарным сборам популяции в последнее время не обнаруживаются, несмотря на обширные поиски, что указывает на высокую вероятность их элиминации. Эта тенденция особенно сильно выражена на южной границе ареала рода в пределах исследованной территории.

В этой связи крайне необходимо изучение морфологической изменчивости популяций таксонов рода *Delphinium*, произрастающих в пределах Нижнего Поволжья и прилегающих территорий. В задачи такого исследования должно войти: выявление диапазона изменчивости морфологических (прежде всего, считающихся в отечественной флористике видоспецифичными) признаков у растений в популяциях таксонов; уточнение взаимоотношений между таксонами рода *Delphinium* в пределах вышеуказанной территории; определение характера влияния погодно-климатических и экологических факторов на совокупность морфологических признаков, характеризующих тот или иной таксон.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-34-00061).

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Авторы выражают искреннюю благодарность А. П. Серегину, П. Г. Ефимову, Т. Б. Силаевой, В. М. Васюкову, Е. В. Письмаркиной, Е. А. Архиповой за предоставленную возможность работы с фондами гербариев или информацию о гербарных сборах в фондах MW, LE, GMU, PVB, SARAT.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В. А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 2006. 250 с.

Васюков В. М. Растения Пензенской области (конспект флоры): монография. Пенза: Изд-во Пенз. гос. ун-та, 2004. 184 с.

Давидов Д. А. Номенклатурні проблеми, що стосуються деяких видів рослин, занесених до «Червоної книги України» // Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали III Міжнародної наукової конференції. Львів: Інститут екології Карпат, Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного. 2014. С. 27 – 28.

Дідух Я. П., Зиман С. М., Бурда Р. І., Четверних І. С. *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. – дельфіній клиноподібний // Екофлора України. Т. 2. Київ: Фітосоціоцентр, 2004. С. 115 – 116.

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

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов, 2009. 248 с.

Иванова А. В., Елкина Е. М. Представленность флоры Сокского ландшафтного района в гербарии областного историко-краеведческого музея им. П. В. Алабина // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2008. Вып. 6. С. 3 – 45.

Ильина В. Н. Флора Домашкинских вершин (Кинельский и Нефтегорский районы Самарской области) // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2013. Т. 7, № 2. С. 41 – 49.

Камелин Р. В. Особенности видообразования у цветковых растений // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313, № S1. С. 141 – 149.

Красная книга Волгоградской области. Т. 2: Растения и грибы. Волгоград: Комитет охраны природы Администрации Волгоградской области, 2006. 236 с.

Красная книга Волгоградской области. Т. 2: Растения и другие организмы. Воронеж: ООО «Издат-Принт», 2017. 268 с.

Красная книга Воронежской области. Т. 1: Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж: НПО «Модэк», 2011. 472 с.

Красная книга Пензенской области. Т. 1: Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. 299 с.

И. В. Шилова, А. В. Богослов, Т. А. Крицкая, А. С. Кашин

Красная книга Республики Мордовия. Т. 1: Редкие виды растений и грибов. Саранск: Изд-во Мордовского ун-та, 2017. 409 с.

Красная книга Самарской области. Т. 1: Редкие виды растений и грибов. Самара: Самар. гос. обл. акад., 2017. 284 с.

Красная книга Тамбовской области: Растения, лишайники, грибы. Тамбов: Ком. природ. ресурсов по Тамб. обл., 2002. 348 с.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 635 с.

Малютин Н. И. Дельфиниумы. М.: Агропромиздат, 1984. 80 с.

Малютин Н. И. Филогения и систематика рода *Delphinium* L. // Ботанический журнал. 1973. Т. 58, № 12. С. 1710 – 1722.

Определитель сосудистых растений Тамбовской области. Тула: Гриф и К, 2010. 350 с.

Письмаркина Е. В. Материалы к флоре особо охраняемых природных территорий Пензенской области: памятник природы «Урочище Чердак» // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2016. Т. 10, № 3. С. 39 – 45.

Раков Н. С., Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М. Сосудистые растения Ульяновской области. Флора Волжского бассейна. Т. II. Тольятти: Кассандра, 2014. 295 с.

Саксонов С. В., Сенатор С. А. Путеводитель по Самарской флоре (1851–2011). Флора Волжского бассейна. Т. I. Тольятти: Кассандра, 2012. 511 с.

Саксонов С. В., Сенатор С. А., Васюков В. М., Раков Н. С., Силаева Т. Б., Конева Н. В., Иванова А. В., Бобкина Е. М. Новые места нахождения видов, включенных в Красную книгу Самарской области (по результатам мониторинга 2007–2008 гг.) // Самарская Лука. 2008. Т. 17, № 4. С. 846 – 871.

Сенатор С. А., Васюков В. М., Иванова А. В., Новикова Л. А., Саксонов С. В., Силаева Т. Б., Раков Н. С. Флора и растительность центральной части Приволжской возвышенности (по материалам XIII экспедиции-конференции Института экологии Волжского бассейна РАН) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2014. Т. 8, № 4. С. 14 – 85.

Сенатор С. А., Саксонов С. В., Васюков В. М., Раков Н. С., Дронин Г. В., Иванова А. В., Новикова Л. А. XIV Экспедиция-конференция Института экологии Волжского бассейн РАН, посвященная 100-летию Русского ботанического общества. Часть 1. Самарская область // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2016. Т. 25, № 3. С. 53 – 93.

Сенатор С. А., Саксонов С. В., Раков Н. С., Васюков В. М., Иванова А. В., Сидякина Л. В. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. 2015. Т. 9, № 1. С. 32 – 101.

Солянов А. А. Флора Пензенской области. Пенза, 2001. 310 с.

Ткаченко М. А. Некоторые дополнительные сведения о представителях семейства лютиковые (Ranunculaceae) в Красной книге Волгоградской области

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

// Ведение региональных Красных книг: достижения, проблемы и перспективы: сб. матер. III Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Волгоград: Крутон, 2017. С. 131 – 135.

Федоров Н. И. Род *Delphinium* L. на Южном Урале: экология, популяционная структура и биохимические особенности. Уфа: Гилем, 2003. 149 с.

Харитонов А. Н., Березуцкий М. А. О находке дельфиниума пушистоцветкового (*Delphinium pubiflorum* (DC.) Turcz. ex Huth) на территории Саратовской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Матер. III Всерос. науч. конф. Йошкар-Ола; Пуцзино: Марийский гос. ун-т, 2008. С. 216 – 217.

Цвелев Н. Н. О некоторых родах семейства Лютиковых (Ranunculaceae) в Восточной Европе // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 12. С. 112 – 122.

Цвелев Н. Н. Род 10. Живокость – *Delphinium* // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб.: Мир и Самья; Издательство СПХФА, 2001. С. 66 – 74.

Шилова И. В., Петрова Н. А., Ермолаева Н. Н., Кашин А. С., Архитова Е. А. О распространении видов рода *Delphinium* L. (Ranunculaceae) на территории Саратовской области // Ботанический журнал. 2016. Т. 101, № 7. С. 842 – 849.

Grant V. Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press., 1981. 563 p.

Grant V. The plant species in theory and practice // The Species Problem. Washington: Amer. Assoc. Adv. Sci., 1957. P. 39 – 80.

Tutin T. G., Burges N. A., Chater A. O., Edmondson J. R., Heywood V. H., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. Flora Europaea. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae. 2nd edn. New York: Cambridge Univ. Press, 1993. 629 p.

Образец для цитирования:

Шилова И. В., Богослов А. В., Крицкая Т. А., Кашин А. С. О трактовке видовой принадлежности гербарных сборов *Delphinium* (Ranunculaceae) из Нижнего Поволжья и прилегающих территорий // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 73 – 89. DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-73-89.

И. В. Шилова, А. В. Богослов, Т. А. Крицкая, А. С. Кашин

**ON SPECIES IDENTIFICATION
OF *DELPHINIUM* (RANUNCULACEAE) HERBARIUM
SPECIMENS GATHERED IN THE LOWER VOLGA REGION
AND THE ADJACENT TERRITORIES**

I. V. Shilova, A. V. Bogoslov, T. A. Kritskaya, A. S. Kashin

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: kashinas2@yandex.ru*

Received May 20, 2019; Revised June 10, 2019; Accepted June 14, 2019

The article is concerned with the difficulties of species identification of the *Delphinium* (Ranunculaceae) herbarium specimens gathered in the Lower Volga region (Astrakhan, Volgograd and Saratov oblasts) and the adjacent regions (Penza, Samara, Tambov and Ulyanovsk oblasts and the Republic of Mordovia). The specimens from a number of herbaria (MW, LE, SARAT, SARBG, GMU, PVB) are subject to the research. It is revealed that their classification is problematic due to the absence of clear-cut classifying morphological parameters. The situation is further complicated by the occasional presence of taxonomically relevant traits of different taxa in one specimen as well as the disagreements concerning the genus's taxonomic structure. The article also states that the *Delphinium* populations grown in the studied territory have been decreasing dramatically in the last twenty years. The fact that many populations, previously recorded in scientific literature or herbaria, were not detected is most likely indicative of their elimination. The tendency towards extinction is especially prominent on the southern border of the studied genus range. In this view, the article emphasizes the importance of further extensive research into morphological variability of the *Delphinium* populations, grown in the Lower Volga region and the adjacent territories.

Key words: *Delphinium* L., Ranunculaceae, species, populations, taxonomic structure, herbarium specimens, species identification.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-73-89

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out with the financial support of the Russian Foundation for Basic Research (Project No. 18-34-00061).

The authors thank A. P. Seryogin, P. G. Efimov, T. B. Silayeva, V. M. Vasyukov, E. V. Pismarkina, E. A. Arkhipova for the opportunity to work with herbariums or information about herbarium collections in the MW, LE, GMU, PVB, SARAT funds.

REFERENCES

Agafonov V. A. *Steppe, calciphilic, psammophilic and halophilic eco-floristic complexes of the Middle Don basin: their origin and protection*. Voronezh: Izdatel'stvo Voronezhskogo Universiteta, 2006. 250 p. (In Russian).

Davydov D. A. Nomenclature problems concerning certain types of plants included in «Red book of Ukraine». In: *The flora in the Red Book of Ukraine: the realization of the Global Strategy for Plant Conservation: Materials of the 3rd International Congress Conference*. Lviv: Institute of Ecology of the Carpathians; M. G. Kholodny Botanical Institute, 2014. pp. 27 – 28. (In Ukrainian).

Didukh Ya. P., Zyman S. M., Burda R. I., Chetvernykh I. S. *Delphinium cuneatum* Stev. ex DC. – Dolphin wedge-shaped. In: *Ecoflora of the Ukraine. Vol. 2*. Kiev: Phytosociocenter Press, 2004. pp. 115 – 116. (in Ukrainian).

Elenevsky A. G., Bulaniy Yu. I., Radygina V. I. *Handbook of vascular plants of the Saratov region*. Saratov: IP Bazhenov, 2009. 248 p. (In Russian).

Elenevsky A. G., Bulaniy Yu. I., Radygina V. I. *Summary of the flora of the Saratov region*. Saratov: Press Centre “Nauka”, 2008. 232 p. (In Russian).

Fedorov N. I. *Genus Delphinium L. in Southern Ural: ecology, population structure and biochemical peculiarities*. Ufa: Gilem Press, 2003. 149 p. (In Russian).

Grant V. *Plant speciation*. New York: Columbia Univ. Press., 1981. 563 p.

Grant V. The plant species in theory and practice. In: *The Species Problem*. Washington: Amer. Assoc. Adv. Sci., 1957. pp. 39 – 80.

Handbook of vascular plants of the Tambov region. Tula: Grif & K Press, 2010. 350 p. (In Russian).

Ilina V. N. Flora of the Domashky Vershiny (Kinel and Neftegorsk Districts of the Samara Region). *Phytodiversity of Eastern Europe*, 2013, vol. 7, iss. 2, pp. 41 – 49. (In Russian).

Ivanova A. V., Elkina E. M. Representation of the flora of the Soksky landscape region in the herbarium of the Regional Local History Museum. P. V. Alabina. *Phytodiversity of Eastern Europe*, 2008, vol. 6, pp. 3 – 45. (In Russian).

Kamelin R. W. The peculiarities of flowering plants speciation. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 2009, vol. 313, iss. S1, pp. 141 – 149. (In Russian).

Kharitonov A. N., Berezutsky M. A. About the discovery of the delphinium of the fluffy flowering (*Delphinium pubiflorum* (DC.) Turcz. Ex Huth) in the territory of the Saratov region. In: *Principles and methods of biodiversity conservation: Proceedings of the III all-Russian scientific conference*. Yoshkar-Ola; Pushchino: Mari State University, 2008. pp. 216–217. (In Russian).

Malyutin N. I. *Delphiniums*. Moscow: Agropromizdat, 1984. 80 p. (In Russian).

Malyutin N. I. Phylogeny and taxonomy of the genus *Delphinium* L. *Botanicheskii zhurnal*, 1973, vol. 58, iss. 12, pp. 1710 – 1722. (In Russian).

Mayevsky P. F. *Flora of middle zone of the European part of the USSR*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2014. 635 p. (In Russian).

Pis'markina E. V. Materials to the flora of protected areas of penza region: vascular plants of natural monument «Urochishhe Cherdak». *Phytodiversity of Eastern Europe*, 2016, vol. 10, iss. 3, pp. 39 – 45. (In Russian).

Rakov N. S., Saksonov S. V., Senator S. A., Vasyukov V. M. *Flora of the Volga river basin. Vol. 2: Vascular plants of the Ulyanovsk region*. Togliatti: Cassandra Press, 2014. 295 p. (In Russian).

Red book of the Penza region. Vol. 1: Mushrooms, lichens, mosses, vascular plants. 2nd edn. Penza, 2013. 299 p. (In Russian).

Red book of the Republic of Mordovia. Vol. 1: Rare species of plants and fungi. 2nd edn. Saransk: Izdatel'stvo Mordovskogo Universiteta, 2017. 409 p. (In Russian).

Red book of the Samara region. Vol. 1: Rare species of plants and fungi. Samara: Samara State Regional Academy, 2017. 284 p. (In Russian).

Red book of the Tambov region: Plants, lichens, fungi. Tambov: Natural Resources Committee for the Tambov region, 2002. 348 p. (In Russian).

Red book of the Voronezh region. Vol. 1: Plants. Lichens. Mushrooms. Voronezh: Modek, 2011. 472 p. (In Russian).

Red book of Volgograd region. Vol. 2: Plants and mushrooms. Volgograd: Committee for Nature Protection of the Administration of the Volgograd Region, 2006. 236 p. (In Russian).

Red book of Volgograd region. Vol. 2: Plants and other organisms. Voronezh: Izdat-Print, 2017. 268 p. (In Russian).

Saksonov S. V., Senator S. A. *Flora of the Volga river basin. Vol. 1: Guide the Samara flora (1851–2011)*. Togliatti: Cassandra Press, 2012. 511 p. (In Russian).

Saksonov S. V., Senator S. A., Vasyukov V. M., Rakov N. S., Silayeva T. B., Koneva N. V., Ivanova A. V., Bobkina E. M. New locations of the species included in the Red Book of the Samara Region (according to the results of monitoring 2007 – 2008). *Samarskaya Luka*, 2008, vol. 17, iss. 4, pp. 846 – 871. (In Russian).

Senator S. A., Saksonov S. V., Rakov N. S., Vasyukov V. M., Ivanova A. V., Sidiyakina L. V. Vascular plants of Togliatti and its surrounding (Samara region). *Phytodiversity of Eastern Europe*, 2015, vol. 9, iss. 1, pp. 32 – 101. (In Russian).

Senator S. A., Saksonov S. V., Vasyukov V. M., Rakov N. S., Dronin G. V., Ivanova A. V., Novikova L. A. XIVth expedition-conference of the Institute of Ecology of the Volga river basin of Russian Academy of Sciences dedicated to 100th anniversary of the Russian Botanical Society. Part 1. Samara Region. *Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*, 2016, vol. 25, iss. 3, pp. 53 – 93. (In Russian).

Senator S. A., Vasyukov V. M., Ivanova A. V., Novikova L. A., Saksonov S. V., Silayeva T. B., Rakov N. Flora and vegetation of the central part

DELPHINIUM В ГЕРБАРНЫХ СБОРАХ ИЗ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

of the Privolzhskaja upland (based on XIII expedition-conference of Institute of Ecology of Volga basin of the RAS). *Phytodiversity of Eastern Europe*, 2014, vol. 8, iss. 4, pp. 14 – 85. (In Russian).

Shilova I. V., Petrova N. A., Ermolaeva N. N., Kashin A. S., Arkhipova E. A. Distribution of *Delphinium* species (Ranunculaceae) in Saratov region. *Botanicheskii zhurnal*, 2016, vol. 101, iss. 7, pp. 842 – 849. (In Russian).

Solyanov A. A. *Flora of the Penza region*. Penza, 2001. 310 p. (In Russian).

Tkachenko M. A. Some additional information about the representatives of the buttercup family (Ranunculaceae) in the Red book of the Volgograd region. In: *Maintaining regional Red books: achievements, problems and prospects: Proceedings of the III All-Russian scientific-practical conference with international participation*. Volgograd: Kruton Press, 2017. pp. 131 – 135. (In Russian).

Tutin T. G., Burges N. A., Chater A. O., Edmondson J. R., Heywood V. H., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M., Webb D. A. *Flora Europaea. Vol. 1: Psilotaceae to Platanaceae*. 2nd edn. New York: Cambridge Univ. Press, 1993. 629 p.

Tzvelev N. N. About some genera of the family of buttercups (Ranunculaceae) in Eastern Europe. *Botanicheskii zhurnal*, 1996, vol. 81, iss. 12, pp. 112 – 122. (In Russian).

Tzvelev N. N. Rod 10. Genus 10. *Delphinium*. In: *Flora of Eastern Europe*. St. Petersburg, 2001. pp. 66 – 74. (In Russian).

Vasyukov V. M. *Plants of the Penza Region (flora summary): the monograph*. Penza: Izdatel'stvo Penzenskogo Universiteta, 2004. 184 p. (In Russian).

Cite this article as:

Shilova I. V., Bogoslov A. V., Kritskaya T. A., Kashin A. S. On species identification of *Delphinium* (Ranunculaceae) herbarium specimens gathered in the Lower Volga region and the adjacent territories. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 73 – 89. (in Russian).
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-73-89.

УДК 581.93(574.1)

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ ТЕРРИТОРИЙ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА

Г. З. Идрисова ¹, И. В. Сергеева ², Е. Н. Шевченко ²,
А. Л. Пономарева ², Е. В. Гулина ²

¹*Западно-Казахстанский аграрно-технический университет
имени Жангир хана*

Казахстан, 090009, Уральск, ул. Жангир хана, 51

E-mail: kairgalieva_guldana@mail.ru

²*Саратовский государственный аграрный университет
имени Н. И. Вавилова*

Россия, 410012, Саратов, Театральная пл., 1

Поступила в редакцию 27.05.2019 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

В статье приведены результаты анализа галофитной флоры на территориях, примыкающих к родникам Западного Казахстана. Указаны названия видов галофитов для каждого родникового урочища по областям Западного Казахстана. Представлен кластерный анализ по количеству видов растений и галофитов во флоре по отношению к гидрохимическим показателям. Приведен корреляционный анализ количества видов растений и галофитов во флоре по отношению к гидрохимическим показателям родников.

Ключевые слова: галофиты, флора, родниковые урочища, Западный Казахстан, кластерный и корреляционный анализ флоры.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-90-101

Западно-Казахстанская область занимает северо-западную часть Республики Казахстан – зону сухих степей и полупустынь. Эта территория располагается в достаточно сложных гидрогеологических условиях, которые в совокупности с климатическими факторами оказывают существенное воздействие на родниковые воды.

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

Западный Казахстан располагается в пределах Прикаспийского гидрогеологического артезианского бассейна, который разделяется на Западно-Прикаспийский, Восточно-Прикаспийский, Приуральский и Юго-Восточный гидрогеологические районы (Гидрогеология..., 1971). В Западно-Прикаспийском районе, при отсутствии свободного водообмена с нижними горизонтами, большое значение в формировании высокоминерализованных вод и рассолов играют расположенные близко к поверхности соляные купола и их кепроки. В Восточно-Прикаспийском районе этажность размещения водоносных горизонтов становится прерывистой, что повышает стабильность химического состава вод, повышает дебит родников. В пределах Приуральского района присутствуют галогенно-сульфатные отложения, которые практически отсутствуют в Юго-Восточном районе.

Отчетливо проявляется изменение гидрохимического класса родников от гидрокарбонатного и гидрокарбонатно-сульфатного в лесостепи к сульфатно-гидрокарбонатному и сульфатно-хлоридному в северной и южной степи, и хлоридному – в полупустынях и пустынях Прикаспийской низменности и Мангышлака.

Высокая минерализация родниковых вод, повышенное содержание хлоридов, сульфатов и других солей предполагает наличие галофитной флоры на территориях, примыкающих к родникам. Поэтому целью данной работы было выявление видов растений засоленных местообитаний на территориях, примыкающих к родникам Западного Казахстана и установление корреляционной зависимости между количеством галофитов во флоре и гидрохимическими показателями родников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследований являлись 40 родников Мангистауской, Актюбинской, Атырауской и Западно-Казахстанской областей западного региона Республики Казахстан (см. рис. 1):

Актюбинская область

1. Асыл су
2. Ислам булак
3. Маржанбулак верхний
4. Маржанбулак нижний
5. Молдирбулак

6. Катпар (Сарсенбулак)

7. Акшат
8. Суык булак
9. Суык булак 2
10. Булак ауылы
11. Косестек

- | | |
|--------------------------------------|------------------------------|
| 12. Саржансай | 26. В пос. Крутой |
| 13. Жоса | 27. Егиндибулак |
| 14. Жоса 2 | 28. Большая Ичка |
| 15. Родниковка | 29. Январцево |
| 16. Карауыкельды | 30. Айнабулак |
| Атырауская область | 31. Серебрякова |
| 17. Туздыбулак | Мангистауская область |
| 18. Ащыгуздыбулак | 32. Хамза баба |
| 19. Тилепбулак | 33. Каракозайым |
| Западно-казахстанская область | 34. Жумабек булак |
| 20. Таскала 1 | 35. Самал |
| 21. Таскала 3 | 36. Когез |
| 22. Таскала 5 | 37. Оскен |
| 23. Красенькое | 38. Ушаудан |
| 24. Актау | 39. Кара булак |
| 25. У пос. Крутой | 40. Ыстык су |

В течение полевых сезонов 2015 – 2017 гг. была изучена флора территорий родниковых урочищ и собрано около 1000 листов гербария. Изучение флоры проводилось маршрутным методом. Учитывались сосудистые растения, произрастающие в пределах площадей родниковых урочищ (около 900 м²). Сбор и сушка гербарных образцов проводились согласно стандартной методике (Матвеев, 2006).

Установление видовой принадлежности собранных растений осуществлялось по следующим определителям: Каталог растений Западно-Казахстанской области (Дарбаева, Чукалина, 2011), Флора средней полосы Европейской части СССР (Маевский, 1964, 2006), Определитель растений Средней Азии (1968 – 1993). Названия видов приводятся по сводке С. К. Черепанова (1995). В состав галофитной флоры были включены: наземные растения солонцов, солончаков, а также степные и луговые виды, распространенные преимущественно на засоленных почвах.

Отбор проб родниковых вод осуществлялся в соответствии с требованиями нормативного документа ГОСТ 31861-2012 «Вода. Общие требования к отбору проб». Лабораторные исследования проводили на базе научно-исследовательского института биотехнологии и природопользования Западно-Казахстанского аграрно-технического университета имени Жангир хана (Республика Казахстан, Западно-

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

Казахстанская область, г. Уральск) в аккредитованном испытательном центре (действующий аттестат аккредитации № KZ.И.09.0147 от 23.01.2017 г.).

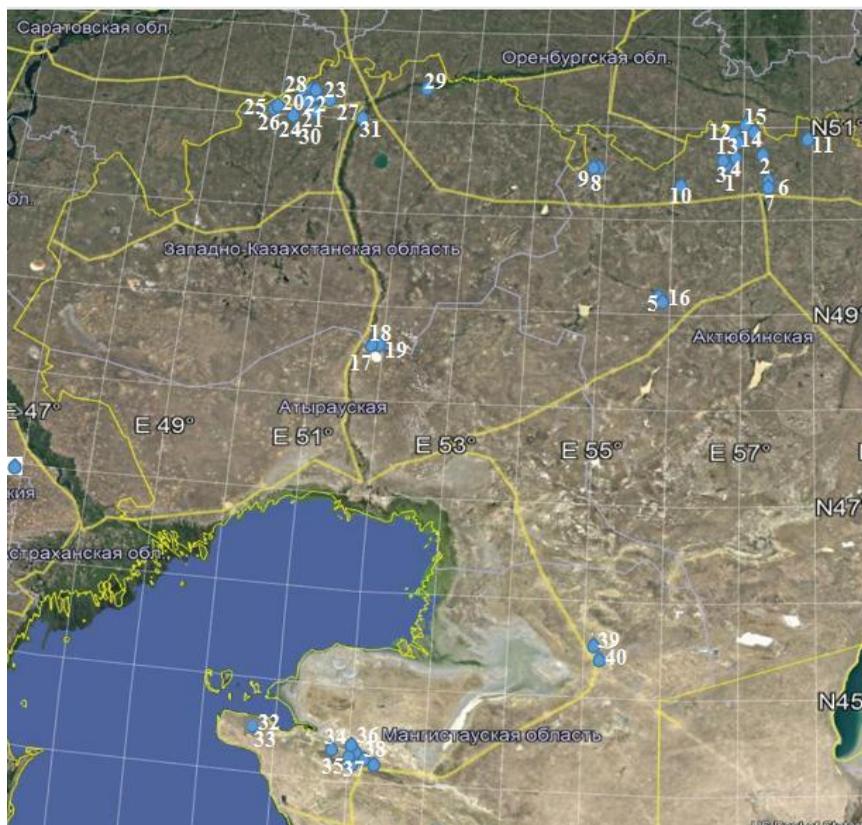


Рис. 1. Карта-схема исследуемых родников Западного Казахстана.
Fig. 1. Map-scheme of the studied springs of Western Kazakhstan.

Активную реакцию воды рН измеряли на приборе рН-метр Seven Easy потенциометрическим методом (ПДФ 14.1:2:3:4.121-97). Концентрацию азотосодержащих веществ (нитраты, нитриты) определяли

спектрофотометром САРУ-50 с использованием ГОСТа 33045-2014 «Вода питьевая. Методы определения минеральных азотсодержащих веществ». Содержание хлоридов и сульфатов определяли по ГОСТу 4245-72 «Вода питьевая. Метод определения содержания хлоридов» и ГОСТу 23268.4-78 «Воды минеральные питьевые лечебные, лечебно-столовые и природные столовые. Метод определения сульфат-ионов».

Визуализация данных выполнена с помощью графического редактора Microsoft Office Excel 2007. Для сравнения изученных флор с помощью коэффициента Жаккара (Kf) проводились расчеты в программе Microsoft Excel с использованием приложения ExStatR (<https://ib.komisc.ru/rus/database/exstatr>).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора территорий, примыкающих к родникам в границах четырех областей Западного Казахстана, насчитывает 252 вида. Из 40 родниковых урочищ, только в 14 были обнаружены галофиты, представленные 22 видами, что составляет 8.73% от общего числа видов (табл. 1).

Проведенный кластерный анализ по числу видов растений и по числу галофитов во флоре по отношению к гидрохимическим показателям (рН; NH_4^+ , мг/л; NO_2^- , мг/л; NO_3^- , мг/л; Cl^- , мг/л; SO_4^{2-} , мг/л; общая минерализация, мг/л) выявил три кластера (рис. 2).

Первый кластер объединил флоры территорий родников № 17 – Туздыбулак (4 галофита: *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Limonium caspium* (Willd.) Gams, *Salicornia europaea* L., *Dodartia orientalis* L.); № 19 – Тилепбулак (6 галофитов: *Artemisia lercheana* Web., *Carex stenophylla* Wahlenb., *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb., *Atriplex cana* C.A. Mey, *Kochia prostrata* (L.) Schrad., *Limonium caspium* (Willd.) Gams); № 18 – Ащыгуздыбулак (7 галофитов: *Anabasis salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Salicornia perennans* Willd., *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst., *Limonium suffruticosum* (L.) O. Kuntze, *Scorzonera parviflora* Jacq., *Atriplex cana* C.A. Mey, *Allium inderiense* Fisch. ex Bunge).

Воды выше указанных родников содержат значительные концентрации хлоридов и сульфатов, существенно превышающие установленные гигиенические нормативы, а также отличаются высокой общей минерализацией. Во флоре территорий данных родников отмечено наибольшее число галофитов.

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

Таблица 1. Число галофитов во флоре родниковых урочищ Западного Казахстана
Table 1. The number of halophytes in the flora of spring areas of West Kazakhstan

№, название родниково- го урочища №, name of a spring areas	Общее число видов во флоре родникового урочища Total number of species in the flora of the spring areas	Число галофи- тов во флоре родникового урочища The number of halophytes in the flora of the spring areas	Доля галофитов от общего числа видов флоры родникового урочища, % Share of halophytes from the total num- ber of species of spring areas flora, %
Актюбинская область / Akto-be region			
№ 1 – Асыл су / Asyl su	32	1	3.13
№ 4 – Маржанбулак (нижний) Marzhanbulak nizhnij	20	1	5.00
№ 7 – Акшат / Akshat	15	1	6.67
№ 10 – Булак ауылы Bulak auuly	23	1	4.35
№ 13 – Жоса / Zhosa	58	1	1.72
Атырауская область / Atyrau region			
№ 17 – Туздыбулак Tuzdybulak	20	4	20.00
№ 18 – Ащыгуздыбулак Ashchytuzdybulak	24	7	29.17
№ 19 – Тилепбулак Tilepbulak	15	6	40.00
Западно-казахстанская область / West Kazakhstan region			
№ 22 – Таскала-5 Taskala 5	3	1	33.33
№ 31 – Серебрякова Serebryakova	10	1	10.00
Мангистауская область / Mangistau region			
№ 32 – Хамза баба Hamza baba	11	1	9.09
№ 33 – Каракозайым Karakozajym	11	3	27.27
№ 39 – Кара булак Kara bulak	8	4	50.00
№ 40 – Ыстык су Ystyk su	3	1	33.33

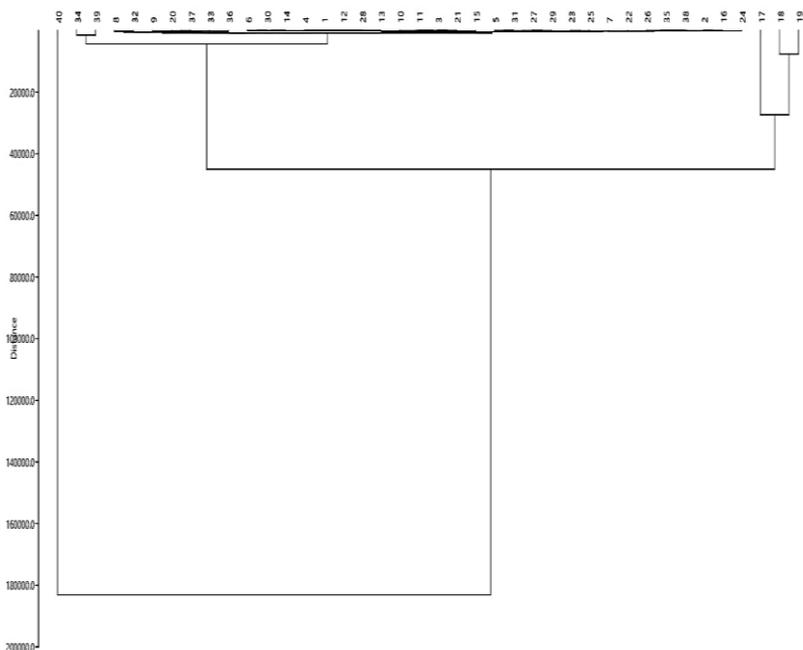


Рис. 2. Дендрограмма по числу видов растений и по числу галофитов во флоре по отношению к гидрохимическим показателям.

Fig. 2. Dendrogram on the number of plant species and the number of halophytes in the flora in relation to hydrochemical parameters.

Второй кластер объединяет все остальные родники (за исключением № 40 – Ыстык су). Он подразделяется на два подкластера. В первом подкластере у большинства родников во флоре отсутствуют галофиты. Во флоре следующих родников присутствует по одному галофиту: № 1 родник Асыл су (*Chenopodium urbicum* L.), № 4 родник Маржанбулак (нижний) (*Atriplex tatarica* L.), № 7 родник Акшат (*Artemisia santonica* L.), № 10 родник Булак ауылы (*Artemisia pauciflora* Web.), № 13 родник Жоса (*Hordeum bogdanii* Wilensky), № 22 родник Таскала-5 (*Chenopodium urbicum* L.), № 31 родник Серебрякова (*Juncus gerardii* Loisel.), № 32 родник Хамза баба (*Artemisia lercheana* Web.), № 34 родник Жумабек булак (*Artemisia lercheana* Web.). Второй подкластер

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

включает два родника: родник № 33 (Каракозайым) во флоре которого отмечено 3 галофита (*Atriplex tatarica* L., *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *Artemisia lerceana* Web.); родник № 39 (Кара булак) во флоре которого – 4 галофита (*Artemisia lerceana* Web., *Climacoptera crassa* (Bieb.) Botsch., *Anabasis salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex Volkens, *Salsola euryphylla* Botsch. – данный вид занесен в Красную Книгу Республики Казахстан (Идрисова и др., 2018).

Отдельно выделен родник № 40 (Ыстык су), так как во флоре этого родника отмечено всего три вида, один из которых галофит (*Anabasis salsa* (C.A. Mey.) Benth. ex Volkens), кроме того гидрохимические показатели по концентрации хлоридов и общей минерализации значительно превышают установленные гигиенические нормативы.

Корреляционный анализ показал, что число видов обратно пропорционально концентрации хлоридов и сульфатов, а число галофитов во флоре увеличивается с общей минерализацией и повышением концентрации хлоридов и сульфатов (табл. 2)

Таблица 2. Ранговые корреляции Спирмена

Table 2. The Spearman's rank correlation

	NS	NH	pH	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	TM
NS		0.279267	0.078200	0.189538	-0.001520	0.187952	-0.389811	-0.413789	-0.303572
NH	0.279267		0.190732	0.338957	0.185573	0.120323	0.384048	0.035648	0.429397
pH	0.078200	0.190732		0.079318	0.374520	0.535848	0.215134	0.203755	0.328828
NH ₄ ⁺	0.189538	0.338957	0.079318		0.443309	0.110893	0.022766	-0.033789	0.094282
NO ₂ ⁻	-0.001520	0.185573	0.374520	0.443309		0.416425	0.236277	0.298210	0.376834
NO ₃ ⁻	0.187952	0.120323	0.535848	0.110893	0.416425		0.084018	0.183951	0.161400
Cl ⁻	-0.389811	0.384048	0.215134	0.022766	0.236277	0.084018		0.577360	0.935685
SO ₄ ²⁻	-0.413789	0.035648	0.203755	-0.033789	0.298210	0.183951	0.577360		0.649374
TM	-0.303572	0.429397	0.328828	0.094282	0.376834	0.161400	0.935685	0.649374	

Примечание. NS – число видов во флоре родниковых урочищ, шт; NH – число галофитов во флоре родниковых урочищ, шт; TM – общая минерализация, мг/л. Концентрации ионов даны в мг/л. Отмеченные корреляции значимые на уровне $p < 0.05000$.

Note. NS – number of species in the flora of spring areas, PCs; NH – number of halophytes in the flora of spring areas, PCs; TM – total mineral., mg/l. Ion concentrations are given in mg/l. The marked correlations are significant at the level of $p < 0.05000$.

ВЫВОДЫ

Таким образом, из 40 родниковых урочищ Западного Казахстана, только в 14 были обнаружены галофиты, представленные 22 видами,

что составляет 8.73 % от общего числа видов.

Кластерный анализ по количеству видов растений и галофитов во флоре по отношению к гидрохимическим показателям выявил три кластера. Первый кластер объединяет родники (Туздыбулак, Тилепбулак, Ащытуздыбулак) воды, которых содержат значительные концентрации хлоридов и сульфатов, существенно превышающие установленные гигиенические нормативы и отличающиеся высокой общей минерализацией. Во флоре территорий данных родников отмечено наибольшее число галофитов.

Второй кластер объединяет 36 родников, у большинства из них во флоре отсутствуют галофиты. Только в десяти родниковых урочищах присутствуют галофиты от 1 до 4 видов.

Третий кластер образует родник № 40 Ыстык су, во флоре которого всего три вида, один из них галофит (*Anabasis salsa* (С.А. Mey.) Benth. ex Volkens), кроме того гидрохимические показатели по концентрации хлоридов и общей минерализации значительно превышают установленные гигиенические нормативы.

Корреляционный анализ показал, что число видов обратно пропорционально концентрации хлоридов и сульфатов, а число галофитов во флоре увеличивается с общей минерализацией и повышением концентрации хлоридов и сульфатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гидрогеология СССР. Т. XXXV: Западный Казахстан. М.: Недра, 1971. 522 с.
- ГОСТ 23268.4-78. Воды минеральные питьевые лечебные, лечебно-столовые и природные столовые. Метод определения сульфат-ионов.
- ГОСТ 31861-2012. Вода. Общие требования к отбору проб.
- ГОСТ 33045-2014. Вода питьевая. Методы определения азотсодержащих веществ.
- ГОСТ 4245-72. Вода питьевая. Метод определения содержания хлоридов.
- Дарбаева Т. Е., Чукалина О. Н. Каталог растений Западно-Казахстанской области. Уральск: ИП Сейтжанова Ж.Д., 2011. 288 с.
- Идрисова Г. З., Сергеева И. В., Шевченко Е. Н., Пономарева А. Л. Редкие и охраняемые виды растений родников Западного Казахстана // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2018. Т. 16, № 2., С. 66 – 71.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 879 с.

Матвеев Н. М. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны): учеб. пособ. Самара: Изд-во Самар. ун-та, 2006. 311 с.

Определитель растений Средней Азии. Т. 1 – 10. Ташкент: Изд-во «Фан» Узбекской ССР, 1968 – 1993.

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

Образец для цитирования:

Иорисова Г. З., Сергеева И. В., Шевченко Е. Н., Пономарева А. Л., Гулина Е. В. Анализ галофитной флоры территорий родниковых урочищ Западного Казахстана // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 90 – 101. DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-90-101.

Г. З. Идрисова, И. В. Сергеева, Е. Н. Шевченко и др.

**ANALYSIS OF THE HALOPHYTIC FLORA
OF THE TERRITORIES OF SPRING AREAS
OF WEST KAZAKHSTAN**

**G. Z. Idrisova¹, I. V. Sergeeva², E. N. Shevchenko²,
A. L. Ponomareva², E. V. Gulina²**

¹ *West Kazakhstan Agrarian Technical University
named Zhangir Khan*

*51 Zhangir Khan Str., Uralsk 090009, Kazakhstan
E-mail: kairgalieva_guldana@mail.ru*

² *N. A. Vavilov Saratov State Agrarian University
1 Teatral'naya pl., Saratov 410012, Russia*

Received May 27, 2019; Revised June 10, 2019; Accepted June 14, 2019

The article presents the results of the analysis of halophytic flora in the areas adjacent to the springs of Western Kazakhstan. The names of halophyte species for each spring tract in the regions of Western Kazakhstan are indicated. Cluster analysis of the number of plant species and halophytes in the flora in relation to hydrochemical parameters is presented. A correlation analysis of the number of plant species and halophytes in the flora in relation to the hydrochemical parameters of springs is presented.

Key words: halophytes, flora, spring tracts, Western Kazakhstan, cluster and correlation analysis of flora.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-90-101

REFERENCES

- Hydrogeology of the USSR. T. XXXV: Western Kazakhstan.* Moscow: Nedra, 1971. 522 p. (in Russian).
GOST 31861-2012. Water. General requirements for sampling. (in Russian).
GOST 33045-2014. Drinking water. Methods for the determination of nitrogen-containing substances. (in Russian).
GOST 4245-72. Drinking water. Method for determination of chloride content. (in Russian).
Darbaeva T. E., Chukalina O. N. *Catalog of plants of the West Kazakhstan region.* Uralsk: IP Seitzhanova Zh. D., 2011. 288 p. (in Russian).
Idrisova G. Z., Sergeeva I. V., Shevchenko E. N., Ponomareva A. L. Rare and Protected Plant Species of Springs in Western Kazakhstan. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 16, iss. 2, pp. 66 – 71 (in Russian).

АНАЛИЗ ГАЛОФИТНОЙ ФЛОРЫ РОДНИКОВЫХ УРОЧИЩ

Mayevsky P. F. *Flora of middle zone of the European part of the USSR*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2014. 635 p. (In Russian).

Mayevsky P. F. *Flora of the middle zone of the European part of the USSR*. Leningrad: Kolos, 1964. 879 p. (In Russian).

Cherepanov S. K. *Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)*. St. Petersburg: Mir i Sem'ya Publ., 1995. 992 p. (in Russian).

Matveev N. M. *Bioecological analysis of flora and vegetation (on the example of the forest-steppe and steppe zones): a tutorial*. Samara: Izdatel'stvo Samarskogo Universiteta, 2006. 311 p. (In Russian).

GOST 23268.4-78. *Mineral water drinking medicinal, medical table and natural table. Method for the determination of sulfate ions*. (in Russian).

Handbook of the plants of the Middle Asia. Vol. 1 – 10. Tashkent: Publishing house “Fan” of the Uzbek SSR, 1968 – 1993. (In Russian).

Cite this article as:

Idrisova G. Z., Sergeeva I. V., Shevchenko E. N., Ponomareva A. L., Gulina E. V. Analysis of the halophytic flora of the territories of spring areas of West Kazakhstan. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 90 – 101. (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-90-101.

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ И ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.5

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ С УЧАСТИЕМ *HEDYSARUM GRANDIFLORUM* PALL. В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

М. В. Лаврентьев

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

Поступила в редакцию 04.05.2019 г.

После доработки 04.06.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

Подробно изучено 23 фитоценоза с участием копеечника крупноцветкового (*Hedysarum grandiflorum* Pall.), находящихся в южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области. Исследование проводилось в 2007 – 2018 гг. Было заложено более 600 учётных площадок. Показано фитоценотическое разнообразие сообществ с участием *H. grandiflorum* в южной части Приволжской возвышенности. Изученные фитоценозы приурочены к сообществам петрофитных и типчаково-ковыльных степей. Выделено три безранговых сообщества. Сообщество *Pimpinella tragiум*–*Hedysarum grandiflorum* порядка *Helictotricho*–*Stipetalia* характеризуется невысоким проективным покрытием, приуроченностью к склонам преимущественно южных экспозиций с большим уклоном, и невысоким видовым разнообразием. Сообщества *Artemisia santonica*–*Hedysarum grandiflorum* и *Festuca valesiaca*–*Hedysarum grandiflorum* предварительно рассматриваются как относящиеся к ценогическому и синтаксономическому экотону между порядками *Festucetalia valesiacaе* и *Helictotricho*–*Stipetalia* и характеризуются тяготением к более ровным участкам рельефа, с меньшей крутизной склонов различной экспозиции и значительным проективным покрытием. Полученные результаты расширяют классические представления о фитоценотической приуроченности *H. grandiflorum* к выходам почвообразующих пород, как облигатного кальцефила. Копеечник крупноцветковый можно встретить и в типчаково-ковыльных степях, хотя в последних данный вид чувствует себя некомфортно.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

Ключевые слова: *Hedysarum grandiflorum*, синтаксономия, петрофитные степи, редкий вид, экотон, растительность, кальцефил.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-102-114

Изученность синтаксономического состава петрофитных степей невелика и охватывает только отдельные аспекты в некоторых регионах. При этом особенно интересной является синтаксономия степей с участием редких и охраняемых видов растений. К таким видам относится копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) – стержнекорневой травянистый многолетник, занесённый в Красные книги Российской Федерации (2008) и Саратовской области (2006) с категорией 3 и статусом редкий вид. Копеечник формирует ценопопуляции на разнообразных карбонатных субстратах: от обнажений мела, мергеля и карбонатных глин до литосолей карбонатных и слабо-развитых дерново-карбонатных почв (Лаврентьев, Болдырев, 2017).

При проведении фитоценологических исследований накапливаются данные о фитоценозах с участием копеечников и влиянии копеечников на эти фитоценозы, но таких исследований немного (Onipchenko et al., 1998, 2009; Митрошенкова, Лысенко, 2003; Akhmetzhanova, 2010; Ямалов и др., 2011, 2012b; Петрова, Ямалов, 2015; Golovanov et al., 2017; Лысенко, Ямалов, 2017), и при этом они охватывают *H. grandiflorum* косвенно, в ходе изучения других видов (Митрошенкова, 2015), в том числе и в районе исследования (Архипова и др., 2017; Лысенко и др., 2017; Сулейманова, 2017), а работы именно по копеечнику крупноцветковому единичны (Аверинова, 2014). Флористический состав фитоценозов с участием данного вида изучался ранее (Лаврентьев, Болдырев, 2016) и дополняет общую картину фитоценологического состава петрофитных степей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись фитоценозы с участием копеечника крупноцветкового, находящиеся в южной части Приволжской возвышенности в административных границах Саратовской области. Исследование проводилось в 2007 – 2018 гг. Было подробно изучено 23 фитоценоза в местообитаниях с различными экологическими условиями, в которых было заложено более 600 учётных площадок (по 25 – 30 в каждом фитоценозе). Для характеристики фитоценозов

использовались стандартные методики с заложением учётных площадок в 1 м² (Работнов, 1978; Матвеев, 2006; Миркин, Наумова, 2012). Площадь каждого геоботанического описания составляла 100 м². Участие видов оценивалось величиной проективного покрытия в процентах на каждой учётной площадке размером в 1 м². Латинские названия растений указаны по сводке С. К. Черепанова (1995) с учётом современных сведений (Флора..., 1974 – 2004; Маевский, 2006, 2014; Еленевский и др., 2009). Для определения видов растений использовались определители высших растений «Флора европейской части СССР» («Флора Восточной Европы») (1974 – 2004), «Флора средней полосы европейской части России» (Маевский, 2006, 2014) и «Определитель сосудистых растений Саратовской области» (Еленевский и др., 2009). Положение фитоценозов в системе единиц флористической классификации (Westhoff, Maarel, 1973, 1978) оценивалось по присутствию диагностических видов (Миркин, Наумова, 2012; Ямалов и др., 2012a; Уникальные памятники природы..., 2014). Номенклатура синтаксонов соответствует «Международному кодексу фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000). В каждом из изученных фитоценозов закладывался полный почвенный разрез и проводилось его морфологическое описание (Болдырев, Пискунов, 2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ состава видов в сообществах с *H. grandiflorum* позволил определить их положение в пространстве синтаксонов степной растительности высших рангов (таблица). Подробные геоботанические описания выделенных сообществ даны в Приложении диссертации (Лаврентьев, 2018).

Петрофитные степи, приуроченные к выходам почвообразующих пород и слаборазвитым литосолям карбонатным, были отнесены к союзу *Helictotricho desertori–Stipion rubentis* Toman 1969 порядка *Helictotricho–Stipetalia* Toman 1969 континентальных степей Поволжья, Урала и Сибири. Диагностические виды – *Echinops ruthenicus*, *Ephedra distachya* и др. Типчаково-ковыльные степи отнесены к переходному союзу *Festucion valesiacaе* Klika 1931/*Helictotricho desertori–Stipion rubentis* Toman 1969 переходного порядка *Festucetalia valesiacaе* Br.-Bl. et Tx. ex Br.-Bl. 1949/*Helictotricho–Stipetalia* Toman 1969 класса *Festuco–Brometea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943. Диагностическими видами являются *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata* и др.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

Таблица. Положение сообществ в системе синтаксонов степной растительности
Table. The position of communities in the syntaxon system of steppe vegetation

Синтаксон Syntaxon	1	2	3
Число описаний Number of descriptions	13	6	4

Д. в. сообщества *Pimpinella tragiум–Hedysarum grandiflorum*

D. t. community *Pimpinella tragiум–Hedysarum grandiflorum*

1	2	3	4
<i>Hedysarum grandiflorum</i>	V	V	IV
<i>Thymus cimicinus</i>	V	.	.
<i>Pimpinella tragiум</i>	V	II	I
<i>Polygala cretacea</i>	V	I	I
<i>Linum uralense</i>	IV	.	.
<i>Asperula exasperata</i>	IV	.	.
<i>Astragalus albicaulis</i>	IV	II	I
<i>Globularia punctata</i>	III	.	.
<i>Helianthemum cretaceum</i>	III	.	.
<i>Scabiosa isetensis</i>	III	I	I
<i>Reseda lutea</i>	III	.	.

Д. в. сообщества *Artemisia santonica–Hedysarum grandiflorum*

D. t. community *Artemisia santonica–Hedysarum grandiflorum*

<i>Artemisia santonica</i>	I	V	I
<i>Centaurea carbonata</i>	III	V	I
<i>Galium octonarium</i>	III	V	I
<i>Allium strictum</i>	II	IV	I

Д. в. сообщества *Festuca valesiaca–Hedysarum grandiflorum*

D. t. community *Festuca valesiaca–Hedysarum grandiflorum*

<i>Poa bulbosa</i>	I	I	IV
<i>Festuca valesiaca</i>	II	II	III
<i>Salvia tesquicola</i>	II	I	III

Д. в. союза *Helictotricho desertori–Stipion rubentis*
и порядка *Helictotricho–Stipetalia*

D. t. union *Helictotricho desertori–Stipion rubentis*
and order *Helictotricho–Stipetalia*

<i>Echinops ruthenicus</i>	II	V	I
<i>Centaurea marschalliana</i>	I	III	I
<i>Ephedra distachya</i>	I	III	I
<i>Alyssum tortuosum</i>	.	III	I
<i>Polygala sibirica</i>	II	.	.

Окончание таблицы
Table

1	2	3	4
Д.в. класса <i>Festuco–Brometea</i> и порядка <i>Festucetalia valesiacaе</i>			
D. t. class <i>Festuco–Brometea</i> and order <i>Festucetalia valesiacaе</i>			
<i>Gypsophila altissima</i>	V	III	I
<i>Festuca valesiaca</i>	IV	V	I
<i>Stipa capillata</i>	IV	II	I
<i>Stipa lessingiana</i>	IV	I	I
<i>Onosma volgensis</i>	IV	III	I
<i>Stipa pennata</i>	III	III	II
<i>Androsace maxima</i>	II	III	III

Примечание: Д. в. – диагностические виды. Римскими цифрами показаны постоянства видов.

Note: D. t. – diagnostic types. Roman numerals indicate the constancy of species.

Сообщества с подобным синтаксономическим положением описывались и ранее (Митрошенкова, Лысенко, 2003; Жирнова и др., 2007; Golovanov et al., 2017; Лысенко, Ямалов, 2017; Лысенко, 2018). Выделено три безранговых сообщества.

Сообщество *Pimpinella tragium–Hedysarum grandiflorum* порядка *Helictotricho–Stipetalia* характеризуется невысоким проективным покрытием (в среднем до 30%), приуроченностью к склонам преимущественно южных экспозиций с большим уклоном (до 65°). Число видов до 37. Доминируют в сообществе *Hedysarum grandiflorum*, *Thymus cimicinus*, *Pimpinella tragium*, *Gypsophila altissima* и *Festuca valesiaca*. Константными видами являются *H. grandiflorum* и *Pimpinella tragium*.

Сообщества *Artemisia santonica–Hedysarum grandiflorum* и *Festuca valesiaca–Hedysarum grandiflorum* предварительно рассматриваются как относящиеся к ценогическому и синтаксономическому экотону между порядками *Festucetalia valesiacaе* и *Helictotricho–Stipetalia* и характеризуются тяготением к более ровным участкам рельефа, с меньшей крутизной склонов различной экспозиции и значительным проективным покрытием (почти до 70%). Доминируют в сообществах *H. grandiflorum*, *Artemisia santonica*, *Festuca valesiaca*, *Stipa capillata* и *H. grandiflorum*, *Festuca valesiaca*, *Galatella villosa* и *Bromopsis riparia*, соответственно. Константными видами являются *H. grandiflorum*, *Artemisia santonica*, *Festuca valesiaca* и *H. grandiflorum*.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

с *Poa bulbosa*, соответственно. Сообщество *Artemisia santonica–Hedysarum grandiflorum* является петрофитным вариантом типчаково-ковыльных степей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описанные сообщества являются близкими по типам растительности, флористическому составу и по особенностям местообитаний, что позволяет рассматривать их флору единой и связывать с *H. grandiflorum*. Изученные фитоценозы приурочены к сообществам петрофитных и типчаково-ковыльных степей порядков *Helictotricho–Stipetalia* и *Festucetalia valesiacaе* класса *Festuco–Brometea* и выделяются в три безранговых сообщества: *Pimpinella tragiум–Hedysarum grandiflorum*, *Artemisia santonica–Hedysarum grandiflorum* и *Festuca valesiaca–Hedysarum grandiflorum*. Чёткое выделение не только чисто петрофитных сообществ, но и экотонных, позволяет говорить о более сложном отношении копеечника крупноцветкового к местообитаниям и возможности поселения его практически в настоящих степях с выраженной нарушенностью. Таким образом, полученные результаты расширяют классические представления о фитоценотической приуроченности *H. grandiflorum* к выходам почвообразующих пород, как облигатного кальцефила. Копеечник крупноцветковый можно встретить и в типчаково-ковыльных степях, хотя в последних данный вид чувствует себя некомфортно.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность д.б.н., проф. А. Р. Ишбирдину (Уфа, БашГУ) за консультацию и ценные указания при обсуждении полученных результатов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверинова Е. А. Сообщества с копеечником крупноцветковым (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) на территории Среднерусской возвышенности // Бюллетень Брянского отделения Русского ботанического общества. 2014. № 1(3). С. 37 – 47.

Архипова Е. А., Болдырев В. А., Лаврентьев М. В., Степанов М. В. К синтаксономическому составу наземной растительности Хвалынского национального парка // Природное наследие России: сб. науч. ст. Международ. науч.

конф., посвящ. 100-летию национального заповедного дела и Году экологии в России. Пенза: Изд-во ПГУ, 2017. С. 108 – 110.

Болдырев В. А., Пискунов В. В. Полевые исследования морфологических признаков почв. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2006. 60 с.

Еленевский А. Г., Буланый Ю. И., Радыгина В. И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов, 2009. 248 с.

Жирнова Т. В., Ямалов С. М., Миркин Б. М. Степи Башкирского государственного природного заповедника: анализ вклада ведущих факторов и синтаксономия // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2007. Т. 112, № 5. С. 36 – 45.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев [и др.]; Сост. Р. В. Камелин [и др.]. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

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

Лаврентьев М. В. Ботанико-экологическая характеристика *Hedysarum grandiflorum* Pall. и фитоценозов с его участием в южной части Приволжской возвышенности: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.01 / Лаврентьев Михаил Васильевич. Саратов, 2018. 197 с.

Лаврентьев М. В., Болдырев В. А. Анализ флористического состава фитоценозов с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, № 1. С. 100 – 107.

Лаврентьев М. В., Болдырев В. А. Характеристика местообитаний и адаптации к ним *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae, Dicotyledones) в южной части Приволжской возвышенности // Поволжский экологический журнал. 2017. № 1. С. 54 – 61. DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-54-61

Лысенко Т. М., Архипова Е. А., Сулейманова Г. Ф. Синтаксономическое разнообразие степной растительности национального парка «Хвалынский»: предварительные итоги // Научные труды Национального парка «Хвалынский». Вып. 9: сб. науч. ст. по матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. Саратов – Хвалынский: Амирит, 2017. С. 30 – 33.

Лысенко Т. М. Новая ассоциация степной растительности из Жигулевских гор // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27, №1. С. 213 – 216.

Лысенко Т. М., Ямалов С. М. Синтаксономия и ординация некоторых типов степей среднего и нижнего Поволжья // Известия Уфимского научного центра Российской академии наук. 2017. № 2. С. 84 – 89.

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2014. 640 с.

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

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012. 488 с.

Митрошенкова А. Е. Растительные сообщества с *Globularia punctata* Lareug. в Самарской области // Самарский научный вестник. 2015. № 2(11). С. 115 – 120.

Митрошенкова А. Е., Лысенко Т. М. Растительный покров Серноводского шихана // Бюллетень Самарская Лука. 2003. № 13. С. 294 – 310.

Петрова М. В., Ямалов С. М. Синтаксономия степных сообществ юга Башкирского Предуралья // Вестник Оренбургского государственного университета. 2015. № 10(185). С. 48 – 54.

Работнов Т. А. Фитоценология. М.: Изд-во Мос. гос. ун-та, 1978. 384 с.

Сулейманова Г. Ф. Динамика сезонного развития растительных сообществ национального парка «Хвалынский» под влиянием погодных условий // Научные труды Национального парка «Хвалынский». Вып. 9: сб. науч. ст. по матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. Саратов–Хвалынк: Амирит, 2017. С. 56 – 64.

Уникальные памятники природы – шиханы Тратау и Юрактау / под ред. А. И. Мелентьева и В. Б. Мартыненко. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2014. 312 с.

Флора европейской части СССР (Флора Восточной Европы) / Под ред. Ан. А. Фёдорова, Н. Н. Цвелёва. Л.; М.; СПб.: Наука, Мир и семья, 1974 – 2004. Т. 1 – 6.

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

Ямалов С. М., Мартыненко В. Б., Абрамова Л. М., Голуб В. Б., Башиева Э. З., Баянов А. В. Прогноз растительных сообществ Республики Башкортостан. Уфа: АН РБ, Гилем, 2012a. 100 с.

Ямалов С. М., Баянов А. В., Мартыненко В. Б., Широких П. С., Мулдашев А. А. Эндемичные ассоциации петрофитных степей палеорифов Южного Урала // Растительность России. 2011. № 19. С. 117 – 126.

Ямалов С. М., Баянов А. В., Мулдашев А. А. Разнообразие степных сообществ Предуралья Республики Башкортостан и вопросы их охраны // Вестник Башкирского университета. 2012b. Т. 17, № 4. С. 1753 – 1757.

Akhmetzhanova A. A. Assessment of phytomass changes in an *Alpine geranium–Hedysarum meadow* after the removal of dominants: the results of a ten-year experiment // Russian Journal of Ecology. 2010. Vol. 41, № 1. P. 38 – 43.

Golovanov Ya. M., Yamalov S. M., Abramova L. M. The steppe communities in urban ecosystems in the South Urals: syntaxonomy and conservations // *Botanica Pacifica: a journal of plant science and conservation*. 2017. Vol. 6, № 1. P. 13 – 21. DOI: 10.17581/bp.2017.06102

Onipchenko V. G., Semenova G. V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // *Journal of Vegetation Science*. 1998. Vol. 9, № 1. P. 27 – 40.

Onipchenko V. G., Blinnikov M. S., Gerasimova M. A., Volkova E. V., Cornelissen J. H. C. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity // *Journal of Vegetation Science*. 2009. Vol. 20, № 4. P. 718 – 727. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01075.x

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // *Journal of Vegetation Science*. 2000. Vol. 11. P. 739 – 768.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach // *Handbook of vegetation sciences*. 1973. Vol. 5. P. 617 – 726.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach // *Classification of plant communities*. Publ. by W. Junk in The Hague, 1978. P. 287 – 399.

Образец для цитирования:

Лаврентьев М. В. Синтаксономическое положение фитоценозов с участием *Hedysarum grandiflorum* Pall. в южной части Приволжской возвышенности // *Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та*. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 102 – 114. DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-102-114.

**SYNTAXONOMIC POSITION OF PHYTOCENOSES
WITH PARTICIPATION OF *HEDYSARUM GRANDIFLORUM* PALL.
IN THE SOUTHERN PART OF VOLGA UPLAND**

M. V. Lavrentiev

N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: mihaillavrentev@yandex.ru

Received May 4, 2019; Revised June 4, 2019; Accepted June 14, 2019

Studied in detail of 23 phytocenoses with the participation of *Hedysarum grandiflorum* Pall., located in the southern part of the Volga Upland in the administrative borders of the Saratov region. The study was conducted in 2007 – 2018. It was laid more than 600 accounting platforms. A phytocenotic diversity of communities with participation of *H. grandiflorum* in the southern part of Volga Upland. The studied phytocenoses are confined to the communities of petrophytic and fescue-feather-grass steppes. Three unranked communities have been identified. Community *Pimpinella tragioides*–*Hedysarum grandiflorum* of the order *Helictotricho*–*Stipetalia* is characterized by low projective cover, confined to the slopes of mainly southern exposures with a large slope, and low species diversity. Communities *Artemisia santonica*–*Hedysarum grandiflorum* and *Festuca valesiaca*–*Hedysarum grandiflorum* are pre-considered as belonging to the cenotic and syntaxonomic ecotone between the orders of *Festucetalia valesiaca* and *Helictotricho*–*Stipetalia* and are characterized by the attraction to a more level terrain, with less steepness of slopes of different exposure and considerable projective cover. The obtained results expand the classical understanding of the phytocenotic timing of *H. grandiflorum* to the outcrops of soil-forming rocks as obligate calciphil. *H. grandiflorum* can also be found in the fescue-feather grass steppes, although in the latter this species feels uncomfortable.

Key words: *Hedysarum grandiflorum*, syntaxonomy, petrophytous steppes, rare species, ecotone, vegetation, calciphile plant.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-102-114

REFERENCES

Akhmetzhanova A. A. Assessment of phytomass changes in an *Alpine geranium*–*Hedysarum meadow* after the removal of dominants: the results of a ten-year experiment. *Russian Journal of Ecology*, 2010, vol. 41, iss. 1, pp. 38 – 43.

Arkhipova E. A., Boldyrev V. A., Lavrentiev M. V., Stepanov M. V. On the syntaxonomic composition of the terrestrial vegetation of the Khvalynsky national park. In: *Natural Heritage of Russia: Collection of scientific articles*. Penza: PGU Publishing House, 2017. pp. 108 – 110. (in Russian).

Averinova E. A. Communities with *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the territory of the Central Russian Upland. *Bulletin of the Bryansk branch of the Russian Botanical Society*, 2014, iss. 1(3), pp. 37 – 47. (in Russian).

Boldyrev V. A., Piskunov V. V. *Field studies of the morphological features of soils*. Saratov: SSU Publ., 2006. 60 p. (in Russian).

Cherepanov S. K. *Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)*. St. Petersburg: Mir I Sem'ya, 1995. 992 p. (in Russian).

Elenevsky A. G., Bulanyi Yu. I., Radygina V. I. *The determinant of vascular plants of the Saratov region*. Saratov: IP Bazhenov, 2009. 248 p.

Flora of the European part of the USSR (Flora of Eastern Europe). Vol. 1 – 6. / An. A. Fedorov, N. N. Tsvelev (Eds). Leningrad – Moscow – St. Petersburg: Nauka Publ., Mir I Sem'ya, 1974 – 2004.

Golovanov Ya. M., Yamalov S. M., Abramova L. M. The steppe communities in urban ecosystems in the South Urals: syntaxonomy and conservations. *Botanica Pacifica: a journal of plant science and conservation*, 2017, vol. 6, iss. 1, pp. 13 – 21. DOI: 10.17581/bp.2017.06102

Lavrentiev M. V. *Botanical and ecological characteristic of Hedysarum grandiflorum* Pall. and phytocenoses with his participation in the southern part of the Volga Upland: dissertation PhD of biological sciences: 03.02.01 / Lavrentiev Mikhail Vasilevich. Saratov, 2018. 197 p. (in Russian).

Lavrentiev M. V., Boldyrev V. A. Analysis of the floristic composition of phytocenoses with participation of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the southern part of the Volga Upland. *Izvestiya of Saratov University. New Series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*, 2016, vol. 16, iss. 1, pp. 100 – 107. (in Russian).

Lavrentiev M. V., Boldyrev V. A. Characteristics of habitats and adaptation to them *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae, Dicotyledones) in the southern part of the Volga Upland. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2017, vol. 1, pp. 54 – 61. DOI: 10.18500/1684-7318-2017-1-54-61 (in Russian).

Lysenko T. M. New Association of Steppe Vegetation from the Zhiguli Mountains. *Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology*, 2018, vol. 27, iss. 1, pp. 213 – 216. (in Russian).

Lysenko T. M., Arkhipova E. A., Suleimanova G. F. Syntaxonomic diversity of the steppe vegetation of the Khvalynsky National Park: preliminary results. In: *Scientific papers of the Khvalynsky National Park. Vol. 9: Collection of scientific articles based on the materials of the IV International Scientific and Practical Conference*. Saratov – Khvalynsk: Amirit, 2017. pp. 30 – 33. (in Russian).

СИНТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИТОЦЕНОЗОВ

Lysenko T. M., Yamalov S. M. Syntaxonomy and ordination of some types of steppes of the middle and lower Volga region. *Izvestiya of the Ufa Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2017, vol. 2, pp. 84 – 89. (in Russian).

Matveev N. M. *Bioecological analysis of flora and vegetation (using the example of a forest-steppe and steppe zone): study guide*. Samara: Samara University Publishing House, 2006. 311 p. (in Russian).

Mayevsky P. F. *Flora of the middle zone of the European part of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2006. 600 p.

Mayevsky P. F. *Flora of the middle zone of the European part of Russia*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2014. 640 p.

Mirkin B. M., Naumova L. G. The current state of the basic concepts of the science of vegetation. Ufa: Gilem, 2012. 488 p. (in Russian).

Mitroschenkova A. E. Plant communities with *Globularia punctata* Lapeyr. in the Samara region. *Samara Scientific Herald*, 2015, vol. 2, iss. 11, pp. 115 – 120. (in Russian).

Mitroschenkova A. E., Lysenko T. M. Plant cover of Sernovodsk Shihan. *Bulletin of Samarskaya Luka*, 2003, vol. 13, pp. 294 – 310. (in Russian).

Onipchenko V. G., Blinnikov M. S., Gerasimova M. A., Volkova E. V., Cornelissen J. H. C. Experimental comparison of competition and facilitation in alpine communities varying in productivity. *Journal of Vegetation Science*, 2009, vol. 20, iss. 4, pp. 718 – 727. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2009.01075.x

Onipchenko V. G., Semenova G. V., van der Maarel E. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus. *Journal of Vegetation Science*, 1998, vol. 9, iss. 1, pp. 27 – 40.

Petrova M. V., Yamalov S. M. Syntaxonomy of steppe communities of the South of the Bashkir Urals. *Bulletin of Orenburg State University*, 2015, vol. 10(185), pp. 48 – 54. (in Russian).

Rabotnov T. A. *Phytocenology*. Moscow: Publishing House of Moscow State University, 1978. 384 p. (in Russian).

Red Book of the Russian Federation (plants and fungi). Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2008. 855 p. (in Russian).

Suleymanova G. F. Dynamics of the seasonal development of plant communities of the Khvalynsky National Park under the influence of weather conditions. In: *Scientific works of the National Park «Khvalynsky»*. Vol. 9: *Collection of scientific articles based on the materials of the IV International Scientific and Practical Conference*. Saratov – Khvalynsk: Amirit, 2017. pp. 56 – 64. (in Russian).

The Red Book of the Saratov Region: Mushrooms. Lichens. Plants. Animals. Saratov: Publishing House of the Saratov Chamber of Commerce and Industry, 2006. 528 p. (in Russian).

Unique monuments of nature – the Shihan of Tratou and of Yuraktau. Ufa: Gilem, 2014. 312 p. (in Russian).

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*, 2000, vol. 11, pp. 739–768.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach. *Handbook of vegetation sciences*, 1973, vol. 5, pp. 617–726.

Westhoff V., Maarel E. The Braun-Blanquet approach. In: R. H. Whittaker (Ed.) *Classification of plant communities*. Publ. by W. Junk in The Hague, 1978, pp. 287–399.

Yamalov S. M., Bayanov A. V., Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Muldashev A. A. Endemic associations of petrophitic steppes of the southern Urals paleorifs. *Vegetation of Russia*, 2011, vol. 19, pp. 117–126. (in Russian).

Yamalov S. M., Bayanov A. V., Muldashev A. A. The diversity of steppe communities in the Ural region of the Republic of Bashkortostan and the issues of their protection. *Bulletin of the Bashkir University*, 2012b, vol. 17, iss. 4, pp. 1753–1757. (in Russian).

Yamalov S. M., Martynenko V. B., Abramova L. M., Golub V. B., Baisheva E. Z., Bayanov A. V. *Prodromus of plant communities of the Republic of Bashkortostan*. Ufa: Gilem, 2012a. 100 p. (in Russian).

Zhirnova T. V., Yamalov S. M., Mirkin B. M. Steppe of the Bashkir State Natural Reserve: analysis of the contribution of leading factors and syntaxonomy. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Department of Biology*, 2007, vol. 112, iss. 5, pp. 36–45. (in Russian).

Cite this article as:

Lavrentiev M. V. Syntaxonomic position of phytocenoses with participation of *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the Southern part of Volga upland. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2–3, pp. 102–114. (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-102-114.

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА, ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

УДК 633.14:[581.823+581.824]+57.013

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ РЖИ

М. Ю. Касаткин, А. М. Каргатова, С. А. Степанов

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

Поступила в редакцию 04.04.2019 г.

После доработки 20.05.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

Цитофотометрическим методом *in vivo* исследовались спектральные характеристики тканей колеоптиля и листа двухсуточных проростков озимой ржи. Оценивалась оптическая плотность осевого пропускания света видимой области спектра паренхимой и тканями проводящих пучков у проростков, выращенных на свету и в полной темноте. Выявлено, что в условиях этиоляции все изученные ткани имели минимальные средние значения оптической плотности в видимой части спектра по сравнению с таковыми при прорастании в условиях освещения. Отмечено, что при выращивании в полной темноте наиболее оптически плотными ткани являлись в синей области спектра. Установлена тканевая специфичность оптических свойств разных анатомических структур. Выявлено, что наибольшее влияние условия выращивания оказывают на оптические свойства клеток проводящего пучка колеоптиля. Делается предположение, что паренхима колеоптиля не является фотоморфогенетически активной на данном этапе онтогенеза. Показано, что действие светового фактора проявляется как в изменении ультраструктуры ткани, что сказывается на их оптической плотности, так и в новообразовании пигментных систем.

Ключевые слова: озимая рожь, колеоптиль, лист, оптические свойства, проводящий пучок.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-115-123

Физиологическая значимость видимой части электромагнитного спектра для растения в современном понимании определяется тем, что свет является как источником энергии, так и самым быстро меняющимся информативным фактором внешней среды (Dietz, 2015; Vignolini, 2016). Считается, что ответная реакция на воздействие света в большинстве случаев определяется оптическими свойствами растительных тканей, зависящими в свою очередь 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 проростков ржи на свету и в условиях этиоляции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского государственного университета им. Н. Г. Чернышевского. Объектом изучения являлись проростки озимой ржи сорта Саратовская 7. 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.

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ РЖИ

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 через 2-е суток с момента начала опыта в средней части колеоптиля и 1-го листа, находящейся ниже 1 см от верхушки органа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали исследования, оптические свойства тканей, представленных в колеоптиле и первом листе, существенно различаются. В частности, в условиях этиоляции проводящий пучок листа имеет наибольшую оптическую плотность равную 4.2. Проводящий пучок колеоптиля занимает промежуточное положение по этому показателю (2.9). Паренхима колеоптиля имеет среднюю оптическую плотность 1.6. Изменение средней оптической плотности по участкам спектра, условно разбитую на синюю (400 – 490 нм), жёлто-зелёную (500 – 590 нм) и красную (600 – 700 нм), показывает различие у изученных тканей. В частности, наибольший вклад в оптическую плотность ткани наблюдается в синей области спектра у проводящих пучков колеоптиля и зародышевого листа (рис. 1). Паренхима колеоптиля имеет примерно одинаковую оптическую плотность на всём протяжении видимого спектра. Небольшие пики поглощения обнаруживаются в синей части спектра в проводящем пучке 1-го листа (420, 440 и 480 нм) и колеоптиля (400 и 470 нм).

В условиях освещения ранжированность изученных тканей по величине оптической плотности сохраняется, однако меняется уровень каждого из соответствующих показателей оптической плотности. Наибольшее значение оптической плотности по-прежнему свойственно проводящему пучку листа – 5.4, тогда как проводящий пучок колеоптиля обнаруживает меньшие значения (3.8). Минимальная оптическая плотность среди изученных тканей принадлежит паренхиме колеоптиля – 2.4.

Выявлено влияние условий освещения во вклад различных областей спектра в общую оптическую плотность ткани (рис. 2). Для проводящего пучка и паренхимы колеоптиля в условиях освещения отмечено практически одинаковое поглощение во всём видимом спектре.

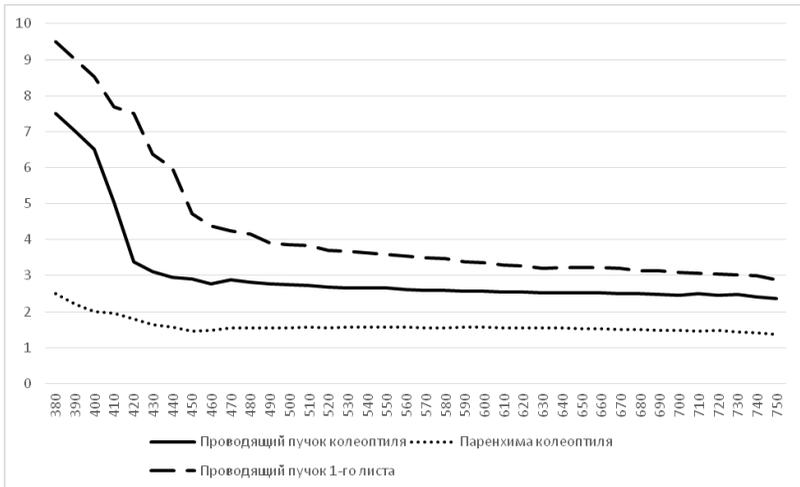


Рис.1. Оптическая плотность тканей проростка в условиях темноты.

Рис.1. The optical density of the tissues of the seedling in dark conditions.

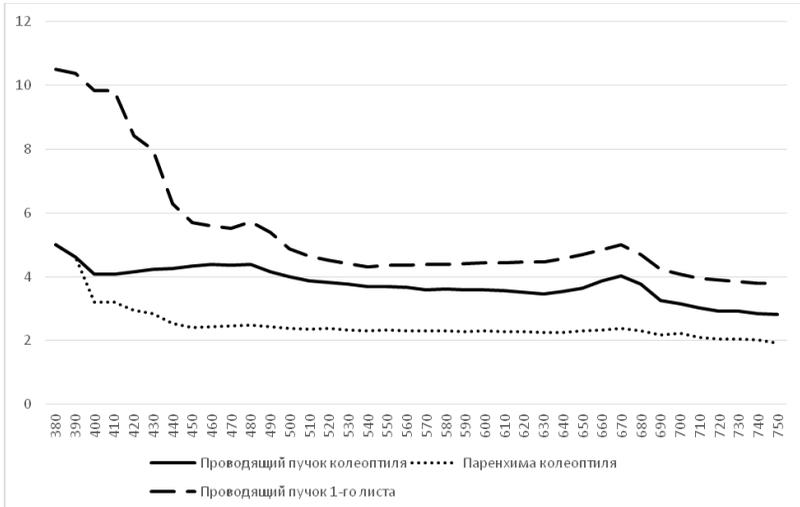


Рис. 2. Оптическая плотность тканей проростка в условиях освещения.

Рис. 2. The optical density of the tissues of the seedling in lighting conditions.

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ РЖИ

Оптическая плотность проводящего пучка листа в синей области в 2 раза выше, чем в остальных областях спектра поглощения. Изучение спектральных характеристик тканей в условиях освещения показывает наличие выраженных областей поглощения в проводящем пучке листа в синем участке спектра при 410 и 480 нм, в красной области присутствует пик при 670 – 680 нм. Это указывает на присутствие пигментов фотосинтетического аппарата и связано с рассеиванием световых лучей из прилегающего мезофилла. Присутствие следов пигментов фотосинтеза отмечено также и в проводящем пучке колеоптиля из-за влияния хлорофиллоносной обкладки.

Изменчивость оптических свойств растительных органов в первую очередь связывают с механизмами адаптации к внешним факторам. Считается, что условия внешней среды могут влиять на состав пигментных систем растительных органов (Физиология..., 2005). Имеются также данные, свидетельствующие о том, что немалый вклад в оптические свойства растительных тканей вносят морфологические и анатомические особенности ультраструктуры клеток (Vogelmann, 1993).

С другой стороны, следует различать два вида адаптации – филогенетическую и онтогенетическую, имеющих разные временные масштабы (Рабинович, 1951). Онтогенетическая адаптация, в свою очередь, может также складываться из процессов разных уровней иерархии – одни онтогенетические приспособления медленны и устойчивы, другие сравнительно быстрые и обратимые. Медленные процессы, как правило, связаны с формированием структуры растительных фитомеров в онтогенезе и определяются, в основном, функционированием генетической подсистемы. Более быстрые процессы формируют динамическое равновесие образования и распада того или иного пигмента.

В то же время, существуют адаптационные механизмы со временем отклика на внешнее воздействие от нескольких секунд до часов (конформационные перестройки пигмент-белковых комплексов, изменение pH внутренней среды определённого компартмента, движение хлоропластов). С учётом выше изложенного, можно предположить, что оптические свойства этиолированных тканей являются филогенетической адаптацией. Данный тип адаптации предоставляет некую базовую совокупность физиологических ответных реакций, на которой надстраиваются процессы онтогенетической адаптации. Действительно, в условиях этиоляции все изученные ткани имели минимальные

средние значения оптической плотности в видимой части спектра по сравнению с таковыми, отмеченными при прорастании в условиях освещения. Полученные данные свидетельствуют о том, что свет повышает оптическую плотность ткани и приводит к появлению новых пигментных систем.

Анализ изменения оптических свойств и характера спектральных кривых растительных тканей позволяет оценить и её физиологическую активность, а также тип основного процесса. Паренхима колеоптиля поглощает свет примерно одинаково на всём видимом участке спектра как в условиях этиоляции, так и при освещении. Различие между вариантами опыта заключается в изменении уровня спектральных кривых, но не их формы. Следовательно, основной вклад в оптические свойства этой ткани вносят цитоморфологические изменения клеток, а не перестройки или новообразование пигментных систем (Vogelmann, 1993). Таким образом, паренхима колеоптиля не является фотоморфогенетически активной на данном этапе онтогенеза.

Проводящий пучок колеоптиля, как и его паренхима, обнаруживает одинаковую оптическую плотность, начиная с 420 нм в условиях этиоляции и при освещении. В отличие от паренхимы колеоптиля, в проводящем пучке этиолированных тканей отмечен участок с высокой оптической плотностью в синей области спектра (380 – 420 нм), который практически пропадает в условиях освещения. Выращивание на свету приводит к новообразованию пигментов фотосинтетического аппарата в клетках обкладки пучка как колеоптиля, так и листа. Необходимо отметить, что общая форма кривой спектральных характеристик проводящего пучка листа не меняется по вариантам опыта – в условиях освещения появляются только небольшие области поглощения при 480 и 680 нм. Таким образом, фотоморфогенетически активными является обкладка проводящих пучков колеоптиля и 1-го листа.

ВЫВОДЫ

1. В условиях этиоляции наиболее оптически плотными в синей области спектра являются ткани проводящих пучков колеоптиля и первого листа.

2. Действие светового фактора на проростки проявляется как в изменении ультраструктуры ткани, что сказывается на их средней оптической плотности, так и в новообразовании пигментных систем.

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ РЖИ

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 эпикотили пшеницы // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2017. Т. 15, вып. 1. С. 50 – 59.

Рабинович Е. Фотосинтез. Том I. М.: Иностранная литература, 1951. 648 с.

Физиология растений / Под ред. Ермакова И. П. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 640 с.

Dietz K.-J. Efficient high light acclimation involves rapid processes at multiple mechanistic levels // Journal of Experimental Botany. 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 // Journal of Plant Physiology. 2005. Vol. 162, № 2. P. 151 – 160.

Vignolini S., Moyroud E., Glover B. J., Steiner U. Analysing photonic structures in plants // Journal of the Royal Society Interface. 2013. Vol. 10. P. 1 – 9.

Vogelmann T. C. Plant tissue optics // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1993. Vol. 44. P. 231 – 251.

Образец для цитирования:

Касаткин М. Ю., Карзатова А. М., Степанов С. А. Спектральные характеристики тканей проростков ржи // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 115 – 123. DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-115-123.

М. Ю. Касаткин, А. М. Каргатова, Степанов С. А.

THE SPECTRAL CHARACTERISTICS OF THE TISSUE SEEDLINGS OF RYE

M. Yu. Kasatkin, A. M. Kargatova, S. A. Stepanov

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: kasatkinmy@info.sgu.ru*

Received April 4, 2019; Revised May 20, 2019; Accepted June 14, 2019

An *in vivo* cytophotometric method was used to study the spectral characteristics of coleoptile tissue and a leaf of two-day seedlings of winter rye. The optical density of axial transmittance of light in the visible region of the spectrum by parenchyma and tissues of conducting beams in seedlings grown in light and in complete darkness was estimated. It was revealed that under conditions of etiolation all the studied tissues had minimal average values of optical density in the visible part of the spectrum as compared to those during germination under illumination conditions. The tissue specificity of the optical properties of different anatomical structures has been established. It was revealed that the growing conditions have the greatest influence on the optical properties of the cells of the conducting coleoptile bundle. It is suggested that the coleoptile parenchyma is not photomorphogenetically active at this stage of ontogenesis. It has been shown that the effect of the light factor is manifested both in a change in the ultrastructure of the tissue, which affects their optical density, and in the new formation of pigment systems.

Key words: winter rye, coleoptile, leaf, optical properties, conducting beam.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-115-123

REFERENCES

- Agroskin L. S., Papayan, G. V. *Cytophotometry. Equipment and methods of analysis of light absorption cells*. Leningrad: Nauka Publ., 1977. 295 p. (in Russian).
- Dietz K.-J. Efficient high light acclimation involves rapid processes at multiple mechanistic levels. *Journal of Experimental Botany*, 2015, vol. 66, iss. 9, pp. 2401 – 2414.
- Kasatkin M. Yu., Stepanov S. A., Strapko M. A. The Influence of etiolation on the spectral characteristics of the tissues of the epicotyl and coleoptile of wheat. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2017. vol. 15, iss. 1, pp. 50 – 59. (in Russian).
- Merzlyak M. N., Solovchenko A. E., Smagin A. I., Gitelson A. A. Apple flavonols during fruit adaptation to solar radiation: spectral features and technique

СПЕКТРАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ТКАНЕЙ ПРОРОСТКОВ РЖИ

for non-destructive assessment. *Journal of Plant Physiology*, 2005, vol. 162, iss. 2, pp. 151 – 160. (in Russian).

Plant physiology. Ed. Ermakov I. P. Moscow: Publishing Center “Academy”, 2005. 640 p.

Rabinovich E. *Photosynthesis. Volume 1*. Moscow: Foreign literature Publ., 1951. 648 p. (in Russian).

Vignolini S., Moyroud E., Glover B. J., Steiner U. Analysing photonic structures in plants. *Journal of the Royal Society Interface*, 2013, vol. 10, pp. 1 – 9.

Vogelmann T. C. Plant tissue optics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, vol. 44, pp. 231 – 251.

Cite this article as:

Kasatkin M. Yu., Kargatova A. M., Stepanov S. A. The spectral characteristics of the tissue seedlings of rye. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 115 – 123. (in Russian).

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-115-123.

УДК 581.144+547.71/.72/.78

**ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ
(ТИО)СЕМИКАРБАЗОНИМИ
2,4-ДИАРИЛБИЦИКЛО[3.3.1]НОН-2-ЕН-9-ОНОВ
НА РОСТ *TRITICUM AESTIVUM* L.**

**В. В. Коробко, Н. В. Пчелинцева, Н. В. Миронова,
Я. Г. Крылатова, Е. С. Жестовская**

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

Поступила в редакцию 12.02.2019 г.

После доработки 10.03.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

Проведено биологическое тестирование синтетических N-производных бициклических кетонов соединений – (тио)семикарбазонов 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов, которые отличаются характером арильных заместителей и N-нуклеофила. Исследуемые соединения получены на кафедре органической и биоорганической химии Института химии Саратовского национального исследовательского государственного университета. Объект исследования – яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 36. Перед культивированием проводили обработку семян испытуемыми растворами. Для оценки физиологической активности соединений использовали сравнительный анализ морфометрических показателей роста корневой системы и побега опытных и контрольных растений. Установлено, что соединения, отличающиеся характером арильных заместителей и N-нуклеофила, оказывают различное действие на рост проростков. Семикарбазон 2, 4-дифенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она в концентрации 10^{-6} М способствует росту корневой системы, повышению показателя корнеобеспеченности и значения корневого индекса проростков относительно контроля. Тиосемикарбазон 2-фенил-4-(4'-метоксифенил)бицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она в концентрациях 10^{-6} и 10^{-12} М стимулирует рост корневой системы и побега, способствует повышению корневого индекса и корнеобеспеченности проростков. Обработка семян раствором тиосемикарбазона 2-(4'-хлорфенил)-4-фенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она в концентрации 10^{-6} М ингибирует рост

ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ НА РОСТ ПШЕНИЦЫ

побега, в концентрации 10^{-12} М побега и корневой системы проростка.

Ключевые слова: регуляторы роста, биотестирование, рост и развитие растений, мягкая пшеница.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-124-132

Предпосевная обработка семян растений регуляторами роста проводится с целью повышения всхожести семян, устойчивости к заболеваниям, ускорения развития, повышения урожайности. Большое разнообразие и высокая биологическая активность органических соединений способствует их широкому использованию в качестве препаратов бактерицидного, фунгицидного, гербицидного действия, росторегулирующего действия (Мельников и др., 1995). Биологическое тестирование в лабораторных условиях является объективным, надежным и относительно быстрым способом оценки физиологической активности веществ (Коробко и др., 2018).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводились в 2018 году на кафедре микробиологии и физиологии растений Саратовского национального исследовательского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского.

Биотестированию подвергнуты (тио)семикарбазоны 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов (рис.1, 4 – 6), отличающиеся характером арильных заместителей и N-нуклеофила, а именно семикарбазон 2,4-дифенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она (СК), тиосемикарбазон 2-(4'-хлорфенил)-4-фенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она (ХТСК) и тиосемикарбазон 2-фенил-4-(4'-метоксифенил)бицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она (МТСК). Исследуемые соединения получены с выходом 70 – 86% при кипячении в абсолютном этаноле с добавлением ацетата натрия или пропанол-2 исходных кетонов с (тио)семикарбазидом (рис. 1) на кафедре органической и биоорганической химии Института химии СГУ (Колеватова, 2009; Жестовская, Крылатова, 2012). Синтезированные N-производные 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов представляют собой бесцветные кристаллические вещества, с высокими температурами плавления хорошо растворимые в этаноле, плохо – в хлороформе и воде. Концентрацию веществ устанавливали по молекулярному весу, в трех характерных для физиологически активных веществ действующих дозах: 10^{-6} М, 10^{-9} М, 10^{-12} М.

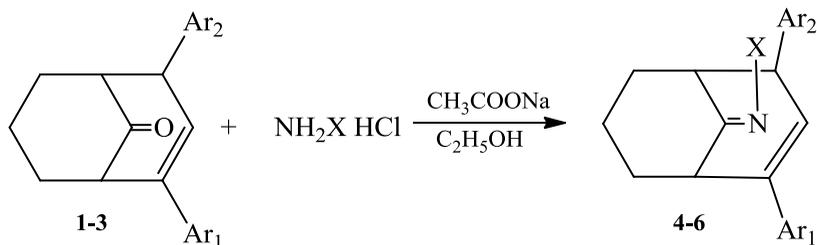


Рис. 1. Получение (тио)семикарбазонов 2,4-диарилбисцикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов: 1, 4 $Ar_1=Ar_2= C_6H_5$, $X=NHC(O)-NH_2$ (СК); 2,5 $Ar_1=4-ClC_6H_4$, $Ar_2= C_6H_5$, $X= NHC(S)-NH_2$ (ХТСК), 3,6 $Ar_1=C_6H_5$, $Ar_2= 4-CH_3OC_6H_4$, $X= NHC(S)-NH_2$ (МТСК).

Fig. 1. Preparation of (thio) semicarbazones 2,4-diaryl bicyclo [3.3.1] non-2-en-9-ones: 1, 4 $Ar_1 = Ar_2 = C_6H_5$, $X = NHC(O)-NH_2$ (SC); 2,5 $Ar_1=4-ClC_6H_4$, $Ar_2= C_6H_5$, $X= NHC(S)-NH_2$ (CTSK), 3,6 $Ar_1=C_6H_5$, $Ar_2= 4-CH_3OC_6H_4$, $X= NHC(S)-NH_2$ (MTSK).

Объектом исследования служили проростки яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Саратовская 36. Использовали неповрежденные, выровненные по размеру семена 2016 года репродукции, с хорошей всхожестью ($\geq 95\%$). Для изучения влияния предварительной обработки посевного материала на развитие растений семена замачивали в испытуемых растворах в течение двух суток, затем культивировали в чашках Петри на дистиллированной воде.

Культивирование проростков осуществлялось в климатостате при температуре $+ 18^\circ C$. На семидневных проростках проводили количественный учет роста и развития: определяли длину корневой системы проростка, длину побега ($n = 20$). По полученным данным рассчитывали показатели корневого индекса. Результаты исследований подвергались статистической обработке в табличном процессоре Excel пакета программ MS Office 2010.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Все испытуемые растворы в концентрации 10^{-6} М оказали в той или иной степени стимулирующее действие на рост корневой системы проростка (таблица). При обработке семян растворами СК и МТСК общая длина корней проростков составила 222 – 225 мм, ХТСК – 212 мм.

ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ НА РОСТ ПШЕНИЦЫ

Наибольшая длина корневой системы характерна проросткам, зерновки которых подвергались предпосевной обработке раствором МТСК в концентрации 10^{-12} М; их длина составила 247 мм, что на 21% выше, чем в контроле.

Таблица. Влияние предпосевной обработки семян на рост корневой системы и побега проростков пшеницы сорта Саратовская 36

Table. The effect of presowing seed treatment on the growth of the root system and the shoot of wheat seedlings of the variety Saratovskaya 36

Варианты Options		Показатели / Indicators		
		корневой индекс, отн.ед. root index, rel. units	длина корней, мм root length, mm	длина побега, мм shoot length, mm
Контроль / Control		1.00	204.0±7.1	54.3±3.7
СК	$C=10^{-6}$ М	1.12	222.2±7.7	52.5±3.0*
	$C=10^{-9}$ М	0.58	103.6±9.8	43.7±2.7
	$C=10^{-12}$ М	1.11	196.8±9.2*	56.4±2.8*
МТСК	$C=10^{-6}$ М	1.16	225.3±10.3	56.8±2.7*
	$C=10^{-9}$ М	0.98*	195.1±7.1*	51.2±3.1*
	$C=10^{-12}$ М	1.16	246.8±13.5	57.5±3.4*
ХТСК	$C=10^{-6}$ М	1.00*	212.0±7.1*	46.2±3.1
	$C=10^{-9}$ М	1.07	195.9±10.4*	54.2±2.8*
	$C=10^{-12}$ М	1.00*	190.1±5.4	49.3±2.9

Примечание: * – различия между контрольными и опытными значениями недостоверны.

Note: * – differences between control and test values are not reliable.

Предпосевная обработка растворами (тио)семикарбазонов кетонов в некоторых концентрациях оказали негативное влияние на рост корневой системы в длину. Такой эффект отмечен при действии СК в концентрации 10^{-9} М (длина корневой системы опытных растений составила 84% от контроля) и ХТСК в концентрации 10^{-12} М (длина корневой системы опытных растений составила 93% от контроля). Длина корневой системы проростка в других вариантах опыта не отличалась или имела не существенные отличия от контрольных значений.

Корневой индекс рассчитывали как среднее значение длины самых длинных корней, отнесенное к аналогичному значению в контроле. Повышению данного показателя роста опытных растений на 11 – 16% способствовала предпосевная обработка растворами СК и МТСК в концен-

трациях 10^{-6} и 10^{-12} М. Негативное действие на данный показатель обнаружено при использовании СК в концентрации 10^{-9} М. Корневой индекс проростков в других вариантах опыта соответствует контрольным значениям или имеет несущественные отличия.

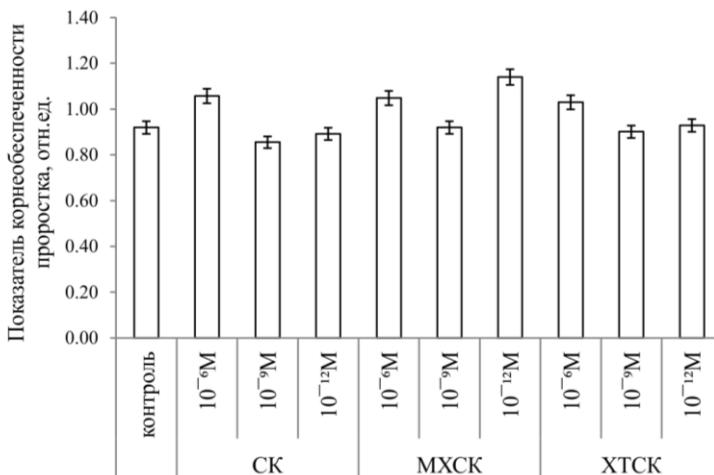


Рис. 2. Влияние предпосевной обработки (тио)семикарбазонами 2,4-диарил-бицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов на показатель корнеобеспеченности проростков: СК – семикарбазон 2,4-дифенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она; ХТСК – тиосемикарбазон 2-(4'-хлорфенил)-4-фенилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она; МТСК – тиосемикарбазон 2-фенил-4-(4'-метоксифенил)бицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-она.

Fig. 2. The effect of preplanting cultivation of (thio)semicarbazone 2,4-diaryl-bicyclo[3.3.1]non-2-en-9-ones on the root-availability index of seedlings: СК – semicarbazone 2,4-diphenylbicyclo[3.3.1] non-2-en-9-one; ХТСК – thiosemicarbazone 2-(4'-chlorophenyl)-4-phenylbicyclo[3.3.1]non-2-en-9-one; МТСК – thiosemicarbazone 2-phenyl-4-(4'-methoxyphenyl)bicyclo[3.3.1]non-2-ene-9-one.

Одним из показателей развития проростка является корнеобеспеченность, как отношение абсолютно сухой массы корневой системы к абсолютно сухой массе побега (Коробко, Стапанов, 2017). Исследование влияния предпосевной обработки семян испытываемыми растворами на корнеобеспеченность проростка показало, что благоприятное

ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ НА РОСТ ПШЕНИЦЫ

действие на данный показатель роста растений оказали растворы ХТСК и СК в концентрации 10^{-6} М: корнеобеспеченность проростков опытных растений составила 1.03 и 1.06 отн.ед соответственно, что на 12 – 15% выше контрольных значений, и растворы МТСК в концентрациях 10^{-6} и 10^{-12} М: корнеобеспеченность проростков составила 1.05 и 1.14, что превышает контроль на 14 и 24% (рис. 2).

Наименьшим значением корнеобеспеченности – 0.86 отн. ед. (93% от контроля) – характеризуются проростки, семена которых перед культивированием были обработаны раствором 10^{-9} М СК. В других вариантах эксперимента показатель корнеобеспеченность опытных растений варьирует в пределах 0.89 – 0.93 отн. едн, что соответствует корнеобеспеченности контрольных растений (0.92 отн. ед.) или статистически от них не отличаются.

Растворы (тио)семикарбазонов кетонов в некоторых концентрациях оказывают влияние на рост надземной части (см. таблицу). Предпосевная обработка семян растворами 10^{-12} М ХТСК приводит к подавлению роста проростка в длину на 9%, а 10^{-9} М СК и 10^{-6} М ХТСК на 15 – 20% по сравнению с контролем. В остальных вариантах опыта влияние испытуемых растворов на рост побега не выявлено или является статистически не достоверным.

ВЫВОДЫ

Проведенное исследование позволяет оценить физиологическую активность (тио)семикарбазонов 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов, отличающихся характером арильных заместителей и N-нуклеофила при использовании их растворов для предпосевной обработки семян. Установлено, что обработка зерновок СК в концентрации 10^{-6} М способствует росту корневой системы, повышению показателя корнеобеспеченности и значения корневого индекса относительно контроля. Менее концентрированные растворы СК подавляют рост корневой системы, при этом корнеобеспеченность растений составляет 93 – 97% от контроля.

Обработка семян перед культивированием растворами МТСК в концентрациях 10^{-6} и 10^{-12} М положительно влияет на рост корневой системы и побега, способствует повышению корневого индекса проростков на 20%, корнеобеспеченности на 14 – 24% относительно контрольных растений.

Предпосевная обработка семян растворами ХТСК ингибирует

рост корневой системы (10^{-12} М) и побега (10^{-6} и 10^{-12} М) в длину или не оказывает на них существенного влияния. При этом показатель корнеобеспеченности и корневой индекс проростков статистических различий с контрольными растениями не имеют; исключение составили растения, полученные из зерновок, обработанных раствором ХТСК в концентрации 10^{-6} М, корнеобеспеченность которых на 12% выше контрольных значений.

Таким образом, следует заключить, что изученные (тио)семикарбазоны 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов, отличающиеся характером арильных заместителей и N-нуклеофила, обладают различной физиологической активностью при обработке семенного материала их растворами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Жестовская Е. С., Крылатова Я. Г. Синтез 2,4-динитрофенилгидразонов и тиосемикарбазонов 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: сб. науч. ст. Вып.14. Саратов, 2012. С. 38 – 39.

Колеватова Я. Г. 2,4-Диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-оны: синтез, строение и некоторые химические превращения: дис. ...канд. хим. наук. Саратов, 2009. 139 с.

Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Самсонова Е. А., Баталин С. Д., Лунёва М. А. Влияние N,O,S-содержащих гетероциклических соединений на рост корневой системы проростков *Triticum aestivum* L. // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия Химия. Биология. Экология. 2018. Т. 18, № 1. С. 45 – 51.

Коробко В. В., Степанов С. А. Влияние температуры на развитие корневой системы проростков твёрдой пшеницы // Вопросы биологии, экологии, химии и методики обучения: сб. науч. ст. Вып. 19. Саратов, 2017. С. 3 – 6.

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

Образец для цитирования:

Коробко В. В., Пчелинцева Н. В., Миронова Н. В., Крылатова Я. Г., Жестовская Е. С. Влияние предпосевной обработки (тио)семикарбазонами 2,4-диарилбицикло[3.3.1]нон-2-ен-9-онов на рост *Triticum aestivum* L. // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 124 – 132.
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-124-132.

ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ОБРАБОТКИ НА РОСТ ПШЕНИЦЫ

**EFFECT OF PREPLANTING CULTIVATION
BY (THIO) SEMICARBAZONES
2,4-DIARYLBICYCLO [3.3.1] NON-2-EN-9-ONES ON GROWTH
OF *TRITICUM AESTIVUM* L.**

**V. V. Korobko, N. V. Pchelintseva, N. V. Mironova,
Ya. G. Krylatova, E. S. Zhestovskaya**

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: v.v.korobko@mail.ru*

Received February 12, 2019; Revised March 10, 2019; Accepted June 14, 2019

Biological testing of synthetic compounds – (thio)semicarbazones 2,4-diaryl-bicyclo[3.3.1]non-2-en-9-ones, differing in the nature of aryl substituents and N-nucleophile, was carried out. The compounds under study were obtained at the Department of Organic and Bioorganic Chemistry of the Institute of Chemistry of the Saratov National Research State University. The object of the study was seedlings of spring soft wheat *Triticum aestivum* L. of the Saratovskaya 36 variety. Before cultivation, seed treatment with test solutions was performed. To assess the physiological activity of the tested compounds, we used a valuable analysis of the morphometric parameters of growth and development of the root system and shoot of the test and control plants. It has been established that compounds, differing in the character of aryl substituents and N-nucleophile, have a different effect on the growth of the aerial part of plants. Semicarbazone 2,4-diphenylbicyclo[3.3.1]non-2-en-9-one at a concentration of 10^{-6} M contributes to the growth of the root system, an increase in the index of root-supply and the root index of seedlings relative to the control. Thiosemicarbazone 2-phenyl-4-(4'-methoxyphenyl) bicyclo[3.3.1] non-2-en-9-one in the concentration of 10^{-6} and 10^{-12} M stimulates the growth of the root system and the shoot, contributes to the increase root index and the index of root-supply. Seed treatment by thiosemicarbazone 2-(4'-chlorophenyl)-4-phenylbicyclo[3.3.1] non-2-en-9-one at a concentration of 10^{-6} M inhibits shoot growth at a concentration of 10^{-12} M shoots and seedling root system.

Key words: growth regulators, biotesting, plant growth and development, soft wheat.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-124-132

REFERENCES

Zhestovskaya E. S., Krylatova Ya. G. Synthesis of 2,4-dinitrophenylhydrazones and thiosemicarbazones 2,4-diaryl-bicyclo[3.3.1] non-2-en-9-ones. *Questions*

В. В. Коробко, Н. В. Пчелинцева, Н. В. Миронова и др.

of biology, ecology, chemistry and teaching methods: Collection of scientific articles, 2012, vol. 14, pp. 38 – 39. (in Russian).

Kolevatova Ya. G. *2,4-Diarylbiocyclo[3.3.1] non-2-en-9-ones: synthesis, structure and some chemical transformations*: dis. ... cand. chemical sciences Saratov, 2009. 139 p. (in Russian).

Korobko V. V., Pchelintseva N. V., Samsonova E. A., Batalin S. D., Luneva M. A. Effect of N, O, S-containing heterocyclic compounds on the growth of the root system of *Triticum aestivum* L. seedlings. *Izvestiya of Saratov University. New series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*, 2018, vol. 18, iss. 1, pp. 45 – 51. (in Russian).

Korobko V. V., Stepanov S. A. The influence of temperature on the development of the root system of durum wheat seedlings. *Questions of biology, ecology, chemistry and methods of learning: Collection of scientific articles*, 2017, vol. 19, pp. 3 – 6. (in Russian).

Melnikov N. N., Novozhilov K. V., Belan S. R. *Pesticides and plant growth regulators*. Directory. Moscow: Khimiya, 1995. 576 p. (in Russian).

Cite this article as:

Korobko V. V., Pchelintseva N. V., Mironova N. V., Krylatova Ya. G., Zhestovskaya E. S. Effect of preplanting cultivation by (thio) semicarbazones 2,4-diarylbiocyclo [3.3.1] non-2-en-9-ones on growth of *Triticum aestivum* L. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 124 – 132. (in Russian).
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-124-132.

УДК 581.823: 674.031.623.234

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

С. А. Степанов

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

Поступила в редакцию 20.04.2019 г.

После доработки 19.05.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

В работе представлен краткий обзор информации о генезисе клеток склеренхимы растений, свидетельствующий о роли листьев и боковой почки в индукции их дифференциации, некоторых фитогормонов, положения клеток в органе. Для анатомических исследований использовали образцы стебля и ствола *Populus nervirubens* Alb. разного возраста – одного и семи лет. В стебле однолетнего побега тополя клетки склеренхимы представлены экстракелярными волокнами и склереидами, расположенными как правило одиночно в коровой паренхиме под феллодермой или же рядом с волокнами. В коре стебля семилетнего побега *P. nervirubens* комплексы клеток мягкого луба чередуются с группами волокон твёрдого луба, которые пересекают клетки лучевой паренхимы флоэмы, часть из которых дифференцируются в волокнистые склереиды различной формы. Между группами волокон твёрдого луба часть клеток паренхимы мягкого луба дифференцируется в склереиды, которые связаны с волокнами. Во внешней части коры некоторые клетки феллодермы и феллемы дифференцируются в склереиды, волокна склеренхимы утрачивают большую часть поровых каналов. Рассматривается модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения, в которой обращается внимание на осевую и радиальную интеграцию клеток и тканей за счёт деятельности апекса побега и камбия, а также значение градиента ауксина и ионов калия. В случае механического давления эластичной пленки на стебель побега *P. nervirubens* и при механическом повреждении стебля изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая регенерационной способностью камбия и феллогена, их производных в отношении прилагаемого воздействия. Отмечена дедифференциация волокон склеренхимы клетками феллодермы и образование склереид в паренхиме каллуса.

Ключевые слова: склеренхима, волокна, склереиды, генезис клеток, феллодерма.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170

В ранее представленной работе по анатомии склеренхимы ствола *Populus nervirubens* Alb. было отмечено явление существенного полиморфизма клеток твёрдого луба и склереид. В некоторых клетках можно было наблюдать морфологически хорошо выраженные части – тело клетки с ядром, длинные и короткие отростки (Степанов, 2017). Особенности инициации и развития клеток склеренхимы, по мнению S. Lev-Yadun (2001, 2010), отчасти напоминает рост аксонов и дендритов животных, способствуя таким образом многообразию их формы (Эсау, 1969).

Принимая во внимание, что генезис клеток склеренхимы в стволе *P. nervirubens* возможен из меристематических тканей, камбия и феллогена, как и из уже дифференцированных клеток, представляло интерес рассмотреть этот процесс как в естественных условиях, так и при экспериментальных воздействиях. Однако прежде следует обратиться к имеющейся информации относительно генезиса клеток склеренхимы у разных видов растений.

Как установлено в большинстве исследований, причём сравнительно давно (Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969), развитие одного из типов клеток склеренхимы, склереид, происходит вне связи с общим ростом органа. Некоторые авторы к признанию такой особенности роста склереид относятся с достаточной долей осторожности. К примеру, А. А. Яценко-Хмелевский (1961) выражается об этом следующим образом: «в ряде случаев склереиды растут совершенно независимо от процессов роста соседних клеток». К. Эсау (1969) говорит об этом же так: «... рост склереид, которые приобретают резко отличную от связанных с ними паренхимных клеток форму, происходит в значительной степени независимо». Эти оговорки – «в ряде случаев», «в значительной степени» – не позволяют говорить о данной особенности склереид с достаточной долей уверенности. Однако, в другом месте своей известной работы «Анатомия растений» К. Эсау (1969) говорит более утвердительно, а именно: «... у некоторых растений рост склереид никак не координирован с ростом других клеток».

Для волокон склеренхимы также помимо роста, который коррелирует с ростом других тканей (согласованный рост), характерен, оче-

видно, и какой-то «независимый» от них тип роста. И для волокон склеренхимы признание независимого, некоррелируемого роста проводится также с оговорками – «по-видимому», «какой-то» (Яценко-Хмелевский, 1961; Александров, 1966; Эзау, 1969).

В отдельных, современных работах наличие независимого, интрузивного роста продемонстрировано достаточно убедительно (Снегирева и др., 2010). Краткий обзор этих данных представлен (Эзау, 1980; Горшкова, 2009). Наличие несогласованного интрузивного роста можно выявить на поперечных срезах стеблей и корней по внешнему виду мелких клеток (растущих кончиков волокон), располагающихся среди более широких, не удлиняющихся частей молодых волокон (Эзау, 1980).

По данным N. Parameswaran (1980) флоэмные волокна и твёрдые (sclerotic) флоэмные волокна обладают способностью к несогласованному (интрузивному) росту, тогда как склереиды не способны к такому типу роста. Интрузивный рост волокон отмечен в работе А. К. Chouse, М. Yunus (1975). Рост волокон в большинстве случаев биполярный, при этом концы волокон остаются неодревесневшими (Teichman, 1989). Иногда наблюдается, когда волокно растёт одним концом (Khan, Khan, 1983). Наличие интрузивного роста у волокон склеренхимы с одного конца отмечено R. Aloni (1976), на обоих концах волокна – в исследованиях А. G. Sangster и D. W. Parry (1981).

Биполярный интрузивный рост обнаружен в онтогенезе нитевидных склереид корня *Syzygium cumini* (L.) Skeeds. Впоследствии рост склереид становится униполярным (Rao, Rao, 1972). Другие типы склереид обнаруживают симпластический (согласованный) рост или комбинации симпластического и интрузивного роста (Rao, 1975).

Таким образом, очевидно, что наличие согласованного (симпластического) и несогласованного (интрузивного) роста определяется типом клеток склеренхимы, их возрастом, положением в теле растения. Причины, вызывающие разрастание склереид и волокон, до настоящего времени известны очень плохо (Яценко-Хмелевский, 1961; Горшкова, 2009; Snegireva et al., 2015). Небольшое число работ позволяет, однако, дать небольшую характеристику причинности такого роста.

Ранее предполагалось (Александров и др., 1951), что от веществ, находящихся в сосудистых элементах, исходят стимулы к образованию склереид. Вещества, обуславливающие дифференциацию склереид и волокон, содержатся в той части сосудистых пучков, где залегает

флözма. R. Aloni (1976) показал возможную роль листьев в индукции дифференциации лубяных волокон, которые регенерировали в его экспериментах с *Coleus blumei* позднее проводящих тканей.

В опытах с горохом наблюдалось, что при удалении верхушки боковой почки волокна не развиваются. На этом основании было сделано заключение (Aloni, Gad Alexander, 1982), что стимулирующее действие оказывает вещество, образующееся в листовом зачатке, которое, однако, как показали эксперименты, не тождественно ИУК, стимулирующей только развитие сосудов ксилемы. В тоже время, некоторые эксперименты показали (Эзау, 1980), что на развитие склереид в листе оказывает влияние уровень ауксина. При высокой концентрации ауксина развитие склереид ускорялось, при низкой концентрации гормона клеточные стенки оставались тонкими и не одревесневали. Обработка гиббереловой кислотой вызывала увеличение длины и диаметра первичных флözмных волокон конопля, джута и кенафа. Изменялся также наклон щелевидных пор, их частота, длина и ширина. Увеличение длины волокон у обработанных гиббереловой кислотой растений сопровождалось удлинением междоузлий. Предполагается, что в развитии склеренхимы большую роль играет её положение, о чём свидетельствует, например, дифференциация склереид вблизи обнаженной поверхности в случае нанесения надрезов на листьях *Camellia* и *Fagraea* (Эзау, 1980).

В ряде работ (Wilbur, Riopel, 1971; Pizzolato, Heimsch, 1975) была прослежена дифференциация склереид *in vitro*. В культуре клеток *Pelargonium hortorum* дифференциация склереидных элементов начиналась через 2 недели при определенной критической массе клеток, причём склереиды были всегда связаны с прилегающей к ним группой мелких клеток, в которых наблюдали накопление крахмала. Распределение склереид при их дифференциации в культуре было не случайным. Максимум их был отмечен в зоне дна конического сосуда, куда помещались клетки предварительно (Wilbur, Riopel, 1971). В каллусе, по данным В. Г. Александрова с соавт. (1951), склереиды являются производными паренхимы, или меристемы, возникшей из этих паренхимных клеток.

Ряд авторов отмечают (Эзау, 1969; Энина, 1972), что начальной стадией образования вторичных лубяных волокон является появление кристаллов оксалата кальция в некоторых клетках лубяной паренхимы.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Одиночные кристаллы в многокамерных волокнах, образующих обкладку вокруг флоэмных волокон, обнаружены в отдельных исследованиях (Савельева, 1972, 1981; Самсонова, 1975). По мнению Н. J. Arnoff (1982), образование подобных кристаллов является одним из механизмов регуляции концентрации кальция. G. Scurfield с соавторами (1973) определили, что у *Populus deltoides* кристаллы представлены также CaCO_3 .

В коре *Acacia senegal* N. Parameswaran, R. Schultze (1974) наблюдали, что вокруг пучков волокон располагаются кристаллоносные клетки, имеющие удлинённую форму и разделённые на несколько камер, в каждой из которых находится также по кристаллу моногидрата оксалата кальция. Ими же отмечено, что клеточные стенки таких кристаллоносных клеток, прилегающие к флоэмным волокнам, утолщены, содержат лигнин и иногда выглядят пластинчатыми. Противоположные клеточные стенки тонкие. Каждый кристалл в такой клетке окружен чехлом, который отделен от плазмалеммы тонким пластинчатым слоем.

Интересный факт выявлен в исследованиях Т. D. Pizzolato и С. Heimsch (1975). У *Pelargonium zonale* растущий кончик протофлоэмного волокна проколол паренхимную клетку с кристаллом и рос дальше внутри клетки. Однако в большинстве случаев во время несогласованного (интрузивного) роста кончики волокон изгибаются или расщепляются и растут дальше, минуя клетку.

В некоторых работах установлено, что формирование клеток склеренхимы может происходить в течение всего онтогенеза или в конце фазы роста органа. J. Bourelly (1971) при изучении *Hibiscus cannabinus* L. наблюдал, что первое волокно в корне начинает дифференцироваться через 260 часов жизни растения, причём больше всего волокон образуется в гипокотиле. У *Monstera deliciosa* трихосклерейды корня быстрее созревали выше зоны растяжения (Hinchee Maud, 1983).

Предполагается, что формирование склерейд представляет собой, по-видимому, непрерывный процесс, что подтверждается, по мнению А. R. Rao и С. K. Rao (1971), одновременным присутствием в корнях *Gnetum ula* Brongn склерейд, находящихся на разных стадиях развития – от инициалей до зрелых склерейд. У *Camellia petioles* наблюдалось (Boyd et al., 1982), что инициали склерейд отличались от соседних клеток крупными, центрально расположенными ядрами и имели густую цитоплазму с множеством клеточных органелл – митохондрий, ЭПР,

телец Гольджи и рибосом. По мере роста в склереидах уменьшалось число пластид, очертания ядра становились волнистыми.

F. Hauptly (1971) при изучении дифференциации склереид в плодах *Pyrus communis* наблюдал через две недели после цветения во внутренней паренхиме коры плода наличие небольших группы клеток с более толстыми стенками и большими размерами, чем окружающие клетки. По мере развития плодов будущие склереиды росли быстрее обычных клеток паренхимы. В стенках формирующихся склереид образовывались более 20 поровых каналов, после чего клеточная стенка вскоре одревесневала. Во внутренней части коры группы склереид увеличивались за счёт прилегающих клеток паренхимы. При развитии склереид в формирующихся плодах *Pyrus communis* в них наблюдалась сильная активность β -глюкозидазы и кислых фосфатаз. Характерно, что в молодых склереидах *Larix decidue* Mill. также отмечена активность β -глюкозидазы и пероксидазы (Орт, 1982).

У *Coleus*, имеющего у основания апекса в угловых секторах стебля по 5 – 6 тяжей прокамбия, дифференциация волокон происходила от края прокамбия к центру. Волокна вначале отличаются от клеток паренхимы только большей длиной. Рост волокон в длину и толщину вызывало облитерацию других элементов первичной флоэмы. Ядро волокон делится несколько раз, иногда с цитокинезом и образованием первичной перегородки. Волокна по мере развития сливаются в более крупные группы, раздавливая разделяющие их клетки. Выявлено, что во вторичной ксилеме волокна созревают скорее, чем в протофлоэме. Вторичное утолщение оболочки волокна начинается со второй клетки от камбия (Pizzolato, Heimsch, 1975).

В некоторых исследованиях показано (Juniper et al., 1981), что формирование клеточной стенки происходит параллельно с удлинением клетки. После прекращения роста клетки вокруг первичной клеточной стенки появляется ещё три слоя – вторичная клеточная стенка. Вторичное утолщение распространяется от средней части клетки по направлению к концам и завершается после прекращения её роста (Эзау, 1980). А. J. Mia (1985) также обнаружено, что на ранних этапах развития в склереидах узла стебля *Rauwolfia serpentina* имеется малое число слоев вторичной оболочки, затем число слоев и общая толщина стенок возрастает. Отмечено, что пока волокно растёт, в его цитоплаз-

ме обнаруживается вращательное движение, что связано, по некоторым данным (Эзау, 1980), с межклеточным транспортом веществ.

В работе R. Aloni (1976) по изучению регенерации флоэмных волокон вокруг раны было установлено, что волокна регенерируются в беспорядке, не образуя вначале правильного тяжа. По данным A. Rodriguez с соавт. (1986) в четырехнедельных побегах лещины (*Corylus avellana* L.) наблюдается прерывистая склеренхима, в однолетних – непрерывная, а уже в двулетних она имеет крупные сильно лигнифицированные кольца. Склеренхима молодых побегов лещины состояла преимущественно из пучков волокон без склереид, но уже в двулетних отмечались преимущественно склереиды, которые в некоторых случаях соединяясь, образовывали блоки.

У некоторых видов рода *Pinus* первичная кора почти не содержит склереид. У пихт в коре склереиды появляются на более поздних этапах онтогенеза. Лишь единичные склереиды встречаются в коре однолетнего возраста, большей частью они обнаруживаются в двулетних побегах и с этого времени количество их длительное время увеличивается (Еремин, 1978).

У березы клетки склеренхимы в первый год функционирования флоэмы не образуются. Они формируются на 2 – 3 год и в последующем уже и в непроводящем лубе в результате удлинения клеток лубяной паренхимы, а затем сильного утолщения и одревеснения их оболочек. У молодых деревьев до 10 лет волокнистые склереиды более мелкие и длинные, напоминающие волокна и располагаются более или менее разобщенными группами. У деревьев старше 10 лет склереиды представлены главным образом одним из типов – каменистыми клетками (Косиченко и др., 1980). В коре трехлетних ветвей акации белой наблюдались лишь отдельные группы склереид, а в пятилетних – группы склереид больших размеров (Савельева, 1981).

По сравнению с побегами в корнях склерификация начинается обычно на 1 – 2 года позднее. С возрастом число волокон в проводящей флоэме корней древесных пород растений уменьшалось, и в проводящей флоэме двенадцатилетнего корня можно было наблюдать только единичные волокна (Савельева, 1972).

При изучении коры молодых корней белой акации Т. Е. Савельевой (1981) отмечено, что формирование флоэмных волокон происходит ежегодно, однако общая площадь групп флоэмных волокон, как

и в однолетнем побеге акации, составляет около 40% площади всей коры. I. Hitoschi (1981) наблюдал у *Larix leptolepis* Gonf., что в годичном приросте флоэмы предыдущего года процесс дифференциации волокон склеренхимы начинается с мая, о чём свидетельствует увеличение ядра и всей клетки, вследствие чего соседние ситовидные клетки сдавливаются. Затем начинается интенсивное утолщение и лигнификация клеточной стенки.

При изучении коры *Abies alba* Mill. обнаружено, что склереиды, разделяющие первичную кору и вторичную флоэму, начинают формироваться у трехлетних сеянцев и этот процесс продолжается 4 – 6 лет. Отмечен интересный факт, в частности, при дифференциации внутренних слоев перидермы в коре ствола *A. alba* склереиды предварительно энзиматически разрушались (Golinowski, 1971).

Наблюдениями ряда авторов (Peraira, 1976; Narche, 1984) в листьях установлена иная закономерность развития склеренхимы. В листьях, как правило, склереиды развиваются к концу фазы роста листьев, а волокна дифференцируются первыми на абаксиальной стороне листа. Инициали склереид отличались увеличенными удлинёнными ядрами с хорошо различимым ядрышком.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования различных видов тополей и их гибридов являются актуальными в разных странах мира (Царев, 1985). Считается, что они являются удобной модельной системой формы жизни растений (Jansson, Douglas, 2007). Для разных видов тополей характерен длительный рост в течение вегетационного периода, более интенсивный фотосинтез, высокая активность образовательных тканей по сравнению с другими видами деревьев. Эти, как и другие особенности тополей, предопределили, что из древесных растений одним из первых был секвенирован геном одного из видов, *Populus trichocarpa* (Зеленин, 2003; Кулуев и др., 2013). Среди других видов тополей *P. nerrubens*, являясь гибридом между канадским и волосистоплодным видами тополей, отличается наибольшей энергией роста (Редько, 1975; Черепанов, 1995).

Для анатомических исследований использовали образцы стебля и ствола *P. nerrubens*, произрастающего на территории Ботанического сада Саратовского университета, разного возраста: одного и семи лет. С целью определения влияния механического давления на актив-

ность латеральных меристем (камбия и феллогена) и дифференциацию других тканей на стебель побега однолетнего возраста *P. nervirubens* накладывалось эластичное кольцо из нескольких слоев полиэтиленовой пленки. Данный метод, в отличие от используемого ранее в работе С. I. Brown и К. Sax (1962), позволяет избежать нарушения целостности стебля. Оценка влияния механических разрушений коры стебля на последующую регенерацию клеток и тканей осуществлялась на однолетних образцах, взятых через 30 – 45 дней после выпадения града. Для фиксации объектов, взятых в марте, мае и июле 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 по методике, описанной ранее (Дженсен, 1965; Степанов, 2016). Срезы окрашивались красителями альциановым синим и гематоксилином Гейденгайна, широко используемым для получения обзорной гистологической окраски различных тканей и выявления внутриклеточных структур (Дженсен, 1965; Прокопьев, Прокопьева, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось ранее (Степанов, 2016), для *P. nervirubens* характерна типичная для древесного двудольного растения организация стебля побега, где можно наблюдать участки сердцевины, ксилемы и коры. В стебле однолетнего побега тополя типичные клетки склеренхимы, т. е. с хорошо выраженными клеточными стенками, представлены экстраксиллярными волокнами (твердый луб) и склереидами, расположенными как правило одиночно в коровой паренхиме под феллодермой (рис. 1), или же рядом с волокнами (рис. 2).

Для склереид, завершивших дифференциацию, характерно наличие толстой многослойной клеточной стенки с хорошо выраженными поровыми каналами, цитоплазмы с ядром. Рядом с ними, как правило, располагаются двухкамерные клетки паренхимы с заключенными в них кристаллами (рис. 3).

Волокна склеренхимы представлены в коровой части поперечного среза стебля в виде группы клеток, образующих два прерывистых круга. Одна группа волокон расположена ближе к камбию и возникла, вследствие этого, очевидно позднее другой группы волокон, обращенных к феллодерме.

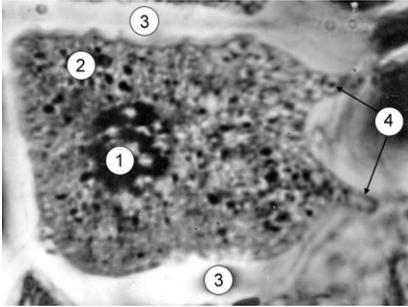


Рис. 1. Дифференциация склереиды из клетки коровой паренхимы стебля *Populus nervirubens*: 1 – ядро, 2 – цитоплазма, 3 – клеточная стенка, 4 – апикальные отростки клетки (увеличение $\times 900$).

Fig. 1. Scleroid differentiation from the cow parenchyma stem cell *Populus nervirubens*: 1 – nucleus, 2 – cytoplasm, 3 – cell wall, 4 – apical processes of the cell (scale $\times 900$).

цитоплазмы. На расстоянии 5 – 6 клеток от зоны камбия может наблюдаться возрастание числа клеток по обе стороны от радиальной оси стебля, что способствует увеличению их доли от объема коры (рис. 4, 5). На продольных срезах стебля *P. nervirubens* в зоне флоэмы отмечено, что клетки лучевой паренхимы расположены перпендикулярно волокон склеренхимы (рис. 6), а также клеток паренхимы флоэмы разной формы (паренхимной и прозенхимной), расположенных вдоль ситовидных трубок (рис. 7).

Производными лучевого камбия в сторону ксилемы, как можно наблюдать на рис. 2, являются клетки лучевой паренхимы ксилемы, которые в совокупности с клетками лучевой паренхимы флоэмы образуют целостный комплекс, обеспечивающий транспорт метаболитов поперёк продольной оси стебля. Лучевая паренхима *P. nervirubens* является однорядной (рис. 8) и гетероцеллюлярной, т. к. можно выделить два типа клеток – лежащих, ориентированных радиально (рис. 9), и стоячих, ориентированных вертикально (рис. 10).

Клетки флоэмы, а именно ситовидные трубки, клетки-спутники, паренхимные клетки разной формы (прозенхимной и паренхимной), образуют в совокупности комплекс клеток мягкого луба. Он агрегируется между камбием и волокнами склеренхимы первого, ближнего круга, а также между камбием и волокнами второго круга (рис. 2).

Клетки лучевой паренхимы флоэмы, производные лучевого камбия, наиболее развиты в зоне между камбием и вторым, более удаленным, кругом волокон склеренхимы (рис. 2, 4). Для них характерно наличие ядер с ядрышками, хорошо выраженной зернистой

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Выявлено, что волокна ксилемы могут иметь разное число апикальных концов, но не менее двух, рост которых, очевидно, является интрузивным. Для них, так же как и для лучевой паренхимы ксилемы, характерно наличие пор, число которых, однако, меньше (см. рис. 8).

На поперечных срезах стебля семилетнего побега *P. nervirubens* можно наблюдать, что комплексы клеток мягкого луба чередуются с группами волокон склеренхимы (твёрдый луб). Число волокон в группах может быть различным, так же как и диаметр клеток (рис. 11). Группы волокон пересекают клетки лучевой паренхимы флоэмы, некоторые из которых дифференцируются в волокнистые склереиды различной формы (рис. 12), что ранее было отмечено при описании полиморфизма клеток склеренхимы (Степанов, 2018).

Между группами волокон твёрдого луба часть клеток паренхимы мягкого луба дифференцируется в склереиды, которые граничат непосредственно с волокнами. Склереиды агрегируются по мере удаления от камбия во все большие

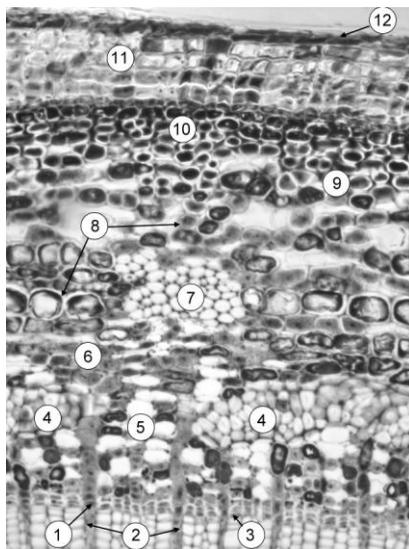


Рис. 2. Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 – лучевой камбий, 2 – лучевая паренхима ксилемы, 3 – веретеновидный камбий, 4 – твердый луб, ближний к камбию; 5 – мягкий луб, 6 – лучевая паренхима флоэмы, 7 – твердый луб, удаленный от камбия, 8 – клетки коровой паренхимы, 9 – колленхима, 10 – феллодерма, 11 – феллема, 12 – эпидермис (увеличение $\times 400$).

Fig. 2. Cross-section of the stem of the annual shoot *P. nervirubens*: 1 – ray cambium, 2 – beam parenchyma xylem, 3 – spindle-shaped cambium, 4 – solid bast, near to cambium, 5 – soft bast, 6 – beam parenchyma phloem, 7 – solid bast, remote from cambium, 8 – cow parenchyma cells, 9 – collenchyma, 10 – phellogen, 11 – phellem, 12 – epidermis (scale $\times 400$).

комплексы клеток, отличающихся значительным разнообразием по форме. Вокруг групп волокон и комплексов склереид дифференцируются клетки кристаллоносной паренхимы, что ранее также было отмечено (Степанов, 2018)

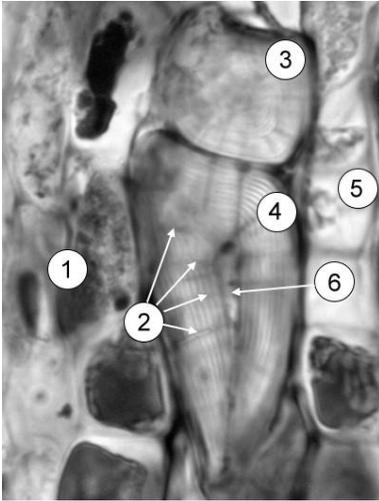


Рис. 3. Склереиды в коровой части стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 – паренхимные клетки коры, 2 – поровые каналы, 3 – клеточная стенка, 4 – слоистость клеточной стенки, 5 – паренхима с кристаллами, 6 – цитоплазма клетки (увеличение $\times 500$).

Fig. 3. Scleroids in the cow part of the stem of the annual shoot *P. nervirubens*: 1 – parenchymal cells of the cortex, 2 – pore channels, 3 – cell wall, 4 – cell wall stratification, 5 – parenchyma with crystals, 6 – cytoplasm of the cell (scale $\times 500$).

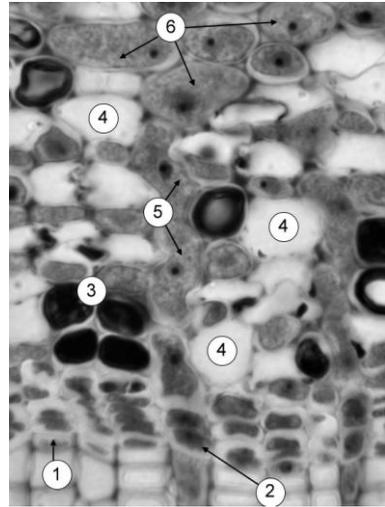


Рис. 4. Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне мягкого луба коры: 1 – веретеновидный камбий, 2 – лучевой камбий, 3 – паренхима флоэмы, 4 – ситовидные трубки, 5 – лучевая паренхима флоэмы, 6 – клетки, производные лучевой паренхимы флоэмы (увеличение $\times 500$).

Fig. 4. A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* in the area of soft inner bark: 1 – fusiform cambium, 2 – beam cambium, 3 – phloem parenchyma, 4 – sieve tubes, 5 – radial parenchyma phloem, 6 – cells, derivatives of the radial phloem parenchyma (scale $\times 500$).

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Клетки лучевой паренхимы флоэмы, расположенные в коровой части стебля, могут подвергаться различным модификациям, а часть из них модифицируется (рис. 13). Особенно сильной модификации подлежат клетки ритидома, представленные клетками коровой паренхимы, волокнами склеренхимы, склереидами, колленхимы и феллодермы, а также феллемы. Некоторые клетки феллодермы и феллемы дифференцируются в склереиды (рис. 14, 15). Волокна склеренхимы утрачивают большую часть поровых каналов, а в склереидах может наблюдаться сморщивание цитоплазмы или же образование в центре клетки овального пузырька, интенсивно окрашенного в желтый или коричневый цвет (рис. 16, 17).

Кроме гормональных и иных факторов неизвестной природы, влияющих на дифференциацию склеренхимы, следует также принимать во

внимание градиент некоторых ионов вдоль продольной и поперечной оси стебля *P. nervirubens*. На ряде видов растений показано существование апикального градиента калия. Механизмом его поддержания является процесс циркуляции калия, осуществляющийся в осевых органах, в части корня и нижнего яруса стебля. Циркуляция калия в осевых органах является общим свойством сосудистых растений.

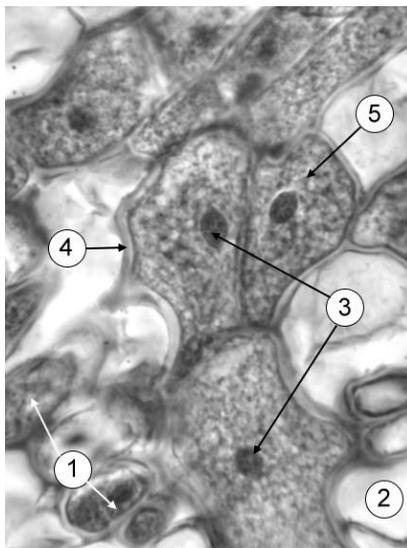


Рис. 5. Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне флоэмы коры: 1 – паренхима флоэмы, 2 – ситовидные трубки, 3 – ядра клеток лучевой паренхимы флоэмы, 4 – клеточная стенка, 5 – цитоплазма (увеличение $\times 500$).

Fig. 5. A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* in the area of phloem bark: 1 – parenchyma of phloem, 2 – sieve tubes, 3 – nuclei of cells of radial parenchyma of phloem, 4 – cell wall, 5 – cytoplasm (scale $\times 500$).

Важным, активно регулируемым звеном транспортной цепи следует считать мембранный перенос иона из симпласта в апопласт и, наоборот, из апопласта в симпласт (Залялов, 1979; Armstrong, Kirkby, 1979; Зялалов, Ганиев, 2000).

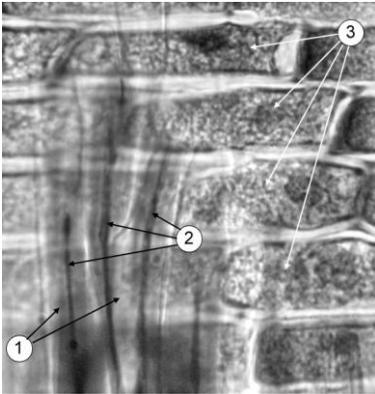


Рис. 6. Продольный срез стебля од-
нолетнего побега *P. nervirubens*
в зоне флоэмы коры: 1 – волокна
склеренхимы, 2 – цитоплазма воло-
кон, 3 – лучевая паренхима флоэмы
(увеличение $\times 500$).

Fig. 6. Longitudinal cut of stem
of annual escape *Populus nervirubens*
in the area of phloem bark: 1 – fiber
sklerenhimy, 2 – cytoplasm of the
fibers, 3 – radial parenchyma phloem
(scale $\times 500$).

снижают проницаемость клеточных мембран для ионов K^+ , предположительно (Юрин и др., 1991), за счет понижения потенциала в примембранном слое, так как двухвалентные катионы более эффективно экранируют поверхностные заряды, чем одновалентные. Однако следует учитывать, что кальций – не циркулирующий и не подверженный реутилизации элемент (Полевой, 1989).

Согласно Д. Кларксон (1978) около 70% его находится в растениях в ионной форме и около 30% адсорбировано клеточными структурами. Он поддерживает тургорное состояние клеток, участвует в транспорте углеводов предположительно через работу K - Na насосов. Его присутствие необходимо во многих метаболических реакциях. Разная концентрация K^+ внутри и снаружи клеточных мембран обеспечивают работу электрогенных насосов. K является наиболее подвижным элементом в растениях и, как отмечается (Мушенко, Тернавский, 1989), за один год минеральный состав растения обновляется до десятка раз.

Многие элементы могут как усилить, так и снизить поглощение других элементов. Для K^+ таким элементом является Ca^{++} . Повышенные его концентрации

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Концентрация K^+ в растениях зависит не только от почвенных условий, но и от погоды. Как повышенные, так и пониженные температуры вызывают ее возрастание. На содержание K^+ в растениях влияют и условия их освещения. Различия по концентрации K^+ в разных органах одного и того же растения достигают 17-ти кратной величины (Барбер, 1988).

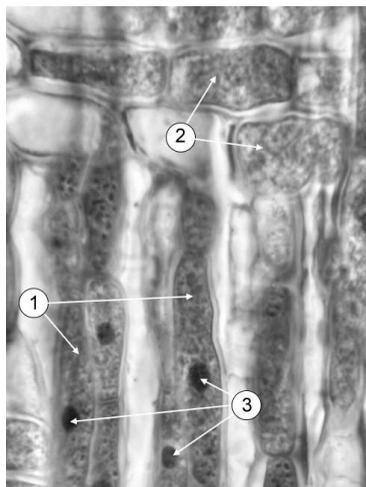


Рис. 7. Продольный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне флоэмы коры: 1 – клетки флоэмы прозенхимной формы, 2 – клетки лучевой паренхимы, 3 – ядра клеток флоэмы (увеличение $\times 500$).

Fig. 7. Longitudinal cut of stem of annual escape *Populus nervirubens* in the area of phloem bark: 1 – phloem cells prozenchymal forms, 2 – cells of ray parenchyma, 3 – nuclei of phloem cells (scale $\times 500$).

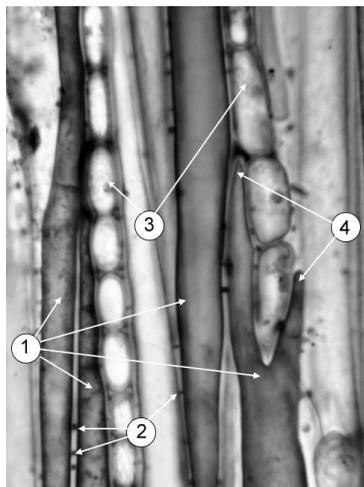


Рис. 8. Продольный тангентальный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* в зоне ксилемы: 1 – волокна ксилемы, 2 – поровые каналы, 3 – клетки лучевой паренхимы, 4 – апикальный концы волокон ксилемы (увеличение $\times 400$).

Fig. 8. Longitudinal tangential cut stem annual escape *P. nervirubens* in the zone of xylem: 1 – fiber xylem, 2 – pore channels, 3 – cells of ray parenchyma, 4 – apical ends of the fibers of the xylem (scale $\times 400$).

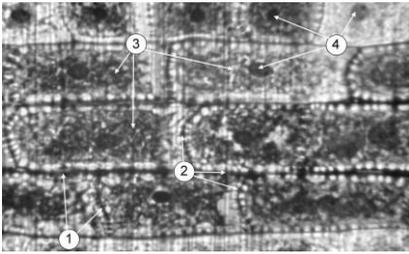


Рис. 9. Клетки лучевой паренхимы ксилемы: 1 – клеточная стенка, 2 – поровые каналы, 3 – цитоплазма, 4 – ядра клеток (увеличение $\times 500$).

Fig. 9. Xylem ray parenchyma cells: 1 – cell wall, 2 – pore channels, 3 – cytoplasm, 4 – cell nuclei (scale $\times 500$).

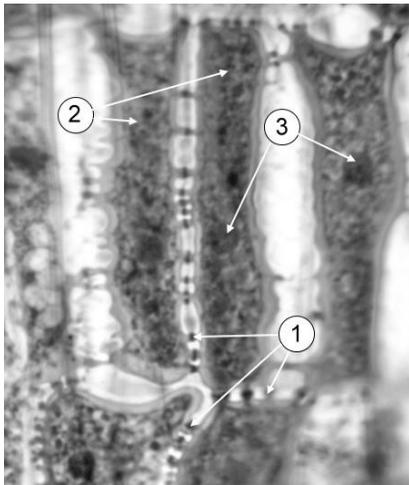


Рис. 10. Клетки лучевой паренхимы ксилемы: 1 – поровые каналы, 2 – цитоплазма, 3 – ядро (увеличение $\times 500$).

Fig. 10. Xylem ray parenchyma cells: 1 – pore channels, 2 – cytoplasm, 3 – nucleus (scale $\times 500$).

Как следует из обобщенной схемы процессов, участвующих в дальнейшем транспорте веществ у растений по ксилеме и флоэме (рис. 18), восходящий поток ионов K^+ и Cl^- по ксилеме сопровождается нисходящим потоком ионов K^+ по клеткам флоэмы, а регулятором этого явления выступают донорно-акцепторные отношения между органами растения. Взаимосвязь между этими разнонаправленными

потоками обеспечивают переходные клетки (Полевой, 1989). Согласно Р. Ф. Эверта (2015), передаточные (переходные) клетки – это специализированные паренхимные клетки, содержащие выросты клеточной стенки, которые значительно увеличивают площадь поверхности плазматической мембраны. Они широко распространены в теле растения, но лучше изучены в семядолях и листьях многих травянистых двудольных, в тканях репродуктивных структур, в различных железистых структурах. Применительно к двудольным растениям, включая древесные жизненные формы, схема не учиты-

вает вклад камбия в регуляцию дальнего транспорта веществ. В тоже время известно (Эвэрт, 2015), что вторичная ксилема состоит из двух отдельных систем клеток – осевой и лучевой, тесно связанных друг с другом по происхождению, строению и функции. Живые клетки лучей и осевой системы связаны друг с другом многосленными плазмодесмами. Эта сеть при участии клеток лучевой паренхимы ксилемы и флоэмы связывает вместе клетки сердцевины, флоэмы и коры (Sauter, 2000). С учётом данного обстоятельства и собственных исследований (Степанов, 2018), нами предлагается модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения (рис. 19).

В отличие от однодольных растений, для которых характерно отсутствие латеральных меристем камбия и феллогена, система регуляция разнообразных физиологических процессов у двудольных растений принципиально отличается большей интегрированностью фитомеров побега.

Ключевым моментом приобретения автономности фитомером является, согласно рассматриваемой ранее гипотезы (Степанов, 2016), образование клеток склеренхимы в виде волокон, как это наблюдается первоначально у *Populus nervirubens* или же склереид, что отмечено у *Quercus robur* L. (Галеновская, Кондрагьева-Мельвиль, 1971). В дальнейшем, по мере развития фитомера за счёт новообразования веретенновидным и лучевым камбием клеток ксилемы и флоэмы (Bossinger, Spokevicius, 2018) происходит усиление интеграции с клетками сердцевины и коры стебля, включая, как это наблюдалось у *P. nervirubens*, образование в лучевой паренхиме флоэмы волокнистых склереид, связанных с волокнами склеренхимы. Кроме этого, образуются дополнительные группы склереид в мягком лубе (рис. 19).

Усиление интеграции фитомеров формирующегося побега древесного растения происходит вследствие образования новых листьев и пазушных почек и установления системы донорно-акцепторных отношений между ними. В зрелом фитомере, как можно предположить, основным акцептором остается камбий (рис. 19).

Однако по мере инициации камбием и развития всё новых клеток ксилемы и флоэмы происходит трансформация ранее образованных клеток по мере удаления от камбиальной зоны. Этому способствуют механические нагрузки, возникающие между клетками (Brown, Sax, 1962), что приводит к замещению перидермы комплексом клеток ритидома.

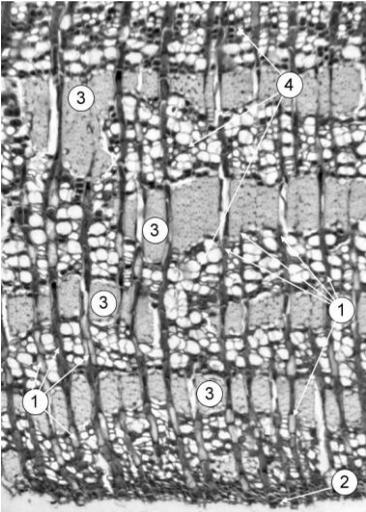


Рис. 11. Поперечный срез стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 – лучевая паренхима флоэмы, 2 – камбий, 3 – волокна склеренхимы, 4 – soft lub (увеличение × 400).

Fig. 11. A cross-section of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 – radial phloem parenchyma, 2 – cambium, 3 – fiber sklerenhima, 4 – phloem (scale × 400).

«восстановительными» процессами, происходящими в этих участках стебля с участием кроме образовательных тканей, камбия и феллогена, также ранее дифференцированных клеток.

В зоне давления отмечена активация деления клеток сердцевины. Увеличивается число клеток с крупным ланцетовидным ядром, с гранулированной, хорошо прокрашиваемой гематоксилином цитоплазмой. Анализ структуры ксилемных производных камбия показал, что процесс их дифференциации в зоне давления почти не изменяется. Отмечается лишь меньшее одревеснение и мелкоклеточность. Однако

Как показали исследования, наложение эластичного давящего кольца на стебель однолетнего побега *P. nervirubens* вызывает морфологические и анатомические изменения в его структуре, характер которых соответствует некоторым ранее высказанным мнениям о роли механического давления в регуляции роста и дифференциации тканей (Brown, Sax, 1962; Lintilhac, Vesecky, 1984). Внешним проявлением механического воздействия в эксперименте являлось изменение диаметра стебля непосредственно в зоне давления, а также выше и ниже этой зоны (рис. 20).

Механическое давление проявляется и в анатомической структуре стебля, прежде всего изменении абсолютных значений развития комплексов тканей – коры, ксилемы и сердцевины, в этих участках. Однако доля этих комплексов тканей почти не изменяется (рис. 21), что связано с различными морфогенными

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

выше и ниже зоны давления клетки ксилемной паренхимы, волокна существенно утолщаются, их клеточные стенки многослойны.

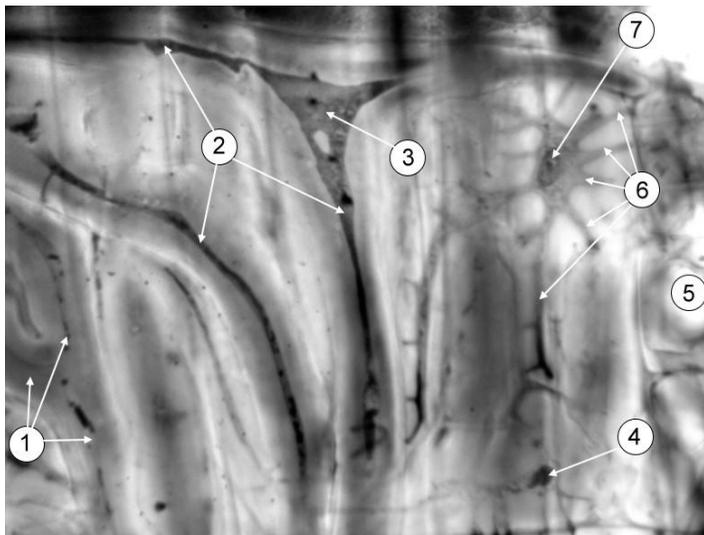


Рис. 12. Продольный срез стебля семилетнего побега *P. nervirubens* в зоне твёрдого луба: 1 – волокна склеренхимы, 2 – длинные отростки волокна, 3 – тело волокна, 4 – волокнистые склереиды, 5 – кристаллоносная паренхима, 6 – короткие отростки склереиды, 7 – ядро клетки (увеличение $\times 400$).

Fig. 12. A longitudinal cut of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens* in the area of solid lube: 1 – fiber sklerenhimy, 2 – long spines fibers, 3 – body of fiber, 4 – fibrous sclereids, 5 – cristallerie parenchyma, 6 – short processes sclereits, 7 – the cell nucleus (scale $\times 400$).

Более драматичные явления наблюдаются в коре стебля. В частности, изменяется число рядов клеток феллемы по радиусу стебля – вместо четырех-пяти клеток в контроле, в зоне давления отмечается лишь один ряд. Феллодерма в зоне давления представлена не одним, двумя рядами клеток, что наблюдалось у контрольных растений, а большим числом клеток. Твёрдый луб в зоне давления представлен меньшим числом слоев. Некоторые группы волокон склеренхимы были окружены скоплением клеток феллодермы, которые, возможно, участвуют в делигнификации волокон, что визуально наблюдается

в изменении толщины их клеточных стенок на участках, прилегающих к феллодерме (рис. 22). Подобное явление ранее отмечалась при дифференциации перидермы в коре ствола *Abies alba*, где склереиды предвительно лизировались (Golipowski, 1971).

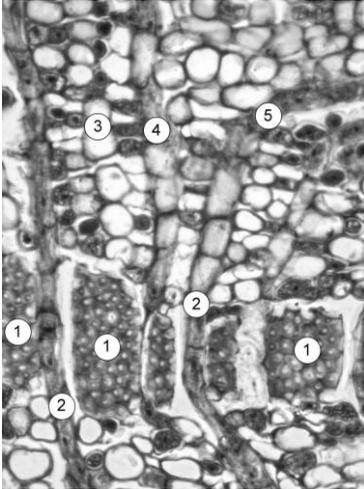


Рис. 13. Поперечный срез стебля семилетнего побега *P. nevirus*: 1 – волокна склеренхимы, 2 – лучевая паренхима флоэмы, 3 – паренхимные клетки коры, 4 – редуцированные клетки лучевой паренхимы, 5 – клетки, производные лучевой паренхимы флоэмы (увеличение $\times 400$).

Fig. 13. A cross-section of the stem of the seven-year escape *P. nevirus*: 1 – fiber sklerenhima, 2 – ray parenchyma phloem, 3 – parenhimnye cages crust, 4 – reduced radial parenchyma cells, 5 – cells, derivatives of the radial parenchyma of the phloem (scale $\times 400$).

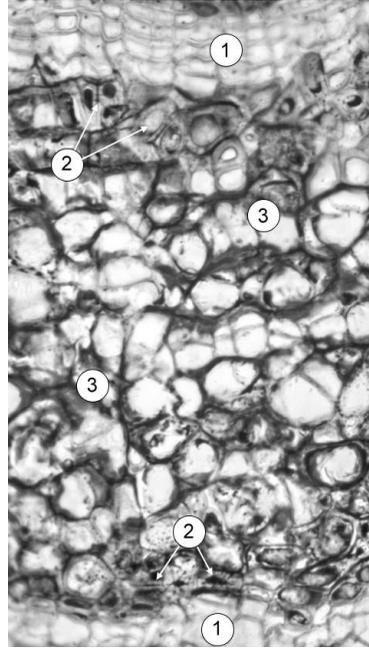


Рис. 14. Участок ритидома стебля семилетнего побега *P. nevirus*: 1 – феллема, 2 – склереиды, 3 – коровая паренхима (увеличение $\times 400$).

Fig. 14. Plot rhytidome of the stem of the seven-year escape *P. nevirus*: 1 – phellema, 2 – sclereids, 3 – cell cow parenchyma (scale $\times 400$).

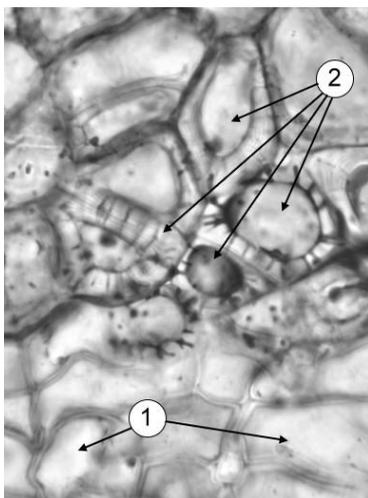


Рис. 15. Участок ритидома стебля семилетнего побега *P. nervirubens*: 1 – феллема, 2 – склереиды (увеличение $\times 400$).

Fig. 15. Plot rhytidome of the stem of the seven-year escape *P. nervirubens*: 1 – phellema, 2 – sclereids (scale $\times 400$).

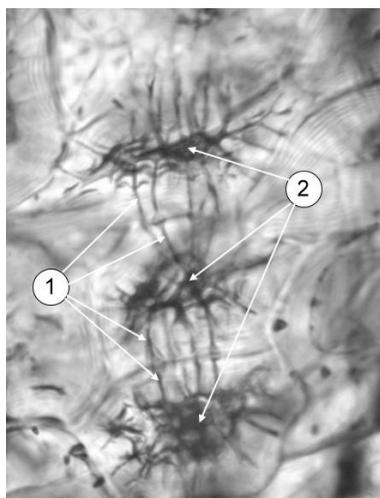


Рис. 16. Деструкция склереид ритидома стебля *P. nervirubens*: 1 – поровые каналы, 2 – цитоплазма (увеличение $\times 400$).

Fig. 16. Destruction of sclereids rhytidome of the stem of *P. nervirubens*: 1 – pore channels, 2 – cytoplasm (scale $\times 400$).

Выше и ниже зоны механического давления отмечено изменение активности клеток лучевого камбия и лучевой паренхимы флоэмы, образующих значительное число клеток, имеющих преимущественно шарообразную форму и расположенных беспорядочно. Среди них локально дифференцируются склереиды. Феллоген «восстанавливает» число клеток феллемы по радиусу стебля до 4 – 5, что характерно для контрольных растений, но активно продолжает продуцировать клетки феллодермы.

Регенерационная активность отдельных тканей, представленных в коре стебля, наблюдается и в случае его механического повреждения, что отмечено нами после выпадения града в летний период, пробившим кору до ксилемы стебля. После повреждения часть клеток ксиле-

мы и флоэмы модифицируется в процессе дедифференцировки, активизируется деление клеток веретеновидного и лучевого камбия, клеток лучевой паренхимы ксилемы и флоэмы, феллогена и феллодермы. В образующейся паренхиме каллуса дифференцируются склереиды (рис. 23, 24).

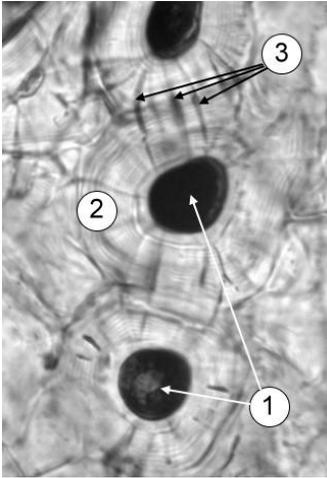


Рис. 17. Деструкция склереид ритидома стебля *P. nervirubens*: 1 – полость клетки, 2 – клеточная стенка, 3 – поровые каналы (увеличение $\times 400$).

Fig. 17. Destruction of sclereids rhytidome of the stem of *P. nervirubens*: 1 – cell cavity, 2 – cell wall, 3 – pore channels (scale $\times 400$).

В ходе регенерации новообразованные склереиды отличаются от склереид в коре стебля контрольных растений. В частности, для них характерна толстая, но менее слоистая клеточная стенка, а поровые каналы более широкие, некоторые из них разветвлены. В склереидах отмечено наличие цитоплазмы и ядра ланцетовидной формы (рис. 24).

Таким образом, как в случае механического давления эластичной пленки на стебель побега *P. nervirubens*, так и при механическом повреждении стебля изменяется его анатомо-морфологическая структура, определяемая регенерационной способностью образовательных тканей, камбия и феллогена, и их производных в отношении прилагаемого воздействия.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

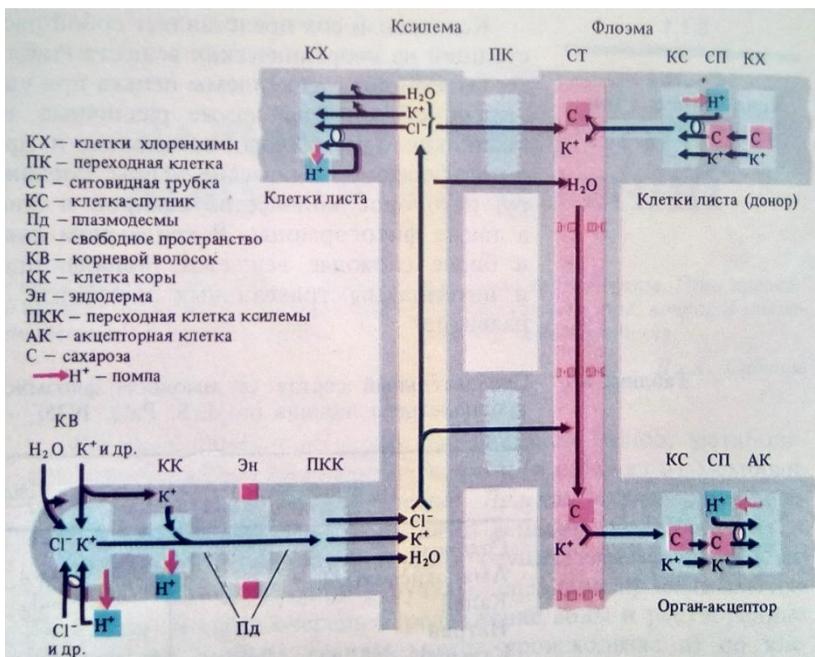


Рис. 18. Обобщенная схема процессов, участвующих в дальнем транспорте веществ у растений по ксилеме и флоэме (Полевой, 1989).

Fig. 18. Generalized scheme of processes involved in long-range transport of substances in plants by xylem and phloem (Polevoy, 1989).

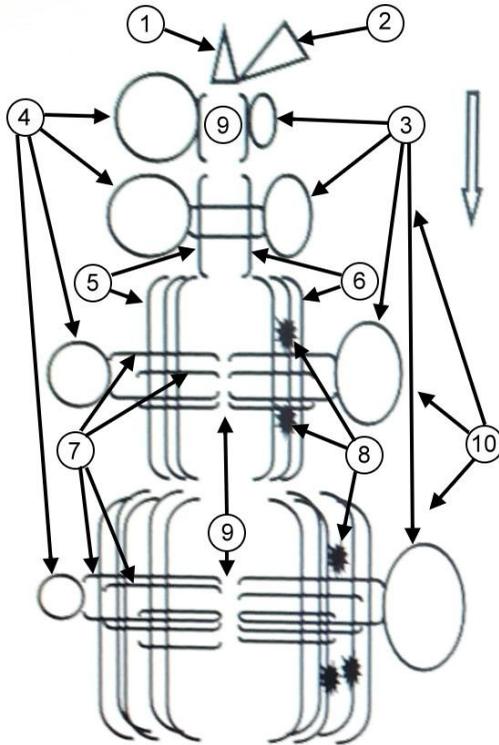


Рис. 19. Модель системы интеграции фитомеров двудольного древесного растения. 1 – конус нарастания побега, 2 – лист, 3 – кора стебля, 4 – сердцевина стебля, 5 – ксилема, 6 – флоэма, 7 – лучевая паренхима ксилемы и флоэмы, 8 – склереиды, 9 – камбий, 10 – фитомеры побега, ↓ – направление транспорта ауксина.

Fig. 19. Model of the system of integration of phytomers of dicotyledonous woody plants. 1 – the cone of increase of a shoot, 2 – leaf, 3 – stem bark, 4 – heart of the stem, 5 – xylem, 6 – phloem, 7 – radial parenchyma of the xylem and phloem, 8 – sclereids, 9 – cambium, 10 – phytomera escape, ↓ – the direction of auxin transport.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

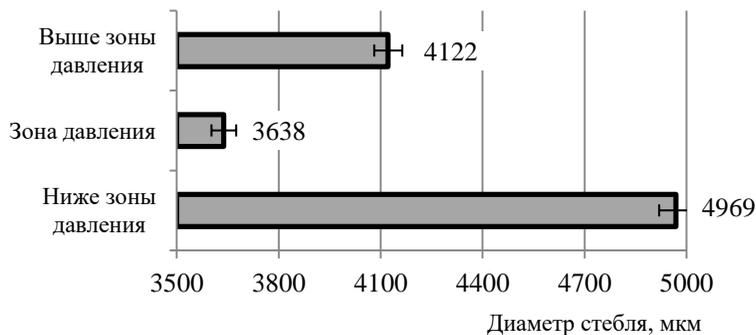


Рис. 20. Изменение диаметра стебля *P. nervirubens* под влиянием механического давления.

Fig. 20. Changing the diameter of the stem *P. nervirubens* under the influence of mechanical pressure.

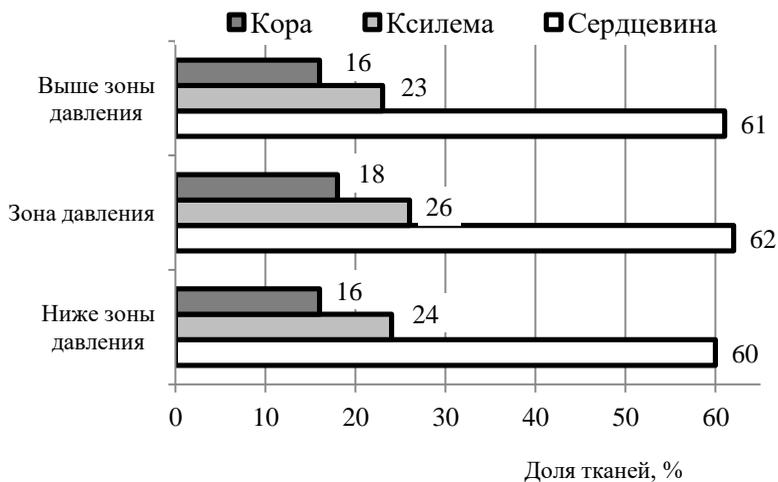


Рис. 21. Изменение доли тканей стебля *Populus nervirubens* под влиянием механического давления.

Fig. 21. Changes in the proportion of stem tissues of *Populus nervirubens* under the influence of mechanical pressure.

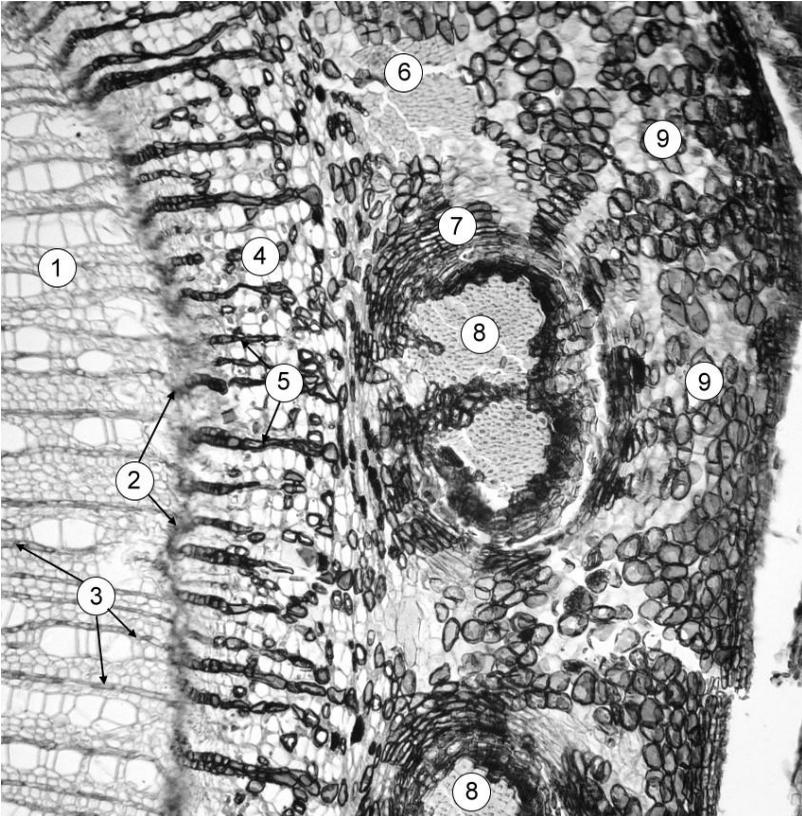


Рис. 22. Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* на участке механического давления эластичной плёнки: 1 – ксилема, 2 – камбий, 3 – лучевая паренхима ксилемы, 4 – мягкий луб, 5 – лучевая паренхима флоэмы, 6 – волокна склеренхимы, 7 – кольцо клеток феллодермы вокруг волокон склеренхимы, 8 – волокна с делигнифицированными клетками, 9 – феллодерма (увеличение $\times 400$).

Fig. 22. A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* on a plot of the mechanical pressure elastic films: 1 – the xylem, 2 – cambium, 3 ray parenchyma of xylem, 4 – soft bast, 5 – radial parenchyma phloem, 6 – fiber sklerenhimy, 7 – ring cells Heloderma around sklerenhimy fiber, 8 – fiber delignification cells, 9 – phellogen (scale $\times 400$).

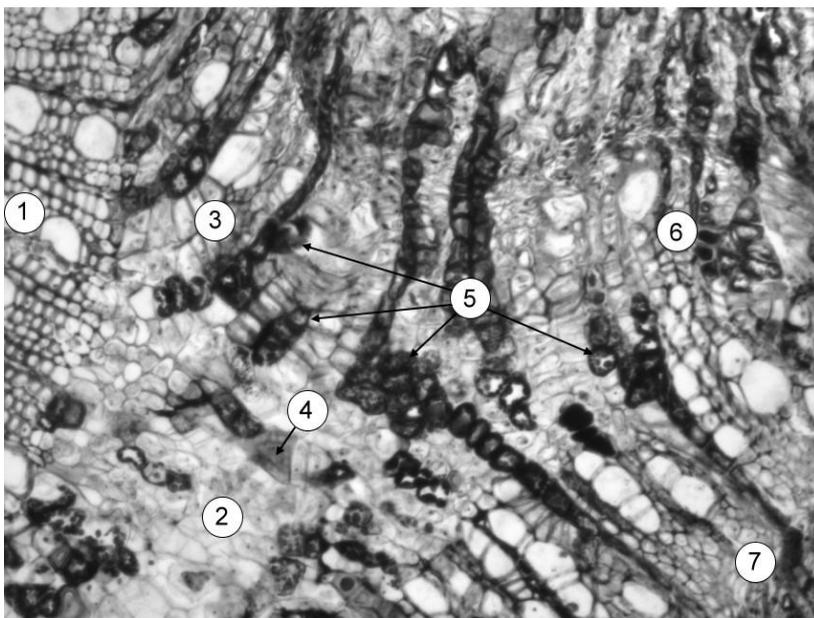


Рис. 23. Поперечный срез стебля однолетнего побега *P. nervirubens* на участке образования каллуса из-за механического повреждения градом: 1 – ксилема, 2 – клетки каллуса, 3 – модифицированные клетки ксилемы, 4 – склереида, 5 – лучевая паренхима флоэмы, 6 – феллодерма, 7 – паренхимные клетки ксилемы (увеличение $\times 400$).

Fig. 23. A cross-section of the stem of annual escape *P. nervirubens* on the site of the formation of callus due to the mechanical damage due to hail: 1 – xylem, 2 – cells of callus, 3 – modified xylem cells, 4 – sclereids, 5 – radial parenchyma phloem, 6 – phelloderma, 7 – parenchyma cells xylem (scale $\times 400$).

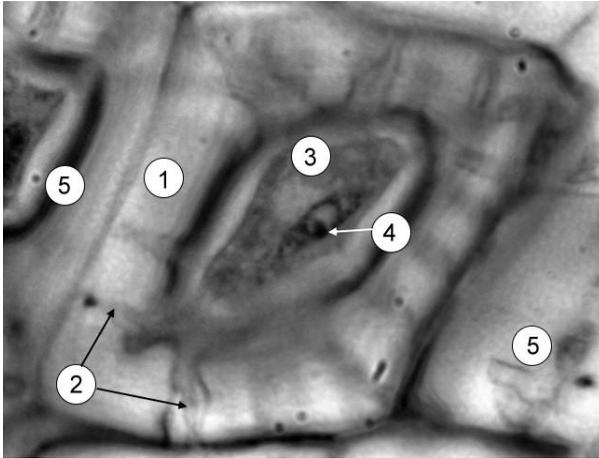


Рис. 24. Склерейды каллуса из-за механического повреждения градом стебля однолетнего побега *P. nervirubens*: 1 – клеточная стенка склерейды, 2 – поровые каналы, 3 – цитоплазма, 4 – ядро, 5 – смежные склерейды (увеличение $\times 600$).

Fig. 24. Sclereids callus due to mechanical damage hail stem annual escape *P. nervirubens*: 1 – cell wall of sclereids, 2 – pore channels, 3 – cytoplasm, 4 – nucleus, 5 – connecting sclereids (scale $\times 600$).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В. Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
- Александров В. Г., Савченко М. И., Деметрадзе Т. Я.* О структурных изменениях тканей, возникающих под влиянием веществ, стимулирующих рост и развитие // Труды Бот. ин-та им. В.Л.Комарова. Сер. VII, вып. 2: Морфология и анатомия растений. М; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 99 – 111.
- Барбер С. А.* Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: Агропромиздат, 1988. 376 с.
- Галенковская З. В., Кондратьева-Мельвиль Е. А.* Развитие верхушечной вегетативной почки дуба *Quercus robur* L. // Вестник Ленинградского государственного университета. 1971. № 9. С. 50 – 57.
- Горшкова Т. А.* Биогенез растительных волокон. М.: Наука, 2009. 260 с.
- Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965. 377 с.
- Еремин В. М.* Анатомия коры видов рода *Pinus* (Pinaceae) Советского Союза // Ботанический журнал. 1978. Т. 63, № 5. С. 649 – 663.
- Зеленин А. В.* Геном растений // Вестник Российской академии наук. 2003. Т. 73, № 9. С. 797 – 806.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Зялалов А. А. О рециркуляции калия в стебле в связи с транспортом воды // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 3. С. 579 – 583.

Зялалов А. А., Ганиев И. Г. Циркуляция калия в тепличных томатах в зависимости от субстрата возделывания // Агрохимия. 2000. № 11. С. 10 – 13.

Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.

Косиченко Н. Е., Попов В. К., Ломовских Ю. А. Особенности анатомической структуры коры различных форм березы повислой // Лесоведение. 1980. № 6. С. 36 – 45.

Кулуев Б. Р., Сафиуллина М. Г., Князев А. В., Чемерис А. В. Морфологический анализ трансгенных растений табака, экспрессирующих ген PnEXPA3 тополя черного // Онтогенез. 2013. Т. 44, № 3. С. 166 – 173.

Мушенко Н. М., Тернавский А. М. Корневое питание растений. Киев: Выща школа, 1989. 204 с.

Полевой В. В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 254 с.

Прокотьев Н. Я., Прокотьева А. Н. Выдающиеся анатомы и их вклад в мировую науку. Часть 3 // Педагогика высшей школы. 2016. № 1. С. 17 – 21.

Редько Г. И. Биология и культура тополей. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. 175 с.

Савельева Т. Е. Сравнительная анатомия коры молодых корней и побегов белой акации // Лесоведение. 1981. № 1. С. 79 – 83.

Савельева Т. Е. Сравнительно-анатомические особенности коры корней и ветвей некоторых древесных пород // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1972. № 8. С. 64 – 68.

Самсонова Т. Н. Диагностические признаки строения коры некоторых видов кленов // Криминалистика и судебная экспертиза: Респ. межвузовский сб. науч. и науч.-метод. работ. 1975. Вып. 11. С. 329 – 341.

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. Анатомия стебля побега *Populus nervirubens* Alb. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2016. Т. 14, № 2. С. 126 – 135.

Степанов С. А. Нервная система растений: гипотезы и факты // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2017. Т. 15, № 4. С. 31 – 56.

Степанов С. А. Склеренхима *Populus nervirubens* Alb.: полиморфизм клеток // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2018. Т. 16, № 2. С. 39 – 65.

Царев А. П. Сортоведение тополя. Воронеж : Изд-во ВГУ, 1986. 152 с.

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

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.: Мир, 1980. 218 с.

Энина В. К. Образование вторичных лубяных волокон в бархате амурском // Наука – практике фармации: Сб. ст. науч. сотрудников фармац. фак. Риж. мед. ин-та. Рига: М-во здравоохранения ЛатвССР. Риж. мед. ин-т., 1974. С. 93 – 95.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Юрин В. М., Соколик А. И., Кудряшов А. П. Регуляция ионного транспорта через мембраны растительных клеток. Минск: Наука і техника, 1991. 272 с.

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

Aloni R. Regeneration of phloem fibres round a wound: a new experimental system for studying the physiology of fibre differentiation // *Annals of Botany*. 1976. Vol. 40, № 166. P. 395 – 396.

Aloni R., Gad Alexander E. Anatomy of the primary phloem fiber system in *Pisum sativum* // *American Journal of Botany*. 1982. Vol. 69, № 6. P. 979 – 984.

Armstrong M. G., Kirkby E. A. Estimation of potassium recirculation in tomato plants by comparison of the rates of potassium and calcium accumulation in the tops with their fluxes in the xylem stream // *Plant Physiology*. 1979. Vol. 63. P. 1143 – 1157.

Arnoff H. J. Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix // *Biological Mineralization and Demineralization. Dahlem Workshop Reports*. Vol. 23. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982. P. 199 – 218.

Bossinger G., Spokevicius A. V. Sector analysis reveals patterns of cambium differentiation in poplar stems // *Journal of Experimental Botany*. 2018. Vol. 69. P. 4339 – 4348.

Bourelly J. Contribution a letude anatomique de *L'Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et. Viellissement des fibres phloemiennes // *Revue générale de botanique*. 1971. Vol. 78, № 923 – 925. P. 133 – 160.

Boyd D. W., Harris W. M., Murry L. Sclereid development in *Camellia* petioles // *American Journal of Botany*. 1982. Vol. 69, № 3. P. 339 – 347.

Brown C. I., Sax K. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues // *American Journal of Botany*. 1962. Vol. 49. P. 683 – 691.

Chouse A. K. M., Mohd Y. Intrusive growth in the phloem of *Dalbergia* // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1975. Vol. 102, № 1. P. 14 – 17.

Ernst O. Morphologische and physiologische alterung von Sekundarum Rindengewebe in *Larix decidue* Miel. // *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*. 1982. Bd. 127, № 2. S. 89 – 166.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Golinowski W. O. The anatomical of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. 2. Quantitative changes in bark tissues within the stem // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 1971. Vol. 40, № 4. P. 569 – 598.

Harche M. Origine et differentiation des fibres, sousépidermiques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.) // Annales des sciences naturelles. Botanique et biologie végétale. Ser. 2. 1984. Vol. 6, № 4. P. 207 – 226.

Hauptli F. Die sklereidendifferenzierung in *Pirus communis*. Morphologische, anatomische und histochemische untersuchungen // Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft. 1971. Bd. 81. S. 273 – 319.

Hinchee Maud A. W. The quantitative distribution of trichosclereids and raphide crystal cells in *Monstera deliciosa* // Botanical Gazette. 1983. Vol. 144, № 4. P. 513 – 518.

Hiroki N., Hiroshi S., Hiroshi H. Development and structure of the phloem fibers in the secondary phloem of *Populus euramericana* // Journal of the Japanese Wood Research Society. 1977. Vol. 23, № 6. P. 267 – 272.

Imagawa H. Study on the seasonal development of the secondary phloem in *Larix leptolepis* // Research Bulletins of the College Experiment Forests. 1981. Vol. 38, № 1. P. 31 – 44.

Jansson S., Douglas C. J. Populus: a model system for plant biology // Annual Review of Plant Biology. 2007. Vol. 58. P. 435 – 458.

Juniper B.E., Lawton June R., Harris P. J. Cellular organelles and cell-wall formation in fibres from the flowering stem of *Lolium temulentum* L. // New Phytologist. 1981. Vol. 89, № 4. P. 609 – 619.

Khan S., Khan M. J. H. The extent of apical growth of the bast fibres over their mother initials in some trees of Myrtaceae // Bulletin – Societe Botanique de France. 1983. Vol. 130, № 2. P. 103 – 107.

Lev-Yadun S. Intrusive growth – the plant analog to dendrite and axon growth in animals // New Phytologist. 2001. Vol. 150. P. 508 – 512.

Lev-Yadun S. Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions // Russian Journal of Plant Physiology. 2010. Vol. 57, № 3. C. 305 – 315.

Lintilhac P. M., Vesecky T. B. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2. The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction // American Journal of Botany. 1984. Vol. 68. P. 1222 – 1230.

Mia A. J. Fine structure of the secondary walls of sclereids of *Rauwolfia serpentina* // Texas Journal of Science. 1985. Vol. 37, № 4. P. 359 – 369.

Parameswaran N. Some remarks on the nomenclature of fibres, sclereids and fibre-sclereids in the secondary phloem of trees // JAWA Bulletin. 1980. Vol. 1, № 3. P. 130 – 132.

Parameswaran N., Schltze R. Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of *Acacia senegal* // Zeitschrift für Pflanzenphysiologie. 1974. Vol. 71, № 1. P. 90 – 93.

Peraira dos Santos A. V. Origem e desenvolvimento de esclereideos foliares em *Erythroxylum suberosum* St. Hil // Ciencia e Cultura. 1976. Vol. 28, № 10. P. 1204 – 1208.

Pizzolato T. D., Heimsch C. Ontogeny of the protophloem fibers and secondary xylem fibers within stem of *Coleus*. 1. A light microscope study // Canadian Journal of Botany. 1975. Vol. 53. P. 1658 – 1671.

Rao A. N. Foliar Sclereids in *Scorodocarpus borueensis* (Kulim) // Malaysia Forest. 1975. Vol. 38, № 3. P. 184 – 186.

Rao A. R., Rao C. K. Root sclereids of *Gnetum ula* Brongn // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1971. Vol. 37, № 4. P. 150 – 162.

Rao A. R., Rao C. R. Root Sclereids of *Syzygium cumini* L. Skeeds // Proceedings of the Indian National Science Academy, Part BB. 1972. Vol. 75, № 4. P. 177 – 190.

Rodriguez A., Albuerne M., Sauchez-Tamez R. Histology hasel (*Corylus avellana* L.) shoots in relation to rooting // Phytion. 1986. Vol. 46, № 1. P. 27 – 31.

Sangster A. G., Parry D. W. Ultrastructure of silica deposits in higher plants // Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems. New York: Springer-Verlag, 1981. P. 383 – 407.

Sauter J. J. Photosynthate allocation to the vascular cambium: facts and problems // Cell and Molecular Biology of Wood Formation. Oxford: BIOS Scientific, 2000. P. 71 – 83.

Scurfield G., Michell A. J., Silva S. R. Crystals in woody stems // Botanical Journal of the Linnean Society. 1973. Vol. 66, № 4. P. 277 – 289.

Snegireva A., Chernova T., Ageeva M., Lev-Yadun S., Gorshkova T. Intrusive growth of primary and secondary phloem fibres in hemp stem determines fibre-bundle formation and structure // AoB Plants. 2015. Vol. 7. P. plv061.

Teichman von I. Reinterpretation of the pericarp of *Rhus lancea* (Anacardiaceae) // South African Journal of Botany. 1989. Vol. 55, № 3. P. 383 – 384.

Thompson D. P., Heimsch C. A striking example of intrusive growth in protophloem fibers of *Pelargonium* // Bulletin of the Torrey Botanical Club. 1975. Vol. 102, № 2. P. 54 – 55.

Wilbur F. H., Riopel J. L. The role of cell interaction in the growth and differentiation of *Pelargonium hortorum* cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation // Botanical Gazette. 1971. Vol. 132, № 3. P. 193 – 202.

Образец для цитирования:

Степанов С. А. Склеренхима *Populus nervirubens* Alb.: генезис клеток // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 133 – 170.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170.

**THE *POPULUS NERVIRUBENS* ALB. SCLERENCHYMA:
GENESIS OF CELLS**

S. A. Stepanov

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: hanin-hariton@yandex.ru*

Received April 20, 2019; Revised May 05, 2019; Accepted June 14, 2019

The paper presents a brief overview of information on the Genesis of plant sclerenchyma cells, indicating the role of leaves and lateral buds in the induction of their differentiation, some phytohormones, the position of cells in the body. For anatomical studies, samples of the stem and trunk of *Populus nervirubens* Alb. were used different age: one and seven years. In stem annual escape poplar cells sklerenhima presented extradinarily fibers and sclereids located generally solitary cow in the parenchyma under phelloderma or near the fibers. In the cortex of the stem of the seven-year-old *P. nervirubens* shoot, soft cell bast cell complexes alternate with groups of solid bast fibers that intersect the cells of the phloem parenchyma parenchyma, some of which differentiate into fibrous sclereids of various shapes. Between groups of fibers of hard bast, a part of the cells of the soft bast parenchyma is differentiated into sclereids, which are associated with fibers. In the outer part of the cortex, some cells of phelloderm and phelleme differentiate into sclereides, the sclerenchyma fibers lose most of the pore channels. A model of the phytomere integration system of a dicotyledon woody plant is considered, in which attention is paid to the axial and radial integration of cells and tissues due to the activity of the apex shoot and cambium, as well as the value of the auxin and potassium gradient. In the case of mechanical pressure of an elastic film on the stem of the shoot of *P. nervirubens* and in case of mechanical damage to the stem, its anatomical and morphological structure is determined, determined by the regeneration ability of the cambium and phellogen, their derivatives in relation to the applied impact. Dedifferentiation of sclerenchyma fibers by phelloderm cells and the formation of sclereids in callus parenchyma were noted.

Key words: sclerenchyma, fibers, sclereides, cell genesis, phelloderm.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170

REFERENCES

Aleksandrov V. G. *Plant anatomy*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1966. 431 p. (In Russian).

Aleksandrov V. G., Savchenko M. I., Demetradze T. Ya. About structural tissue changes that occur under the influence of substances that stimulate the growth and development // *Proceedings of the V. L. Komarov Botanical Institute, Ser. VII, iss. 2: Morphology and anatomy of plants*. Moscow – Leningrad: USSR Academy of Sciences Publishing House, 1951. pp. 99 – 111. (In Russian).

Aloni R. Regeneration of phloem fibres round a wound: a new experimental system for studying the physiology of fibre differentiation. *Annals of Botany*, 1976, vol. 40, iss. 166, pp. 395 – 396.

Aloni R., Gad Alexander E. Anatomy of the primary phloem fiber system in *Pisum sativum*. *American Journal of Botany*, 1982, vol. 69, iss. 6, pp. 979 – 984.

Armstrong M. G., Kirkby E. A. Estimation of potassium recirculation in tomato plants by comparison of the rates of potassium and calcium accumulation in the tops with their fluxes in the xylem stream. *Plant Physiology*, 1979, vol. 63, pp. 1143 – 1157.

Arnoff H. J. Three systems of biomineralization in plants with comments on the associated organic matrix. In: *Biological Mineralization and Demineralization. Dahlem Workshop Reports. Vol 23*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982. pp. 199 – 218.

Barber S. A. *Biological availability of nutrients in soil*. Moscow: Agropromizdat, 1988. 376 p. (in Russian).

Bossinger G., Spokevicius A. V. Sector analysis reveals patterns of cambium differentiation in poplar stems. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, pp. 4339 – 4348.

Bourelly J. Contribution a letude anatomique de *L'Hibiscus cannabinus* L. (Malvaceae). Origine, mise en place et. Viellissement des fibres phloemiennes. *Revue générale de botanique*, 1971, vol. 78, iss. 923 – 925, pp. 133 – 160.

Boyd D. W., Harris W. M., Murry L. Sclereid development in *Camellia* petioles. *American Journal of Botany*, 1982, vol. 69, № 3, pp. 339 – 347.

Brown C. I., Sax K. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. *American Journal of Botany*, 1962, vol. 49, pp. 683 – 691.

Cherepanov S. K. *Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)*. St. Petersburg: Mir I Sem'ya, 1995. 992 p. (in Russian).

Chouse A. K. M., Mohd Y. Intrusive growth in the phloem of *Dalbergia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, vol. 102, № 1, pp. 14 – 17.

Enina V. K. Formation of secondary bast fibers in *Phellodendron amurense*. In: *Science – for practice of pharmacy*. Riga: Ministry of Health of Latvia, Riga medical institute, 1974. pp. 93 – 95. (in Russian).

Remin V. M. Anatomy of the Bark of the Species of the Genus *Larix* Mill. (Pinaceae) in Soviet Union. *Botanicheskii Zhurnal*, 1981, vol. 66, iss. 11, pp. 1595 – 1605. (in Russian).

Ernst O. Morphologische and physiologische alterung von Sekundarum Rindengewebe in *Larix decidue* Miel. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 1982, bd. 127, № 2, s. 89 – 166.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

- Esau K. *Plant Anatomy*. Moscow: Mir Publ., 1969. 564 p. (in Russian).
- Esau K. *Plant Anatomy*. Vol. 1. Moscow: Mir Publ., 1980. 218 p. (in Russian).
- Evert R. F. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, Function, and Development*. Moscow: Binom Publ., 2015. 600 p. (in Russian).
- Galenovskaya Z. V., Kondratieva-Melvil E. A. Development of the apical vegetative bud of *Quercus robur* L. // Bulletin of Leningrad State University. 1971. № 9. С. 50 – 57.
- Golinowski W. O. The anatomical of the common fir (*Abies alba* Mill.) bark. 2. Quantitative changes in bark tissues within the stem. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1971, vol. 40, iss. 4, pp. 569 – 598.
- Gorshkova T. A. *Biogenesis of plant fibers*. Moscow: Nauka Publ., 2009. 260 p. (in Russian).
- Harche M. Origine et differentiation des fibres, sousépidermiques de la feuille d'Alfa (*Stipa tenacissima* L.). *Annales des sciences naturelles. Botanique et biologie végétale*. Ser. 2, 1984, vol. 6, iss. 4, pp. 207 – 226.
- Hauptli F. Die sklereidendifferenzierung in *Pirus communis*. Morphologische, anatomische und histochemische untersuchungen. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft*, 1971, bd. 81, s. 273 – 319.
- Hinchee Maud A. W. The quantitative distribution of trichosclereids and raphide crystal cells in *Monstera deliciosa*. *Botanical Gazette*, 1983, vol. 144, iss. 4, pp. 513 – 518.
- Hiroki N., Hiroshi S., Hiroshi H. Development and structure of the phloem fibers in the secondary phloem of *Populus euramericana*. *Journal of the Japanese Wood Research Society*, 1977, vol. 23, iss. 6, pp. 267 – 272.
- Imagawa H. Study on the seasonal development of the secondary phloem in *Larix leptolepis*. *Research Bulletins of the College Experiment Forests*, 1981, vol. 38, iss. 1, pp. 31 – 44.
- Jansson S., Douglas C. J. *Populus: a model system for plant biology*. *Annual Review of Plant Biology*, 2007, vol. 58, pp. 435 – 458.
- Jensen W. *Botanical Histochemistry*. Moscow: Mir Publ., 1965. 377 p. (in Russian).
- Juniper B.E., Lawton June R., Harris P. J. Cellular organelles and cell-wall formation in fibres from the flowering stem of *Lolium temulentum* L. *New Phytologist*, 1981, vol. 89, iss. 4, pp. 609 – 619.
- Khan S., Khan M. J. H. The extent of apical growth of the bast fibres over their mother initials in some trees of Myrtaceae. *Bulletin – Societe Botanique de France*, 1983, vol. 130, iss. 2, pp. 103 – 107.
- Klarkson D. *Ion transport and plant cell structure*. Moscow: Mir Publ., 1978. 368 p.

Kosichenko N. E. Popov V. K., Lomovskikh Yu. A. Features of the anatomical Structure of the Cortex of Various Birch Forms. *Lesovedenie*, 1980, vol. 6, pp. 36 – 45. (in Russian).

Kuluev B. R., Safiullina M. G., Knyazev A. V., Chemeris A. V. Morphological analysis of transgenic tobacco plants expressing the pnxpa3 gene of black poplar (*Populus nigra*). *Russian Journal of Development Biology*, 2013, vol. 44, iss. 3, pp. 129 – 134.

Lev-Yadun S. Intrusive growth – the plant analog to dendrite and axon growth in animals. *New Phytologist*, 2001, vol. 150, pp. 508 – 512.

Lev-Yadun S. Plant fibers: initiation, growth, model plants, and open questions. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 305 – 315.

Lintilhac P. M., Vesecky T. B. Mechanical stress and cell wall orientation in plants. 2. The applications of controlled directional stress to growing plants with a discussion of the nature of the wound reaction. *American Journal of Botany*, 1984, vol. 68, pp. 1222 – 1230.

Mia A. J. Fine structure of the secondary walls of sclereids of *Rauwolfia serpentine*. *Texas Journal of Science*, 1985, vol. 37, iss. 4, pp. 359 – 369.

Mushengko N. N., Ternavsky A. M. *Root food of bushes*. Kiev: Vyscha Shkola, 1989. 204 p. (in Russian).

Parameswaran N. Some remarks on the nomenclature of fibres, sclereids and fibre-sclereids in the secondary phloem of trees. *JAWA Bulletin*, 1980, vol. 1, iss. 3, pp. 130 – 132.

Parameswaran N., Schltze R. Fine structure of chambered Crystalliferous cells in the Bark of *Acacia senegal*. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1974, vol. 71, iss. 1, pp. 90 – 93.

Peraira dos Santos A. V. Origem e desenvolvimento de esclereideos foliares em *Erythroxylum suberosum* St. Hil. *Ciencia e Cultura*, 1976, vol. 28, iss. 10, pp. 1204 – 1208.

Pizzolato T. D., Heimsch C. Ontogeny of the protophloem fibers and secondary xylem fibers within stem of *Coleus*. 1. A light microscope study. *Canadian Journal of Botany*, 1975, vol. 53, pp. 1658 – 1671.

Polevoy V. V. *Plant Physiology*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1989. 464 p.

Prokop'ev N. Ya, Prokop'eva A. N. Outstanding Anatomists and their Contribution to World Science. Part 3. *Pedagogy of Higher School*, 2016, vol. 1, pp. 17 – 21. (in Russian).

Prozina M. N. *Botanical microtechnology*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1960. 254 p.

Rao A. N. Foliar Sclereids in *Scorodocarpus borueensis* (Kulim). *Malaysia Forest*, 1975, vol. 38, iss. 3, pp. 184 – 186.

Rao A. R., Rao C. K. Root sclereids of *Gnetum ula* Brongn. *Proceedings of the Indian National Science Academy. Part BB*, 1971, vol. 37, iss. 4, pp. 150 – 162.

СКЛЕРЕНХИМА *POPULUS NERVIRUBENS* ALB.: ГЕНЕЗИС КЛЕТОК

Rao A. R., Rao C. R. Root Sclereids of *Syzygium cumini* L. Skeeds. *Proceedings of the Indian National Science Academy. Part BB*, 1972, vol. 75, iss. 4, pp. 177 – 190.

Redko G. I. *Biology and Culture of Poplars*. Leningrad: Izdatel'stvo Leningradskogo Universiteta, 1975. 175 p. (in Russian).

Rodriguez A., Albuerne M., Sauchez-Tamez R. Histology hasel (*Corylus avellana* L.) shoots in relation to rooting. *Phyton*, 1986, vol. 46, iss. 1, pp. 27 – 31.

Samsonova T. N. Diagnostic characters of the structure of the bark of some types of maples. *Criminalistics and forensic examination: Republican interuniversity collection of scientific and methodological works*, 1975, vol. 11, pp. 329 – 341. (in Russian).

Sangster A. G., Parry D. W. Ultrastructure of silica deposits in higher plants. In: *Silicon and Siliceous Structures in Biological Systems*. New York: Springer-Verlag, 1981. pp. 383 – 407.

Sauter J. J. Photosynthate allocation to the vascular cambium: facts and problems. In: *Cell and Molecular Biology of Wood Formation*. Oxford: BIOS Scientific, 2000. pp. 71 – 83.

Savelyeva T. E. Comparative anatomical features of the bark of roots and branches of some tree species. *Scientific reports of higher school. Biological sciences*, 1972, vol. 8, pp. 64 – 68. (in Russian).

Savelyeva T. E. Comparative anatomy of the bark of young roots and shoots of acacia. *Lesovedenie*, 1981, vol. I, pp. 79 – 83. (in Russian).

Scurfield G., Michell A. J., Silva S. R. Crystals in woody stems. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 1973, vol. 66, iss. 4, pp. 277 – 289.

Snegireva A. V., Ageeva M. V., Amenitskii S. I., Chernova T. E., Gorshkova T. A., Ebskamp M. Intrusive Growth of Sclerenchyma Fibers. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2010, vol. 57, iss. 3, pp. 342 – 355. (in Russian).

Snegireva A., Chernova T., Ageeva M., Lev-Yadun S., Gorshkova T. Intrusive growth of primary and secondary phloem fibres in hemp stem determines fibre-bundle formation and structure. *AoB Plants*, 2015, vol. 7, pp. plv061.

Stepanov S. A. Anatomy of the Stalk of Shoot *Populus nervirubens* Alb. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2016, vol. 14, iss. 2, pp. 126 – 135. (in Russian).

Stepanov S. A. Nervous System of Plants: the Hypotheses and Facts. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2017, vol. 15, iss. 4, pp. 31 – 56. (in Russian).

Stepanov S. A. The sclerenchyma *Nervirubens populus* Alb.: polymorphism of cells. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 16, iss. 2, pp. 39 – 65 (in Russian).

Teichman von I. Reinterpretation of the pericarp of *Rhus lancea* (Anacardiaceae). *South African Journal of Botany*, 1989, vol. 55, iss. 3, pp. 383 – 384.

Thompson D. P., Heimsch C. A striking example of intrusive growth in protofloem fibers of *Pelargonium*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, vol. 102, iss. 2, pp. 54 – 55.

Tsarev P. *Selection of varieties of poplar*. Voronezh: Publishing house of Voronezh state University, 1986. 152 p. (in Russian).

Wilbur F. H., Riopel J. L. The role of cell interaction in the growth and differentiation of *Pelargonium hortorum* cells in vitro. 2. Cell interaction and differentiation. *Botanical Gazette*, 1971, vol. 132, iss. 3, pp. 193 – 202.

Yatsenko-Khmelevsky A. A. *Short Course of Plant Anatomy*. Moscow: Vysshaya Shkola Publ., 1961. 282 p. (in Russian).

Yurin V. M., Sokolik A. I., Kudryashov A. P. *Regulation of ionic transport through membranes of plant cells*. Minsk: Science and technology, 1991. 272 p. (in Belarus).

Zelenin A.V. Plant genome. *Vestnik of the Russian Academy of Sciences*, 2003, vol. 73, iss. 9, pp. 797 – 806. (in Russian).

Zyalalov A. A. On recycling of potassium in the stalk, in connection with the transport of water. *Fiziologiya Rastenii*, 1979, vol. 26, iss. 3, pp. 579 – 583.

Zyalalov A. A., Ganiyev I. G. Circulation of potassium in hothouse tomatoes depending on cultivation substrate. *Agrokimiya*, 2000, vol. 11, pp. 10 – 13.

Cite this article as:

Stepanov S. A. The *Populus nervirubens* Alb. sclerenchyma: genesis of cells. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 133 – 170. (in Russian). DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-133-170.

УДК 581.144

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ПРИ ЗАТЕНЕНИИ УЗЛОВ СТЕБЛЯ *TRITICUM AESTIVUM* L.

Э. Г. Хачатуров, В. В. Коробко, С. А. Степанов

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

Поступила в редакцию 12.02.2019 г.

После доработки 10.03.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

Объектом исследования являются растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Для изучения роли узлов в системе донорно-акцепторных связей были затенены узлы верхних вегетативных метамеров главного побега. Затенение проводилось до начала массового цветения и в период активного цветения растений. Проведен морфометрический анализ зародыша зерновки пшеницы опытных и контрольных растений. Установлено, что затенение верхних узлов побега до начала цветения растений отражается на формировании структур зародыша, а именно на длине первого и второго зародышевых листьев: их длина на 8-9 % меньше, чем у контрольных растений. При затенении узлов побега пшеницы в период активного цветения растений различия контрольных и опытных данных статистически не достоверны. Проведенное исследование показало, что затенение узлов не оказывает влияния на выраженность каждого из листьев относительно общей суммарной длины листьев зародыша: длина первого листа контрольных и опытных растений составляет 65 – 66%, второго – 22 – 23%, третьего – 12% от суммарной длины всех зародышевых листьев.

Ключевые слова: стеблевой узел, донорно-акцепторные отношения, мягкая пшеница, зародыш зерновки.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-171-178

Между фотосинтетической активностью тканей и продуктивностью растения существует сложная система прямых и обратных связей,

многие из которых еще мало изучены, а некоторые, вероятно, даже неизвестны (Чиков, 1997). С целью выявления регуляторных механизмов взаимодействия, оценки отношений между донором и акцептором, установления характера этих взаимодействий проводят экспериментальную работу, включающую изменение соотношения между источниками и акцепторами ассимилятов (Киризий, 2003; Страпко, Касаткин, Степанов, 2016; Хачатуров, Коробко, 2018).

Интерес к функциональной организации узла, как сложной в анатомическом плане части побега, связан с тем, что в нем происходит переформирование проводящих тканей, следовательно, данная структура выполняет определенную роль в процессах интеграции целого организма. Исследования показали, что депонирование ассимилятов в стебле является слабым конкурентом по сравнению с наливом зерна (Bontiett, Incoll, 1993), тем не менее, в период налива зерна стеблевые структуры и в том числе узел играют важную роль в формировании продуктивности (Киризий, 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. Для изучения влияния затенения узлов побега на формирование зародыша узлы верхних вегетативных метамеров главного побега были закрыты от света при помощи «манжеток», изготовленных из хлопчатобумажной ткани и устойчивой к ультрафиолету темной ленты на основе поливинилхлорида. Затенение узлов побега пшеница проводилось до начала массового цветения (сорт Ершовская 32) и в период активного цветения растений (сорт Саратовская 29). Проведен морфометрический анализ зародыша зерновки пшеницы опытных и контрольных растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Установлено, что при затенении узлов побега пшеницы до начала цветения растений суммарная длина всех зародышевых листьев составила 1360 мкм, что на 8% меньше контрольного значения. При этом длина первого листа опытных растений равна 883 ± 39 мкм, что составляет 92% от контроля (рис. 1). Второй лист зародыша зерновок, сформированных в колосе растений с затененными узлами верхних

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ПРИ ЗАТЕНЕНИИ

междоузлий побега, на 9% короче по сравнению с контрольным значением, а его ширина составила 91% от контрольного значения. Статистический анализ полученных данных показал, что различия по длине и ширине первого и второго листьев зародыша контрольных и опытных растений достоверны. Длина третьего зародышевого листа опытных растений на 10 мкм меньше контрольного значения и равна 162 ± 22 мкм (различия не достоверны при $p \leq 0.05$). Ширина третьего листа зародыша зерновок, полученных с растений с затененными узлами, не значительно – на 3% – отличается от аналогичного значения контрольных растений; такое различие данных статистически не является достоверным при $p \leq 0.05$.

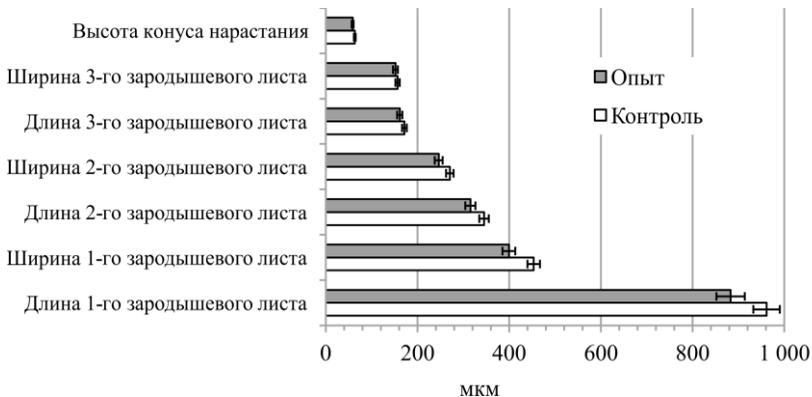


Рис. 1. Некоторые особенности развития зародыша зерновки *Triticum aestivum* при затенении двух верхних узлов побега до цветения растений.

Fig. 1. Some features of the development of the germ of the grain *Triticum aestivum* in the shading of the two upper nodes before flowering plants.

Разница в высоте конуса нарастания опытных и контрольных растений составляет 5 мкм (конус нарастания зерновок опытных растений на 7% меньше контрольного значения), что также не является статистически значимым при $p \leq 0.05$.

При затенении узлов побега пшеницы в период активного цветения растений длина первого и второго листьев зародыша опытных растений составила 918 ± 29 и 311 ± 20 мкм, что на 2% ниже контрольных

значений (рис. 2). Ширина первого и второго листьев зерновок, сформировавшихся на контрольных и опытных растениях, отличается также на 2 – 3%. Морфометрический анализ зародыша зерновки растений с затененными узлами побега показал, что третий зародышевый лист характеризуется большей длиной (174 ± 18 мкм) и шириной (163 ± 15 мкм) по сравнению с контролем. При этом различия контрольных и опытных данных составляют 5 – 6% и статистически не достоверны.

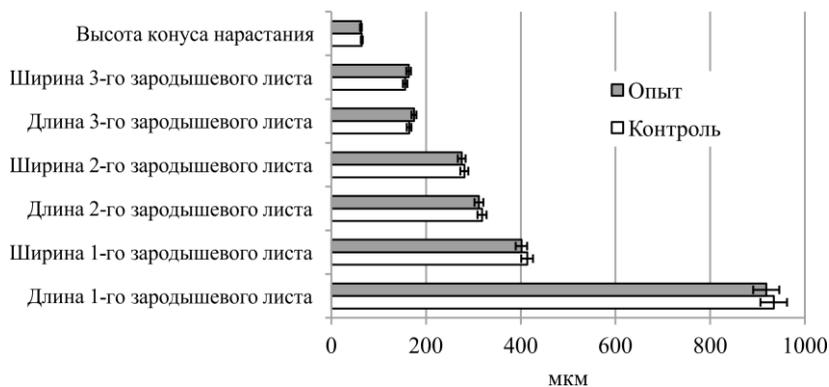


Рис. 2. Некоторые особенности развития зародыша зерновки *Triticum aestivum* при затенении двух верхних узлов побега в период цветения растений.

Fig. 2. Some features of the development of the germ of the grain *Triticum aestivum* in the shading of the two upper nodes in period of the flowering plants.

Суммарная длина всех листьев зародыша зерновок, сформированных на растениях с затененными в период цветения узлами, составила 1405 мкм, контрольных – 1417 мкм, таким образом различия не являются достоверными при $p \leq 0.05$.

Для изучения развития структур зерновки в аспекте изучения донорно-акцепторных связей целесообразным является представление о росте и развитии каждого листа по отношению к суммарной длине всех зародышевых листьев. Следует отметить, что в опыте с затенением узлов до начала цветения, длина первого листа и контрольных и опытных растений составляет 65%, второго – 23%, третьего – 12% от суммарной длины всех зародышевых листьев.

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ПРИ ЗАТЕНЕНИИ

В варианте опыта с затенением узлов в период активного цветения растений длина первого листа контрольных растений составила 66% от общей длины зародышевых листьев, опытных – 65 %. Выраженность второго листа контрольных и опытных растений различается на 0.3%, третьего – на 0.8%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Используемый метод затенения, как способ изменения соотношения между источниками и реципиентами ассимилятов, является эффективным методом изучения системы донорно-акцепторных отношений с сохранением целостности растительного организма. На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Затенение верхних узлов побега до начала цветения растений отражается на формировании структур зародыша, а именно на длине первого и второго зародышевых листьев: их длина на 8 – 9% меньше, чем у контрольных растений.

2. Затенение узлов не оказывает влияния на выраженности каждого из листьев относительно общей суммарной длины всех зародышевых листьев: длина первого листа контрольных и опытных растений составляет 65 – 66%, второго – 22 – 23%, третьего – 12% от суммарной длины всех зародышевых листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Киризий Д. А. Углекислотный газообмен и перераспределение ассимилятов у фасоли при удалении генеративных органов // Физиология и биохимия культурных растений. 2000. Т. 32, № 2. С. 106 – 113.

Киризий Д. А. Влияние дефолиации и затенения на фотосинтез и продуктивность в системе донорно-акцепторных отношений растительного организма // Физиология и биохимия культурных растений. 2003. Т. 35, № 2. С. 95 – 107.

Страпко А. М., Касаткин М. Ю., Степанов С. А. Влияние света на морфогенез пшеницы // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2016. Т. 16, № 4. С. 411 – 414.

Хачатуров Э. Г., Коробко В. В. Влияние этиоляции на морфогенез побега *Triticum aestivum* L. // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2018. Т. 16, № 4. С. 55 – 61.

Чиков В. И. Связь фотосинтеза с продуктивностью растений // Соросовский образовательный журнал. 1997. № 12. С. 23 – 27.

Э. Г. Хачатуров, В. В. Коробко, С. А. Степанов

Bontiett G. D., Incoll L. D. Effects on the stem of whinter barley of manipulating the source and sink during grain filling. I. Changes in accumulation and loss of mass from internodes // *Journal of Experimental Botany*. 1993. Vol. 44. P. 75 – 82.

Образец для цитирования:

Хачатуров Э. Г., Коробко В. В., Степанов С. А. Формирование зародыша зерновки при затенении узлов стебля *Triticum aestivum* L. // Бюл. Бот. сада Саратов. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 171 – 178.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-171-178.

ФОРМИРОВАНИЕ ЗАРОДЫША ЗЕРНОВКИ ПРИ ЗАТЕНЕНИИ

**FORMATION OF THE SEED EMBRYO IN THE SHADE
OF THE *TRITICUM AESTIVUM* L. STEM NODES**

E. G. Hachaturov, V. V. Korobko, S. A. Stepanov

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: v.v.korobko@mail.ru*

Received February 12, 2019; Revised March 10, 2019; Accepted June 14, 2019

The object of the study was seedlings of spring soft wheat *Triticum aestivum* L. To identify the role of nodes in the system of donor-acceptor relations, the nodes of the upper vegetative metameres of the main shoot were shaded. Shading was carried out before the beginning of mass flowering and during the period of active flowering of plants. A morphometric analysis of the seed embryo of wheat 1 from experimental and control plants was carried out. It has been established that the shading of the upper nodes of the shoot before the start of flowering of plants affects the formation of embryo structures, namely, the length of the first and second germinal leaves: their length is 8–9 % less than that of the control plants. When shading the wheat sprout nodes during the period of active flowering of plants, the differences in the control and experimental data are not statistically significant. The study showed that the shading of nodes does not affect the severity of each leaf relative to the total total length of all germinal leaves: the length of the first leaf of control and experimental plants is 65 – 66%, the second – 22 – 23%, and the third – 12% of the total length all germinal leaves.

Key words: Stem node, donor-acceptor relations, soft wheat, seed embryo.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-171-178

REFERENCES

Kirizij D. A. Carbon dioxide gas exchange and redistribution of assimilates in beans at removal of generative organs. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 2000, vol. 32, iss.2, pp. 106 – 113. (in Russian).

Kirizij D. A. Influence of shading defoliation on photosynthesis and productivity in the system of donor-acceptor relations of plant organism. *Physiology and biochemistry of cultivated plants*, 2003, vol. 35, iss.2, pp. 95 – 107. (in Russian).

Strapko A. M., Kasatkin M. Yu., Stepanov S. A. Light influence on morphogenesis wheat. *Izvestiya of Saratov University. New series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*, 2016, vol. 16, iss. 4, pp. 411 – 414 (in Russian). DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-4- 411-414.

Э. Г. Хачатуров, В. В. Коробко, С. А. Степанов

Hachaturov E. G., Korobko V. V. Influence of etiolation on morphogenesis of the shoot *Triticum aestivum* L. *Bulletin of the Botanical Garden of Saratov State University*, 2018, vol. 16, iss. 4, pp. 55 – 61. (in Russian).

Chikov V. I. The relationship of photosynthesis with plant productivity. *Soros Educational Journal*, 1997, № 12, pp. 23 – 27. (in Russian).

Bontiett G. D., Incoll L. D. Effects on the stem of whinter barley of manipulating the source and sink during grain filling. I. Changes in accumulation and loss of mass from internodes. *Journal of Experimental Botany*, 1993, vol. 44, pp. 75 – 82.

Cite this article as:

Hachaturov E. G., Korobko V. V., Stepanov S. A. Formation of the seed embryo in the shade of the *Triticum aestivum* L. stem nodes. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 171 – 178. (in Russian).

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-171-178.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.95

К РАСПРОСТРАНЕНИЮ *CROCUS RETICULATUS* НА ТЕРРИТОРИИ ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

И. В. Шилова, Н. А. Петрова, М. В. Лаврентьев, А. В. Богослов

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

Поступила в редакцию 20.05.2019 г.

После доработки 10.06.2019 г.

Принята к публикации 14.06.2019 г.

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-179-181

Crocus reticulatus Stev. ex Adam. (Iridaceae) – юго-восточно-европейский вид, северная граница ареала которого проходит по территории Воронежской области.

В. А. Агафонов (2006) отмечает, что в пределах Воронежской области вид встречается в Ольховатском р-не, окр. с. Красный Курган, редок и требует охраны.

В Красной книге Воронежской области (Агафонов, Гусев, 2011) сообщается, что в Ольховатском районе, окр. с. Красный Курган *C. reticulatus* впервые был собран в 1908 г. М. Н. Ульянищевым, а в 1958 г. местонахождения были подтверждены и обследованы С. В. Голицыным и Ю. А. Дорониным (со ссылкой на: Голицын, 1960). Кроме того вид указывается для окр. с. Бондарево Кантемировского района (со ссылкой на: Григорьевская, 2007).

Во время экспедиционных исследований в апреле 2019 г. на территории Воронежской обл. в Россошанском р-не, окр. с. Екатериновка,

в урочище Желоб мы встретили небольшую (не более сотни особей) популяцию *C. reticulatus*, занимающую площадь примерно 100 м². Ранее здесь данный вид, по-видимому, не находили, поскольку в более поздних по сравнению с Красной книгой (Агафонов, Гусев, 2011) документах (Приказ..., 2013; Приказ..., 2015), при характеристике урочища Желоб в разделе «Природные особенности ООПТ», указано, что здесь «произрастает большое количество первоцветов, занесенных в Красную книгу Воронежской области, в том числе брандушка». О присутствии на рассматриваемой территории *C. reticulatus* не сообщается, хотя было бы логично акцентирование внимания на произрастании данного более редкого, чем *Bulbocodium versicolor*, вида, если бы к моменту принятия указанных документов об этом было известно.

В связи с вышесказанным можно предположить, что *C. reticulatus* распространен по территории Воронежской области более широко, чем считалось до сих пор, и возможно нахождение его новых местобитаний в будущем.

Сборы *C. reticulatus* и *B. versicolor* из урочища Желоб хранятся в Гербарии Учебно-научного центра «Ботанический сад» Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского (SARBG).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонов В. А. Степные, кальцефильные, псаммофильные и галофильные эколого-флористические комплексы бассейна Среднего Дона: их происхождение и охрана. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2006. 250 с.

Агафонов В. А., Гусев А. В. Шафран сетчатый – *Crocus reticulatus* Stev. ex Adam. // Красная книга Воронежской области. Т. 1: Растения. Лишайники. Грибы. Воронеж: МОДЭК, 2011. С. 246 – 247.

Приказ департамента природных ресурсов и экологии Воронежской области от 04.02.2013 № 19 «Об утверждении схемы развития и размещения особо охраняемых природных территорий областного значения Воронежской области».

Приказ департамента природных ресурсов и экологии Воронежской области от 02.07.2015 № 241 «О внесении изменений в приказ департамента природных ресурсов и экологии Воронежской области от 4 февраля 2013 года № 19».

Образец для цитирования:

Шилова И. В., Петрова Н. А., Лаврентьев М. В., Богослов А. В. К распространению *Crocus reticulatus* на территории Воронежской области // Бюл. Бот. сада Сарат. гос. ун-та. 2019. Т. 17, вып. 2 – 3. С. 179 – 181.
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-179-181.

**TO THE DISTRIBUTION OF THE *CROCUS RETICULATUS*
IN THE VORONEZH REGION**

I. V. Shilova, N. A. Petrova, M. V. Lavrentiev, A. V. Bogoslov

*N. G. Chernyshevsky Saratov State University
83 Astrakhanskaya Str., Saratov 410012, Russia
E-mail: schiva1952@yandex.ru*

Received May 20, 2019; Revised June 10, 2019; Accepted June 14, 2019

DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-179-181

REFERENCES

Agafonov V. A. *Steppe, calciphilic, psammophilic and halophilic ecological and floristic complexes of the Middle Don basin: their origin and protection*. Voronezh: Izdatel'stvo Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta, 2006. 250 p. (in Russian).

Agafonov V. A., Gusev A. V. *Crocus reticulatus* Stev. ex Adam. In: V. A. Agafonov (ed.) *Red Book of Voronezh Region. Vol. 1: Plants. Lichens. Fungi*. Voronezh: MODEK, 2011. pp. 246 – 247. (in Russian).

Order of the Department of Natural Resources and Ecology of the Voronezh Region dated 04.02.2013 № 19 «On approval of the scheme for the development and deployment of specially protected natural territories of regional significance of the Voronezh region». (in Russian).

Order of the Department of Natural Resources and Ecology of the Voronezh Region dated 02.07.2015 № 241 «On Amending the Order of the Department of Natural Resources and Ecology of the Voronezh Region dated February 4, 2013 № 19». (in Russian).

Cite this article as:

Shilova I. V., Petrova N. A., Lavrentiev M. V., Bogoslov A. V. To the distribution of *Crocus reticulatus* in the Voronezh region. *Bulletin of Botanic Garden of Saratov State University*, 2019, vol. 17, iss. 2 – 3, pp. 179 – 181. (in Russian).
DOI: 10.18500/1682-1637-2019-2-3-179-181.