

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 2 (34)

2021

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Хумуд Бутхаина Мохаммед Хумуд, Юдакова О. И.* Регенерационный потенциал партеногенетических линий кукурузы в культуре зрелых зародышей 3

БОТАНИКА

- Годин В. Н., Архипова Т. В., Яламова Ж. И.* Биология цветения *Heracleum sibiricum* (Ariaceae) в Московской области 14
- Недосеко О. И.* Побеговая структура кроны в онтогенезе особей *Salix viminalis* L. жизненной формы «аэроксильный кустарник» 26
- Петрова М. В.* Первые сведения о макромицетах Гафурийского района Республики Башкортостан 39
- Худоногова Е. Г.* Изучение качественных признаков семян древесно-кустарниковых интродуцентов (г. Иркутск) 50

ЗООЛОГИЯ

- Панов А. Г., Агаширинова В. Ю., Ромель С. А.* Особенности видового состава и сезонной динамики цилиофауны в летне-осенний период в пресноводных водоемах нижнего течения р. Таранай (южная часть о. Сахалин) 62

ЭКОЛОГИЯ

- Сабирджонова М. Р., Саттаров В. Н.* Фенотипическая изменчивость трутней *Apis mellifera* на пасеках северной части Башкортостана 74
- Арефьева О. А., Ольшанская Л. Н., Валиев Р. Ш.* Изучение эффективности очистки водных сред ряской малой *Letna minor* L. от солей тяжелых металлов с использованием энергии электромагнитных излучений и регенерации фиторемедианта 84
- Леонова Н. А.* Широколиственные леса верхнего плато Приволжской возвышенности 98

**UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION**

NATURAL SCIENCES

№ 2 (34)

2021

CONTENTS

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

- Humood Buthaina Mohammed Humood, Yudakova O.I.* The regeneration potential of partenogenetic maize lines in the culture of mature embryos 3

BOTANY

- Godin V.N., Arkhipova T.V., Ialamova J.I.* Flowering biology of *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) in Moscow region 14
- Nedoseko O.I.* Crown shoots in the ontogenesis of *Salix viminalis* L. species “aeroxyl shrub” life-form 26
- Petrova M.V.* Mycological research in the Republic of Bashkortostan Gafuri district 39
- Khudonogova E.G.* A study of properties of woody-shrub introducents (Irkutsk) 50

ZOOLOGY

- Panov A.G., Agashirnova V.Yu., Romel'S.A.* Peculiarities of the species composition and seasonal dynamics of ciliofauna in summer-autumn period in freshwater reservoirs of the lower current of the Taranay river (southern part of Sakhalin island) 62

ECOLOGY

- Sabirdzhonova M.R., Sattarov V.N.* The phenotypic variability of *Apis mellifera* drones in apiaries of the northern part of Bashkortostan 74
- Aref'eva O.A., Ol'shanskaya L.N., Valiev R.Sh.* A study of water environment purification efficiency by little duckweed *Lemna minor* L. from heavy metal salts using the energy of electromagnetic radiation and phytoremediant regeneration 84
- Leonova N.A.* Broad-leaved forests of the upper plateau of the Volga upland 98

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 575.1:581.143

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-1

Регенерационный потенциал партеногенетических линий кукурузы в культуре зрелых зародышей

Хумуд Бутхайна Мохаммед Хумуд¹, О. И. Юдакова²

^{1,2}Саратовский национальный исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского, Саратов, Россия

¹bobogold18@gmail.com, ²yudakovaoi@info.sgu.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Выявление сортов и линий с высоким морфогенетическим потенциалом необходимо для эффективного использования технологий *in vitro* в селекции кукурузы. Целью исследования являлась оценка регенерационного потенциала партеногенетических линий кукурузы при клональном микроразмножении посредством прямого органогенеза в культуре зрелых зародышей. *Материалы и методы.* Объектом исследования послужили растения девяти гомозиготных линий с наследственной предрасположенностью к партеногенезу: АТ-3 (2n), АТ-3 (4n); АТТМ (bm, y, g), АТТМ (bm, y, g, В-тип ЦМС), АТТМ (lg, y, wx), АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС), АТТМ (bm, y, wx), АТТМ (lg, y) и АТТМ (bm, y). В качестве первичного экспланта использовали зрелые зародыши. Инициацию стерильной культуры осуществляли на среде Мурасиге – Скуга (MS) без гормонов, микроразмножение – на среде MS с 0,5 и 2,0 мг/л 6-бензиламинопурина (БАП), инициацию ризогенеза – на среде MS с уменьшенной вдвое концентрацией веществ и с добавлением 0,5 мг/л α -нафтилуксусной кислоты (НУК). *Результаты.* У изученных линий частота приживаемости эксплантов в стерильной культуре варьировала от 33,3 до 91,1 %. Различия по этому показателю установлены между линией АТ-3 (2n) и ее тетраплоидным аналогом АТ-3 (4n) ($p \leq 0,01$). Линии с одинаковым генотипом, но разной цитоплазмой характеризовались одинаковой частотой прижившихся эксплантов. Через 2 мес. от начала культивирования на среде с 0,5 мг/л БАП у всех линий на эксплантах развивалось по 1–2 пазушных побега, а на среде с 2,0 мг/л БАП – 6–7 побегов. На среде для индукции ризогенеза частота укоренившихся побегов варьировала от 48,3 до 100 %. *Выводы.* Генотип и плоидность растений влияли на приживаемость эксплантов в стерильной культуре и на процесс ризогенеза. Высоким регенерационным потенциалом характеризовались линии АТТМ (bm, y, wx), АТТМ (lg, y, wx), АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС), низким – линия АТ-3 (4n). Цитоплазматическая мужская стерильность не оказывала влияния на регенерационный потенциал линии. Количество пазушных побегов на эксплантах не зависело от генотипа растений и определялось только концентрацией БАП в среде.

© Хумуд Бутхайна Мохаммед Хумуд, Юдакова О. И., 2021. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Ключевые слова: клональное микроразмножение, культивирование *in vitro*, культура зрелых зародышей, прямой органогенез, кукуруза, *Zea mays*

Для цитирования: Хумуд Бутхайна Мохаммед Хумуд, Юдакова О. И. Регенерационный потенциал партеногенетических линий кукурузы в культуре зрелых зародышей // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 3–13. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-1

The regeneration potential of partenogenetic maize lines in the culture of mature embryos

Humood Buthaina Mohammed Humood¹, O.I. Yudakova²

^{1,2}Saratov State University, Saratov, Russia

¹bobogold18@gmail.com, ²yudakovai@info.sgu.ru

Abstract. Background. Identification of varieties and lines with high morphogenetic potential is necessary for effective use of *in vitro* technologies in maize selection. The purpose of the study is to assess the regenerative potential of parthenogenetic maize lines during clonal micropropagation through direct organogenesis in the culture of mature embryos. **Materials and methods.** The objects of the study were plants of 9 homozygous lines with a hereditary predisposition to parthenogenesis: AT-3 (2n), AT-3 (4n); ATTM (bm, y, g), ATTM (bm, y, g, B-type CMS), ATTM (lg, y, wx), ATTM (lg, y, wx, B-type CMS), ATTM (bm, y, wx), ATTM (lg, y) and ATTM (bm, y). Mature embryos were used as the primary explant. Sterile culture was initiated on Murashige – Skoog (MS) medium without hormones, micropropagation was performed on MS with 0.5 and 2.0 mg/l 6-benzylaminopurine (BAP), rhizogenesis was initiated on 1/2 MS with 0.5 mg/l α -naphthylacetic acid. **Results.** The frequency of survival explants on sterile culture varied from 33.3 to 91.1 % in the studied lines. The AT-3 (2n) line and its tetraploid analog AT-3 (4n) differed in this parameter ($p \leq 0.01$), while the lines with the same genotype and different cytoplasm did not differ. 1–2 axillary shoots developed on explants in all lines 2 months after the start of cultivation on a medium with 0.5 mg/l BAP, while 6–7 shoots developed on a medium with 2.0 mg/l BAP. The frequency of rooted shoots varied from 48.3 to 100 % on the medium for rhizogenesis. **Conclusions.** The plant genotype and ploidy influenced the survival rate of explants in sterile culture and the process of rhizogenesis. The ATTM (bm, y, wx), ATTM (lg, y, wx), ATTM (lg, y, wx, B-type CMS) lines were characterized by a high regeneration potential, and the AT-3 (4n) line had a low potential. Cytoplasmic male sterility did not affect the line regeneration potentials. The number of axillary shoots on explants did not depend on the plant genotype and depend on only the BAP concentration in the medium.

Keywords: clonal micropropagation, *in vitro* cultivation, mature embryo culture, direct organogenesis, maize, *Zea mays*

For citation: Humood Buthaina Mohammed Humood, Yudakova O.I. The regeneration potential of partenogenetic maize lines in the culture of mature embryos. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:3–13. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-1

Введение

Для ускорения селекционного процесса на современном этапе используются такие методы, как клеточная и маркер-ассоциированная селекция, генетическая инженерия, гаплоидия и соматическая гибридизация. Практически все они включают этап культивирования растительного материала в условиях *in vitro*. Применение этих методов в селекции кукурузы ограничивается

тем, что для многих ее генотипов сложно, а иногда и невозможно добиться успешной регенерации растений в стерильной культуре [1–3]. В связи с этим актуальным является совершенствование технологии получения растений-регенерантов *in vitro* и выявление сортов и линий кукурузы с высоким морфогенетическим потенциалом.

В настоящее время наиболее эффективным способом получения у кукурузы растений-регенерантов является индукция непрямого соматического эмбриогенеза или непрямого органогенеза в культуре незрелых зародышей [1, 3–10]. Однако данные технологии имеют ряд недостатков. Так, использование 12–18-суточных зародышей в качестве первичных эксплантов ограничено коротким периодом цветения растений, а процедура их вычленения из завязей весьма трудоемка. Кроме того, наличие стадии каллусогенеза при не-прямых типах морфогенеза создает риск соматической изменчивости [11], которая нежелательна при клонировании уникальных генотипов, создании и поддержании коллекций *in vitro* и при проведении генно-инженерных экспериментов. Вероятность соматической изменчивости снижается при прямом соматическом эмбриогенезе и прямом органогенезе, когда регенерация растений осуществляется непосредственно из клеток и тканей экспланта без образования каллуса. В отличие от многочисленных работ по получению у кукурузы регенерантов посредством непрямого соматического эмбриогенеза, возможность индукции прямого органогенеза изучена лишь для единичных генотипов [12–15].

Целью проведенного исследования явилась оценка регенерационного потенциала партеногенетических линий кукурузы при клональном микроразмножении посредством прямого органогенеза в культуре зрелых зародышей. У растений этих линий яйцеклетки способны развиваться без оплодотворения, что приводит к регулярному появлению в потомстве матроклиных гаплоидов с частотой около 10 % [16]. Такие линии представляют интерес как модельные объекты для изучения партеногенеза, как источники гаплоидов и исходный материал для создания форм с диплоидным апомиксисом. Разработка технологии клонального микроразмножения партеногенетических линий кукурузы будет способствовать реализации их селекционно-генетического потенциала.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи: ввести в стерильную культуру зрелые зародыши партеногенетических линий кукурузы; индуцировать прямой органогенез и регенерацию растений в культуре зрелых зародышей; оценить возможное влияние генотипа линий, цитоплазматической мужской стерильности и плоидности растений на регенерационный потенциал и эффективность микроразмножения посредством прямого органогенеза.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили растения девяти гомозиготных линий кукурузы (*Zea mays* L.) с наследственной предрасположенностью к партеногенезу: диплоидная линия АТ-3 (2n) и ее тетраплоидный аналог АТ-3 (4n); линии АТТМ (bm, y, g) и АТТМ (lg, y, wx) и их аналоги с боливийским типом цитоплазматической мужской стерильности АТТМ (bm, y, g, В-тип ЦМС) и АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС), а также линии АТТМ (bm, y, wx), АТТМ (lg, y)

и АТТМ (bm, y). Все они были получены от одной исходной материнской линии АТ-1, характеризующейся повышенной частотой партеногенетического развития яйцеклеток [17]. Линии серии АТТМ маркированы рецессивными генами, которые контролируют хорошо проявляемые фенотипические признаки: *bm* (brown midrib) – коричневая средняя жилка листа; *lg* (liguleless leaf) – безлигульный лист; *y* (yellow endosperm) – желтый эндосперм; *g* (golden) – золотистая окраска листьев и стеблей; *wx* (waxy endosperms) – восковидный эндосперм.

В качестве первичного экспланта использовали зрелые зародыши. Зерновки стерилизовали 70 % этиловым спиртом (1 мин) и 0,5 % раствором мертиолата (этилмеркуритиосалицилат натрия, $\geq 97\%$) в течение 5 мин. В условиях ламинар-бокса из зерновок вычленили зародыши и пассировали на искусственную питательную среду.

Стерильную культуру инициировали на безгормональной среде Мурасиге – Скуга (MS) [18] с добавлением витаминов по прописи среды, 20 мг/л сахарозы, 7 г/л агара (Panheas). Для непосредственного размножения использовали среды MS, дополненные 6-бензиламинопурином (БАП) в концентрации 0,5 и 2,0 мг/л. Среды автоклавировали 20 мин при 120 °С. Культуры выращивали в климатокамере Sanyo MLR-352 при температуре 24 °С при 16-часовом фотопериоде. Укоренение эксплантов осуществляли на среде, приготовленной по прописи Мурасиге и Скуга [18], в которой концентрация макро- и микроэлементов была уменьшена в 2 раза (1/2 MS). В качестве индуктора ризогенеза использовали α -нафтилуксусную кислоту (НУК) в концентрации 0,5 мг/л.

Статистическую обработку результатов осуществляли с использованием программы AGROS. Для сравнения средних значений независимых выборок использовали тест Дункана (Duncan's Multiple Range Test) и одно- и двухфакторный дисперсионный анализ.

Результаты и обсуждение

Выделенные из стерильных зерновок зародыши культивировали на среде MS без гормонов (рис. 1,а). Частота их приживаемости для всех линий составила почти 100 %. Через 7 сут у развившихся проростков отсекали корень, а побег переносили на среду MS, дополненную БАП в концентрации 0,5 или 2,0 мг/л. Ранее в исследованиях культуры зрелых зародышей линии АТТМ (bm, wx, y) была выявлена эффективность применения БАП этих концентраций для мультипликации побегов [19].

При первом пассаже на среду для размножения приживаемость проростков с отсеченным корнем зависела как от генотипа линии ($p < 0,01$), так и от концентрации гормона в среде ($p < 0,01$). У большинства линий частота жизнеспособных эксплантов была более высокой на среде MS с 2,0 мг/л БАП. Приживаемость побегов варьировала от 33,3 % у линии АТ-3 (4n) и до 91,1 % у линии АТТМ (bm, y, wx). По данному показателю статистически достоверно ($p < 0,01$) различались линии АТ-3 (2n) и АТ-3 (4n), которые имеют одинаковый генотип, но разный уровень пloidности. В то же время линии с одинаковым генотипом, но разной цитоплазмой (АТТМ (bm, y, g), АТТМ (lg, y, wx) и их аналоги с В-типом ЦМС), характеризовались одинаковой частотой прижившихся эксплантов (табл. 1).

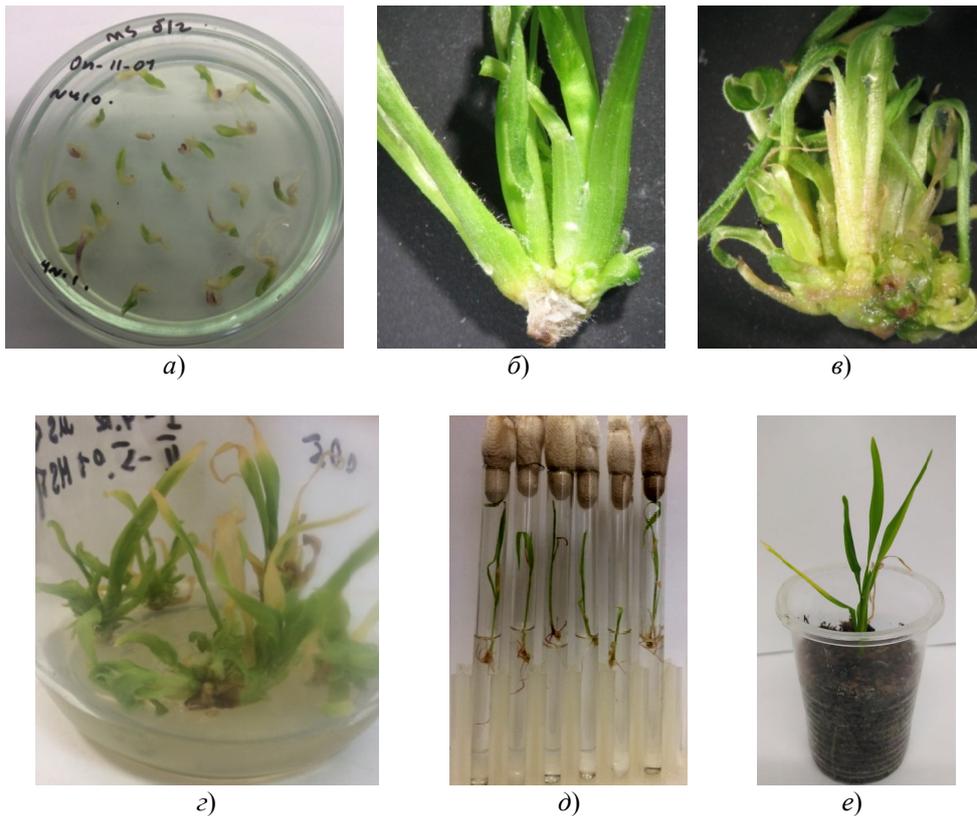


Рис. 1. Культура *in vitro* зрелых зародышей кукурузы:

- a* – прорастание зрелых зародышей через 2 сут культивирования на среде MS без гормонов; *б* – эксплант через 2 мес. культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП; *в* – эксплант через 4 мес. культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП; *г* – экспланты через 1 мес. субкультивирования на среде MS с 0,2 мг/л БАП; *д* – адаптация корнесобственных регенерантов в пробирках с водопроводной водой; *е* – регенерант через 7 сут после переноса из пробирок с водопроводной водой в почвенный субстрат

На средах для размножения у всех изученных линий морфогенетические процессы проходили одинаково (рис. 1). В зоне среза первичного побега каллус не формировался. Побег рос и через 30 сут от начала культивирования состоял из нескольких укороченных фитомеров. В узлах закладывалось по 2 или 4 вегетативные почки, которые прорастали в короткие пазушные побеги (рис. 1,б). Их количество на экспланте зависело от концентрации БАП в среде ($p < 0,01$) и не зависело от генотипа линии (табл. 2). Через 2 мес. от начала культивирования на среде с 0,5 мг/л БАП у всех исследованных линий на эксплантах развивалось по 1–2 пазушных побега, а на среде с 2,0 мг/л БАП – 6–7 побегов.

Постепенно эксплант превращался в пучок из многочисленных микропобегов длиной около 5 мм (рис. 1,в). Их разделение и пассирование на новую среду того же состава сопровождалось массовой гибелью. Для того чтобы устранить эту проблему, после 2 мес. культивирования на среде с 0,5 и 2,0 мг/л БАП экспланты переносили на среду MS с 0,2 мг/л БАП (рис. 1,г).

Через 2 мес. субкультивирования на среде с пониженной концентрацией фитогормона микропобеги достигали размеров 20–25 мм. Это позволяло разъединять их и переносить на среды с повышенным содержанием БАП для повторения этапа микроразмножения или на среды с ауксинами для укоренения. При втором и третьем пассажах генотип линии также влиял ($p < 0,5$) на приживаемость эксплантов (табл. 1). При субкультивировании с циклическим изменением концентрации БАП в среде (2,0–0,2 мг/л) культуру проростков удалось поддерживать в течение года (7–8 пассажей) без потери жизнеспособности эксплантов.

Таблица 1

Приживаемость проростков кукурузы
на средах для размножения

Линия (фактор А)	Количество прижившихся эксплантов, %				
	через 2 мес. культивирования на среде MS, дополненной БАП (фактор В) ¹			через 1 мес. субкультивирования ²	
	0,5 мг	2,0 мг/л	среднее по фактору А	на среде MS с 0,2 мг/л БАП (второй пассаж)	на среде MS с 2,0 мг/л БАП (третий пассаж)
1. АТТМ (bm, y, wx)	80,0 ^{hi}	91,1 ⁿ	85,5 ^h	75,0 ^g	65,0 ^k
2. АТТМ (lg, y)	42,1 ^{cd}	88,3 ^{lm}	65,2 ^f	60,0 ^d	50,0 ^{defghi}
3. АТТМ (bm, y)	46,2 ^c	44,1 ^{de}	45,2 ^d	45,0 ^b	42,0 ^{cde}
4. АТТМ (bm, y, g)	42,1 ^{cd}	40,2 ^{bc}	41,1 ^c	40,0 ^{ab}	38,0 ^c
5. АТТМ (bm, y, g, В-тип ЦМС)	40,0 ^c	37,3 ^b	38,6 ^b	40,0 ^{ab}	40,0 ^c
6. АТТМ (lg, y, wx)	84,1 ^{jk}	88,3 ^{mk}	86,2 ^h	70,0 ^{fg}	55,0 ^{ij}
7. АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС)	82,1 ^{ijk}	84,1 ^k	83,1 ^g	74,7 ^{fg}	52,0 ^{ghij}
8. АТ-3 (2n)	62,1 ^{fg}	64,1 ^g	63,1 ^c	59,7 ^{cd}	37,7 ^{bc}
9. АТ-3 (4n)	40,0 ^c	33,3 ^a	36,5 ^a	32,7 ^a	25,0 ^a
Среднее по фактору В	57,6 ^a	63,4 ^b			
F	F(A) 1501,707*** F(B) 258,381*** F(A × B) 220,437***			27,166*	33,871*

Примечание. ¹Статистическую обработку данных, полученных при первом пассаже, проводили с использованием двухфакторного дисперсионного анализа. ²Статистическую обработку данных, полученных при втором и третьем пассажах, осуществляли с использованием однофакторного дисперсионного анализа. В каждом варианте изучали три повторности по 15 эксплантов. Данные, обозначенные разными буквенными верхними индексами в одном столбце, достоверно различаются друг от друга по критерию Дункана (Duncan's Multiple Range Test) при *** $p < 0,01$; * $p < 0,5$.

Таблица 2

Развитие пазушных побегов у проростков кукурузы через 2 мес. культивирования на среде MS, дополненной 0,5 и 2,0 мг/л БАП

Линия (фактор А)	Среднее количество пазушных побегов, развившихся на эксплантах при культивировании на среде MS (фактор В), %		
	0,5 мг/л БАП	2,0 мг/л БАП	среднее по фактору А
1. АТТМ (bm, y, wx)	1,0 ^a	7,0 ^{ij}	4,0 ^a
2. АТТМ (lg, y)	1,3 ^a	5,6 ^{cdefghij}	3,5 ^a
3. АТТМ (bm, y)	1,3 ^a	6,0 ^{defghij}	3,7 ^a
4. АТТМ (bm, y, g)	1,7 ^a	6,3 ^{ghij}	4,0 ^a
5. АТТМ (bm, y, g, В-тип ЦМС)	2,0 ^a	7,0 ^{hij}	4,5 ^a
6. АТТМ (lg, y, wx)	1,3 ^a	5,7 ^{bcddefghij}	3,5 ^a
7. АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС)	1,3 ^a	6,0 ^{fghij}	3,7 ^a
8. АТ-3 (2n)	1,6 ^a	6,0 ^{efghij}	3,8 ^a
9. АТ-3 (4n)	1,6 ^a	7,3 ^j	4,5 ^a
Среднее по фактору В	1,5 ^a	6,3 ^b	
F _(A) 0,665 ^{ns} ; F _(B) 240,311 ^{***} ; F _(A×B) 0,0 ^{ns}			

Примечание. В каждом варианте изучены три повторности по 15 эксплантов. Данные, обозначенные разными буквенными верхними индексами в одном столбце, достоверно различаются друг от друга по критерию Дункана по результатам двух-факторного дисперсионного анализа (Duncan's Multiple Range Test); $***p < 0,01$, ns – нет достоверных различий.

Укоренение разделенных пазушных побегов проводили на среде MS с уменьшенной вдвое концентрацией минеральных солей (1/2 MS) и дополненной 0,5 мг/л НУК. Ризогенез начинался через 10–14 сут после переноса побегов на среду для укоренения. На данном этапе культивирования выявлено влияние генотипа на такие показатели, как число укоренившихся побегов, длина корней и их количество на экспланте (табл. 3).

После 30 сут культивирования на среде для укоренения регенеранты переносили в нестерильные условия, сначала в отдельные пробирки с водопроводной водой (см. рис. 1,д), а спустя 5–7 сут в пластиковые стаканчики (50 мл), заполненные на 2/3 объема почвенным субстратом (см. рис. 1,е). У всех линий приживаемость эксплантов *ex vitro* через 30 сут составила около 90 %.

Генотип является одним из важных факторов, определяющих способность растений к регенерации в условиях *in vitro*. Как показало проведенное исследование, у изученных партеногенетических линий генотип оказывал влияние на приживаемость эксплантов в стерильной культуре и на процесс ризогенеза. Особенно значимо частота приживаемости зависела от генотипа при первом пассаже эксплантов на среду для размножения ($p < 0,01$). При последующих пассажах зависимость сохранялась, но была менее выражена ($p < 0,5$).

Характеристики эксплантов на этапе ризогенеза
на среде 1/2 MS с 0,5 мг/л НУК

Линия	Количество		Длина корней, мм
	укоренившихся побегов, %	корней на экспланте, шт.	
1. АТТМ (bm, y, wx)	75,0 ^{op}	2,0 ^{abcde}	21,0 ^g
2. АТТМ (lg, y)	100,0 st	1,6 ^a	11,1 ^{bcde}
3. АТТМ (bm, y)	75,0 ^p	4,0 ^{hijkl}	9,2 ^{abcde}
4. АТТМ (bm, y, g)	66,2 ^{ghijkl}	2,3 ^{abcdef}	5,0 ^a
5. АТТМ (bm, y, g, В-тип ЦМС)	50,0 ^f	2,0 ^{abcde}	11,2 ^{cde}
6. АТТМ (lg, y, wx)	66,2 ^{hijkl}	2,3 ^{abcdef}	9,3 ^{abcde}
7. АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС)	66,2 ^{ijkl}	5,0 ^l	9,2 ^{abcde}
8. АТ-3 (2n)	48,3 ^{def}	2,0 ^{abcde}	10,0 ^{abcde}
9. АТ-3 (4n)	50,0 ^f	1,6 ^a	9,0 ^{abcde}
F	116,213 ^{**}	20,384 [*]	7,462 [*]

Примечание. В каждом варианте изучены три повторности по 15 эксплантов. Данные, обозначенные разными буквенными верхними индексами в одном столбце, достоверно различаются друг от друга по результатам однофакторного дисперсионного анализа (Duncan's Multiple Range Test); * $p < 0,5$; ** $p < 0,05$.

Различия по приживаемости эксплантов и по количеству укоренившихся регенерантов, обнаруженные между линией АТ-3 (2n) и ее тетраплоидным аналогом, дают основания утверждать, что регенерационный потенциал растений определяется не только их генотипом, но и плоидностью. Вместе с тем цитоплазматическая мужская стерильность не оказывала влияния на способность к регенерации, о чем свидетельствует отсутствие достоверных различий по частотам прижившихся эксплантов и укоренившихся регенерантов между линиями АТТМ (bm, y, g), АТТМ (lg, y, wx) и их аналогами с В-типом ЦМС. Следует отметить, что при индукции непрямого соматического эмбриогенеза стерильная цитоплазма снижала эмбриогенный потенциал растений [20], на основании чего был сделан вывод о локализации фактора, ингибирующего непрямо соматический эмбриогенез, в митохондриальном геноме [20].

Ранее при индукции прямого органогенеза у инбредных линий кукурузы было установлено влияние генотипа не только на приживаемость эксплантов в культуре *in vitro*, но и на процесс мультипликации побегов [13, 15]. В экспериментах Ахмада с соавторами [13] из девяти протестированных генотипов лучшие результаты (11,0 побегов на эксплант) были получены при культивировании проростков линии ЕН-6 на среде MS с добавлением 0,7 мг/л БАП, 0,2 мг/л ИУК и 0,5 мг/л гиббереллина. Из 10 линий кукурузы, изученных Олавейем с соавторами [15], на эксплантах линий EV99QPM и DTSR-WCO развивалось больше пазушных побегов (в среднем 1,3), чем у остальных, а наиболее эффективной средой оказалась среда MS, дополненная 3,0 мг/л БАП и 0,3 мг/л НУК.

У изученных авторами партеногенетических линий кукурузы количество пазушных побегов на эксплантах не зависело от генотипа растений и

определялось только концентрацией гормона. У всех линий максимальную мультипликацию побегов (6–7 на эксплант) обеспечивало присутствие в среде MS 2,0 мг/л БАП.

Результаты данного исследования и ранее выполненных работ [12–15, 19] позволяют отнести индукцию прямого органогенеза в культуре *in vitro* зрелых зародышей и проростков к числу перспективных способов клонального микроразмножения сортов и линий кукурузы.

Заключение

В результате проведенного исследования у девяти партеногенетических линий кукурузы был успешно индуцирован прямой органогенез в культуре зрелых зародышей. Процесс мультипликации побегов не зависел от генотипа растений и определялся только концентрацией БАП в питательной среде. У всех линий через 2 мес. культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП на эксплантах развивалось по 6–7 пазушных побегов, а на среде с 0,5 мг/л БАП – только 1–2 побега. От генотипа и пloidности растений зависели приживаемость эксплантов в стерильной культуре и процесс ризогенеза. Цитоплазматическая мужская стерильность не оказывала влияния на регенерационный потенциал линий кукурузы. Наиболее высоким регенерационным потенциалом характеризовались линии АТТМ (bm, y, wx), АТТМ (lg, y, wx), АТТМ (lg, y, wx, В-тип ЦМС), самым низким – линия АТ-3 (4n).

Список литературы

1. Aguado-Santacruz G. A., Garcia-Moya E., Aguilar-Acuna J. L. [et al.]. *In vitro* plant regeneration from quality protein maize // *In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant*. 2007. Vol. 43. P. 215–224.
2. Altpeter F., Springer N. M., Bartley L. E. [et al.]. Advancing crop transformation in the era of genome editing // *Plant Cell*. 2016. Vol. 28. P. 1510–1520.
3. De Vasconcelos M. J. V., Antunes M. S., De Oliveira M. F. [et al.]. Callus induction and plant regeneration from immature embryos culture of tropical maize // *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*. 2018. Vol. 17, № 3. P. 359–368.
4. Armstrong C. L., Green C. E. Establishment and maintenance of friable, embryogenic maize callus and the involvement of L-proline // *Planta*. 1985. Vol. 164. P. 207–214.
5. Gordon-Kamm W. J., Spencer T. M., Manganno M. L. [et al.]. Transformation of maize cells and regeneration of fertile transgenic plants // *Plant Cell*. 1990. Vol. 2. P. 603–608.
6. Carvalho C. H. S., Bohorova N., Bordallo P. N. [et al.]. Type II callus production and plant regeneration in tropical maize genotypes // *Plant Cell Reports*. 1997. Vol. 17, № 1. P. 73–76.
7. Matthys-Rochon E., Piola F., Le Deunff E. [et al.]. *In vitro* development of maize immature embryos: a tool for embryogenesis analysis // *Journal of Experimental Botany*. 1998. Vol. 49, № 322. P. 839–845.
8. El-Itriby H. A., Assem S. K., Hussein E. H. A. [et al.]. Regeneration and transformation of Egyptian maize inbred lines via immature embryo culture and a biolistic particle delivery system // *In Vitro Cell Dev Biol Plant*. 2003. Vol. 39. P. 524–531.
9. Petrillo C. P., Carneiro N. P., Purcino A. A. C. [et al.]. Optimization of particle bombardment parameters for the genetic transformation of Brazilian maize inbred lines // *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2008. Vol. 43, № 3. P. 371–378.
10. Rakshit S., Rashid Z., Sekhar J. C. [et al.]. Callus induction and whole plant regeneration in elite Indian maize (*Zea mays* L.) inbreds // *Plant cell Tiss Organ Cult*. 2010. Vol. 100, № 1. P. 31–37.

11. Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 3. Каллусообразование *in vitro* // Биополимеры и клетка. 1997. Т. 13, № 5. С. 362–371.
12. Mushke R., Yarra R., Bulle M. Efficient *in vitro* direct shoot organogenesis from seedling derived split node explants of maize (*Zea mays* L.) // Journal of Genetic Engineering and Biotechnology. 2016. Vol. 14. P. 49–53.
13. Ahmad M. Z., Hussain I., Ahmed S. [et al.]. Direct *in vitro* multiple shoot regeneration in maize (*Zea mays*) inbred lines // J. Innov Bio-Res. 2017. Vol. 1, № 1. P. 24–29.
14. Ovchinnikova V. N., Varlamova N. V., Rodionova M. A. [et al.]. Susceptibility of maize mesocotyl culture to *Agrobacterium* transformation and its *in vitro* regeneration // Applied biochemistry and microbiology. 2018. Vol. 54, № 8. P. 808–815.
15. Olawuyi O. J., Dalamu O., Olowe O. M. *In vitro* regeneration and proliferation of maize (*Zea mays* L.) genotypes through direct organogenesis // Journal of Natural Sciences Research. 2019. Vol. 9, № 6. P. 65–73.
16. Апанасова Н. В., Гуторова О. В., Юдакова О. И., Смолькина Ю. В. Особенности строения и развития женских генеративных структур у линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2–2. С. 216–219.
17. Тырнов В. С., Еналеева Н. Х. Автономное развитие зародыша и эндосперма у кукурузы // Доклады Академии наук СССР. 1983. Т. 272, № 3. С. 722–725.
18. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Plant Physiology. 1962. Vol. 15. P. 473–497.
19. Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И. Гормональная регуляция морфогенеза в культуре зрелых зародышей партеногенетической линии кукурузы АТТМ (bm, wx, y) // Известия Саратовского университета. Новая серия. Сер.: Химия. Биология. Экология. 2020. Т. 20, № 3. С. 315–323.
20. Чернышева В. Г., Шамина З. Б. Влияние ЦМС на индукцию эмбрионной каллусной ткани кукурузы // Генетика. 1990. Т. 26, № 8. С. 1435–1439.

References

1. Aguado-Santacruz G.A., Garcia-Moya E., Aguilar-Acuna J.L. [et al.]. In vitro plant regeneration from quality protein maize. *In Vitro Cellular and Developmental Biology Plant*. 2007;43:215–224.
2. Altpeter F., Springer N.M., Bartley L.E. [et al.]. Advancing crop transformation in the era of genome editing. *Plant Cell*. 2016;28:1510–1520.
3. De Vasconcelos M.J.V., Antunes M.S., De Oliveira M.F. [et al.]. Callus induction and plant regeneration from immature embryos culture of tropical maize. *Revista Brasileira de Milho e Sorgo*. 2018;17(3):359–368.
4. Armstrong C.L., Green C.E. Establishment and maintenance of friable, embryogenic maize callus and the involvement of L-proline. *Planta*. 1985;164:207–214.
5. Gordon-Kamm W.J., Spencer T.M., Manganno M.L. [et al.]. Transformation of maize cells and regeneration of fertile transgenic plants. *Plant Cell*. 1990;2:603–608.
6. Carvalho C.H.S., Bohorova N., Bordallo P.N. [et al.]. Type II callus production and plant regeneration in tropical maize genotypes. *Plant Cell Reports*. 1997;17(1):73–76.
7. Matthys-Rochon E., Piola F., Le Deunff E. [et al.]. In vitro development of maize immature embryos: a tool for embryogenesis analysis. *Journal of Experimental Botany*. 1998;49(322):839–845.
8. El-Itriby H.A., Assem S.K., Hussein E.H.A. [et al.]. Regeneration and transformation of Egyptian maize inbred lines via immature embryo culture and a biolistic particle delivery system. *In Vitro Cell Dev Biol Plant*. 2003;39:524–531.
9. Petrillo C.P., Carneiro N.P., Purcino A.A.C. [et al.]. Optimization of particle bombardment parameters for the genetic transformation of Brazilian maize inbred lines. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2008;43(3):371–378.
10. Rakshit S., Rashid Z., Sekhar J.C. [et al.]. Callus induction and whole plant regeneration in elite Indian maize (*Zea mays* L.) inbreds. *Plant cell Tiss Organ Cult*. 2010;100(1):31–37.

11. Kunakh V.A. Genomic variability of plant somatic cells. 3. Callus education in vitro. *Biopolimery i kletka = Biopolymers and cells*. 1997;13(5):362–371. (In Russ.)
12. Mushke R., Yarra R., Bulle M. Efficient in vitro direct shoot organogenesis from seedling derived split node explants of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*. 2016;14:49–53.
13. Ahmad M.Z., Hussain I., Ahmed S. [et al.]. Direct in vitro multiple shoot regeneration in maize (*Zea mays*) inbred lines. *J. Innov Bio-Res*. 2017;1(1):24–29.
14. Ovchinnikova V.N., Varlamova N.V., Rodionova M.A. [et al.]. Susceptibility of maize mesocotyl culture to *Agrobacterium* transformation and its in vitro regeneration. *Applied biochemistry and microbiology*. 2018;54(8):808–815.
15. Olawuyi O.J., Dalamu O., Olowe O.M. In vitro regeneration and proliferation of maize (*Zea mays* L.) genotypes through direct organogenesis. *Journal of Natural Sciences Research*. 2019;9(6):65–73.
16. Apanasova N.V., Gutorova O.V., Yudakova O.I., Smol'kina Yu.V. The features of the structure and development of female generative structures and lines of maize with inherited and induced types of parthenogenesis. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk = Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(2–2):216–219. (In Russ.)
17. Tynov V.S., Enaleeva N.Kh. Autonomous development of the embryo and endosperm in maize. *Doklady Akademii nauk SSSR = Reports of the USSR Academy of Sciences*. 1983;272(3):722–725. (In Russ.)
18. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Plant Physiology*. 1962;15:473–497.
19. Khumud B.M.Kh., Yudakova O.I. Hormonal regulation of morphogenesis in the culture of mature embryos of the parthenogenetic line of maize ATTM (bm, wx, y). *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Novaya seriya. Ser.: Khimiya. Biologiya. Ekologiya = Proceedings of Samara University. New series. Series: Chemistry. Biology. Ecology*. 2020; 20(3):315–323. (In Russ.)
20. Chernysheva V.G., Shamina Z.B. The CMS effect on the induction of embryogenic callus tissue in maize. *Genetika = Genetics*. 1990;26(8):1435–1439. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Хумуд Бутхайна Мохаммед Хумуд
аспирант, Саратовский национальный
исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
(Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, 83)

E-mail: bobogold18@gmail.com

Humood Buthaina Mohammed Humood
Postgraduate student, Saratov State
University (83 Astrakhanskaya street,
Saratov, Russia)

Ольга Ивановна Юдакова
доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой генетики,
Саратовский национальный
исследовательский государственный
университет имени Н. Г. Чернышевского
(Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, 83)

E-mail: yudakovaoi@info.sgu.ru

Olga I. Yudakova
Doctor of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department
of genetics, Saratov State University
(83 Astrakhanskaya street, Saratov,
Russia)

Поступила в редакцию / Received 29.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 05.04.2021

Принята к публикации / Accepted 15.04.2021

УДК 582.57:581.331:502.75
doi:10.21685/2307-9150-2021-2-2

Биология цветения *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) в Московской области

В. Н. Годин¹, Т. В. Архипова², Ж. И. Яламова³

^{1,2,3}Московский педагогический государственный университет, Москва, Россия
¹godinvn@yandex.ru, ²tv.arkhipova@mpgu.su, ³yalamovaz@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Представители крупного рода *Heracleum* характеризуются разнообразием вариантов цветения и степенью его изученности. *Heracleum sibiricum* L. формирует обоеполые, тычиночные и пестичные цветки, описание особенностей цветения которых отсутствует в литературе. Цель данной работы – выявление биологии цветения этого вида в условиях Московской области. *Материалы и методы.* Антэкологические наблюдения проводили в естественных условиях Московской области с 2017 по 2019 г. по общепринятым методикам. *Результаты.* В развитии обоеполых и пестичных цветков *H. sibiricum* выделено четыре стадии (рыхлый бутон, тычиночная, стерильная, рыльцевая) и две стадии у тычиночных цветков (рыхлый бутон и тычиночная). Продолжительность жизни цветков постепенно уменьшается в ряду обоеполые – пестичные – тычиночные цветки и составляет соответственно 4–8 дней, 4–5 дней и 1 сут. Обоеполые, тычиночные и пестичные цветки *H. sibiricum* раскрываются синхронно максимум в 9 ч утра. *Выводы.* Каждый простой и двойной зонтик последовательно проходит несколько фаз в своем цветении: тычиночная – стерильная – рыльцевая, что представляет собой приспособление для обеспечения перекрестного опыления несинхронно цветущих особей в популяциях.

Ключевые слова: биология цветения, зонтик, *Heracleum sibiricum*, Apiaceae

Для цитирования: Годин В. Н., Архипова Т. В., Яламова Ж. И. Биология цветения *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) в Московской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 14–25. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-2

Flowering biology of *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) in Moscow region

V.N. Godin¹, T.V. Arkhipova², J.I. Ialamova³

^{1,2,3}Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia
¹godinvn@yandex.ru, ²tv.arkhipova@mpgu.su, ³yalamovaz@mail.ru

Abstract. *Background.* Species of the large genus *Heracleum* L. are characterized by a variety of flowering patterns and the degree of its study. *Heracleum sibiricum* L. forms perfect, staminate and pistillate flowers, the flowering biology of which are absent in the literature. The purpose of this work is to identify the flowering biology of this species in the

Moscow region. *Materials and methods.* Anthecological observations were carried out in natural conditions of Moscow region from 2017 to 2019, according to generally accepted methods. *Results.* There are four stages in the development of perfect and pistillate flowers (loose bud, staminate, sterile, stigma) and two stages in staminate flowers (loose bud and staminate). The life span of flowers gradually decreases in the row perfect – pistillate – staminate flowers and amounts to 4–8 days, 4–5 days and 1 day, respectively. The perfect, staminate, and pistillate flowers open synchronously with a maximum at 9 am. *Conclusions.* Each umbellet and umbel in its flowering successively passes through several phases: staminate – sterile – stigma, which is an adaptation to ensure cross-pollination of nonsynchronously flowering individuals in populations.

Keywords: flowering biology, umbel, *Heracleum sibiricum*, Apiaceae

For citation: Godin V.N., Arkhipova T.V., Ialamova J.I. Flowering biology of *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) in Moscow region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:14–25. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-2

Введение

Род *Heracleum* L. – один из крупных родов сем. Apiaceae, насчитывающий от 120 до 130 видов [1]. Особенности цветения видов этого рода изучали многие авторы, но число детально проанализированных видов до сих пор ограничивается несколькими. Рядом исследователей показано, что раскрытие цветков у борщевиков происходит однотипно [2–7]. Так, согласно данным К. Г. Ткаченко, в ходе цветения цветки четырех видов (*H. antasiaticum* Manden., *H. dissectum* Ledeb., *H. lehmannianum* Bunge, *H. ponticum* (Lipsky) Schischk.) проходят две фазы – тычиночную и рыльцевую [8]. У цветков *H. sosnowskyi* Manden. и *H. mantegazzianum* Sommier & Levier отмечено наличие нейтральной или стерильной фазы между тычиночной и рыльцевой стадиями развития [4, 9]. Цветки большинства изученных видов этого рода характеризуются протандрией, когда первыми созревают тычинки, а рыльца приобретают способность воспринимать пыльцу значительно позднее [4, 10–12]. У разных видов рода выявлен спектр вариантов последовательностей цветения двойных зонтиков в синфлоресценциях. Например, у *H. antasiaticum*, *H. carpaticum* Porc., *H. roseum* Steven отмечается тип цветения, согласующийся с моделью “*Libanotis intermedia*” [6, 8, 11–13], когда не отмечается перекрывания в цветении между зонтиками на побегах разного порядка и исключается гейтоногамия. У *H. dissectum*, *H. lehmannianum*, *H. ponticum*, *H. pastinacifolium* C. Koch наблюдается одновременное прохождение тычиночной и рыльцевой фаз у цветков в зонтиках на побегах разных порядков, что соответствует модели цветения “*Chaerophyllum prescottii*” [6, 8, 12]. У большинства изученных в аутоэкологическом отношении представителей этого рода цветки характеризуются утренним ритмом цветения [4–5, 7–8].

В качестве объекта наших исследований выбран *H. leumsibiricum* L. (борщевик сибирский) – двулетнее или многолетнее полурозеточное длительно вегетирующее травянистое растение со стержнекорневой системой, моно- или поликарпик [7]. *H. sibiricum* обладает европейско-западносибирским ареалом, который охватывает Скандинавию, всю Восточную Европу, включая Европейскую часть России, Предкавказье, Западную Сибирь, Монголию. *H. sibiricum* – лугово-лесной мезофит, встречается от лесотундры до Средиземноморья, в горах поднимается до лесного пояса.

В литературе имеются некоторые сведения о биологии цветения этого вида. Согласно данным Е. И. Демьяновой с соавторами, обоеполые цветки протандричны, продолжительность цветения терминального двойного зонтика составляет 7–9 дней [11]. У *H. sibiricum* отмечается строго выраженная межцветковая протандрия на уровне простых и двойных зонтиков, что позволило авторам отнести последовательность цветения к типу, описанному в литературе как “*Libanotis intermedia*” [13]. Наши исследования половой дифференциации показали, что у этого вида образуются три типа цветков (обоеполые, тычиночные и пестичные) и три типа особей в популяциях (андромонаэичные, полигамомонаэичные и женские) [14–15]. Отсутствие данных о характере цветения тычиночных и пестичных цветков, их суточной ритмике раскрытия и последовательности цветения в синфлоресценции определило цель нашей работы – выявление биологии цветения *H. sibiricum* в условиях Московской области.

Материалы и методика

Изучение биологии цветения *H. sibiricum* проводили в естественных условиях Московской области (пос. Павловская Слобода) с 2017 по 2019 г. Исследования проведены в ценопопуляции, описанной в условиях разнотравно-купыревого луга, где проективное покрытие *H. sibiricum* достигало 10 %. Особенности цветения и опыления *H. sibiricum* проводили в фазу массового цветения вида согласно общепринятым методикам [16]. С этой целью этикетировали пять особей *H. sibiricum* до начала их цветения в фазу бутонизации цветков терминального двойного зонтика. Для изучения последовательности цветения как отдельных цветков, так и простых и двойных зонтиков и всей синфлоресценции в целом использовали следующий алгоритм. С начала раскрытия первых краевых цветков в периферических простых зонтиках каждый день отмечали фазу цветения цветков в зависимости от их полового статуса и расположения в простых зонтиках терминального двойного зонтика. Аналогичным образом поступали и при изучении цветения цветков в двойных зонтиках на побегах более высоких порядков ветвления. Для выявления особенностей развития обоеполых и пестичных цветков наблюдения проводили с фазы плотного бутона и до окончания цветения цветка, когда происходило опадение лепестков, подсыхание рылец и интенсивное развитие завязавшихся семян. У тычиночных цветков прохождение фаз развития учитывали до момента окончания тычиночной стадии, когда отмечается подсыхание и опадение тычинок. При этом отмечали последовательный характер изменения размеров и пространственного положения частей цветка относительно друг друга, форма и окраска частей околоцветника, их изменение в онтогенезе цветка, время вскрывания пыльников и созревания рылец для восприятия пыльцы. Длительность тычиночной фазы определяли визуально. Ее началом считали момент вскрывания пыльников у самых первых тычинок. Окончание фиксировали по времени опустошения и начала подсыхания тычинок. Степень готовности рылец определяли с помощью метода Робинсона [17]. Для этого рыльца помещали в слабый раствор перманганата калия. Незрелые рыльца при этом не окрашиваются, а поверхность зрелых рылец становится коричневой или бурой.

Для выявления продолжительности жизни раскрывшихся цветков на пяти маркированных особях изучали прохождение обоеполыми и тычиночными

цветками всех фаз развития с учетом их положения в простых и двойных зонтиках на побегах разных порядков.

Для изучения суточной ритмики цветения цветков *H. sibiricum* проводили подсчет вновь раскрывшихся цветков в зависимости от времени суток. Наблюдения проводили в фазу массового цветения на цветках терминальных двойных зонтиков у пяти различных особей. Параллельно проводили измерение температуры, влажности воздуха и степени освещенности на уровне соцветий с помощью аспирационного психрометра и люксметра.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики [18].

Результаты и обсуждение

Цветение цветка. Наши исследования охватывали весь период цветения цветка со времени формирования рыхлого бутона и до опадения венчика и подсыхания генеративных структур. Этот период цветок проходит последовательно качественные изменения, что позволяет выделить четыре стадии у обоеполых и пестичных цветков и две стадии у тычиночных цветков. Опишем сначала особенности развития обоеполого цветка *H. sibiricum*.

В стадии рыхлого бутона лепестки довольно плотно примыкают друг к другу, между их боковыми краями уже видны петлевидно изогнутые тычиночные нити. Лепестки в это время зеленоватого цвета. Пыльники не вскрыты и соприкасаются с очень мелкими стилодиями. Генеративные органы находятся в незрелом состоянии.

Тычиночная стадия начинается с раскрывания цветка, когда один за другим лепестки отклоняются от вертикальной оси цветка и занимают почти горизонтальное положение. Лепестки приобретают желто-зеленую окраску. Одновременно с этим происходит выпрямление тычиночных нитей, иногда петлевидно изогнутые тычиночные нити первыми появляются между разошедшимися боковыми краями лепестков. Тычинки также отклоняются от вертикальной оси цветка, но расположены чуть выше, чем лепестки. Цветки с момента раскрывания бутона вступают в тычиночную фазу цветения, которая длится до опустошения пыльников. К моменту выпрямления тычиночных нитей их пыльники поочередно вскрываются, и пыльца становится доступна для переноса насекомыми. Продолжительность пыления отдельного пыльника установить не удастся из-за интенсивного сбора пыльцы пчелами и другими многочисленными перепончатокрылыми. В течение 30–60 мин после расстрескивания пыльники становятся пустыми. В это время нектароносные диски становятся блестящими из-за обильно выделяющегося нектара. Обычно к концу второго дня с момента раскрывания цветка тычинки подсыхают и постепенно опадают. Следовательно, тычиночная фаза цветения заканчивается в первый день раскрывания цветка. В этот период стилодии остаются довольно короткими, прижатыми друг к другу, их рыльца еще не развиты и не окрашиваются перманганатом калия (не готовы к восприятию пыльцы).

После опустошения пыльников и подсыхания тычинок цветки переходят в «стерильную» фазу развития, когда в цветке отсутствуют функционирующие генеративные органы. Поверхность нектароносных дисков приобретает матовую окраску, потому что прекращается выделение нектара. В это время наблюдается интенсивный рост стилодиев, которые постепенно расходятся под острым углом относительно друг друга. Поверхность рылец увеличивается, она переходит в горизонтальное положение и на ней появляются

многочисленные сосочки. Именно в стерильную стадию развития наблюдается активное подсыхание лепестков и их постепенное опадение. Поэтому в дальнейшем функционирование цветка происходит без венчиков. Продолжительность стерильной фазы зависит от положения цветка в простом зонтике и варьирует от нескольких часов до четырех дней.

С наступлением рыльцевой фазы поверхность рылец начинает окрашиваться раствором перманганата калия, и на их поверхности появляется много пыльцы. Поверхность нектароносных дисков вновь становится блестящей из-за активно выделяющегося нектара. Через два дня после начала женской фазы происходит подсыхание стилодиев и рылец, завершается выделение нектара нектароносными дисками, наблюдается одновременное разрастание завязи, что свидетельствует о завершении рыльцевой стадии развития цветка. Последняя всегда более продолжительна, чем тычиночная стадия.

Анализ последовательных количественных и качественных изменений в развитии обоеполого цветка *H. sibiricum* показал следующее. Для обоеполых цветков характерна строго выраженная протандрия, при которой функционирование мужских и женских генеративных структур в цветке всегда разобщено по времени, тычинки созревают раньше рылец. Продолжительность жизни отдельного обоеполого цветка зависит от его положения в простом зонтике и варьирует от 4 до 8 дней. Тычиночная стадия длится не более суток, а рыльцевая – 2 сут. Между тычиночной и рыльцевой стадиями обычно отмечается стерильная фаза, когда обоеполые цветки готовятся к началу женской фазы цветения. Стерильная стадия отсутствует у самых внутренних обоеполых цветков в простых зонтиках, расположенных, как правило, в центре двойного зонтика (рис. 1). У этих цветков на следующий день после окончания тычиночной фазы наступает рыльцевая.

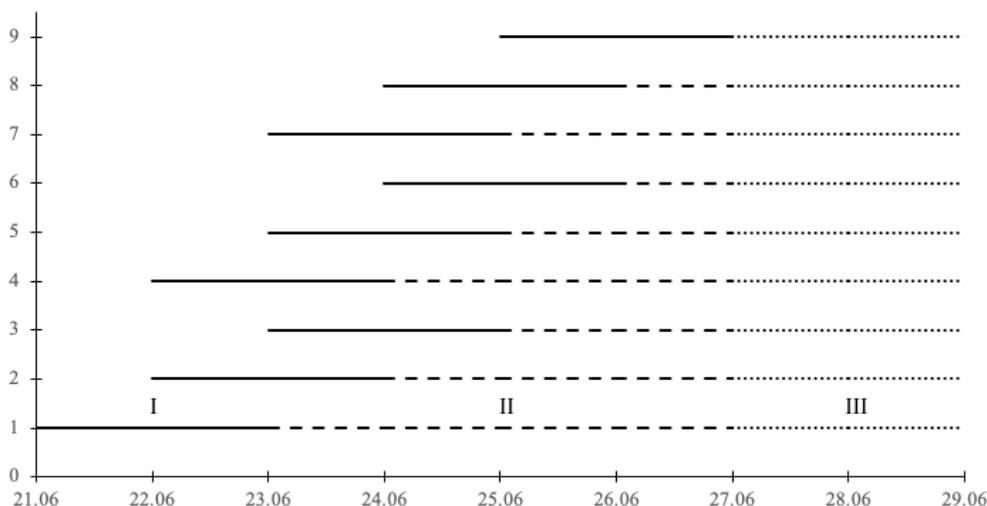


Рис. 1. Последовательность цветения обоеполых цветков *Heracleum sibiricum* в простых зонтиках отдельного двойного зонтика:

1 – краевые, 2 – срединные и 3 – центральные обоеполые цветки в периферическом простом зонтике, 4–6 – цветки в срединных простых зонтиках, 7–9 – цветки во внутренних простых зонтиках; I – тычиночная, II – стерильная, III – рыльцевая стадии

Пестичные цветки *H. sibiricum* проходят те же стадии, что и обоеполые цветки. Отличия наблюдаются в так называемой у них «тычиночной» фазе, когда в отличие от обоеполых цветков тычинки не выпрямляются и не отгибаются от вертикальной оси цветка в сторону лепестков, пыльники никогда не вскрываются. Тычинки пестичных цветков имеют бледно-желтые пыльники, довольно долго сохраняются в цветках, даже когда в их стерильную стадию подсыхает и опадает венчик. У пестичных цветков даже в рыльцевой стадии довольно часто сохраняются неподсохшие тычинки с пыльниками. Последний факт представляет собой один из прекрасных визуальных отличительных особенностей этого типа цветков, по которому пестичные цветки легко идентифицируются в полевых условиях. У пестичных цветков отмечается сокращение общей продолжительности жизни в связи с уменьшением длительности стерильной фазы, поскольку даже в тычиночной стадии наблюдается интенсивный рост стилодиев и их пространственное расхождение друг от друга. Период функционирования пестичных цветков обычно составляет 4–5 дней.

У тычиночных цветков *H. sibiricum* в связи с редукцией гинецея отмечаются отличия в их цветении. Число стадий у них сокращается до двух, и, следовательно, у них выделяются только фазы рыхлого бутона и тычиночная. Продолжительность и характер количественных и качественных изменений в эти фазы не отличается от таковых у обоеполых цветков. Однако отсутствие стерильной и рыльцевой стадий отражается на общей продолжительности жизни тычиночных цветков. Обычно на второй день с момента раскрытия тычиночных цветков их лепестки и тычинки подсыхают и постепенно опадают. У некоторых тычиночных цветков наблюдается незначительное увеличение в размерах редуцированных завязей, однако завязавшиеся семена отсутствуют. Общая продолжительность жизни тычиночных цветков обычно не превышает одних суток.

Как показали наши исследования, три половых типа цветков *H. sibiricum* характеризуются набором количественных и качественных отличий, связанных с процессами редукции андроеца в пестичных цветках и гинецея в тычиночных цветках. Продолжительность жизни постепенно уменьшается в ряду обоеполые – пестичные – тычиночные цветки и составляет соответственно 4–8 дней, 4–5 дней и 1 сут. Варьирование длительности цветения у обоеполых и пестичных цветков определяется их пространственным расположением в синфлоресценции.

Цветение простого и двойного зонтика. Последовательность цветения цветков *H. sibiricum* в простых и двойных зонтиках представлена на рис. 1. Анализ полученных данных показывает, что цветки в зонтиках раскрываются неодновременно. В первый день цветения раскрываются единичные краевые цветки в периферических простых зонтиках двойного зонтика. Через сутки начинается цветение срединных цветков в периферических зонтиках и краевых цветков в срединных простых зонтиках. Еще через сутки цветение охватывает самые внутренние цветки в периферических простых зонтиках, срединные цветки срединных простых зонтиков и краевые цветки в самых внутренних простых зонтиках. В это время большинство раскрывшихся цветков проходят тычиночную фазу цветения, а самые первые зацветшие – находятся уже в стерильной стадии развития. Самыми последними

начинают цвести центральные цветки самых внутренних простых зонтиков двойного зонтика. Следовательно, раскрытие цветков как в простом, так и в двойном зонтике происходит в центростремительном направлении. На шестой день с момента раскрытия самых первых цветков двойного зонтика подавляющее большинство цветков находится в стерильной фазе цветения и лишь самые внутренние цветки в центральных простых зонтиках проходят тычиночную стадию развития. На следующий день одновременно все цветки во всем двойном зонтике переходят в рыльцевую фазу цветения. Следовательно, тычиночная стадия развития в двойном зонтике происходит в течение шести дней. Подсыхание и опадение лепестков в простых зонтиках и двойном зонтике происходит в центробежном направлении, т.е. в порядке, обратном раскрытию цветков. Первыми всегда подсыхают и опадают лепестки цветков, расположенных во внутренних рядах простых зонтиков, последними – лепестки краевых цветков. Таким образом, не только для обоеполых цветков *H. sibiricum* характерна строго выраженная протандрия, она присуща в целом отдельному двойному зонтику, что полностью исключает гейтоногамное опыление в пределах двойного зонтика. Рыльцевая фаза цветения как отдельного простого и двойного зонтика продолжается значительно меньше тычиночной и составляет обычно два дня. Следовательно, каждый простой и двойной зонтик последовательно проходит несколько фаз: тычиночная – стерильная – рыльцевая.

Цветение синфлоресценции. Последовательность цветения двойных зонтиков в синфлоресценции *H. sibiricum* представлена на рис. 2. Наши наблюдения показали, что отмечается строгая очередность зацветания двойных зонтиков согласно порядку побегов, на которых они формируются. Первым всегда начинает цвести терминальный двойной зонтик. На следующий день, после того как все цветки в терминальном двойном зонтике заканчивают свою рыльцевую стадию развития, начинают раскрываться краевые цветки в двойных зонтиках на побегах II порядка. Характер и особенности цветения цветков во всех двойных зонтиках синфлоресценции сходны с таковыми терминального двойного зонтика. Соответственно, только после отцветания цветков в двойных зонтиках на побегах II порядка начинают раскрываться краевые цветки в двойных зонтиках на побегах следующего порядка. Однако с увеличением порядка побега и числа тычиночных цветков продолжительность цветения двойных зонтиков сокращается. Так, например, длительность функционирования двойных зонтиков на побегах II порядка составляет обычно семь дней, зонтики на побегах III порядка цветут около пяти дней. В случаях, когда двойные зонтики на побегах III порядка представлены исключительно тычиночными цветками, они цвели в течение трех суток. Следовательно, каждая особь проходит последовательно смену мужской и женской стадий развития несколько раз в зависимости от степени разветвленности синфлоресценции. При этом наблюдается строгая межцветковая дихогамия, когда не происходит совмещения тычиночной и рыльцевой фаз в пределах одной особи, что полностью исключает гейтоногамное опыление у *H. sibiricum*.

Анализ последовательности цветения двойных зонтиков в составе синфлоресценции *H. sibiricum* подтвердил имеющиеся в литературе данные, что

для этого вида характерна модель цветения “*Libanotis intermedia*” [11]. По классификации Endress такой вариант последовательности смены мужских и женских фаз у *H. sibiricum* представляет собой дуодихогамию, когда прохождение тычиночной и рыльцевой стадий в пределах отдельной особи происходит в строго синхронном порядке, однако между особями в популяции наблюдается несинхронность в прохождении этих фаз [19]. Поскольку при дуодихогамии снижается или полностью исключается автогамия, она является самым распространенным вариантом цветения особей в популяциях у самосовместимых представителей семейства *Ariaceae* [12, 20–21].

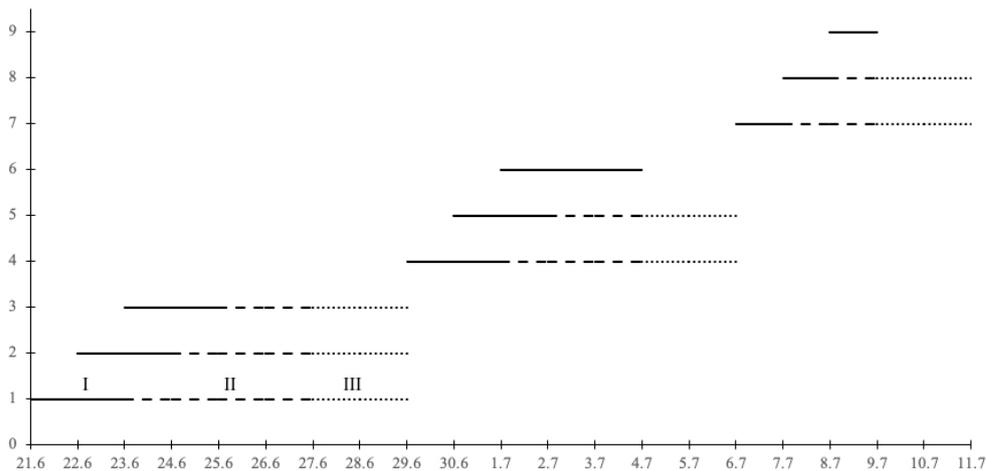


Рис. 2. Последовательность цветения обоеполюх и тычиночных цветков *Heracleum sibiricum* в периферических простых зонтиках в двойных зонтиках на побегах разного порядка:

1 – краевые, 2 – срединные и 3 – центральные цветки в периферическом простом зонтике двойного зонтика на главном побеге, 4–6 – цветки зонтиков на побегах II порядка, 7–9 – цветки зонтиков на побегах III порядка; I – тычиночная, II – стерильная, III – рыльцевая стадии

Продолжительность жизни цветка. Как было показано выше, длительность функционирования цветков зависит в первую очередь от их полового статуса. Однако даже цветки одного полового типа в пределах синфлоресценции обладают разной длительностью цветения, что обусловлено их пространственным расположением (см. рис. 1, 2). Это характерно для обоеполюх и пестичных цветков. Длительность функционирования тычиночных цветков при любом варианте их расположения в синфлоресценции на побегах разного порядка всегда составляет не более одних суток.

Наши исследования показывают, что длительность цветения обоеполюх и пестичных цветков определяется, во-первых, их положением в простых и двойных зонтиках и, во-вторых, расположением двойного зонтика в синфлоресценции. Наибольшей продолжительностью жизни характеризуются обоеполюе и пестичные цветки, занимающие краевое положение как в простых, так и в двойных зонтиках, а наименьшей – центральные цветки в центральных простых зонтиках двойного зонтика. Например, длительность функционирования краевых обоеполюх цветков терминального двойного зонтика

составляет в среднем восемь дней, а занимающих центральное положение в нем – четыре дня. С другой стороны, с возрастанием порядка побега длительность жизни цветков сокращается. Так, продолжительность цветения краевых обоеполых цветков на побегах II порядка уменьшается до семи дней, а на побегах III порядка – до пяти дней.

Суточная ритмика цветения. Изучение суточной ритмики раскрывания цветков проводили в фазу массового цветения в основном на примере обоеполых цветков, результаты которого представлены на рис. 3. Раскрывание цветков начинается рано утром. Уже в 5–6 ч утра происходит растрескивание бутонов и лепестки венчика постепенно отгибаются от вертикальной оси цветка и занимают почти горизонтальное положение. Тычинки, находящиеся в бутоне в согнутом состоянии, выпрямляются практически одновременно с отгибанием лепестков. Интервал между выпрямлением отдельных тычинок варьирует от 10 до 15 мин. Обычно у большинства раскрывающихся цветков к 9 ч утра заканчивается выпрямление тычинок. В это же время на пыльниках появляются две продольные щели, благодаря которым пыльники вскрываются. Пыльники после 30–60 мин после растрескивания становятся пустыми. Следовательно, максимальное число раскрывшихся цветков *H. sibiricum* наблюдается рано утром, что позволяет отнести его к растениям с утренним ритмом цветения. К 11 ч число вновь зацветших цветков сильно сокращается и в течение суток наблюдаются лишь единично раскрывающиеся цветки. Характер и приуроченность раскрывания к утренним часам отмечаются у всех трех половых типов цветков.

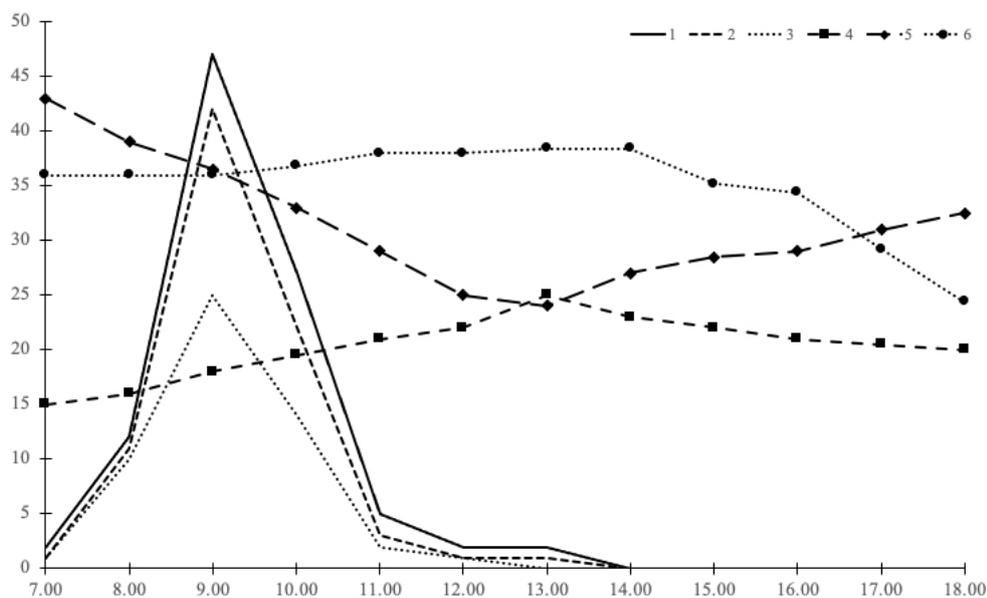


Рис. 3. Суточная ритмика раскрывания обоеполых цветков *Heracleum sibiricum*:
 1 – число раскрывшихся обоеполых, 2 – тычиночных, 3 – пестичных цветков,
 4 – температура воздуха, 5 – относительная влажность воздуха, 6 – освещенность.
 По оси абсцисс – время наблюдений (ч); по оси ординат – число раскрывшихся
 цветков (шт.), температура (°C) и относительная влажность воздуха (%),
 освещенность (люкс) (1 раскрывшийся цветок соответствует 1 °C,
 2 % влажности и 500 люкс освещенности)

Заключение

1. В развитии обоеполых и пестичных цветков *H. sibiricum* выделено четыре стадии (рыхлый бутон, тычиночная, стерильная, рыльцевая) и две стадии у тычиночных цветков (рыхлый бутон и тычиночная).

2. Продолжительность жизни цветков постепенно уменьшается в ряду обоеполые – пестичные – тычиночные цветки и составляет соответственно 4–8 дней, 4–5 дней и 1 сут. Длительность цветения обоеполых и пестичных цветков снижается по направлению к центру простого и двойного зонтика и с возрастом порядка побега, на котором они образуются.

3. Каждый простой и двойной зонтик последовательно проходят несколько фаз: тычиночная – стерильная – рыльцевая, длительность которых соответственно составляет 2 дня – от 1 до 4 дней – 2 дня.

4. Обоеполые, тычиночные и пестичные цветки *H. sibiricum* раскрываются синхронно максимум в 9 ч утра.

Список литературы

1. Plunkett G. M., Pimenov M. G., Reduron J. P. [et al.]. Apiaceae // Flowering Plants. Eudicots. 2018. Vol. 15. P. 9–206.
2. Сандина И. Б. Биология и кормовые качества перспективного силосного растения – борщевика Сосновского // Ученые записки Ленинградского педагогического института имени А. И. Герцена. 1958. Т. 179. С. 33–67.
3. Шумова Э. М. Особенности цветения борщевика Мантегацци (*Heracleum mantegazzianum* Somm. et Lev.) // Доклады Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 1967. Вып. 131. С. 331–335.
4. Шумова Э. М. Особенности цветения борщевика Сосновского (*H. sosnowskyi* Manden.) // Биологические науки. 1970. № 10. С. 43–48.
5. Жураев А. О. Особенности цветения нового силосного растения *Heracleum trachyloma* Fisch. & C. A. Mey // Растительные ресурсы. 1971. Т. 7, вып. 1. С. 55–62.
6. Бабарыкина А. Н. Характер цветения и нектаровыделения некоторых видов борщевика // Труды Ленинградского сельскохозяйственного института. 1978. Т. 359. С. 51–54.
7. Сацыперова И. Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л. : Наука, 1984. 223 с.
8. Ткаченко К. Г. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области // Растительные ресурсы. 1989. Т. 25, вып. 1. С. 52–61.
9. Perglová I., Pergl J., Pysek P. Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant *Heracleum mantegazzianum* // Preslia. 2006. Vol. 78, № 3. P. 265–285.
10. Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898. Bd. II, t. I. 697 s.
11. Демьянова Е. И., Квиткина А. К., Лыков В. А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seselilibanotis* (L.) Koch (Apiaceae) в Приуралье // Вестник Пермского университета. Биология. 2007. Вып. 5. С. 6–14.
12. Годин В. Н., Перкова Т. В. Биология цветения и половой полиморфизм у видов семейства Apiaceae (Московская область) // Ботанический журнал. 2017. Т. 102, № 1. С. 35–47.
13. Пономарев А. Н. О протерандрии у зонтичных // Доклады Академии наук СССР. 1960б. Т. 135. С. 750–752.
14. Godin V. N., Ialamova J. I. Sexual types of flowers morphology in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) // BIO Web of Conferences. 2020. Vol. 24. P. 00025.
15. Годин В. Н., Архипова Т. В., Яламова Ж. И. Проявление полового полиморфизма в соцветиях *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) в Московской области // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 6. С. 540–555.

16. Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1960а. Т. 2. С. 9–19.
17. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blüt-enuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse. 1924. Bd. 133. S. 181–211.
18. Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N. Y., 2012. 937 p.
19. Endress P. K. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms // Botanical Journal of the Linnean Society. 2020. Vol. 193, № 1. P. 5–18.
20. Reuther K., Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae // Plant Diversity and Evolution. 2010. Vol. 128, № 8. P. 181–220.
21. Годин В. Н., Дозорова С. В., Архипова Т. В. Особенности цветения *Aegopodium podagraria* (Апиaceae) в Московской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2018. № 2. С. 17–28.

References

1. Plunkett G.M., Pimenov M.G., Reduron J.P. [et al.]. Apiaceae. *Flowering Plants. Eudicots*. 2018;15:9–206.
2. Sandina I.B. Biology and forage qualities of a promising silage plant – Sosnovsky hogweed. *Uchenye zapiski Leningradskogo pedagogicheskogo instituta imeni A. I. Gertsena = Proceedings of Leningrad Pedagogical University named after A.I. Herzen*. 1958; 179:33–67. (In Russ.)
3. Shumova E.M. Features of flowering hogweed Mantegazzi (Heracleum mantegazzianum Somm. et Lev.). *Doklady Timiryazevskoy sel'skokhozyaystvennoy akademii = Reports of Timiryazev Agricultural Academy*. 1967;131:331–335. (In Russ.)
4. Shumova E.M. Features of flowering hogweed Sosnowskyi (H. sosnowskyi Manden.). *Biologicheskije nauki = Biological sciences*. 1970;10:43–48. (In Russ.)
5. Zhuraev A.O. Features of the flowering of a new silage plant Heracleum trachyloma Fisch. & C.A. Mey. *Rastitel'nye resursy = Plant resources*. 1971;7(1):55–62. (In Russ.)
6. Babarykina A.N. The nature of flowering and nectar release of some species of hogweed. *Trudy Leningradskogo sel'skokhozyaystvennogo instituta = Proceedings of Leningrad Agricultural Institute*. 1978;359:51–54. (In Russ.)
7. Satsyperova I.F. *Borshcheviki flory SSSR – novye kormovye rasteniya = Hogweed of the USSR flora – new fodder plants*. Leningrad: Nauka, 1984:223. (In Russ.)
8. Tkachenko K.G. Features of flowering and seed productivity of some species of Heracleum L., grown in the Leningrad region. *Rastitel'nye resursy = Plant resources*. 1989; 25(I):52–61. (In Russ.)
9. Perglová I., Pergl J., Pysek P. Flowering phenology and reproductive effort of the invasive alien plant Heracleum mantegazzianum. *Preslia*. 2006;78(3):265–285.
10. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig, 1898;II(I):697.
11. Dem'yanova E.I., Kvitkina A.K., Lykov V.A. Features of Heracleum sibiricum L. and Seselilibanotis (L.) Koch (Apiaceae) pollination in the Urals. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya = Bulletin of Perm University. Biology*. 2007;5:6–14. (In Russ.)
12. Godin V.N., Perkova T.V. Flowering biology and sexual polymorphism in Apiaceae species (Moscow region). *Botanicheskij zhurnal = Botanical journal*. 2017;102(1): 35–47. (In Russ.)
13. Ponomarev A.N. On the proterandria in umbellates. *Doklady Akademii nauk SSSR = Reports of the USSR Academy of Sciences*. 1960b;135:750–752. (In Russ.)
14. Godin V.N., Ialamova J.I. Sexual types of flowers morphology in Heracleum sibiricum (Apiaceae). *BIO Web of Conferences*. 2020;24:00025.

15. Godin V.N., Arkhipova T.V., Yalamova Zh.I. Manifestation of sexual polymorphism in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) inflorescences in Moscow region. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 2021;106(6):540–555. (In Russ.)
16. Ponomarev A.N. Study of flowering and pollination of plants. *Polevaya geobotanika = Field geobotany*. Moscow; Leningrad, 1960a;2:9–19. (In Russ.)
17. Robinsohn I. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blüt-enuntersuchungsmethode. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse*. 1924;133:181–211.
18. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York, 2012:937.
19. Endress P.K. Structural and temporal modes of heterodichogamy and similar patterns across angiosperms. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2020;193(1):5–18.
20. Reuther K., Claßen-Bockhoff R. Diversity behind uniformity – inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. *Plant Diversity and Evolution*. 2010;128(8):181–220.
21. Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. Features of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) flowering in Moscow region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2018;2:17–28. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Владимир Николаевич Годин

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры ботаники,
Московский педагогический
государственный университет (Россия,
г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1,
корп. 1)

E-mail: godinvn@yandex.ru

Vladimir N. Godin

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of botany, Moscow Pedagogical State
University (building 1, 1 Malaya
Pirogovskaya street, Moscow, Russia)

Татьяна Валентиновна Архипова

кандидат сельскохозяйственных наук,
доцент кафедры ботаники, Московский
педагогический государственный
университет (Россия, г. Москва,
ул. Малая Пироговская, 1, корп. 1)

E-mail: tv.arkhipova@mpgu.su

Tatiana V. Arkhipova

Candidate of agricultural sciences,
associate professor of the sub-department
of botany, Moscow Pedagogical State
University (building 1, 1 Malaya
Pirogovskaya street, Moscow, Russia)

Жанетта Ибдиевна Яламова

магистрант, Московский педагогический
государственный университет (Россия,
г. Москва, ул. Малая Пироговская, 1,
корп. 1)

E-mail: yalamovaz@mail.ru

Janetta I. Ialamova

Master's degree student, Moscow
Pedagogical State University (building 1,
1 Malaya Pirogovskaya street, Moscow,
Russia)

Поступила в редакцию / Received 05.02.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 15.02.2021

Принята к публикации / Accepted 04.03.2021

УДК 582.623

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-3

Побеговая структура кроны в онтогенезе особей *Salix viminalis* L. жизненной формы «аэроксильный кустарник»

О. И. Недосеко

Арзамасский филиал Национального исследовательского Нижегородского государственного университета имени Н. И. Лобачевского, Арзамас, Россия

nedoseko@bk.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций онтогенеза и структурно-функциональной организации крон взрослых особей. Мы проанализировали формирование структурно-функциональной организации *S. viminalis* в онтогенезе. *Материалы и методы.* Онтогенез особей *S. viminalis* был изучен на модельных экземплярах, произрастающих на высоких участках пойм рек, в долинах, а также по канавам при наличии верхушечного и бокового затенения на территории Нижегородской области. Для выделения онтогенетических состояний использована общепризнанная классификация. В основе классификации побегов и побеговых систем кроны использованы три признака: 1) длина междоузлий, составляющих побег; 2) возраст побега; 3) наличие ветвления. Архитектурный модуль выделен в соответствии с разработанной ранее методикой (Недосеко, 2014, 2015б). *Результаты и выводы.* У особей *S. viminalis* семенного происхождения жизненной формы «аэроксильный кустарник» описан полный онтогенез, включающий четыре возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный и семь онтогенетических состояний. В ходе онтогенеза у этого вида в кроне образуются восемь основных вариантов вегетативных побегов и побеговых систем и два варианта генеративных побегов. В составе годичного вегетативного побега выделены восемь вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально. В качестве основной структурной единицы побеговой системы выделена трехлетняя побеговая система, и на ее основе с учетом трех признаков выделен архитектурный модуль.

Ключевые слова: *Salix viminalis*, онтогенез, крона, побеги, метамеры, трехлетняя побеговая система, архитектурный модуль

Для цитирования: Недосеко О. И. Побеговая структура кроны в онтогенезе особей *Salix viminalis* L. жизненной формы «аэроксильный кустарник» // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 26–38. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-3

Crown shoots in the ontogenesis of *Salix viminalis* L. species “aeroxyl shrub” life-form

O.I. Nedoseko

Arzamas branch of Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod,
Arzamas, Russia

nedoseko@bk.ru

Abstract. *Background.* Boreal willow species have not yet been sufficiently investigated from the standpoints of ontogenesis and the structural and functional organization of adult

© Недосеко О. И., 2021. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

crowns. We analyzed the formation of the structural and functional organization of *S. viminalis* in ontogenesis. *Materials and methods.* The ontogenesis of *S. viminalis* species was studied on model specimens growing in high areas of river floodplains, valleys, as well as in ditches with apical and lateral shading in Nizhny Novgorod region. Generally accepted classification is used for distinguishing ontogenetic states. Three features are used in the classification of shoots and shooting systems of the crown: 1) the length of the internodes that makes up a shoot; 2) the age of the shoot; 3) the presence of branching. The architectural module is allocated in accordance with the previously developed methodology (Nedoseko, 2014, 2015b). *Results and conclusions.* Complete ontogenesis is described with *S. viminalis* species of seed origin of life form, the aeroxyl shrub. It includes 4 age periods: latent, pregenerative, generative-and-senile and 7 ontogenetic states. Eight main variants of vegetative shoots and shoot systems as well as 2 variants of generative shoots are formed in the crown during ontogenesis in this species. As part of the annual vegetative shoot, 8 variants of metamers are identified, which differ structurally and functionally. As the main structural unit of the shoot system, a three-year shoot system (ThSS) is allocated, and on its basis, an architectural module is allocated with reference to 3 features.

Keywords: *Salix viminalis*, ontogenesis, crown, shoots, metamers, three-year shooting system, architectural module

For citation: Nedoseko O.I. Crown shoots in the ontogenesis of *Salix viminalis* L. species “aeroxyl shrub” life-form. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2: 26–38. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-3

В настоящее время наблюдается глобальное изменение климата, вызванное стремительным сокращением лесного покрова Земли [1]. В связи с этим необходимо не только сохранение остатков природных лесов, но и их восстановление, что требует все более углубленного исследования, как онтогенеза отдельных древесных видов, так и состава и структуры лесного полога в целом. Изучение структурной организации кроны в зависимости от климата и экологических условий важно для решения задач фундаментального и практического характера, так как позволяет: 1) прогнозировать состояние древесных видов в различных ценологических условиях [2–4]; 2) проводить филогенетические сравнения их крон [5]; 3) рассчитывать продукцию углерода и фитомассы [6]; 4) описывать восстановление крон, поврежденных фитоглазами [7] и т.д.

С современной точки зрения для развития фундаментальных основ биоморфологии и популяционно-онтогенетического направления необходимо целенаправленно изучать разнообразие биоморф, онтогенезов и популяций с позиций структурного и биологического многообразия. Особый интерес представляют таксоны с большим разнообразием жизненных форм. К таковым на территории России относится род *Salix* L. По разным данным он включает 300–450 видов, широко представленных в разных растительных сообществах [8–10].

Повсеместное распространение видов рода *Salix* определяется разнообразием экологических особенностей и их жизненных форм. Однако данные по онтогенезу и жизненным формам охватывают только небольшой круг ив Арктики, Гипоарктики, Северо-Востока и Южного Урала, Дальнего Востока России [11–17]. Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций

онтогенеза и структурно-функциональной организации крон взрослых особей.

Цель работы – анализ формирования структурно-функциональной организации *Salix viminalis* (ивы корзиночной) в онтогенезе.

Методика исследования

Полевой материал был собран в течение 2011–2018 гг. в Починковском, Арзамасском, Лысковском, Уренском районах Нижегородской области.

Для выделения и характеристики онтогенетических состояний использована классификация Т. А. Работнова [18], дополненная А. А. Урановым [19]. Определение онтогенетических состояний проведено по методике, разработанной и апробированной многими авторами [20–23].

Побеги и их развитие изучали по методике И. Г. Серебрякова [24]. Для этого выбирали по 2–4 модельных растения *S. viminalis* разных онтогенетических состояний (начиная с ювенильного до средневозрастного генеративного включительно). Для всех побегов модельных особей определяли следующие параметры: общую длину побега, возраст, длину годичного побега. Детально изучали нарастание побеговых систем по годам с учетом ветвления (бокового, в том числе и силлептического). Индекс листа (отношение длины листовой пластинки к ее ширине) определяли у 5–6-го по счету листа на побегах с четырех сторон кроны и с различных ее частей (верхней, средней, нижней).

При классификации побегов и побеговых систем кроны использовали три признака: 1) длину междоузлий, составляющих побег; 2) возраст побега; 3) наличие ветвления [25].

По длине междоузлий выделено три типа побегов: 1) укороченный – состоит из междоузлий, длиной 1–3 мм (ширина междоузлий превышает их длину); 2) удлинённый – состоит из междоузлий, длиной 3–5 до 7 см (длина междоузлий превышает их ширину); 3) побег средней длины (промежуточный по Н. Е. Бобровской, М. В. Бобровскому, 1991) – состоит из укороченных и удлинённых междоузлий. Для упрощения обработки материала короткими считались побеги, длина годичного прироста которых не более 3 см; к побегам средней длины относились побеги, если длина их годичного прироста не превышала 50 см; а к длинным побегам относились побеги, у которых длина годичного прироста превышала 50 см. По признаку наличия или отсутствия бокового ветвления было выделено две группы побегов: ветвящиеся и неветвящиеся. По возрасту побеги делились на две группы: однолетние и многолетние.

С учетом трех названных признаков расчетное число возможных вариантов побегов и побеговых систем – 12 (табл. 1).

По разработанной ранее методике [26] у средневозрастных генеративных растений изучали качественный и количественный состав побегов и побеговых систем в разных частях кроны (верхняя, срединная и нижняя модельные ветки). Всего проанализировано более 1000 побегов. Архитектурный модуль выделяли в соответствии с разработанной ранее методикой [27–28].

Таблица 1

Типы теоретически возможных вариантов побегов
в кроне *S. viminalis*

Длина побега	Укороченный				Средней длины				Удлиненный			
	Одно-летний		Много-летний		Одно-летний		Много-летний		Одно-летний		Много-летний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
Схема побега												
Вариант	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

Результаты исследования

Онтогенез особей *S. viminalis* жизненной формы «аэроксильный кустарник» был изучен на модельных экземплярах, произрастающих на высоких участках пойм рек, в долинах, а также по канавам при наличии верхушечного и бокового затенения.

В ходе онтогенеза особей выделены четыре возрастных периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный.

Латентный период (se). Семена *S. viminalis* крупные, до 2 мм длиной, расположены по три в каждой створке коробочки.

Проростки (p) начинают появляться в июне на свободных от растительности влажных местообитаниях. К осени проростки ивы корзиночной могут вырастать до 15 см, содержать до 15 листьев, корневая система проникает на глубину до 11 см. Листья таких растений яйцевидно-ланцетной формы: длиной 2,7–3,5 см и шириной 0,9–1,1 см, с 6–7 парами боковых жилок.

Ювенильное онтогенетическое состояние (j). Растения не ветвятся, высотой от 0,07 до 0,35 м (рис. 1).

Особи нормальной жизненности нарастают моноподиально, а пониженной – симподиально. Листья линейно-ланцетные, короткочерешковые, без прилистников: длиной 3,0–4,6 см и шириной 0,6–0,8 см, с 7–8 парами боковых жилок. Надземная сфера представлена однолетними неветвящимися побегами средней длины. На гипокотиле образуются придаточные корни, которые благодаря своей контрактильной деятельности втягивают базальную часть растения в субстрат. Главный корень растет косо вниз.

Иматурное онтогенетическое состояние (im). Формирование будущих стволиков кустарника происходит из спящих почек базальной части растения, расположенных надземно. На основных скелетных осях 1-го порядка

в дальнейшем образуются оси 3–4 порядков. Таким образом, к концу этого онтогенетического состояния особи ивы корзиночной переходят в фазу кущения, формируя первичный вегетативно-неподвижный аэроксильный куст, содержащий до 20 основных скелетных осей. Листья имматурных растений имеют длину 6,7–9,8 см и ширину 0,9–1,8 см. Надземная сфера представлена однолетними неветвящимися и многолетними ветвящимися побегами средней длины.

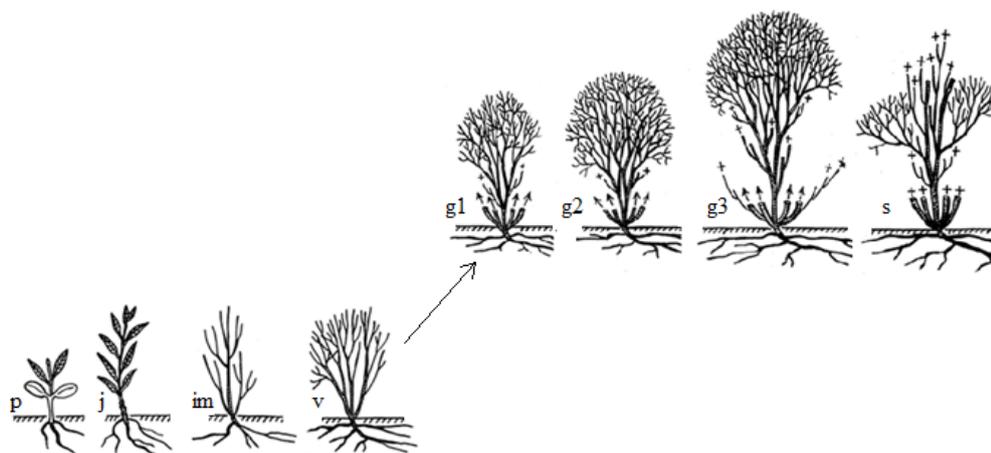


Рис. 1. Схема онтогенеза особей *S. viminalis* жизненной формы «аэроксильный кустарник» (стрелками показано направление роста скелетных осей, крестиками – отмершие побеги)

Виргинильное онтогенетическое состояние (v). Небольшие растения с 25–38 основными скелетными осями, имеющими 4–6 порядков ветвления (рис. 1). Наблюдается еще большее «кущение» за счет формирования основных скелетных осей из спящих почек, расположенных на базальных частях стволиков. Листья линейно-ланцетной формы: длиной 6,4–14,5 см и шириной 0,8–1,6 см. Надземная сфера представлена однолетними и многолетними неветвящимися и ветвящимися побегами средней длины, а также однолетними неветвящимися длинными побегами. Корневая система – поверхностная.

Молодое генеративное онтогенетическое состояние (g–1). У таких растений 30–50 стволиков, общая крона диаметром 2,0–3,5 м. Кроны основных скелетных осей имеют диаметр 0,7–1,2 м, порядок ветвления 6–7–8. Крона занимает больше половины высоты стволиков (рис. 1), в ней появляются многолетние ветвящиеся и неветвящиеся длинные побеги. Начинаются процессы «очищения» нижней части стволиков от боковых побегов. Генеративные побеги располагаются в верхних частях крон. Годичные приросты побегов становятся меньше, чем у виргинильных растений. У всех модельных особей не выражен главный корень, корневая система представлена горизонтально расположенными придаточными корнями. Индекс листовой пластинки увеличивается, листья достигают длины 13,0–14,2 см и ширины 1,5 см.

Средневозрастное генеративное онтогенетическое состояние (g–2) характеризуется тупо-вершинной широкоовальной формой общей кроны

(см. рис. 1) диаметром 2,5–4,5 м, с небольшим числом отмерших побегов. Число стволиков – 40–60. Отдельные стволики имеют диаметр крон 0,8–1,5 м, порядок ветвления 7–9. Средняя длина годовых приростов побегов нарастания уменьшается. Цветение и плодоношение обильное и регулярное. Корневая система сравнительно глубокая (40–65 см). Индекс листовой пластинки по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уменьшается, при этом листья достигают длины 13,6–15,6 см и ширины 2,0 см. В структуре кроны наблюдается наибольшее разнообразие побегов.

Старое генеративное онтогенетическое состояние (g-3). Растения обладают раскидистой общей кроной (см. рис. 1), диаметром 5,0–6,0 м. Число стволиков – 60–80, диаметр их крон 1,0–1,7 м. В кроне отмирают крупные скелетные ветви, взамен из спящих почек базальных участков таких ветвей формируется вторичная крона. Растения обладают обильным плодоношением в начале этого онтогенетического состояния, а в конце – незначительным. Корневая система самая большая по диаметру, но по характеру размещения остается поверхностной. Часть ее крупных скелетных корней тоже отмирает. Индекс листовой пластинки по сравнению с предыдущим онтогенетическим состоянием уменьшается, при этом листья имеют длину 6,5–7,2 см и ширину 0,9–1,4 см.

Сенильный период (s). У сенильных особей листья полувзрослого типа: 4,9–6,4 см длиной и 0,9–1,3 см шириной. Корневая система почти полностью мертвая. Один или несколько стволиков сенильной особи могут полностью усохнуть, а оставшиеся стволики имеют полностью усохшую или сломленную верхушку, низко расположенную часть вторичной кроны. Такие особи не плодоносят.

В ходе онтогенеза у *S. viminalis* в кроне образуются восемь основных вариантов побегов и побеговых систем (из возможных 12) (табл. 2). Минимальное число вариантов побегов кроны характеризует ювенильное и иматурное онтогенетические состояния, а максимальное число – молодое и средневозрастное генеративные состояния (табл. 2). Впервые удлиненные побеги появляются у ивы корзиночной в молодом виргинильном состоянии (табл. 2).

При детальном анализе распределения вариантов побегов по частям кроны в средневозрастном генеративном состоянии выяснилось, что в наибольшем числе в структуре кроны *S. viminalis* встречаются однолетние неветвящиеся и многолетние неветвящиеся и ветвящиеся побеги средней длины (2, 4, 5), а наиболее редко – многолетние неветвящиеся и однолетние ветвящиеся удлиненные побеги (табл. 3).

В целом в структуре различных частей кроны *S. viminalis* в средневозрастном генеративном состоянии наибольшую роль играют побеги средней длины – 88,2 %, а наименьшую – удлиненные побеги (2,1 %) (табл. 3).

Ива корзиночная цветет в апреле-мае, до распускания листьев. Тычиночные соцветия опадают сразу после цветения, пестичные – после созревания и распространения семян. Генеративные побеги *S. viminalis* опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. viminalis* нет (соцветия одноэтапно-опадающие, т.е. после цветения мужских и плодоношения женских особей цветоносные побеги опадают полностью, не оставляя олиственных нижних частей). В районах исследований мы встречали

особи *S. viminalis* с силлептическими генеративными побегами (июнь), обусловливающими вторичное цветение. Силлептические генеративные побеги выделены нами двух типов: с олиственной нижней частью средней длины (длиной 0,5–1,5 см) и безлистной укороченной нижней частью (длиной 1–3 мм).

Таблица 2

Варианты побегов кроны *S. viminalis* (теоретически возможные и реально встречающиеся) в разных онтогенетических состояниях

Тип побега по длине междоузлий	Укороченный				Средней длины				Удлиненный			
	Одно-летний		Много-летний		Одно-летний		Много-летний		Одно-летний		Много-летний	
Наличие ветвления	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся	Неветвящийся	Ветвящийся
	1				2	3	4	5	6		7	8
Вариант	1				2	3	4	5	6		7	8
<i>j</i>					+							
<i>im-1</i>					+			+				
<i>im-2</i>					+	+	+	+				
<i>v-1</i>	+				+	+	+	+	+			
<i>v-2</i>	+				+	+	+	+	+			
<i>g-1</i>	+				+	+	+	+	+		+	+
<i>g-2</i>	+				+	+	+	+	+		+	+

Таблица 3

Качественный и количественный состав вариантов побегов кроны *S. viminalis* в различных частях кроны в *g-2* онтогенетическом состоянии

Ветка побега	Вариант побега							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Верхняя модельная ветка	34	105	7	13	79	–	–	2
% соотношение	14,16	43,75	2,92	5,42	32,92			0,83
Срединная модельная ветка	10	110	5	17	61	–	1	5
% соотношение	4,78	52,65	2,39	8,14	29,18		0,47	2,39
Нижняя модельная ветка	19	81	20	12	55	–	2	3
% соотношение	9,89	42,19	10,42	6,25	28,65		1,04	1,56
% соотношение (среднее значение)	9,62	46,19	5,23	6,61	30,25		0,51	1,59

Примечание. Варианты побегов те же, что и в табл. 2.

В составе годичного вегетативного побега выделены восемь вариантов метамеров, различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических побегов (рис. 2): 1) лист, узел, короткое междоузлие (длина междоузлия меньше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 2) лист, узел, длинное междоузлие (длина междоузлия намного больше его ширины) и вегетативная почка регулярного возобновления; 3) лист, узел, длинное междоузлие и силлептический побег, развивающийся из вегетативной почки регулярного возобновления; 4) лист, узел, длинное междоузлие и генеративная почка регулярного возобновления; 5–6) лист, узел, длинное междоузлие (2 варианта) и силлептический генеративный побег, развивающийся из генеративной почки регулярного возобновления; 7) лист, узел, длинное междоузлие и спящая почка; 8) чешуевидный лист, узел, короткое междоузлие и спящая почка (рис. 2). Выделенные варианты метамеров различаются структурно и функционально, соответствуют элементарному модулю [29].

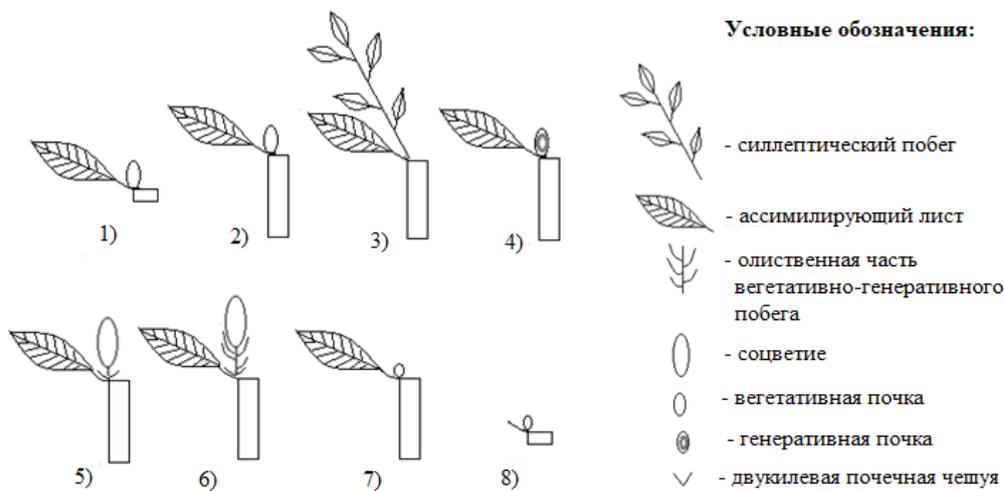


Рис. 2. Варианты метамеров в составе годичных побегов *S. viminalis*

В результате акротонии у изученного вида образуются системы побегов, сначала малолетние, а потом и многолетние. К малолетней системе побегов относится трехлетняя побеговая система (ТПС) – основная структурная единица побеговой системы, которая соответствует ЭПС – элементарной побеговой системе [30]. На основе ТПС и с учетом трех признаков: долговечности вегетативных частей генеративных побегов, варианта ветвления и размера зоны отмирания вегетативных побегов у *S. viminalis* можно выделить модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами (рис. 3).

Таким образом, в структуре кроны *S. viminalis* выделены модульные элементы: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (ТПС), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом.

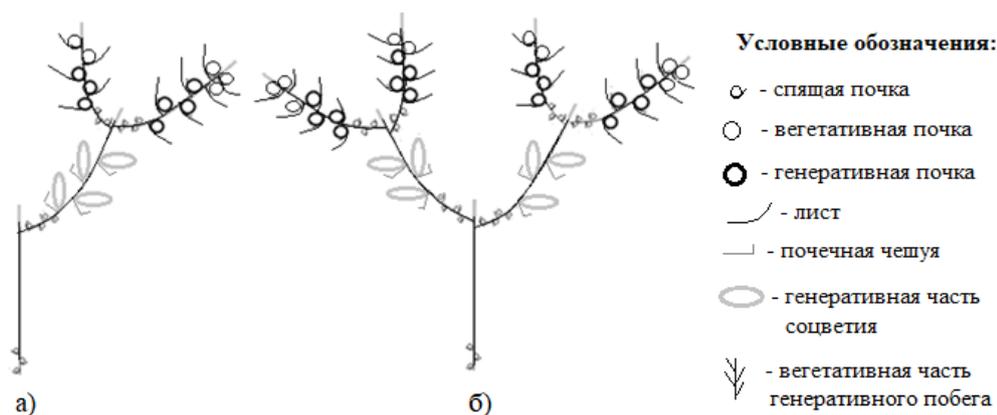


Рис. 3. Архитектурный модуль *S. viminalis*, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами

Заключение

1. У *S. viminalis* описан полный онтогенез, включающий четыре возрастных периода и семь онтогенетических состояний.

2. В ходе онтогенеза у этого вида в кроне образуются восемь основных вариантов вегетативных побегов и побеговых систем, относящихся к трем типам (короткие, средней длины, длинные). Впервые длинные побеги появляются в молодом виргинильном онтогенетическом состоянии.

3. В структуре различных частей кроны *S. viminalis* в средневозрастном генеративном состоянии наибольшую роль играют побеги средней длины – 88,2 %, а наименьшую – длинные побеги (2,1 %).

4. Среди генеративных побегов выделены побеги регулярного возобновления (одноэтапно-оппадающие) и силлептические (с олиственной нижней частью средней длины и безлистной укороченной нижней частью).

5. Многообразие побегов и побеговых систем обусловлено метамерной поливариантностью вегетативных побегов. В составе годичного вегетативного побега выделены восемь вариантов метамеров, различающихся структурно и функционально.

6. Основной структурной единицей побеговой системы *S. viminalis* является трехлетняя побеговая система (ТПС). На основе ТПС и с учетом трех признаков: варианта ветвления, размера зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов – был выделен архитектурный модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими генеративными побегами.

Список литературы

1. Горшков В. Г., Макарьева А. М. Биотический насос атмосферной влаги, его связь с глобальной атмосферной циркуляцией и значением для круговорота воды на суше : препринт. Гатчина : Ин-т ядерной физики РАН, 2006. 49 с.
2. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest // Can. J. Bot. 1998. Vol. 76. P. 2100–2118.
3. Balandier P., Lacoite A., Le Roux X. [et al.]. SIMWAL: a structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning // Annals of Forest Science. 2000. Vol. 57. P. 571–585.

4. Антонова И. С., Азова О. В., Елсукова Е. В. Особенности строения и иерархии побеговых систем некоторых древесных растений умеренной зоны // Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 3, Биология. 2001. Вып. 2, № 11. С. 67–78.
5. Halle F. Eloge de plante // Pour une nouvelle biologie. Paris, 2004. 117 p.
6. Каплина Н. Ф., Лебков В. Ф. Прирост и продукция ветвей сосны (*Pinus sylvestris* L.) по периодам онтогенеза в сложных сосняках Подмосквья // Идеи биогеоценологии в лесоведении и лесоразведении: к 125-летию со дня рождения академика В. Н. Сукачева. М., 2006. С. 195–212.
7. Уткина И. А., Рубцов В. В. Влияние архитектурных моделей растений на их взаимодействие с насекомыми-фитофагами // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. 2008. Вып. 9. С. 262–266.
8. Скворцов А. К. Ивы СССР (систематический и географический обзор). М. : Наука, 1968. 255 с.
9. Skvortsov A. K. Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision. Joensuu : University of Joensuu, 1999. 307 p.
10. Argus G. W. Infrageneric classification of *Salix* (*Salicaceae*) in the new world // Systematic Botany Monographs. 1997. Vol. 52. P. 1–121.
11. Девиз-Соколова Т. Г. Жизненные формы ив Северо-Востока СССР // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 7. С. 975–982.
12. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток, 1976. С. 3–48.
13. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарничков. М. : Наука, 1977. 160 с.
14. Полозова Т. Г. Жизненные формы кустарничковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Ботанический журнал. 1990. Т. 75, № 12. С. 1700–1712.
15. Гетманец И. А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук : 03.02.08 : экология. Омск, 2011. 330 с.
16. Мазуренко М. Т. Основные направления эволюционных перестроек биоморф в роде Ива (*Salix*, *Salicaceae* L.) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2010. Вып. 7. С. 4–22.
17. Беляева И. В., Епанчинцева О. В., Шаталина А. А., Семкина Л. А. Ивы Урала : атлас-определитель. Екатеринбург : УрО РАН, 2006. 173 с.
18. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды Ботанического института АН СССР имени В. Л. Комарова. Сер. 3, Геоботаника. М., 1950. Вып. 6. С. 7–204.
19. Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975. № 2. С. 7–34.
20. Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* L. // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их ценопопуляций. М. : Наука, 1968. С. 81–102.
21. Чистякова А. А. О жизненной форме и вегетативном размножении липы сердцевидной // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 1978. Т. 83, вып. 2. С. 129–137.
22. Smirnova O. V., Chistyakova A. A., Zaugolnova L. B. [et al.]. Ontogeny of a tree // Ботанический журнал. 1999. Т. 84, № 12. С. 8–19.
23. Evstigneev O. I., Korotkov V. N. Ontogenetic stages of trees: review // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1 (2). P. 1–31.
24. Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М. ; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
25. Бобровская Н. Е., Бобровский М. В. Модель детальной структуры кроны листового дерева // Результаты фундаментальных исследований по приоритетным

- научным направлениям лесного комплекса страны. Вып. 242. М. : МЛГИ, 1991. С. 38–42.
26. Недосеко О. И. Классификация побегов и побеговых систем boreальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* : монография. Арзамас : Арзамасский филиал ННГУ, 2015а. 247 с.
 27. Недосеко О. И. Методика изучения архитектурных моделей в роде *Salix* // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова). М. : МПГУ, 2014в. Т. 2. С. 323–326.
 28. Недосеко О. И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестник Казахского национального университета. Серия экологическая. 2015б. № 2/2 (44). С. 673–678.
 29. Савиных Н. П. Применение концепции модульной организации к описанию структуры растения // Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. Киров : Изд-во ВятГУ, 2008. С. 47–69.
 30. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 49–59.

References

1. Gorshkov V.G., Makar'eva A.M. *Bioticheskiy nasos atmosfernoj vlagi, ego svyaz' s global'noy atmosfernoj tsirkulyatsiey i znacheniem dlya krugovorota vody na sushe: preprint = Biotic pump of atmospheric moisture, its relationship to global atmospheric circulation and implications for the water cycle on land: preprint*. Gatchina: In-t yadernoy fiziki RAN, 2006:49. (In Russ.)
2. Millet J., Bouchard A., Edelin C. Plagiotropic architectural development and successional status of four tree species of the temperate forest. *Can. J. Bot.* 1998;76: 2100–2118.
3. Balandier P., Lacoïnte A., Le Roux X. [et al.]. SIMWAL: a structural-functional model simulating single walnut tree growth in response to climate and pruning. *Annals of Forest Science.* 2000;57:571–585.
4. Antonova I.S., Azova O.V., Elsukova E.V. Features of the structure and hierarchy of shoot systems of some woody plants of the temperate zone. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Ser. 3, Biologiya = Bulletin of Saint Petersburg University. Series 3, Biology.* 2001;2(11):67–78. (In Russ.)
5. Halle F. Eloge de plante. *Pour une nouvelle biologie*. Paris, 2004:117.
6. Kaplina N.F., Lebkov V.F. Growth and production of pine branches (*Pinus sylvestris* L.) by periods of ontogenesis in complex pine forests of the Moscow region. *Ideï biogeotsenologii v lesovedenii i lesorazvedenii: k 125-letiyu so dnya rozhdeniya akademika V. N. Sukacheva = Ideas of biogeocenology in forestry and afforestation: dedicated to the 125th anniversary of academician V.N. Sukachev*. Moscow, 2006:195–212. (In Russ.)
7. Utkina I.A., Rubtsov V.V. Influence of architectural models of plants on their interaction with phytophagous insects. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya = Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology.* 2008;9:262–266. (In Russ.)
8. Skvortsov A.K. *Ivy SSSR (sistemicheskiy i geograficheskiy obzor) = Willows of the USSR (systematic and geographical survey)*. Moscow: Nauka, 1968:255. (In Russ.)
9. Skvortsov A.K. *Willows of Russia and Adjacent Countries. Taxonomical and Geographical Revision*. Joensuu: University of Joensuu, 1999:307.
10. Argus G.W. Infrageneric classification of *Salix* (Salicaceae) in the new world. *Systematic Botany Monographs.* 1997;52:1–121.
11. Derviz-Sokolova T.G. Life forms of willows of the USSR North-East. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal.* 1982;67(7):975–982. (In Russ.)

12. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. Biological and morphological characteristics of dwarf shrubs in the taiga zone of eastern Siberia. *Biologiya i produktivnost' rastitel'no-go pokrova Severo-Vostoka = Biology and productivity of the vegetation cover of the Northeast*. Vladivostok, 1976:3–48. (In Russ.)
13. Mazurenko M.T., Khokhryakov A.P. *Struktura i morfogenez kustarnikov = Shrub structure and morphogenesis*. Moscow: Nauka, 1977:160. (In Russ.)
14. Polozova T.G. Life forms of *Salix* (Salicaceae) shrub species on Wrangel Island. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1990;75(12):1700–1712. (In Russ.)
15. Getmanets I.A. *Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala: dis. d-ra biol. nauk: 03.02.08: ekologiya = Ecological diversity and biomorphology of the genus Salix L. of the Southern Urals: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences: 03.02.08: ecology*. Omsk, 2011:330. (In Russ.)
16. Mazurenko M.T. The main directions of evolutionary rearrangements of biomorphs in the genus Willow (*Salix*, Salicaceae L.). *Byulleten' Botanicheskogo sada-instituta DVO RAN = Bulletin of Botanical Garden-Institute FEB RAS*. 2010;7:4–22. (In Russ.)
17. Belyaeva I.V., Epanchintseva O.V., Shatalina A.A., Semkina L.A. *Ivy Urala: atlas-opredelitel' = Willows of the Urals: atlas-determinant*. Ekaterinburg: UrO RAN, 2006: 173. (In Russ.)
18. Rabotnov T.A. Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR imeni V. L. Komarova. Ser. 3, Geobotanika = Proceedings of Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences named after V.L. Komarov. Series 3, Geobotany*. Moscow, 1950;6:7–204. (In Russ.)
19. Uranov A.A. Age spectrum of phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. *Biologicheskie nauki = Biological sciences*. 1975;2:7–34. (In Russ.)
20. Zaugol'nova L.B. Age stages in the ontogeny of *Fraxinus escelsior* L. *Voprosy morfogeneza tsvetkovykh rasteniy i stroenie ikh tsenopopulyatsiy = Questions of the morphogenesis of flowering plants and the structure of their cenopopulation*. Moscow: Nauka, 1968:81–102. (In Russ.)
21. Chistyakova A.A. On the life form and vegetative reproduction of the heart-shaped linden. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological department*. 1978;83(2):129–137. (In Russ.)
22. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. [et al.]. Ontogeny of a tree. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1999;84(12):8–19.
23. Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: review. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*. 2016;1(2):1–31.
24. Serebryakov I.G. Life forms of higher plants and their study. *Polevaya geobotanika = Field geobotany*. Moscow; Leningrad, 1964;3:146–205. (In Russ.)
25. Bobrovskaya N.E., Bobrovskiy M.V. Model of the detailed structure of the crown of a deciduous tree. *Rezultaty fundamental'nykh issledovaniy po prioritetnym nauchnym napravleniyam lesnogo kompleksa strany. Vyp. 242 = Results of fundamental research in priority scientific areas of the country's forestry complex. Edition 242*. Moscow: MLGI, 1991:38–42. (In Russ.)
26. Nedoseko O.I. *Klassifikatsiya pobegov i pobegovykh sistem boreal'nykh vidov iv podrodov Salix i Vetrix: monografiya = Classification of shoots and shoot systems of boreal species of willows of Salix and Vetrix: monograph*. Arzamas: Arzamasskiy filial NNGU, 2015a:247. (In Russ.)
27. Nedoseko O.I. Methodology for studying architectural models in *Salix*. *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova) = Proceedings of the 9th International conference on ecological morphology of plants commemorating I.G. and T.I. Serebryakovs (to the 100th anniversary of I.G. Serebryakov)*. Moscow: MPGU, 2014v;2:323–326. (In Russ.)

28. Nedoseko O.I. On the issue of studying modular organization and architectonics in *Salix*. *Vestnik Kazakhskogo natsional'nogo universiteta. Seriya ekologicheskaya = Bulletin of Kazakh National University. Ecological series*. 2015b;2/2(44):673–678. (In Russ.)
29. Cavinykh N.P. Application of the concept of modular organization to the description of plant structure. *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya = Modern approaches to describing the structure of a plant*. Kirov: Izd-vo VyatGU, 2008:47–69. (In Russ.)
30. Antonova I.S., Lagunova N.G. On the modular organization of some groups of higher plants. *Zhurnal obshchey biologii = Journal of general biology*. 1999;60(1):49–59. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Ольга Ивановна Недосеко

доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой биологии,
географии и химии, Арзамасский филиал
Национального исследовательского
Нижегородского государственного
университета имени Н. И. Лобачевского
(Россия, Нижегородская область,
г. Арзамас, ул. К. Маркса, 36)

E-mail: nedoseko@bk.ru

Ol'ga I. Nedoseko

Doctor of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department of
biology, geography and chemistry, Arzamas
branch of Lobachevsky State University of
Nizhny Novgorod (36 Karla Marksa street,
Arzamas, Nizhny Novgorod region, Russia)

Поступила в редакцию / Received 09.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 25.03.2021

Принята к публикации / Accepted 08.04.2021

УДК 582.28

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-4

Первые сведения о макромицетах Гафурийского района Республики Башкортостан

М. В. Петрова

Стерлитамакский филиал Башкирского государственного университета,
Стерлитамак, Россия
mariya.86.86@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* В Республике Башкортостан грибы макромицеты недостаточно изучены. В работе приводятся результаты исследования микобиоты Гафурийского района Республики Башкортостан. Территория Гафурийского района была изучена в течение одного вегетационного сезона (май – ноябрь 2020 г.), в связи с чем нельзя утверждать, что список грибов, представленный в данной работе, является окончательным вариантом. *Материалы и методы.* Материал – грибы-макромицеты. Методы – практические (сбор и определение), описательный, компьютерно-статистический. *Результаты.* Видовой состав грибов-макромицетов представлен в аннотированном списке, включающем 44 вида. Приводится таксономический анализ микобиоты, состоящей из двух отделов (*Ascomycota* и *Basidiomycota*), двух классов (*Pezizomycetes* и *Agaricomycetes*), 8 порядков, 25 семейств и 33 родов. Проведен анализ трофической структуры. *Выводы.* Преобладающими группами являются сапротрофы на разрушенной древесине – *Crepidotus mollis*, *Pleurotus ostreatus*, *Coprinus micaceus* и др. (27,3 %) и микоризообразователи – *Cortinarius triumphans*, *Russula cyanoxantha*, *Russula vesca* и др. (15,9 %).

Ключевые слова: грибы-макромицеты, аскомицеты, базидиомицеты, микобиота, аннотированный список, трофические группы

Для цитирования: Петрова М. В. Первые сведения о макромицетах Гафурийского района Республики Башкортостан // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 39–49. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-4

Mycological research in the Republic of Bashkortostan Gafuri district

M.V. Petrova

Sterlitamak branch of the Bashkir State University,
Sterlitamak, Russia
mariya.86.86@yandex.ru

Abstract. *Background.* In the Republic of Bashkortostan, macromycete fungi are insufficiently studied. The paper presents the results of a study of the mycobiota of the Gafuriysky district of the Republic of Bashkortostan. The territory of the Gafuri district was studied during one growing season (May – November 2020), and therefore it is impossible to say that the list of fungi presented in this work is the final version. *Materials and methods.* Material – macromycetes fungi. Methods – practical (collection and definition), descriptive,

computer-statistical. *Results*. The species composition of macromycetes fungi is presented in an annotated list of 44 species. A taxonomic analysis of mycobiota consisting of two divisions (*Ascomycota* and *Basidiomycota*), two classes (*Pezizomycetes* and *Agaricomycetes*), 8 orders, 25 families, and 33 genera is given. The trophic structure was analyzed. *Conclusions*. The predominant groups are saprotrophs on destroyed wood – *Crepidotus mollis*, *Pleurotus ostreatus*, *Coprinus micaceus*, etc. (27.3 %) and mycorrhizal agents – *Cortinarius triumphans*, *Russula cyanoxantha*, *Russula vesca*, etc. (15.9 %).

Keywords: fungi-macromycetes, ascomycetes, basidiomycetes, mycobiota, annotated list, trophic groups

For citation: Petrova M.V. Mycological research in the Republic of Bashkortostan Gafuri district. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2021;2:39–49. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-4

Грибы – отдельное царство живой природы, насчитывающее более 100 тыс. видов. Грибы-макромицеты – сборная группа, включающая представителей данного царства, образующих хорошо заметные плодовые тела. С экологической точки зрения, грибы являются важным компонентом биоценозов (звенья в трофических цепях, редуценты, почвообразователи, симбионты и т.д.). Видовое разнообразие грибов-макромицетов на территории Российской Федерации очень велико [1–2].

В связи с этим рационально проводить изучение микобиоты на региональном уровне. Целью нашей работы явилось проведение микологического исследования Гафурийского района Республики Башкортостан (РБ). Ранее в нескольких районах РБ уже было проведено исследование микобиоты [3–5].

Согласно физико-географическому районированию, район исследования занимает лесную и лесостепную зоны. Почвы в основном серые лесные, в долинах рек – оподзоленные и выщелоченные черноземы. Климат – теплый, хорошо увлажненный. Среднегодовая температура – 2,56 °С. Среднегодовое количество осадков – 516 мм [6–7].

Материалы и методы

Изучение видового состава грибов-макромицетов Гафурийского района было начато летом 2020 г. И будет продолжено в следующий вегетационный период, так как была исследована только часть административного района. Макромицеты на территории района изучались в лесах различного типа – дубовый, березовый, сосновый, смешанный. В том числе смешанный лес в окрестностях урочищ Сахалин и Сикъелга (рис. 1). Сбор и описание грибов проводили по стандартной методике. Хранение и обработку данных осуществляли с помощью базы данных грибов-макромицетов [8]. Карта-схема (рис. 1) подготовлена с использованием пакета программ Q-gis 2.18 [9]. Для каждого вида была выверена номенклатура по базе данных Index Fungorum [10]. Трофические группы приведены по работам М. В. Столярской и А. Е. Коваленко [11]. Ареал распространения и географические элементы определены согласно работам С. П. Вассера и Д. А. Косолапова [12–13]. Виды в аннотированном списке приводятся в алфавитном порядке.

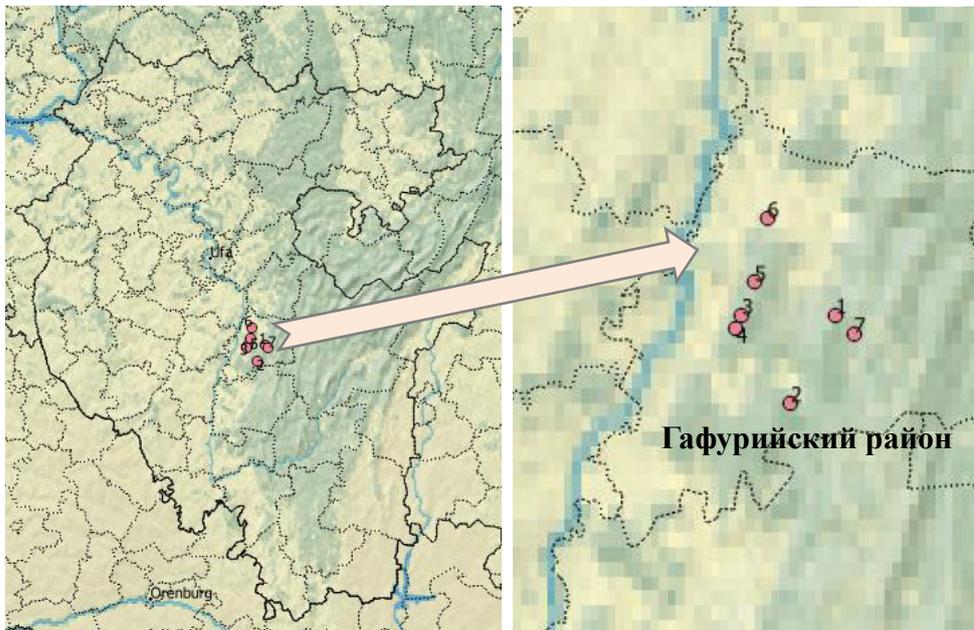


Рис. 1. Карта-схема района исследования:
 1 – окрестности урочища Сахалин (смешанный лес); 2 – окрестности урочища Сикьелга (смешанный лес); 3–4 – дубовый лес; 5 – хвойный лес;
 6 – молодой березовый лес; 7 – смешанный лес

Таблица 1

Локализация мест сбора макромицетов в районе исследования

Номер места сбора	1	2	3	4	5	6	7
Долгота (E)	56,743	56,627	56,501	56,486	56,534	56,568	56,791
Широта (N)	54,002	53,867	54,001	53,980	54,051	54,148	53,972
Высота над уровнем моря, м	257	361	278	249	228	182	328

Примечание. 1 – окрестности урочища Сахалин (смешанный лес); 2 – окрестности урочища Сикьелга (смешанный лес); 3–4 – дубовый лес; 5 – хвойный лес; 6 – молодой березовый лес; 7 – смешанный лес.

Результаты и обсуждение

В результате микологических исследований был составлен аннотированный список видов грибов-макромицетов, который включает 44 вида, относящихся к двум отделам (*Ascomycota* и *Basidiomycota*), двум классам (*Pezi-zomycetes* и *Agaricomycetes*), 8 порядкам, 25 семействам, 33 родам. Отдел *Ascomycota* включает одно семейство с одним видом. Все остальные виды относятся к отделу *Basidiomycota* и классу *Agaricomycetes*. В данном классе преобладают порядки *Agaricales* (13 семейств и 19 видов, 43,2 % от общего числа видов) и *Polyporales* (2 семейства и 11 видов, 25 % от общего числа видов). Ниже представлен аннотированный список грибов-макромицетов района исследования с указанием места сбора, частоты встречаемости, пищевого значения и трофической приуроченности, географического элемента и типа ареала.

Основная часть выявленных видов относится к сапротрофам (82 %), из которых значительная часть сапротрофы на разрушенной древесине (Lep, 27,3 %). Среди них широко распространены *Crepidotus mollis*, *Pleurotus ostreatus*, *Coprinus micaceus* и др. К группе симбиотрофов относится незначительная часть видов (13,5 %). Микоризообразователями являются *Cortinarius triumfans*, *Leccinum scabrum*, *Russula vesca* и др., как правило, произрастающие в березовом и сосновом лесах. Очень часто в березовом лесу был встречен вид *Laccaria laccata*, а в сосновом – *Russula cyanoxantha*. Паразитами, вызывающими гниль, являются *Inonotus hispidus* и *Phellinus tremulae*, они были отмечены на *Populus tremula* и других широколиственных видах деревьев. Распределение видов по трофическим группам представлено на рис. 2.

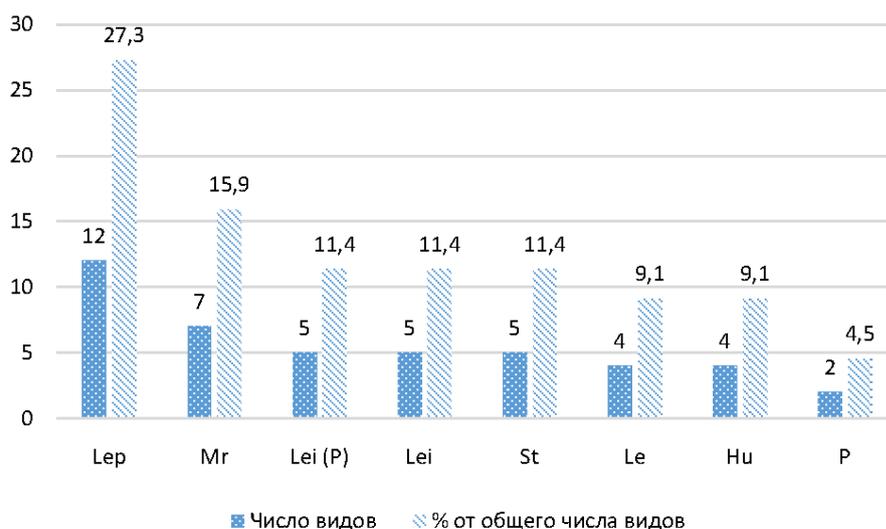


Рис. 2. Трофические группы грибов-макромицетов Гафурийского района. Сапротрофы: Lep – на разрушенной древесине; Lei – на неразрушенной древесине; Lei (P) – на неразрушенной древесине (реже – факультативные паразиты) St – на подстилке; Hu – на гумусе. Симбиотрофы: Mr – микоризообразователи; P – паразиты

Аннотированный список грибов-макромицетов Гафурийского района РБ

Отдел *Ascomycota*

Класс *Pezizomycetes*

Порядок *Pezizales*

Семейство *Pezizaceae*

Peziza badia – Пецица коричневая. Окрестности урочищ Сикъялга и Сахалин – 24.06.2020. На отмершей древесине дуба. Группой (5 экземпляров). Съедобный. По литературным данным – микоризообразователь (Mr) или гумусовый сапротроф (Hu) [11–12]. В данном случае, скорее всего – сапротроф на разрушенной древесине (Lep); географический элемент – голарктический, тип ареала – европейско-американский.

Отдел *Basidiomycota*
Класс *Agaricomycetes*
Порядок *Agaricales*
Семейство *Agaricaceae*

Lepiota cristata – Лепиота гребенчатая. Смешанный лес – 11.10.2020. На почве. Одиночно. На окраине леса. Не съедобный (возможно ядовитый). Гумусовый сапротроф (Hu), мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Cortinariaceae*

Cortinarius triumphans – Паутинник триумфальный. Березовый лес – 11.10.2020. На почве. Возле березы. Одиночно. Съедобен. Микоризообразователь с эктотрофным типом микоризы (Mr), голарктический, евразийско-американский.

Семейство *Crepidotaceae*

Crepidotus mollis – Креpidот мягкий. Сосновый лес – 25.09.2020, дубовый лес – 01.08.2020. Часто, небольшими группами, на опавших ветвях. Съедобный. Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), мультирегиональный, мультizonальный.

Семейство *Hydnangiaceae*

Laccaria laccata – Лаковица розовая. Березовый лес – 11.10.2020. Часто. Группами. На подстилке. Гумусовый сапротроф (Hu), голарктический, мультizonальный.

Семейство *Lycoperdaceae*

Lycoperdon echinatum – Дождевик ежевый. Дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно. На почве. Подстилочный сапрофит (St), неморальный, мультizonальный.

Lycoperdon pyriforme – Дождевик грушевидный. Березовый лес – 11.10.2020, смешанный лес – 11.10.2020. Одиночно или группами. Часто. Съедобен в молодом возрасте. Сапротроф на мертвой древесине (Lep), мультирегиональный, мультizonальный.

Семейство *Marasmiaceae*

Marasmius epiphyllus – Опенок жилисто-пластинчатый. Дубовый лес – 01.08.2020. Группами. Часто. Несъедобен (малые размеры). Подстилочный сапротроф (St), мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Mycenaceae*

Mycena galericulata – Мицена колпаковидная. Сосновый лес – 25.09.2020. Небольшими группами. Несъедобен (как многие мицены). У основания гниющего пня. По литературным данным определяется как спаротроф на древесине (Le), но, по нашим наблюдениям, он является сапротрофом на разрушенной древесине (Lep) [14].

Mycena pura – Мицена чистая. Смешанный лес – 11.10.2020. Небольшими группами. Часто. Ядовитый (мускарин). Подстилочный сапротроф (St), мультирегиональный, космополитный.

Mycena stipata – Мицена кустистая. Дубовый лес – 01.08.2020. Большими группами. Часто. Несъедобен (малые размеры). Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), бореальный.

Семейство *Omphalotaceae*

Collybia dryophila – Коллибия лесолюбивая. Дубовый лес – 01.08.2020. Единично и группами различной численности. Часто. Съедобен (но особой пищевой ценности не имеет). Подстилочный сапротроф (St), мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Pleurotaceae*

Pleurotus ostreatus – Вешенка обыкновенная. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020, березовый лес – 11.10.2020. Одиночно и небольшими группами. Часто. Съедобен. Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Pluteaceae*

Pluteus tricuspidatus – Плютей чернооттороченный. Сосновый лес – 25.09.2020. Одиночно и небольшими группами (до 3 экземпляров). Съедобен. У основания разрушенного пня. Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), голарктический, европейско-азиатский.

Семейство *Psathyrellaceae*

Coprinus micaceus – Навозник мерцающий. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020, смешанный лес – 11.10.2020. Большими группами. Часто. Съедобен в молодом возрасте. Сапротроф на разрушенной древесине и гниющих корнях (Lep), мультирегиональный, космополитный.

Coprinus plicatilis – Навозник складчатый. Дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно или небольшими группами. Несъедобен (малые размеры и очень короткий период спороношения). Как правило растет среди невысокой травы, питается органическими веществами, которые образуются в результате разложения животных и растений. По некоторым литературным данным – копротроф. Мы считаем этот вид гумусовым сапротрофом (Hu); мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Schizophyllaceae*

Schizophyllum commune – Щелелистник обыкновенный. Дубовый лес – 01.08.2020. Группами. Часто. Несъедобен. В биогеоценозах может выступать в роли сапротрофа на неразрушенной древесине (Lei) и паразита (P), вызывает белую гниль, мультирегиональный, космополитный.

Семейство *Tricholomataceae*

Clitocybe nebularis – Говорушка серая. Сосновый лес – 25.09.2020, смешанный лес – 11.10.2020. Небольшими группами (2–4 экземпляра). Редко. Съедобен. Гумусовый сапротроф (Hu), голарктический, мультизональный.

Clitocybe odora – Говорушка душистая. Дубовый лес – 01.08.2020. Небольшими группами. Редко. Съедобен. Подстилочный сапротроф (St), голарктический, мультизональный.

Tricholomopsis rutilans – Рядовка желто-красная. Сосновый лес – 25.09.2020. Небольшими группами в основании сосновых пней. Съедобен. Сапротроф на неразрушенной древесине (Lei). Бореальный, евроазиатско-американский.

Порядок *Auriculariales*

Семейство *Auriculariaceae*

Auricularia mesenterica – Аурикулярия плёчатая. Дубовый лес – 01.08.2020. Большими группами. Часто. Несъедобен. Сапротроф на разрушенной и неразрушенной древесине (Le), мультирегиональный, мультизональный.

Порядок *Boletales*

Семейство *Boletaceae*

Leccinum scabrum – Подберезовик обыкновенный. Березовый лес – 11.10.2020. Одиночно. Редко (3 экземпляра). Съедобен. Образует эктотрофный тип микоризы (Mr), мультирегиональный, евроазиатско-американский.

Семейство *Gomphidiaceae*

Gomphidius glutinosus – Мокруха еловая. Сосновый лес – 25.09.2020. Небольшими группами. Редко. Съедобен. Образует эктотрофный тип микоризы (Mr), бореальный, евроазиатско-американский.

Семейство *Paxillaceae*

Paxillus atrotomentosus – Свинушка толстая. Сосновый лес – 25.09.2020. Небольшими группами (2–4 экземпляра). Редко. Несъедобен. Сапротроф на неразрушенной древесине и корнях (Lei), бореальный, евроазиатско-американский.

Paxillus involutus – Свинушка тонкая. Сосновый лес – 25.09.2020, березовый лес – 11.10.2020, смешанный лес – 11.10.2020. Группами или одиночно. Несъедобен (по некоторым данным ядовитый). Часто. Микоризообразователь (Mr), мультирегиональный, мультизональный.

Семейство *Sclerodermataceae*

Scleroderma citrinum – Ложнодождевик обыкновенный. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020. Группами. Часто. Несъедобен (слабоядовит в больших количествах). Образует эктотрофный тип микоризы (Mr), голарктический, европейско-азиатский.

Порядок *Fomitopsidales*

Семейство *Fomitopsidaceae*

Daedalea quercina – Губка дубовая. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020. Одиночно. Редко. Несъедобен. Сапротроф на неразрушенной древесине и корнях (Lei), вызывает бурую гниль, мультирегиональный, космополитный.

Порядок *Hymenochaetales*

Семейство *Hymenochaetaceae*

Xanthoporia radiata – Трутовик лучистый. Смешанный лес – 11.10.2020. Большими группами. Часто. На пнях и живых деревьях. Несъедобен. Сапротроф

на разрушенной и неразрушенной древесине (Le), голарктический, мультизональный.

Inonotus hispidus – Инонотус щетинистый. Смешанный лес – 11.10.2020. Небольшой группой. Редко. Факультативный паразит (P), вызывает белую гниль, голарктический, евразийско-американский.

Phellinus tremulae – Ложный осиновый трутовик. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020. Одиночно. Редко. Облигатный паразит на осине или тополе (P), вызывает белую гниль, голарктический, мультизональный.

Семейство *Polyporaceae*

Trichaptum abietinum – Трихаптум еловый. Сосновый лес – 25.09.2020. Большими группами. Нередко. Несъедобен. Сапротроф на разрушенной древесине ели или сосны (Lep), бореальный, мультизональный.

Порядок *Polyporales*

Семейство *Laetiporaceae*

Laetiporus sulphureus – Трутовик серно-желтый. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020. Одиночно, реже небольшими группами. Съедобен в молодом возрасте. В биогеоценозах может выступать в роли сапротрофа на неразрушенной древесине (Lei) и факультативного паразита (P), вызывает бурую гниль, мультирегиональный, мультизональный.

Семейство *Polyporaceae*

Daedaleopsis tricolor – Дедалеопсис трехцветный. Дубовый лес – 01.08.2020. Небольшими группами. Редко. На пне. Несъедобен. Сапротроф на разрушенной и неразрушенной древесине (Le), вызывает белую гниль, палеарктический, мультизональный.

Fomes fomentarius – Трутовик настоящий. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020, дубовый лес – 01.08.2020, березовый лес – 11.10.2020. Одиночно. Очень часто. Обычен в растительных сообществах. Несъедобен. В биогеоценозах может выступать в роли сапротрофа на разрушенной древесине (Lei) и факультативного паразита (P), вызывает белую гниль, мультирегиональный, мультизональный.

Ganoderma lipsiense – Трутовик плоский. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020, дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно или небольшими группами. Нечасто. Несъедобен (лекарственный). Сапротроф на неразрушенной древесине (Lei), мультирегиональный, мультизональный.

Trametes ochracea – Траметес желтеющий. Дубовый лес – 01.08.2020. Большими группами. Редко. На валежных ветках и стволах. Несъедобен. Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), вызывает белую гниль, голарктический, мультизональный.

Trametes suaveolens – Трутовик душистый. Дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно. Редко. Несъедобен. В биогеоценозах может выступать в роли сапротрофа на неразрушенной древесине (Lei) и факультативного паразита (P), вызывает белую гниль, голарктический, мультизональный.

Trametes versicolor – Траметес многоцветный. Березовый лес – 11.10.2020, дубовый лес – 01.08.2020. В большом количестве на пнях и

валежнике. Часто. Несъедобен (лекарственный). Сапротроф на разрушенной и неразрушенной древесине (Le), мультирегиональный, мультизональный.

Lentinus tigrinus – Пилолистник тигровый. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020. Небольшими группами. Редко. Съедобен. Сапротроф на неразрушенной древесине и корнях (Lei), мультирегиональный, космополитный.

Polyporus arcularius – Трутовик ямчатый. Дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно или небольшими группами. Редко. Несъедобный (жесткая мякоть). Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), мультирегиональный, мультизональный.

Polyporus squamosus – Трутовик чешуйчатый. Окрестности урочищ Сикьелга и Сахалин – 24.06.2020, дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно или небольшими группами. Часто. Широко распространенный вид. В биогеоценозах может выступать в роли сапротрофа на неразрушенной древесине (Lei) и факультативного паразита (P); мультирегиональный, мультизональный.

Polyporus tuberaster – Трутовик клубненосный. Дубовый лес – 01.08.2020. Одиночно. Редко. Несъедобен (жесткая мякоть). Сапротроф на разрушенной древесине (Lep), мультирегиональный, мультизональный.

Порядок *Russulales*

Семейство *Russulaceae*

Russula cyanoxantha – Сыроежка сине-желтая. Сосновый лес – 25.09.2020. Большими группами. Часто. Съедобен. Образует эктотрофный тип микоризы (Mg), голарктический, мультизональный.

Russula vesca – Сыроежка пищевая. Сосновый лес – 25.09.2020. Большими группами. Часто. Съедобен. Образует эктотрофный тип микоризы (Mg), голарктический, евразийско-американский.

Заключение

Таким образом, аннотированный список видов грибов-макромицетов Гафурийского района республики Башкортостан включает 44 вида, относящихся к двум отделам (*Ascomycota* и *Basidiomycota*), двум классам (*Pezizomycetes* и *Agaricomycetes*), 8 порядкам, 25 семействам, 33 родам. Преобладание порядков *Agaricales* (13 семейств и 19 видов, 43,2 % от общего числа видов) и *Polyporales* (2 семейства и 11 видов, 25 % от общего числа видов) подчеркивает мультирегиональный и голарктический характер микобиоты района в широтном ряду. Бореальные (*Gomphidius glutinosus*, *Paxillus atrotomentosus*, *Tricholomopsis rutilans* и др.) и неморальные (*Lycoperdon echinatum*) виды представлены незначительно. В региональном отношении микобиоту можно определить как мультизональную с участием евразийско-американских видов (*Cortinarius triumphans*, *Paxillus atrotomentosus*, *Russula vesca* и др.).

Следует отметить, что основная часть выявленных видов относится к сапротрофам, что в целом характерно для умеренного пояса Голарктического царства. Кроме того, наличие в микоценозах большого числа сапротрофов на отмершей древесине в сообществах смешанного и соснового лесов свидетельствует об их приуроченности к различным древесным видам. Изучение микобиоты Гафурийского района находится на начальном этапе и, несомненно, будет продолжено в дальнейшем.

Список литературы

1. Биологическое разнообразие грибов России // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. № 1. С. 39–55.
2. Коллекции грибов в России // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2009. № 1. С. 34–48.
3. Михайлова В. А., Петров А. Е., Петрова М. В. Материалы к инвентаризации аскомицетов и базидиомицетов Ишимбайского района Республики Башкортостан // Вестник Башкирского университета. 2015. Т. 20, № 3. С. 892–895.
4. Петров А. Е., Петрова М. В., Михайлова В. А. Систематическая и эколого-трофическая характеристика микобиоты Стерлитамакского района Республики Башкортостан // Биологическое разнообразие как основа существования и функционирования естественных и искусственных экосистем : материалы Всерос. молодежной науч. конф. Стерлитамак, 2015. С. 249–252.
5. Петрова М. В., Михайлова В. А., Чуряк И. Ю., Абрахимов Л. М., Рамазанова Л. Инвентаризация макромицетов Стерлибашевского района Республики Башкортостан // Наука и образование в современном мире. 2015. № 8 (8). С. 19.
6. Шакиров А. В. Физико-географическое районирование Урала. Екатеринбург : УрО РАН, 2011.
7. Hijmans R. J., Cameron S. E., Parra J. L. [et al.]. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.
8. Петров А. Е., Петрова М. В. Перспективы изучения селитебной микобиоты и создание общей базы данных для городов Республики Башкортостан // Современные проблемы и перспективы развития техники и технологии : сб. материалов Междунар. заоч. науч.-практ. конф. (г. Стерлитамак, Россия, г. Актобе, Республика Казахстан, 31 марта 2015 г.) / отв. ред. С. Ю. Широкова. Стерлитамак : Стерлитамакский филиал БашГУ ; Актобе : Актюбинский регион. гос. ун-т им. К. Жубанова, 2015. 268 с.
9. Свободная географическая информационная система с открытым кодом. URL: <http://www.qgis.org> (дата обращения: 05.12.2020).
10. Index Fungorum. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> (дата обращения: 05.12.2020).
11. Макромицеты Нижне-Свирского заповедника (аннотированный список видов) / под ред. М. В. Столярской. СПб. : Свое издательство, 2015. 185 с.
12. Вассер С. П. Флора грибов Украины. Агариковые грибы. Киев : Наукова думка, 1980. 328 с.
13. Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург : УрО РАН, 2008. 231 с.
14. Царство грибы: настоящие грибы, слизевики, лишайники заповедника «Брянский лес». Брянск, 2007. 56 с.

References

1. Biological diversity of mushrooms in Russia. *Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya = Immunopathology, allergology, infectology*. 2010;1:39–55. (In Russ.)
2. Mushroom collection in Russia. *Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya = Immunopathology, allergology, infectology*. 2009;1:34–48. (In Russ.)
3. Mikhaylova V.A., Petrov A.E., Petrova M.V. Materials for the inventory of ascomycetes and basidiomycetes of the Ishimbay region of the Republic of Bashkortostan. *Vestnik Bashkirskogo universiteta = Bulletin of Bashkir University*. 2015;20(3):892–895. (In Russ.)
4. Petrov A.E., Petrova M.V., Mikhaylova V.A. Systematic and ecological-trophic characteristics of the mycobiota of the Sterlitamak region of the Republic of Bashkortostan.

- Biologicheskoe raznoobrazie kak osnova sushchestvovaniya i funktsionirovaniya estestvennykh i iskusstvennykh ekosistem: materialy Vseros. molodezhnoy nauch. konf. = Biological diversity as the basis for the existence and functioning of natural and artificial ecosystems: proceedings of All-Russian youth scientific conference. Sterlitamak, 2015: 249–252. (In Russ.)*
5. Petrova M.V., Mikhaylova V.A., Churyak I.Yu., Abrakhimova L.M., Ramazanova L. Inventory of macromycetes of Sterlibashevsky district of the Republic of Bashkortostan. *Nauka i obrazovanie v sovremennom mire = Science and education in modern world. 2015;8(8):19. (In Russ.)*
 6. Shakirov A.V. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Urala = Physical and geographical zoning of the Urals. Ekaterinburg: UrO RAN, 2011. (In Russ.)*
 7. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. [et al.]. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology. 2005;25: 1965–1978.*
 8. Petrov A.E., Petrova M.V. Prospects for the study of residential mycobiota and the creation of a common database for the cities of the Republic of Bashkortostan. *Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya tekhniki i tekhnologii: sb. materialov Mezhdunar. zaoch. nauch.-prakt. konf. (g. Sterlitamak, Rossiya, g. Aktobe, Respublika Kazakhstan, 31 marta 2015 g.) = Modern problems and prospects for the development of engineering and technology: proceedings of the International correspondence scientific and practical conference (Sterlitamak, Russia, Aktobe, Republic of Kazakhstan, March 31, 2015). Sterlitamak: Sterlitamakskiy filial BashGU; Aktobe: Aktyubinskiy region. gos. un-t im. K. Zhubanova, 2015:268. (In Russ.)*
 9. *Svobodnaya geograficheskaya informatsionnaya sistema s otkrytym kodom = Free open source geographic information system. (In Russ.). Available at: <http://www.qgis.org> (accessed 05.12.2020).*
 10. *Index Fungorum. CABI Database. Available at: <http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp> (accessed 05.12.2020).*
 11. Stolyarskaya M.V. (ed.). *Makromitsety Nizhne-Svirskogo zapovednika (annotirovannyi spisok vidov) = Macromycetes of the Nizhne-Svirsky Reserve (annotated list of species). Saint-Petersburg: Svoe izdatel'stvo, 2015:185. (In Russ.)*
 12. Vasser S.P. *Flora gribov Ukrainy. Agarikovye griby = Flora of mushrooms of Ukraine. Agaric mushrooms. Kiev: Naukova dumka, 1980:328.*
 13. Kosolapov D.A. *Aphylloporoidnye griby srednetazhnykh lesov Evropeyskogo Severo-Vostoka Rossii = Aphylloporoid fungi of the middle taiga forests of the European North-East of Russia. Ekaterinburg: UrO RAN, 2008:231. (In Russ.)*
 14. *Tsarstvo griby: nastoyashchie griby, slizeviki, lishayniki zapovednika «Bryanskiy les» = Fungi: real fungi, slime molds, lichens of the Bryansk forest reserve. Bryansk, 2007:56. (In Russ.)*

Информация об авторах / Information about the authors

Мария Владимировна Петрова

ассистент кафедры биологии,
Стерлитамакский филиал Башкирского
государственного университета (Россия,
г. Стерлитамак, проспект Ленина, 49)

Mariya V. Petrova

Assistant of the sub-department of biology,
Sterlitamak branch of Bashkir State
University (49 Lenina avenue, Sterlitamak,
Russia)

E-mail: mariya.86.86@yandex.ru

Поступила в редакцию / Received 11.02.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 26.03.2021

Принята к публикации / Accepted 05.04.2021

УДК 581:630.1

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-5

Изучение качественных признаков семян древесно-кустарниковых интродуцентов (г. Иркутск)

Е. Г. Худоногова

Иркутский государственный аграрный университет имени А. А. Ежевского,
Иркутская область, Иркутский район, пос. Молодёжный, Россия

doky2015@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Для озеленения г. Иркутска используют в основном декоративные растения местной флоры, реже – высокодекоративные интродуценты – *Acer ginnala*, *Berberis amurensis*, *Populus alba* и др. Интродукция считается успешной, если растения не теряют декоративных свойств, адаптируются к местным условиям, проходят все этапы онтогенеза, образуют плоды и семена. Цель исследований – определение качества семян древесно-кустарниковых интродуцентов в условиях г. Иркутска. *Материалы и методы.* Объектом исследования являлись 40 древесно-кустарниковых интродуцентов, в том числе ряд представителей аборигенной флоры. Качество семян определяли по массе 1000 семян и их всхожести. *Результаты.* Древесно-кустарниковые интродуценты в зависимости от глубины состояния покоя семян были разделены нами на три группы. К первой группе отнесены растения у которых покой отсутствует или покой непродолжительный, семена этих видов не нуждаются в стратификации. Ко второй группе отнесены растения, семена которых находятся в состоянии довольно длительного промежуточного физиологического покоя и нуждаются в холодной стратификации. К третьей группе отнесены растения, семена которых могут не прорасти в течение нескольких лет, как правило, семена этих растений находятся в состоянии глубокого физиологического или морфофизиологического покоя, для их прорастания рекомендована многоэтапная стратификация. *Выводы.* Масса 1000 семян колеблется от сотых долей грамма до двух и более сот. Семена *Acer ginnala*, *Dasiphora fruticosa*, *Euonymus nanus*, *Thuja occidentalis*, *Ulmus laevis* имеют водонепроницаемую плотную оболочку и после скарификации прорастают быстрее. Холодовая стратификация рекомендована для семян *Berberis* sp., *Lonicera tatarica*, *Malus pallasiana*, *Phellodendron amurense*, *Physocarpus opulifolius*, *Prunus virginiana*, *Swida alba*, *Tilia cordata*, *Viburnum burejaeticum*, *V. lantana*. Для семян *Acer negundo*, *Cotoneaster lucidus*, *Euonymus* sp., *Sorbus sibirica* с многолетним периодом покоя – многоэтапная стратификация.

Ключевые слова: семена, масса, всхожесть, скарификация, стратификация

Финансирование: работа выполнена в рамках темы научно-исследовательской работы «Биология, экология и адаптация полезных растений в условиях Восточной Сибири», № АААА-А19-119032090027-8.

Для цитирования: Худоногова Е. Г. Изучение качественных признаков семян древесно-кустарниковых интродуцентов (г. Иркутск) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 50–61. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-5

A study of properties of woody-shrub introducents (Irkutsk)

E.G. Khudonogova

Irkutsk State Agrarian University named after A.A. Ezhevsky,
Molodezhny settlement, Irkutsk district, Irkutsk region, Russia

doky2015@yandex.ru

Abstract. *Background.* For Irkutsk landscaping, mainly ornamental plants of the local flora are used, less often highly decorative introduced species – *Acer ginnala*, *Berberis amurensis*, *Populus alba* and etc. The introduction is considered successful if the plants do not lose their decorative properties, adapt to local conditions, go through all stages of ontogenesis, and form fruits and seeds. The purpose of the research is to determine the quality of seeds of woody-shrub introducents in the conditions of Irkutsk. *Materials and methods.* The object of the study was 40 woody-shrub introduced species, including a number of representatives of the aboriginal flora. The quality of the seeds was determined by the weight of 1000 seeds and their germination. *Results.* Wood-shrub introduced species, depending on the depth of the seed dormancy, were divided into three groups. The first group includes plants in which there is no dormancy or short dormancy, the seeds of these species do not need stratification. The second group includes plants whose seeds are in a state of rather long intermediate physiological dormancy and require cold stratification. The third group includes plants whose seeds may not germinate for several years, as a rule, the seeds of these plants are in a state of deep physiological or morphophysiological dormancy. Multi-stage stratification is recommended for their germination. *Conclusions.* The mass of 1000 seeds ranges from hundredths of a gram to two or more hundredths. Seeds of *Acer ginnala*, *Dasiphora fruticosa*, *Euonymus nanus*, *Thuja occidentalis*, *Ulmus laevis* have a waterproof, dense shell and germinate faster after scarification. Cold stratification is recommended for seeds of *Berberis* sp., *Lonicera tatarica*, *Malus pallasiana*, *Phellodendron amurense*, *Physocarpus opulifolius*, *Prunus virginiana*, *Swida alba*, *Tilia cordata*, *Viburnum burejaeticum*, *V. lantana*. For seeds of *Acer negundo*, *Cotoneaster lucidus*, *Euonymus* sp., *Sorbus sibirica* with a long-term rest period, multi-stage stratification is recommended.

Keywords: seeds, mass, germination, scarification, stratification

Acknowledgments: the work was performed within a research project “Biology, ecology and adaptation of useful plants in Eastern Siberia”, № AAAA-A19-119032090027-8.

For citation: Khudonogova E.G. A study of properties of woody-shrub introducents (Irkutsk). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:50–61. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-5

Введение

Важную роль в формировании благоприятной экологической среды урбанизированных территорий играют зеленые насаждения. В г. Иркутске приходится около 6 м² зеленых насаждений на человека, при норме в 11,2 м². Недостаток зеленых насаждений можно восполнить за счет культивирования в городскую среду древесно-кустарниковых интродуцентов.

Для озеленения г. Иркутска используют в основном декоративные растения местной флоры (*Betula pendula* Roth, *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, *Crataegus sanguinea* Pall., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb., *Malus pallasiana* (L.) Borkh., *Rosa acicularis* Lindl., *Sorbus sibirica* Hedl., *Spiraea salicifolia* L., *Viburnum opulus* L. и др.), реже – высокодекоративные интродуценты (*Acer ginnala* Maxim., *Berberis amurensis* Rupr., *Syringa*

josikaea Jacq. fil. Ex Rchb., *Populus alba* L. и др.) [1–12]. Интродукция считается успешной, если растения не теряют декоративных свойств, адаптируются к местным условиям, проходят все этапы онтогенеза, образуют плоды и семена [13–14].

Для растений Иркутской области с резко континентальным климатом (январь – минус 20–50°; июль – +18–37°), коротким вегетационным периодом (около 148 дней) [15], важны такие признаки, как зимостойкость и морозоустойчивость, качественные признаки семян, ритм сезонного развития, способность растений к плодоношению.

Цель исследований – определение качества семян древесно-кустарниковых интродуцентов в условиях г. Иркутска.

Объекты и методы исследования

Объектом исследования являлись 40 древесно-кустарниковых интродуцентов, в том числе ряд представителей аборигенной флоры. Сбор плодов и семян проводили с августа по сентябрь на территории Ботанического сада Иркутского ГАУ г. Иркутска [16]. Качество семян определяли по массе 1000 семян и их всхожести [17–20]. Семена проращивали в лабораторных условиях в чашках Петри. Для стимуляции роста семена обрабатывали раствором фундазола, инсектобактерина, гетероауксина, а также проводили скарификацию семян, перетирая их с песком или используя наждачную бумагу. Стратификацию семян проводили в 2–4 этапа, на этапе тепловой стратификации семена выдерживали при температуре + 15–20°, на этапе холодовой стратификации – при температуре + 5–10°. Исследования проводили в 4-кратной повторности (по 100 семян каждого вида). Статистическая обработка экспериментальных данных выполнена по методике Ю. А. Доспехова [21].

Результаты и обсуждение

Всхожесть посевного материала определяется количеством семян, прорастающих при определенных условиях за заданный промежуток времени. Отделом дендрологии Главного ботанического сада г. Москвы опубликованы материалы по семенному размножению древесных растений, в нем отражены основные признаки, характеризующие качество семян. Сотрудниками Ботанического института имени В. Л. Комарова опубликован справочник о прорастании покоящихся семян, в него включены сведения о приемах, способствующих прорастанию семян у 3000 видов интродуцентов [22]. Сведения о всхожести семян древесно-кустарниковых растений в условиях Иркутской области крайне разрозненны, подобный справочник отсутствует.

Всхожесть семян – это интегральный показатель, отражающий качество семян. По массе 1000 семян интродуценты существенно различаются. К мелкосеменным растениям, масса которых в условиях г. Иркутска составляет сотые доли грамма, относятся *Betula pendula* (0,24 г), *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (0,26 г), *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. (0,75 г), род *Spiraea* L. (0,06–0,09 г). Крупные семена свойственны *Pinus sibirica* (226,10 г), *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd. (95,35 г), *Prunus virginiana* L. (68,82 г), *Viburnum opulus* (45,82 г) и др.

Исследуемые виды растений в зависимости от глубины покоя семян были разделены нами на три группы. К первой группе отнесены растения,

у которых покой отсутствует или он очень непродолжительный (табл. 1). Для семян растений этой группы характерен морфологический покой, длительностью от нескольких суток до нескольких месяцев, прорастание семян начинается только после окончательного формирования зародыша. К этой же группе также были отнесены некоторые растения, для семян которых характерен неглубокий физиологический покой (от нескольких суток до 5–12 мес. и более). Например, семена *Betula pendula*, характеризующиеся неглубоким покоем, при определенных температурных условиях становятся светочувствительными и для нарушения неглубокого покоя необходимо учитывать эту особенность [19].

Таблица 1

Древесно-кустарниковые интродуценты,
у которых покой семян отсутствует или непродолжительный

Вид, сорт	Масса 1000 семян, г	Всхожесть, %	Скарификация
<i>Acer ginnala</i> Maxim.	23,48 ± 0,31	51,06 ± 0,44	+
<i>Betula pendula</i> Roth	0,24 ± 0,02	80,07 ± 0,32	–
<i>Dasiphora fruticosa</i> L.	0,26 ± 0,03	42,05 ± 0,38	+
<i>Euonymus nanus</i> M. Bieb.	16,78 ± 0,29	54,20 ± 0,41	+
<i>Picea obovata</i> Ledeb.	6,22 ± 0,60	69,16 ± 0,40	–
<i>Picea pungens</i> Engelm.	2,83 ± 0,22	80,15 ± 0,75	–
<i>Pinus sylvestris</i> L.	5,25 ± 0,46	98,01 ± 0,90	–
<i>Populus alba</i> L.	0,77 ± 0,21	85,50 ± 0,62	–
<i>Spirae abumalda</i> Burv.	0,07 ± 0,005	98,03 ± 0,70	–
<i>Spiraea japonica</i> L.	0,07 ± 0,002	98,02 ± 0,69	–
<i>Spiraea margaritae</i> Zab.	0,09 ± 0,004	98,25 ± 0,68	–
<i>Spiraea media</i> Schmidt	0,06 ± 0,005	95,15 ± 0,40	–
<i>Spiraea vanhouttei</i> (Briot) Zab.	0,07 ± 0,003	94,20 ± 0,50	–
<i>Thuja occidentalis</i> L.	1,21 ± 0,14	42,26 ± 0,28	+
<i>Ulmus laevis</i> L.	5,63 ± 0,50	23,51 ± 0,30	+
<i>Rhododendron ledebourii</i> Pojark.	0,31 ± 0,35	96,69 ± 0,54	+

Примечание. + семена, требующие скарификации; – семена, не требующие скарификации.

Все интродуценты первой группы не требуют стратификации или же нарушение неглубокого покоя происходит под влиянием кратковременного охлаждения (в течение нескольких часов, суток или недель). Семена некоторых из них, например *Acer ginnala*, *Dasiphora fruticosa*, *Euonymus nanus* M. Bieb., *Thuja occidentalis* L., *Ulmus laevis* L., имеют водонепроницаемую плотную оболочку и после скарификации прорастают быстрее.

Всхожесть семян растений этой группы различна – от 23,51 % (у *Ulmus laevis*) до 98,25 % (*Spiraea margaritae* Zab.) (см. табл. 1). Полным отсутствием покоя отличаются семена *Populus alba*. С момента созревания семян у *Populus alba* (когда створки коробочек раскрываются) и до полной потери всхожести

проходит всего 10–12 дней. Свежесобранные семена *Populus alba* прорастают через 2–4 дня. Всхожесть семян *Populus alba* составляет 85,50 %.

Ко второй группе отнесены растения, семена которых находятся в состоянии длительного промежуточного физиологического покоя (табл. 2). Для семян растений этой группы необходима холодовая стратификация. Период органического покоя семян растений этой группы различен – от 25 до 160 дней. Как правило, это растения с хорошо сформированным зародышем, препятствием к его формированию иногда служит физиологический покой зародыша и ингибирующее действие его покровов. В результате холодной стратификации быстрее прорастают семена *Physocarpus opulifolius* (25 дней), *Phellodendron amurense* Rupr. (25–30 дней), *Viburnum lantana* L. (30 дней), более длительный период покоя выявлен у *Berberis amurensis* (125 дней) и *Tilia cordata* Mill. (160 дней). Результаты сочетания тепловой и холодной стратификации показали, что длительность прорастания семян *Malus pallasiana* и *Prunus virginiana* L. составляет 30–60 дней. Без стратификации не проросли семена *Berberis vulgaris* L., *Caragana arborescens* Lam., *Lonicera tatarica* L., *Malus pallasiana*, *Physocarpus opulifolius Diabolo*, *Tilia cordata*, *Viburnum lantana*, *Viburnum burejaeticum* Regel et Herd.

Всхожесть семян растений второй группы различная – от 0–72,51 % у нестратифицированных до 30,04–87,51 % у стратифицированных семян (табл. 2). В результате применения холодной стратификации значительно возрастает всхожесть семян у *Berberis amurensis* (с 2,06 до 73,43 %), *Phellodendron amurense* (с 2,02 до 86,23 %), *Prunus virginiana* (с 2,12 до 54,14 %).

Согласно литературным данным, семена *Physocarpus opulifolius* рекомендуется стратифицировать при температуре чуть ниже +10° в течение 2 мес. [19]. Наши исследования показали, что при стратификации семян *Physocarpus opulifolius* в течение 25 дней всхожесть семян составляет 69,43–74,05 %, они могут прорасти и при комнатной температуре, но в этом случае процесс появления проростков очень растянут.

К третьей группе отнесены растения, семена которых могут не прорасти длительное время – 1–4 года. Как правило, их семена находятся в состоянии глубокого физиологического или морфофизиологического покоя. Интродуценты третьей группы наиболее сложны для изучения, так как их семена могут относиться к разным вариантам очень глубокого покоя, когда сочетается физиологическая незрелость разных структур зародыша с неполной морфологической зрелостью и с экзогенным покоем [19].

Для семян растений третьей группы была изучена многоэтапная стратификация (табл. 3). Результаты исследований показали, что в ряде случаев приемы четырехэтапной стратификации оказались не эффективны. Например, сочетание скарификации и стратификации не повлияло на прорастание семян *Crataegus sanguinea*, *Pinus sibirica*, *Viburnum opulus*, их семена не проросли. Зародыши семян *Viburnum opulus* находились в стадии торпедо, при этом все элементы будущего зародыша были в морфологически незрелом состоянии, на первом этапе тепловой стратификации корень растения увеличился до 1 мм, на первом этапе холодной стратификации видимых изменений не произошло, вторая тепловая стратификация привела к росту гипокотыля до 2 мм, корень также увеличился и оказался рядом с микропиле, но за пределы семени он так и не вышел. Для выяснения причин, препятствующих прорастанию семени, необходимо дальнейшее детальное изучение эмбриогенеза исследуемого вида.

Таблица 2

Древесно-кустарниковые интродуценты с промежуточным физиологическим покоем семян, требующие для прорастания холодовую стратификацию

Вид, сорт	Масса 1000 семян, г	Всхожесть, %		Стратификация, дни	
		со стратификацией	без стратификации	тепловая, 15–20 °С	холодовая, 5–10 °С
<i>Berberis amurensis</i> Rupr.	9,42 ± 0,80	73,43 ± 0,53	2,06 ± 0,30	–	125
<i>Berberis sibirica</i> Pall.	9,40 ± 0,61	72,05 ± 0,60	69,30 ± 0,20	–	85
<i>Berberis thunbergii</i> DC.	9,23 ± 0,37	65,13 ± 0,62	40,10 ± 0,30	–	60
<i>Berberis vulgaris</i> L.	13,64 ± 0,35	40,05 ± 0,09	0	–	85
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	26,72 ± 0,29	93,28 ± 0,84	0	–	85
<i>Lonicera tatarica</i> L.	5,20 ± 0,51	81,41 ± 0,19	0	–	85
<i>Malus pallasiana</i> (L.) Borkh.	6,83 ± 0,38	48,40 ± 0,10	0	15–20	30–50
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	12,04 ± 0,13	86,23 ± 0,49	2,02 ± 0,17	–	25–30
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	0,75 ± 0,05	74,05 ± 0,50	72,51 ± 0,33	–	25
<i>Physocarpus opulifolius</i> Diabolo	1,20 ± 0,02	69,43 ± 0,40	0	–	25
<i>Prunus virginiana</i> L.	68,82 ± 0,55	54,14 ± 0,33	2,12 ± 0,25	30	50–60
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz	19,80 ± 0,27	87,51 ± 0,62	62,33 ± 0,18	–	50
<i>Tilia cordata</i> Mill.	28,03 ± 0,34	52,59 ± 0,03	0	–	160
<i>Viburnum burejaeticum</i> Regel et Herd.	95,35 ± 0,61	40,03 ± 0,32	0	–	85
<i>Viburnum lantana</i> L.	29,81 ± 0,30	30,04 ± 0,15	0	–	30

Примечание. 0 – семена не проросли.

Таблица 3
Древесно-кустарниковые интродуценты с глубоким физиологическим или морфофизиологическим периодом покоя семян
(для прорастания семян требуется двух-, четырехэтапная стратификация)

Вид	Масса 1000 семян, г.	Всхожесть, %	Стратификация, дни			
			t ₁ 5-10 °C	t ₂ 15-20 °C	t ₃ 5-10 °C	t ₄ 15-20 °C
<i>Acer negundo</i> L.	41,05 ± 0,35	68,29 ± 0,49	50-60	20	30	10
<i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht.	18,53 ± 0,19	44,25 ± 0,30	150	30	120	-
<i>Crataegus sanguinea</i> Pall.	15,48 ± 0,10	0	365	60-90	90	-
<i>Euonymus europaeus</i> L.	32,32 ± 0,25	48,03 ± 0,20	160	30	120	-
<i>Euonymus maackii</i> Rupr.	19,80 ± 0,50	53,57 ± 0,26	90	30	130	20
<i>Euonymus verrucosus</i> Scop.	18,69 ± 0,14	39,10 ± 0,14	150	30	30	40
<i>Pinus sibirica</i> Du Tour	227,10 ± 0,63	0	150	15	30	-
<i>Sorbus sibirica</i> Hedl	2,80 ± 0,17	58,00 ± 0,26	-	60-90	150	-
<i>Viburnum opulus</i> L.	45,82 ± 0,26	0	-	30	120	40

Всхожесть семян *Euonymus verrucosus* Scop. и *Euonymus maackii* Rupr., подвергнутых четырехэтапной стратификации составила 39,10 и 53,57 % соответственно (250–270 дней). Для прорастания семян *Euonymus europaeus* L. (48,03 %) и *Cotoneaster lucidus* Schlecht. (44,25 %) оказалось достаточным проведение стратификации в течение 300–310 дней. Семена *Sorbus sibirica* проросли при двухэтапной стратификации (210–240 дней), их всхожесть составила 58 %.

Для изучения вероятности повышения всхожести семян некоторых видов мы провели экспериментальные исследования с использованием гетероауксина (стимулятора роста) и инсектобактерина (биологического инсектицида и фунгицида) (табл. 4). Результаты исследований показали, что обработка семян инсектобактерином и гетероауксином не эффективна для семян *Viburnum burejaeticum*, для прорастания семян необходима холодовая стратификация; лучшую всхожесть показали семена *Caragana arborescens* (93,2 %), *Lonicera tatarica* (75 %). Всхожесть семян *Berberis vulgaris*, *Caragana arborescens*, обработанных гетероауксином и стратифицированных, примерно одинакова.

Таблица 4

Влияние гетероауксина и инсектобактерина
на прорастание семян декоративно-кустарниковых интродуцентов

Вид	Всхожесть семян, %		
	контроль	обработка семян инсектобактерином	обработка семян гетероауксином
<i>Berberis vulgaris</i> L.	0	20,0 ± 0,01	39,7 ± 0,02
<i>Caragana arborescens</i> Lam.	0	83,3 ± 0,13	93,2 ± 0,14
<i>Lonicera tatarica</i> L.	0	68,8 ± 0,06	75,0 ± 0,08
<i>Viburnum burejaeticum</i> Regel et Herd.	0	0	0

Длительное прорастание семян в течение нескольких лет и их глубокий покой играют важную роль и способствуют сохранению вида, однако для селекционеров и озеленителей это создает определенные трудности и побуждает к поиску путей их решения. Агротехнические методы скарификации и стратификации семян в большинстве случаев способствуют более дружному и раннему прорастанию семян, однако действенны они, как показали исследования, далеко не во всех случаях. В литературе очень много противоречивых сведений о длительности стратификации и режиме ее проведения, которые в будущем следует решить селекционерам и интродукторам.

Заключение

1. Масса 1000 семян изученных видов и сортов колеблется от сотых долей грамма у *Spiraea* (0,06–0,09 г) до 226,10 г у *Pinus sibirica*. Отличаются высокой всхожестью (80,15–98,25 %) и прорастают без скарификации семена *Pinus sylvestris*, *Spiraea* sp., *Populus alba*, *Picea pungens*, *Betula pendula*. Длительность покоя семян этих видов – от полного отсутствия покоя (у *Populus*

alba) или нескольких суток до 5–12 мес. Семена *Acer ginnala*, *Dasiphora fruticosa*, *Euonymus nanus*, *Thuja occidentalis*, *Ulmus laevis* имеют водонепроницаемую плотную оболочку и после скарификации прорастают быстрее.

2. Холодовая стратификация рекомендована для семян *Berberis* sp., *Lonicera tatarica*, *Malus pallasiana*, *Phellodendron amurense*, *Physocarpus opulifolius*, *Prunus virginiana*, *Swida alba*, *Tilia cordata*, *Viburnum burejaeticum*, *Viburnum lantana*. Период органического покоя семян этих растений различен – от 25 до 160 дней. В результате применения холодной стратификации значительно возрастает всхожесть семян у *Berberis amurensis* (с 2,06 до 73,43 %), *Phellodendron amurense* (с 2,02 до 86,23 %), *Prunus virginiana* (с 2,12 до 54,14 %). Обработка семян гетероауксином рекомендована для повышения всхожести семян *Caragana arborescens*, *Berberis vulgaris*, *Lonicera tatarica*.

3. Для семян *Acer negundo*, *Cotoneaster lucidus*, *Euonymus* sp., *Sorbus sibirica* с многолетним периодом покоя рекомендована многоэтапная стратификация (всхожесть семян составила 39,1–68,29 %). Результаты исследований показали, что в ряде случаев приемы четырехэтапной стратификации не эффективны, например семена *Crataegus sanguinea*, *Pinus sibirica* и *Viburnum opulus* не проросли.

Список литературы

1. Асалханова О. Н., Виньковская О. П. Крупные древесные розоцветные (Rosaceae Juss.) на территории Иркутской области: разнообразие, распространение и состояние изученности // Вестник ИрГСХА. 2019. Вып. 92. С. 89–100.
2. Виньковская О. П. Флорогенетические основы озеленения г. Иркутска и его окрестностей // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44. С. 47–58.
3. Деловеров А. Т., Виньковская О. П. Систематический анализ подлесочной флоры Верхнего Приангарья // Вестник ИрГСХА. 2014. Вып. 60. С. 43–58.
4. Камалетдинова С. И., Виньковская О. П. Фанерофиты г. Иркутска // Вестник ИрГСХА. 2015. Вып. 68. С. 28–36.
5. Зацепина О. С., Половинкина С. В., Скрипник Г. В., Худоногова Е. Г., Шарипова Д. Р. Влияние экологических условий Иркутска на процесс побегообразования тополя белого (*Populus alba* L.) // Вестник ИрГСХА. 2019. Вып. 92. С. 147–155.
6. Зацепина О. С. Использование можжевельника обыкновенного в озеленении г. Иркутска и опыт зеленого черенкования хвойных // Вестник ИрГСХА. 2011. Вып. 44-3. С. 81–84.
7. Шарипова Д. Р., Половинкина С. В. Изучение линейного годичного прироста тополя белого в условиях города Иркутска // Научные исследования студентов в решении актуальных проблем АПК : материалы Всерос. студ. науч.-практ. конф. Иркутск : Иркутский ГАУ, 2018. С. 50–56.
8. Худоногова Е. Г. Ресурсы сырья лекарственно-чайных растений Западного Прибайкалья // Сибирский экологический журнал. 2004. Т. 11, № 6. С. 899–905.
9. Худоногова Е. Г., Николаева Н. А., Черниговская Н. Ю. Ресурсы сырья дикорастущих лекарственных растений Предбайкалья // Актуальные вопросы аграрной науки. 2012. № 3. С. 13–21.
10. Khudonogova E., Polovinkina S., Namzalov B. Ts. B. [et al.]. Cenopopulation dynamics of Cisbaikalia medicinal plants // E3S Web of Conferences. Ecological and Biological Well-Being of Flora and Fauna (EBWFF-2020). 2020. P. 03012.
11. Чернакова О. В., Чудновская Г. В. Современное состояние, перспективы и проблемы в озеленении города Иркутска // Вестник ИрГСХА. 2018. Вып. 88. С. 97–107.
12. Чудновская Г. В., Чернакова О. В. Оценка уровня стабильности развития *Populus alba* L. по флуктуирующей асимметрии листьев в г. Иркутске // Современные

- проблемы охотоведения : материалы нац. науч.-практ. конф. с междунар. участием в рамках VIII Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 85-летию Иркутского ГАУ «Климат, экология, сельское хозяйство Евразии». Иркутск, 2019. С. 218–233.
13. Рытикова О. В., Ростовцева М. В., Мазей Н. Г., Фатюнина (Вяль) Ю. А. Интродукция древесно-кустарниковых растений семейства Rosaceae Juss. в дендрарии Пензенского ботанического сада имени И. И. Спрыгина // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2016. № 1. С. 23–34.
 14. Сагтаров Д. С., Саидов Н. С. Оценка видового состава древесно-кустарниковых пород парка С. Айни города Душанбе // Известия Академии наук Республики Таджикистан. Отделение биологических и медицинских наук. 2020. № 2. С. 13–20.
 15. Беркин Н. С. [и др.]. Иркутская область (природные условия административных районов). Иркутск : Изд-во ИГУ, 1993. 300 с.
 16. Кузеванов В. Я., Сизых С. В. Ресурсы ботанического сада Иркутского государственного университета: образовательные, научные и социально-экологические аспекты. Иркутск, 2005. 244 с.
 17. Седаева М. И., Вяткина Е. И., Лобанов А. И., Вараксин Г. С. Качество семян древесных растений-интродуцентов, произрастающих на юге Средней Сибири // Вестник КрасГАУ. 2008. № 4. С. 141–144.
 18. Методы определения всхожести по ГОСТ 12038–84 // Студенческая библиотека онлайн. URL: https://studbooks.net/1064987/agropromyshlennost/metody_opredeleniya_vshozhesti_gost_12038 (дата обращения: 20.04.2018).
 19. Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. : Наука, 1985. 348 с.
 20. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян : [пер. с англ.] / под ред. М. Г. Николаевой, Н. В. Обручевой. М. : Колос, 1982. 495 с.
 21. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследования). М. : Агропромиздат, 1985. 351 с.
 22. Комаров В. П. Введение к флорам Китая и Монголии. М. ; Л., 1947. Т. 2. С. 159–342.

References

1. Asalkhanova O.N., Vin'kovskaya O.P. Large arboreal rosaceae (Rosaceae Juss.) on the territory of the Irkutsk region: diversity, distribution and state of knowledge. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2019;92:89–100. (In Russ.)
2. Vin'kovskaya O.P. Florogenetic foundations of Irkutsk gardening and its environs. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2011;44:47–58. (In Russ.)
3. Deloverov A.T., Vin'kovskaya O.P. Systematic analysis of the undergrowth flora of the Upper Angara region. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2014;60:43–58. (In Russ.)
4. Kamaletdinova S.I., Vin'kovskaya O.P. Fanophytes of Irkutsk. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2015;68:28–36. (In Russ.)
5. Zatsepina O.S., Polovinkina S.V., Skripnik G.V., Khudonogova E.G., Sharipova D.R. Influence of ecological conditions of Irkutsk on the process of shoot formation of white poplar (*Populus alba* L.). *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2019;92:147–155. (In Russ.)
6. Zatsepina O.S. The use of common juniper in the gardening of Irkutsk and the experience of green cuttings of conifers. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University*. 2011;44-3:81–84. (In Russ.)
7. Sharipova D.R., Polovinkina S.V. A study of the linear annual growth of white poplar in the conditions of the city of Irkutsk. *Nauchnye issledovaniya studentov v reshenii aktual'nykh problem APK: materialy Vseros. stud. nauch.-prakt. konf. = Scientific*

- research of students in solving urgent problems of the agro-industrial complex: proceedings of the All-Russian student scientific and practical conference.* Irkutsk: Irkutskiy GAU, 2018:50–56. (In Russ.)
8. Khudonogova E.G. Resources of raw materials for medicinal tea plants of the Western Baikal region. *Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal = Siberian ecological journal.* 2004; 11(6):899–905. (In Russ.)
 9. Khudonogova E.G., Nikolaeva N.A., Chernigovskaya N.Yu. Raw materials of wild medicinal plants in Baikal. *Aktual'nye voprosy agrarnoy nauki = Topical issues of agricultural science.* 2012;3:13–21. (In Russ.)
 10. Khudonogova E., Polovinkina S., Namzalov B.Ts.B. [et al.]. Cenopopulation dynamics of Cisbaikalia medicinal plants. *E3S Web of Conferences. Ecological and Biological Well-Being of Flora and Fauna (EBWFF-2020).* 2020:03012.
 11. Chernakova O.V., Chudnovskaya G.V. Current state, prospects and problems in Irkutsk landscaping. *Vestnik IrGSKhA = Bulletin of Irkutsk State Agrarian University.* 2018; 88:97–107. (In Russ.)
 12. Chudnovskaya G.V., Chernakova O.V. Assessment of the level of developmental stability of *Populus alba* L. by fluctuating asymmetry of leaves in Irkutsk. *Sovremennye problemy okhotovedeniya: materialy nats. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem v ramkakh VIII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 85-letiyu Irkutskogo GAU «Klimat, ekologiya, sel'skoe khozyaystvo Evrazii» = Modern issues of hunting: proceedings of national scientific and practical conference with international participation within the 8th International scientific and practical conference dedicated to the 85th anniversary of Irkutsk State Agraria University “Climate, ecology, agriculture of Eurasia”.* Irkutsk, 2019:218–233. (In Russ.)
 13. Rytikova O.V., Rostovtseva M.V., Mazey N.G., Fatyunina (Vyal') Yu.A. Introduction of woody-shrub plants of the Rosaceae Juss family in the arboretum of the Penza Botanical Garden named after I.I. Sprygin. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2016;1:23–34. (In Russ.)
 14. Sattarov D.S., Saidov N.S. Assessment of the species composition of woody-shrub species of S. Ayni park in Dushanbe. *Izvestiya Akademii nauk Respubliki Tadjikistan. Otdelenie biologicheskikh i meditsinskikh nauk = Proceedings of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan. Department of biological and medical sciences.* 2020;2:13–20. (In Russ.)
 15. Berkin N.S. [et al.]. *Irkutskaya oblast' (prirodnye usloviya administrativnykh rayonov) = Irkutsk region (natural conditions of administrative districts).* Irkutsk: Izd-vo IGU, 1993:300. (In Russ.)
 16. Kuzevanov V.Ya., Sizykh S.V. *Resursy botanicheskogo sada Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta: obrazovatel'nye, nauchnye i sotsial'no-ekologicheskie aspekty = Irkutsk State University Botanical Garden resources: educational, scientific and socio-ecological aspects.* Irkutsk, 2005:244. (In Russ.)
 17. Sedaeva M.I., Vyatkina E.I., Lobanov A.I., Varaksin G.S. The quality of seeds of woody introduced plants growing in the south of Central Siberia. *Vestnik KrasGAU = Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University.* 2008;4:141–144. (In Russ.)
 18. Methods for determining germination according to State Standart 12038–84. *Studencheskaya biblioteka onlayn = Student online library.* (In Russ.). Available at: https://studbooks.net/1064987/agropromyshlennost/metody_opredeleniya_vshozhesti_gost_12038 (accessed 20.04.2018).
 19. Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. *Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan = Dormant seed germination guide.* Leningrad: Nauka, 1985:348. (In Russ.)
 20. Nikolaeva M.G., Obrucheva N.V. (ed.). *Fiziologiya i biokhimiya pokoya i prorastaniya semyan: [per. s angl.] = Physiology and biochemistry of dormancy and germination of seeds: [translated from English].* Moscow: Kolos, 1982:495. (In Russ.)

21. Dospikhov B.A. *Metodika polevogo opyta (s osnovami statisticheskoy obrabotki rezul'tatov issledovaniya) = Field experiment methodology (with the basics of statistical processing of research results)*. Moscow: Agropromizdat, 1985:351. (In Russ.)
22. Komarov V.P. *Vvedenie k floram Kitaya i Mongolii = Introduction to the floras of China and Mongolia*. Moscow; Leningrad, 1947;2:159–342. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Елена Геннадьевна Худоногова

доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой ботаники,
плодоводства и ландшафтной
архитектуры, Иркутский
государственный аграрный университет
имени А. А. Ежевского (Россия,
Иркутская область, Иркутский район,
пос. Молодёжный)

E-mail: doky2015@yandex.ru

Elena G. Khudonogova

Doctor of biological sciences, associate
professor, head of the sub-department of
botany, fruit growing and landscape
architecture, Irkutsk State Agrarian
University named after A.A. Ezhevsky
(Molodezhny settlement, Irkutsk district,
Irkutsk region, Russia)

Поступила в редакцию / Received 15.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 07.04.2021

Принята к публикации / Accepted 20.04.2021

УДК 593.17

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-6

Особенности видового состава и сезонной динамики цилиофауны в летне-осенний период в пресноводных водоемах нижнего течения р. Таранай (южная часть о. Сахалин)

А. Г. Панов¹, В. Ю. Агаширинова², С. А. Ромель³

^{1,2,3}Сахалинский институт железнодорожного транспорта –
филиал Дальневосточного государственного университета путей сообщения
в г. Южно-Сахалинске, Южно-Сахалинск, Россия

^{1,2,3}allergen_925@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Несмотря на широкий характер распространения многих видов инфузорий, в каждом регионе формируются сообщества цилиат со своими особенностями, зависящими от конкретных условий окружающей среды. Изучение пресноводной цилиофауны о. Сахалин до наших исследований не проводилось. Впервые, на примере трех малых водоемов и двух водотоков, исследованы особенности сообщества цилиат пресноводных объектов в южной части о. Сахалин в осенний период. Цель работы – изучить сезонные изменения видовых составов сообществ инфузорий в пресноводных водоемах южной части о. Сахалин. *Материалы и методы.* Материал был собран с 10 октября по 8 ноября 2020 г. путем рандомизированного отбора в малых водоемах старичного типа и в водотоках, расположенных в нижнем течении р. Таранай (южная часть о. Сахалин). Пробы отбирались в пластиковые неспециализированные широкогорлые пробоотборники объемом 500 мл зачерпыванием воды вместе с небольшим слоем грунта и погибшими макрофитами, а также 100 мл путем проливания 20 л воды из водоема через планктонную сеть Апштейна. *Результаты.* В ходе исследования в водоемах и в водотоках, расположенных в нижнем течении р. Таранай, осенью 2020 г. нами было обнаружено 75 видов цилиат, из них 5 видов (*Spathidium porculus*, *Tokophrya infusioformis*, *Tokophrya lemnaeformis*, *Chilodontopsis depressa*, *Glaucocystis macrostoma*) в пресноводных объектах Дальнего Востока России были выявлены впервые. Из видов, обнаруженных осенью, только 53 встречались в этом районе летом. Всего в районе исследования обнаружено 115 видов инфузорий. Ожидаемое сходство видовых составов цилиофауны водоемов одного района исследования не подтвердилось; общими для всех объектов являлись только пять видов. Почти все водоемы района исследования осенью являлись α -мезосапробными (загрязненными) водными объектами. *Выводы.* Сезонные колебания экологических факторов существенно влияют на изменения цилиофауны в исследованных водоемах, из 115 видов только 53 встречались в этом районе летом и осенью. Даже в одном районе исследования в каждом из водных объектов формируются сообщества цилиат со своими специфическими особенностями.

Ключевые слова: цилиофауна, южная часть о. Сахалин, пресноводные объекты, сезонная динамика, сравнительный анализ

Для цитирования: Панов А. Г., Агаширинова В. Ю., Ромель С. А. Особенности видового состава и сезонной динамики цилиофауны в летне-осенний период в пресноводных водоемах нижнего течения р. Таранай (южная часть о. Сахалин) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 62–73. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-6

Peculiarities of the species composition and seasonal dynamics of ciliofauna in summer-autumn period in freshwater reservoirs of the lower current of the Taranay river (southern part of Sakhalin island)

A.G. Panov¹, V.Yu. Agashirina², S.A. Romel³

^{1,2,3}Sakhalin Institute of Railway Transport – filial of Far Eastern State Transport University of Yuzhno-Sakhalinsk, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

^{1,2,3}allergen_925@mail.ru

Abstract. Background. Despite the wide distribution of many types of ciliates, ciliate communities in each region are formed with their own characteristics, depending on the specific environmental conditions. Study of the freshwater ciliofauna of Sakhalin island before our research has not been conducted. For the first time, on the example of three small reservoirs and two watercourses, the features of the ciliate community of freshwater objects in the autumn in the southern part of Sakhalin island were investigated. The purpose of the work is to study seasonal changes in the species compositions of ciliate communities in small water bodies and in the flat part of watercourses in the southern part of the Sakhalin island. **Materials and methods.** The material was collected in 2020 by randomized sampling in small water bodies of the old type and in watercourses located in the lower reaches of the Taranay river (southern part of Sakhalin Island). Samples were taken into plastic non-specialized wide-mouth samplers with a volume of 500 ml by scooping up water together with a small layer of soil and dead macrophytes, as well as 100 ml by spilling 20 liters of water from the reservoir through the Apshtein plankton net. **Results.** During this period in reservoirs and watercourses located in the lower reaches of the Taranay river we found 75 species of ciliates, of which 5 species (*Spathidium porculus*, *Tokophrya infusio-num*, *Tokophrya lemnae*, *Chilodontopsis depressa*, *Glaucoma macrostoma*) were identified for the first time in freshwater bodies of the Russian Far East. Of the species discovered in autumn, only 53 were found in this area in the summer. 115 species of ciliates in the study area in total were found. The expected similarity of the species composition of the ciliofauna of water bodies in one study area was not confirmed; only 5 species were common to all objects. Almost all water bodies of the study area in autumn were α -mesosaprobic (polluted) water bodies. **Conclusions.** Seasonal fluctuations of environmental factors significantly affect changes in the ciliofauna in the studied water bodies, of the 115 species, only 53 were found in the area in summer and autumn. Even in one study area ciliate communities with their own specific features in each of the water bodies are formed.

Keywords: ciliofauna, southern part of Sakhalin island, freshwater objects, seasonal dynamics, comparative analysis

For citation: Panov A.G., Agashirina V.Yu., Romel S.A. Peculiarities of the species composition and seasonal dynamics of ciliofauna in summer-autumn period in freshwater reservoirs of the lower current of the Taranay river (southern part of Sakhalin island). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:62–73. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-6

Введение

Инфузории (Ciliata) вместе с другими микроорганизмами активно участвуют в самовосстановлении нарушенных в результате антропогенной деятельности природных биоценозов, в доведении концентрации вредных веществ в загрязненных водах до приемлемого (относительно безопасного) уровня. Изменением своего видового состава и численностью отдельных видов они способны оперативно сигнализировать об изменениях в состоянии окружающей среды. По морфологии, видовому разнообразию и численности отдельных видов цилиат можно судить о процессах, происходящих в исследуемых водных объектах, о степени загрязнения (сапробности) этих водоемов.

Способность большинства инфузорий переносить значительные колебания физических, химических и биологических факторов позволила сформировать широко распространенную среди протистологов концепцию их космополитизма. По нашему мнению, несмотря на широкое распространение большого количества видов инфузорий, в каждом регионе формируются специфические сообщества цилиат, зависящие от конкретных условий окружающей среды.

В разных регионах России степень исследованности цилиофауны неравномерна. Именно поэтому необходимость проведения регулярных региональных исследований этих сообществ актуальна.

Материалы и методы

Изучение сообществ цилиат в южной части о. Сахалин в районе р. Таранай Анивского района в летний период было проведено авторами в 2016–2018 гг. [1], в осенний период – в 2020 г. Район исследования включает р. Таранай (южная часть о. Сахалин) в ее нижнем течении, небольшой нижний левый приток (протока Безымянная) и три малых водоема-озера старичного типа (названия старичных озер условные, так как собственных таксономических наименований они не имеют). В настоящее время два из них полностью изолированы от основного русла р. Таранай (рис. 1). В данной работе представлены результаты осенних исследований, проведенных авторами в октябре – ноябре 2020 г., и сравнительный анализ с результатами летних исследований 2016–2018 гг. [1].

Озеро Большое расположено вдоль правого берега р. Таранай, с южной стороны непосредственно примыкает к основной (центральной) части села. Длина озера примерно 140 м, ширина около 80 м, на берегу располагаются хозяйственные постройки. Озера Западное и Восточное вытянуты в меридиональном направлении (длина первого около 100 м, ширина до 40 м; длина второго примерно 150 м, ширина около 50 м). Озеро Восточное связано через протоку с р. Таранай и находится примерно в 200 м от ее устья, в него (во время прилива) периодически попадает вода из Японского моря. Глубина всех озер около 2–3,5 м.

Протока (ширина около 10 м, скорость течения 0,1–0,4 м/с) образуется при слиянии воды, выходящей из оз. Восточного с водотоком, вытекающим из болота, расположенного выше. Ширина русла р. Таранай в районе исследования составляет около 56 м, скорость течения 0,1–0,5 м/с, после обильных

осадков скорость течения увеличивается до 1–1,2 м/с. Во время прилива в этих водотоках может возникать обратное течение, заканчивающееся с началом отлива.

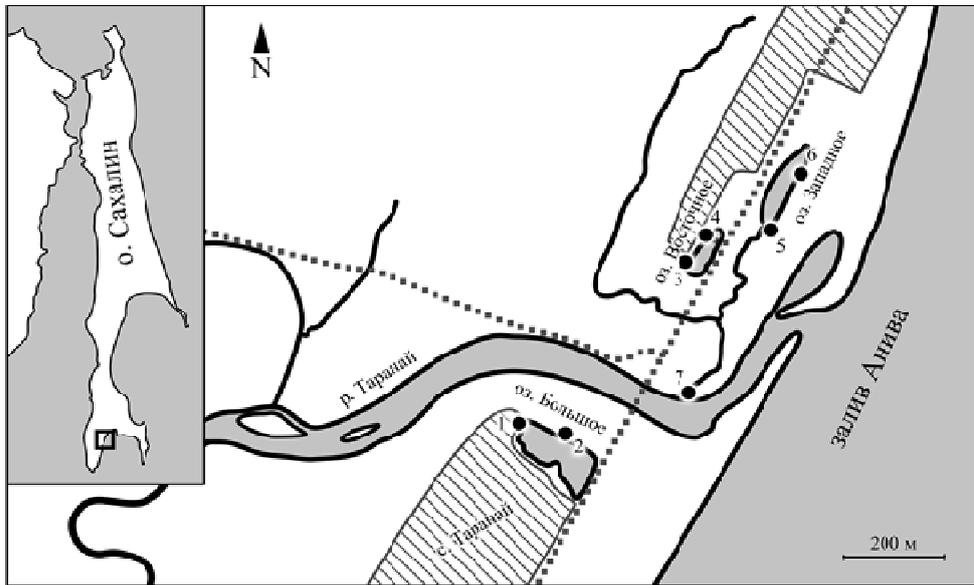


Рис. 1. Карта-схема района исследования в окрестностях с. Таранай Анивского района Сахалинской области и точки взятия проб

Отбор гидробиологических проб осуществляли пробоотборниками методом рандомизированного отбора (в наименее заболоченных участках побережья) в полиэтиленовые широкогорлые сосуды объемом 500 мл. Забор образцов проводили еженедельно с 10 октября по 8 ноября 2020 г.

Химический состав воды исследовали с помощью капельных экспресс-тестов (Крисмас+, НИЛПА), количество растворенного в воде кислорода и температуру воды – термооксиметром «Экотест 2000» (НПП «Эконикс») (табл. 1).

Таблица 1

Физико-химические показатели состояния воды
в исследованных объектах (октябрь – ноябрь 2020 г.)

Параметры	Озеро Большое	Озеро Западное	Озеро Восточное	Протока	Река (мост, 100 м от устья)
t °С	6,6–14	6–15,4	7,6–14,7	6,8–14,4	6–12,4
O ₂ , мг/л	9,42–11,9	8,6–10,94	8,6–11,9	7,4–12,88	9,3–11,55
Жесткость (мг · экв/л)	0,357–0,714	1,429–2,856	1,43–7,143	0,357–2,86	0,357–1,43
Кислотность pH	6,3–6,6	6,0–6,5	6,5–7,5	5–6,7	6,5–7,5

Видовой состав фауны определяли в живом состоянии, а также используя различные общепринятые цитологические и гистохимические методы

с помощью микроскопов XP203 и “Levenhuk 2L” по систематике Ciliophora, предложенной Смоллом и Линном [2–3]. При определении видовой принадлежности использовали также работы Чорика [4], Курдса [5], Ву и Курдса [6], Уоррена [7], Бергера и Фойсснера [8], Алекперова [9] и публикации других авторов [10–12].

Статистическую обработку данных производили с использованием программных средств Microsoft Office по общепринятым описанным в литературе методам [10–15]. Сравнительный анализ цилиофауны проводился с использованием показателя «родовой насыщенности» [13]; коэффициента Жаккара – Малышева (K_{j-m}) и индекса общности фаун Чекановского – Сьёренсена (Ics) [11]. По данным Ics был проведен кластерный анализ и построена дендрограмма для водоемов района исследования.

Сапробность организмов определяли, основываясь на таблицах Сладечека, модифицированных Фойсснером [14]. Индекс сапробности S вычисляли по формуле Пантле – Букк [15]. Для упрощения подсчетов принято допущение, что каждый вид характеризует одну зону сапробности.

Результаты и обсуждение

При изучении фаунистического разнообразия простейших водных экосистем продолжительность его исследований играет важную роль. Обычно в первые сезоны отмечают ряд эврибионтных видов, встречающихся повсеместно и в больших количествах. Однако в каждой экосистеме имеется совокупность редких стенобионтных представителей, приуроченных к обитанию в строго определенных условиях. Поэтому большое число представителей инфузорий в экосистемах обуславливает уникальность видового состава конкретного цилиоценоза [15].

В ходе осенних исследований в нижнем течении р. Таранай нами было обнаружено 75 видов цилиат, из них пять видов (*Spathidium porculus*, *Tokophrya infusionum*, *Tokophrya lemnarum*, *Chilodontopsis depressa*, *Glaucoma macrostoma*) в пресноводных объектах Дальнего Востока России были выявлены впервые. Общее же число видов цилиат, обнаруженных в районе исследования, достигло 115 видов. Несмотря на близкое расположение всех объектов (менее 500 м), во всех из них встречалось только пять видов: *Halteria grandinella*, *Chilodonella uncinatus*, *Coleps hirtus*, *Uronema marinum* и *Cyclidium glaucoma*. Наибольшее количество видов в осенний период было выявлено в протоке (38 видов), наименьшее – в р. Таранай и в оз. Большом (по 26 видов); в оз. Западном – 28 и в оз. Восточном – 35 видов. Всего в исследованных водных объектах нами выявлено: в оз. Большом – 63 вида, в оз. Западном – 53 вида, в оз. Восточном – 63 вида и в протоке – 66 видов.

В осенний период общее число видов инфузорий в каждом исследованном объекте стало меньше: на 9 % в протоке, 14 % в оз. Западном, 31 % в оз. Восточном и 45 % в оз. Большом. Число видов, ранее не обнаруженных нами летом, в оз. Большом составило 14 видов (из 63 – 22,2 %), оз. Западном – 17 видов (из 53 – 32,1 %), оз. Восточном – 13 видов (из 63 – 20,6 %) и в протоке – 25 видов (из 66 – 37,9 %). В то же время только в летних пробах были обнаружены 37 видов – в оз. Большом (58,7 %), 23 вида – в оз. Западном (43,4 %), 29 видов в оз. Восточном (46 %) и 29 видов – в протоке (43,9 %).

В ходе проведенных исследований только в этом районе было встречено 32 вида инфузорий (28 % видов района исследования): *Blepharisma coeruleum*, *Bl. lateritum*, *Bl. steini*, *Spirostomum minus*, *Caudiholostichana vicularum*, *Euplotes moebiusi*, *Halteria chlorelligera*, *Caenomorpha medusula*, *Askenasia volvox*, *Spathidium porculus*, *Trithigmostoma cucullulus*, *Podophrya maupasi*, *Pseudocristigera hymenofera*, *Tokophrya lemnae*, *Pleuronema crassum*, *Rhabdostyla inclinans*, *Vorticella natans*, в том числе впервые найденные в пресноводных объектах на Дальнем Востоке России *Pseudoblepharis matenuae*, *Stentor multiformis*, *Uroleptus lamella*, *Aspidis camajor*, *A. polypoda*, *Homalozoon vermiculare*, *Tokophrya infusionum*, *Chilodontopsis depressa*, *Plagiopila nasuta*, *Coleps spetai*, *Holophrya nigricans*, *Prorodon brachyodon*, *Glaucoma macrostoma*, *Vorticella marginata* и *Thuricolakellicottiana vasiformis*. В пробах р. Лютоги и других исследованных водотоков южной части о. Сахалин [16] эти виды не встречались.

Суктории (являющиеся типично хищными инфузориями) в горно-равнинных водотоках южной части о. Сахалин являлись очень редкими цилиатами, всегда они обнаруживались в единичных экземплярах, являлись (по Иоганзену [17]) «редкими видами». В исследованных водотоках о. Сахалин [16] они составляли всего два вида – менее 1,6 % (от общего их числа в водотоках). В летних исследованиях 2016–2018 гг. данного района из этой группы инфузорий встречался только один вид. Осенью было обнаружено большее число видов группы сосущих инфузорий (являющиеся типично хищными цилиатами) – 5. От общего числа выявленных в этот период видов их количество составило 4,3 %.

Чем больше условия существования данного местообитания отличаются от оптимальных для большинства видов, тем беднее по видовому разнообразию становится биоценоз и тем больше возрастает численность включенных в него видов [18]. Поэтому показатель «родовой насыщенности» (табл. 2) может свидетельствовать о существующих в водных объектах отклонениях от оптимальных условий для большинства видов.

Таблица 2

Изменение показателя «родовой насыщенности»
исследованных водных объектов

Водные объекты	2018 г.	2020 г.
Озеро Большое	1,26	1,47
Озеро Западное	1,46	1,66
Озеро Восточное	1,65	1,62
Протока	1,5	1,57

Среднее значение этого показателя по Дальневосточному региону составляет 1,58, и большинство исследованных объектов близки к данному показателю. Осенью среди малых озер пониженный показатель «родовой насыщенности» был характерен для оз. Большого как пресноводного объекта с большей антропогенной нагрузкой, для остальных эта нагрузка примерно соответствует таковой в других исследованных районах Дальнего Востока России.

Сравнительный анализ исследованных объектов с использованием коэффициента Жаккара – Малышева (табл. 3) в осенний период показал, что водоемы, как и в ходе летних исследований, сохраняют специфические различия, несмотря на их близкое расположение. Наименьшие различия по фаунистическому составу показали пары сравнения оз. Большое – оз. Западное (–0,27 ед.) и оз. Большое – оз. Восточное (–0,29 ед.), а наибольшие были выявлены для пары оз. Большое – протока Безымянная (–0,64 ед.).

Таблица 3

Сравнительный анализ (по K_{j-m}) исследованных цилиоценозов нижнего течения р. Таранай (в осенний период / по всем сезонам)

Объекты исследования	K_{j-m} , в ед.			
	Озеро Большое	Озеро Западное	Озеро Восточное	Протока Безымянная
Озеро Большое	–	$\frac{-0,27}{-0,27}$	$\frac{-0,29}{-0,36}$	$\frac{-0,64}{-0,29}$
Озеро Западное	–0,31*	–	$\frac{-0,45}{-0,12}$	$\frac{-0,49}{-0,36}$
Озеро Восточное	–0,51*	–0,39*	–	$\frac{-0,40}{0,0}$
Протока Безымянная	–0,61*	–0,58*	–0,21*	–

Примечание. *Нижняя часть таблицы – данные по летним исследованиям 2018 г.

При сравнении цилиофауны всех водных объектов по K_{j-m} оказалось, что наиболее близкими по фаунистическому составу являются оз. Восточное и вытекающая из нее протока Безымянная. Во всех остальных парах сравнения сохраняются значительные различия в видовом составе. Наибольшее различие по видовому составу было обнаружено для пар оз. Западное – протока и оз. Большое – оз. Восточное (–0,36 ед.).

В результате кластерного анализа водные объекты района исследования можно разделить на две группы с различиями в 0,75 (рис. 2). В первый кластер вошли оз. Восточное (3) с протокой (4) и с р. Таранай (5); во второй – озера Большое (1) и Западное (2). Несмотря на существующие различия (рН воды и скорость течения), наиболее близкими по составу сообществ оказались связанные между собой водные объекты; у изолированных малых озер степень общности оказалась меньшей.

По принадлежности цилиат к различным группам сапробности осенью преобладающими по числу видов (как и в летний период) остаются инфузории α -мезосапробной группы (рис. 3).

Особенно масштабное доминирование этой группы заметно в оз. Большом. Наименьшее число видов так же, как и летом, относилось к группе олигосапробных цилиат.

По Сладечку (Sládeček, 1969), индекс сапробности в пределах 2,5–3,5 соответствует α -мезосапробной зоне, а 2,5–1,5 – β -мезосапробной зоне. В осенний период в водоемах района исследования индекс сапробности

изменялся в пределах 2,47–2,84. Индекс сапробности р. Таранай в нижнем течении составил 2,93, т.е. осенью (табл. 4) все исследованные водотоки и оз. Западное и Восточное в местах исследования являлись α -мезосапробными (загрязненными) водными объектами, только оз. Большое – β -мезосапробным (умеренно загрязненным) объектом.

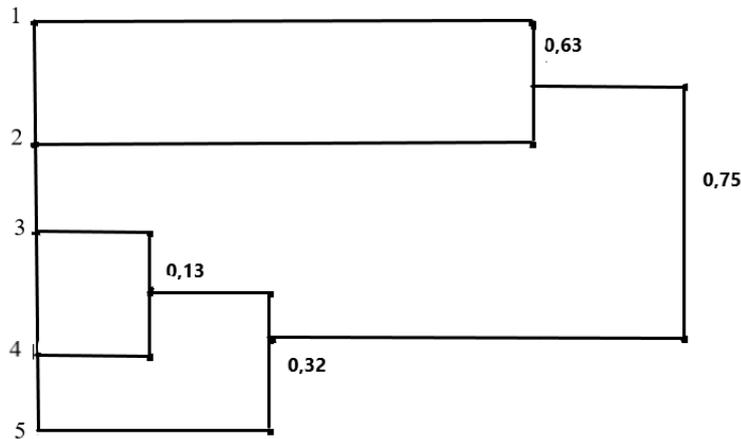


Рис. 2. Дендрограмма классификации (кластерный анализ) водных объектов района исследования (метод «дальнего соседа», обычное евклидовое расстояние): 1 – оз. Большое; 2 – оз. Западное; 3 – оз. Восточное; 4 – протока; 5 – р. Таранай

Число видов инфузорий исследованных пресноводных объектов, принадлежащих к различным группам сапробности в осенний период

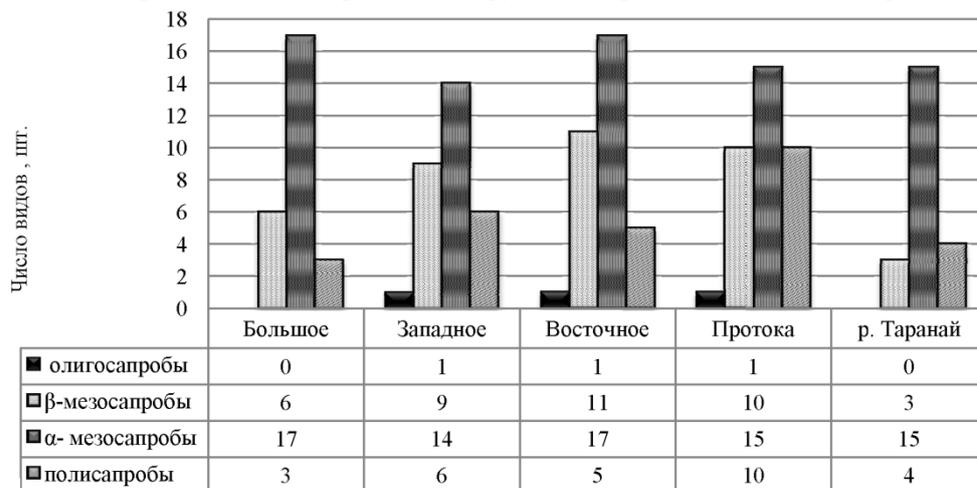


Рис. 3. Число видов цилиат различных групп сапробности в обследованных пресноводных объектах нижнего течения р. Таранай в осенний период

В сравнении с летними исследованиями 2018 г. (табл. 4) в протоке, в озерах Западное и Восточное индекс сапробности немного увеличился, в оз. Большом он снизился.

Таблица 4

Изменение индекса сапробности исследованных водных объектов

Водные объекты	Лето 2016 г.	Лето 2018 г.	Осень 2020 г.
Озеро Большое	3,00	2,76	2,47
Озеро Западное	2,85	2,77	2,84
Озеро Восточное	2,87	2,54	2,79
Протока	3,28	2,76	2,8

Заключение

В водных объектах в зависимости от сезона происходят довольно значительные изменения цилиофауны. Только 12 видов (19 %) в оз. Большом, 13 видов (24,5 %) в оз. Западном, 23 вида (36,5 %) в оз. Восточном и 14 видов (21 %) в протоке встречались как в летний, так и в осенний период. Летние исследования (2016, 2018) не позволили в полной мере выявить видовое разнообразие цилиофауны исследуемых объектов. Это отразилось на изменениях показателя «родовой насыщенности» и уровня сапробности этих водоемов.

Несмотря на практически повсеместное распространение инфузорий, в каждом из водных объектов в складывающихся условиях формируются сообщества цилиат со своими специфическими особенностями. Действующие в них факторы различного происхождения отражаются на составе сообществ цилиат этих объектов. По нашим данным, доля «специфических» видов в оз. Восточном составляла 3,13 %, в оз. Большом – 8,1 %, в протоке 8,96 % и 9,4 % – в оз. Западном от общего числа в них видов цилиат.

Ожидаемое существенное сходство видовых составов цилиофауны водоемов одного района исследования, находящихся в непосредственной близости друг от друга, не подтвердилось; из 115 общими для всех из них являлись только пять видов.

В осенний период почти все водоемы района исследования являлись α -мезосапробными (загрязненными) водными объектами.

Список литературы

1. Панов А. Г. Видовой состав и динамика цилиофауны малых водоемов в нижнем течении р. Таранай (юг о. Сахалин) // Известия Иркутского государственного университета. Сер.: Биология. Экология. 2019. Т. 29. С. 24–39.
2. Lynn D. H. The Ciliated Protozoa Characterization, Classification, and Guide to the Literature. Springer, 2008. 605 p.
3. Протисты. Руководство по зоологии / ред. А. Ф. Алимов. СПб. : Наука, 2007. Ч. 2. 1144 с.
4. Чорик Ф. П. Свободно живущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев : Изд-во АН Молдавской ССР, 1968. 251 с.
5. Curds C. A guide to species of the genus Euplotes (Hypotrichida, Ciliata) // Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series. 1975. Vol. 28, № 1. 61 p.
6. Wu I., Curds C. A guide to species of the genus Aspidisca // Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series. 1979. Vol. 36, № 1. 34 p.
7. Warren A. A revision of the genus Vorticella (Ciliophora: Peritrichida) // Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series. 1986. Vol. 50, № 1. 57 p.
8. Berger H., Foissner W. Biologische Methoden der Gewässeranalysen III-2.L Illustrated guide and ecological notes to ciliate indicator species (Protozoa, Ciliophora) in running waters, lakes, and sewage plants // Handbuch Angewandte Limnologie. 2003. 160 p.

9. Алекперов И. Х. Свободноживущие инфузории Азербайджана (экология, зоогеография, практическое значение). Баку : Эльм, 2012. 520 с.
10. Быкова С. В. Фауна и экология инфузорий малых водоемов Самарской Луки и Саратовского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16. Тольятти, 2005. 207 с.
11. Мячина О. А. Фауна и биолого-экологические особенности ресничных инфузорий некоторых водоемов южной лесостепи Омской области : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04. Омск, 2010. 18 с.
12. Никитина Л. И., Приходько А. В., Жуков А. В., Трибун М. М. Цилиофауна природных и техногенных экосистем Среднего Приамурья : монография. Хабаровск : Изд-во ДВГУПС, 2011. 160 с.
13. Охалкин А. Г., Юлова Г. А., Старцева Н. А. Таксономическое разнообразие и структура альгофлоры планктона малых водоемов урбанизированных территорий // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 51–58.
14. Foissner W. Taxonomic and nomenclatural revision of Sladceks list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality // Hydrobiologia. 1988. Vol. 166. P. 1–64.
15. Трибун М. М. Фауна и экология инфузорий различных водных объектов города Хабаровска и его окрестностей : монография. Хабаровск : Изд-во ДВГУПС, 2021. С. 26.
16. Панов А. Г., Трибун М. М., Никитина Л. И. Разнообразие инфузорий малых рек окрестностей г. Хабаровска и юга о. Сахалин // Известия ТИНРО. 2016. Т. 186. С. 182–192.
17. Гиляров М. С. Зоологический метод диагностики почв. М. : Наука, 1965. С. 83–90.
18. Лиёпа Р. А. Эколого-фаунистическая характеристика инфузорий водоемов с повышенной сапробностью // Гидробиологический журнал. 1988. № 5. С. 22–27.

References

1. Panov A.G. Species composition and dynamics of the ciliofauna of small water bodies in the lower reaches of the Taranay river (south of Sakhalin Island). *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya. Ekologiya = Proceedings of Irkutsk State University. Series: Biology. Ecology.* 2019;29:24–39. (In Russ.)
2. Lynn D.H. *The Ciliated Protozoa Characterization, Classification, and Guide to the Literature.* Springer, 2008:605.
3. Alimov A.F. (ed.). *Protisty. Rukovodstvo po zoologii = Protista. Zoology Guide.* Saint-Petersburg: Nauka, 2007;2:1144. (In Russ.)
4. Chorik F.P. *Svobodno zhivushchie infuzorii vodoemov Moldavii = Freely living ciliates of water bodies of Moldova.* Kishinev: Izd-vo AN Moldavskoy SSR, 1968:251.
5. Curds C. A guide to species of the genus Euplotes (Hypotrichida, Ciliata). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series.* 1975;28(1):61.
6. Wu I., Curds C. A guide to species of the genus Aspidisca. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series.* 1979;36(1):34.
7. Warren A. A revision of the genus Vorticella (Ciliophora: Peritrichida). *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology series.* 1986;50(1):57.
8. Berger H., Foissner W. Biologische Methoden der Gewässeranalysen III-2.L Illustrated guide and ecological notes to ciliate indicator species (Protozoa, Ciliophora) in running waters, lakes, and sewage plants. *Handbuch Angewandte Limnologie.* 2003:160.
9. Alekperov I.Kh. *Svobodnozhivushchie infuzorii Azerbaydzhana (ekologiya, zoogeografiya, prakticheskoe znachenie) = Free-living ciliates of Azerbaijan (ecology, zoogeography, practical importance).* Baku: El'm, 2012:520. (In Russ.)
10. Bykova S.V. *Fauna i ekologiya infuzoriy malykh vodoemov Samarskoy Luki i Saratovskogo vodokhranilishcha: dis. kand. biol. nauk: 03.00.16 = Fauna and ecology of*

- ciliates of small reservoirs of Samarskaya Luka and Saratov reservoir: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences: 03.00.16. Tol'yatti, 2005: 207. (In Russ.)*
11. Myachina O.A. *Fauna i biologo-ekologicheskie osobennosti resnichnykh infuzoriy nekotorykh vodoemov yuzhnoy lesostepi Omskoy oblasti: avtoref. dis. kand. biol. nauk: 03.02.04 = Fauna and biological and ecological features of ciliated ciliates of some water bodies in the southern forest-steppe of Omsk region: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences: 03.02.04. Omsk, 2010:18. (In Russ.)*
 12. Nikitina L.I., Prikhod'ko A.V., Zhukov A.V., Tribun M.M. *Tsiliofauna prirodnykh i tekhnogennykh ekosistem Srednego Priamur'ya: monografiya = Ciliofauna of natural and technogenic ecosystems of the Middle Amur region: monograph. Khabarovsk: Izd-vo DVGUPS, 2011:160. (In Russ.)*
 13. Okhapkin A.G., Yulova G.A., Startseva N.A. Taxonomic diversity and structure of plankton algal flora of small water bodies of urbanized areas. *Biologiya vnutrennikh vod = Biology of inland waters. 2003;2:51–58. (In Russ.)*
 14. Foissner W. Taxonomic and nomenclatural revision of Sladceks list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality. *Hydrobiologia. 1988;166:1–64.*
 15. Tribun M.M. *Fauna i ekologiya infuzoriy razlichnykh vodnykh ob"ektov goroda Khabarovska i ego okrestnostey: monografiya = Fauna and ecology of ciliates in various water bodies of Khabarovsk and its environs: monograph. Khabarovsk: Izd-vo DVGUPS, 2021:26. (In Russ.)*
 16. Panov A.G., Tribun M.M., Nikitina L.I. A variety of ciliates of small rivers in the vicinity of Khabarovsk and the south of the Sakhalin island. *Izvestiya TINRO = Proceedings of Pacific branch of the "VNIRO". 2016;186:182–192. (In Russ.)*
 17. Gilyarov M.S. *Zoologicheskiy metod diagnostiki pochv = Zoological method for soil diagnostics. Moscow: Nauka, 1965:83–90. (In Russ.)*
 18. Liepa R.A. Ecological and faunal characteristics of ciliates in reservoirs with increased saprobity. *Gidrobiologicheskiy zhurnal = Hydrobiological journal. 1988;5:22–27. (In Russ.)*

Информация об авторах / Information about the authors

Александр Геннадьевич Панов

соискатель, старший преподаватель, Сахалинский институт железнодорожного транспорта – филиал Дальневосточного государственного университета путей сообщения в г. Южно-Сахалинске (Россия, г. Южно-Сахалинск, ул. Физкультурная, 126 В)

E-mail: allergen_925@mail.ru

Aleksandr G. Panov

Applicant, senior lecturer, Sakhalin Institute of Railway Transport – filial of Far Eastern State Transport University of Yuzhno-Sakhalinsk (126 V Fizkulturnaya street, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia)

Валентина Юрьевна Агаширинова

старший преподаватель, Сахалинский институт железнодорожного транспорта – филиал Дальневосточного государственного университета путей сообщения в г. Южно-Сахалинске (Россия, г. Южно-Сахалинск, ул. Физкультурная, 126 В)

E-mail: allergen_925@mail.ru

Valentina Yu. Agashirina

Senior lecturer, Sakhalin Institute of Railway Transport – filial of Far Eastern State Transport University of Yuzhno-Sakhalinsk (126 V Fizkulturnaya street, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia)

Светлана Александровна Ромель

старший преподаватель, Сахалинский
институт железнодорожного транспорта –
филиал Дальневосточного
государственного университета путей
сообщения в г. Южно-Сахалинске
(Россия, г. Южно-Сахалинск,
ул. Физкультурная, 126 В)

E-mail: allergen_925@mail.ru

Svetlana A. Romel'

Senior lecturer, Sakhalin Institute
of Railway Transport – filial of Far Eastern
State Transport University
of Yuzhno-Sakhalinsk
(126 V Fizkulturnaya street,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia)

Поступила в редакцию / Received 02.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 08.04.2021

Принята к публикации / Accepted 20.04.2021

УДК 619:618.11
doi:10.21685/2307-9150-2021-2-7

**Фенотипическая изменчивость трутней *Apis mellifera*
на пасеках северной части Башкортостана**

М. Р. Сабирджонова¹, В. Н. Саттаров²

¹Колледж Башкирского государственного педагогического университета
имени М. Акмуллы, Уфа, Россия

²Башкирский государственный педагогический университет
имени М. Акмуллы, Уфа, Россия

¹nurkaeva88@bk.ru, ²wener5791@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* На территории Республики Башкортостан одним из сохранившихся локалитетов медоносных пчел среднерусского подвида является бурзянская популяция, а территорию, на которой она располагается, можно признать рефугиумом для этого подвида пчел. В то же время, по мнению ряда ученых, помимо бурзянской популяции в Республике Башкортостан сохранились татышлинская, аскинская и балтачевская популяции этого подвида пчел, которые могут формировать северо-башкирскую субпопуляцию *Apis mellifera mellifera*. Мы исследовали фенотипическую структуру трутней на пасеках, составляющих данную субпопуляцию. *Материалы и методы.* Работа выполнена в 2017–2020 гг. на базе кафедры биоэкологии и биологического образования Башкирского государственного педагогического университета имени М. Акмуллы. Объектом исследований явились трутни медоносных пчел *Apis mellifera*. Проба на отбор из одной семьи составила по 20 трутней. Сбор проб осуществлен на пасеках 10 административных районов северной лесостепной зоны Республики Башкортостан из 855 пчелиных семей (17 700 трутней): Аскинский, Балтачевский, Бураевский, Калтасинский, Караидельский, Краснокамский, Мишкинский, Нуримановский, Татышлинский и Янаульский. В работе применена методика Ф. Руттнера по оценке морфотипов и ширины волосяной каймы на брюшке трутней. Исследования проводили на сухих образцах пчел. *Результаты.* Подробные исследования по фенотипической структуре трутней медоносных пчел на пасеках северной лесостепной зоны Республики Башкортостан выявили наличие трех типов фенотипов: *O* – темная кутикула (коричнево-кофейная), *I_s* – широкая седловидная полоса (черно-дымная), *2R* – на кутикуле желтые два кольца (коричнево-кофейная). При этом все идентифицированные морфотипы (*O*, *I_s*, *2R*) характеризовались наличием окраски волосков на брюшке соответствующей стандарту пчел среднерусского подвида (*Apis mellifera mellifera*). *Выводы.* С учетом гаплоидности трутней выявленные особи, таксономически соответствующие среднерусскому подвиду, указывают на наличие чистопородных пчелиных маток в семьях. Эти данные указывают на биологический потенциал популяции медоносной пчелы в северной лесостепной зоне Республики Башкортостан как резервата среднерусского подвида.

Ключевые слова: трутень, медоносная пчела, фенотип, северная лесостепная зона, Республика Башкортостан

© Сабирджонова М. Р., Саттаров В. Н., 2021. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Для цитирования: Сабирджонова М. Р., Саттаров В. Н. Фенотипическая изменчивость трутней *Apis mellifera* на пасеках северной части Башкортостана // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 74–83. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-7

The phenotypic variability of *Apis mellifera* drones in apiaries of the northern part of Bashkortostan

M.R. Sabirdzhonova¹, V.N. Sattarov²

¹College of Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla, Ufa, Russia

²Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla, Ufa, Russia

¹nurkaeva88@bk.ru, ²wener5791@yandex.ru

Abstract. *Background.* On the territory of the Republic of Bashkortostan one of the preserved localities of honeybees of the Central Russian subspecies is the Burzyan population, and the territory on which it is located can be recognized as a refugium for this subspecies of bees. At the same time, according to a number of scientists, in addition to the Burzyan population, the Tatyshlinsky, Askinskaya and Baltachevskaya populations of this subspecies of bees have been preserved in the Republic of Bashkortostan, which may form the North Bashkir subpopulation *Apis mellifera*. We studied the phenotypic structure of drones in apiaries that make up this subpopulation. *Materials and methods.* The work was carried out in 2017–2020 on the basis of the Department of Bioecology and Biological Education of the Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla. The object of the research was drones of honey bees *Apis mellifera*. The sample for selection from one family was 20 drones each. Samples were collected in apiaries of 10 administrative districts of the northern forest-steppe zone of the Republic of Bashkortostan from 855 bee families (17 700 drones): Askin, Baltachevsky, Buraevsky, Kaltasinsky, Karaidelsky, Krasnokamsky, Mishkinsky, Nurimanovsky, Tatyshlinsky and Yanaulsky. The method of F. Ruttner on the assessment of morphotypes and the width of the hair border on the abdomen of drones was used. The studies were carried out on dry samples of bees. *Results.* Detailed studies on the phenotypic structure of honeybee drones in apiaries of the northern forest-steppe zone of the Republic of Bashkortostan revealed the presence of three types of phenotypes: *O* – dark cuticle (brown-coffee), *I_s* – a wide saddle – shaped stripe (black-smoky), *2R* – two yellow rings on the cuticle (brown-coffee). At the same time, all identified morphotypes (*O*, *I_s*, *2R*) were characterized by the presence of hair color on the abdomen corresponding to the standard of bees of the Central Russian subspecies (*Apis mellifera mellifera*). *Conclusions.* Taking into account the haploidy of drones, the identified individuals, taxonomically corresponding to the Central Russian subspecies, indicate the presence of purebred queen bees in the families. These data indicate the biological potential of the honey bee population in the northern forest-steppe zone of the Republic of Bashkortostan as a reserve of the Central Russian subspecies.

Keywords: drone, honey bee, phenotype, northern forest-steppe zone, Republic of Bashkortostan

For citation: Sabirdzhonova M.R., Sattarov V.N. The phenotypic variability of *Apis mellifera* drones in apiaries of the northern part of Bashkortostan. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:74–83. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-7

Введение

По сведениям специалистов вид медоносная пчела подразделяется на 27 подвидов. При этом эволюционно сформированным и экологически

адаптированным к обитанию в условиях континентального климата с длительными холодными зимами Северной Европы является автохтонный для центральных и северных регионов России подвид темной лесной пчелы (*Apis mellifera mellifera* L.), преимущественно обитающий в лесных экосистемах [1–5].

В настоящее время таксономически «чистые» популяции и субпопуляции этого подвида пчел встречаются локально в Республике Башкортостан (РБ) на Южном Урале, в Пермском крае на Среднем Урале, в Республике Татарстан в Поволжье, в Республике Удмуртия, Кировской области и Алтайском крае. Незначительные по численности популяции данного подвида пчел отмечаются на территории некоторых европейских государств [6]. РБ расположена на склонах Южного Урала. Башкортостан характеризуется многообразием природных условий, ресурсов и мелиттофильной флоры, что обусловлено его физико-географическим положением [7]. Данные условия и обширные лесные массивы позволяют эффективно развивать интенсивное пчеловодство на основе сохранения таксономической «чистоты» культивируемых пчел. Как отмечают специалисты, существующее генетическое разнообразие, характерное для природных популяций медоносной пчелы, является одним из важных условий для поддержания и устойчивого развития пчеловодства [8].

На территории Республики Башкортостан одним из сохранившихся локалитетов медоносных пчел среднерусского подвида является бурзянская популяция, а территорию, на которой она располагается, можно признать рефугиумом для этого подвида пчел. В то же время, по мнению ряда ученых [9, 10], помимо бурзянской популяции в РБ сохранились татышлинская, аскинская и балтачевская популяции этого подвида пчел, которые могут формировать северо-башкирскую субпопуляцию *Apis mellifera mellifera*. Специалистами на данной территории были проведены молекулярно-генетические исследования локальных группировок рабочих особей медоносных пчел, в процессе которых были выявлены резерваты подвида *Apis mellifera mellifera* [2, 10–17]. Однако исследования по динамике морфотипной и фенотипической структуры и таксономической оценке медоносных пчел на пасеках, образующих северо-башкирскую популяцию (северная лесостепная зона РБ), пока не проводились.

К важнейшим направлениям стратегии устойчивого развития экосистем относится сохранение биоразнообразия в аспекте контроля и управления ресурсами. При этом специалисты отмечают, что для осуществления научно обоснованных программ сохранения биоразнообразия необходимо применять различные методы его оценки на разных пространственных шкалах, как для всей совокупности растений и животных, так и для отдельных редких и уязвимых видов. Оценка биоразнообразия с географических позиций позволяет определить ценность и уникальность региональных биомов и экосистем, их природоохранный статус, границы ареалов видов и факторы, негативно действующие на популяции. Подобные оценки дают возможность оптимального планирования природоохранных мероприятий, разработки необходимых мер по охране и восстановлению популяций исчезающих видов растительного и животного мира [18].

Целью настоящей работы является оценка фенотипической структуры трутней *Apis mellifera* на пасеках северной лесостепной зоне Республики Башкортостан.

Материалы и методы

Работа выполнена в 2017–2020 гг. на базе кафедры биоэкологии и биологического образования ФГБОУ ВО «Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы». Проба на отбор из одной семьи составила по 20 трутней пчел *Apis mellifera*. Сбор проб осуществлен на пасеках 10 административных районов северной лесостепной зоны РБ из 855 пчелиных семей (17 700 трутней): Аскинский, Балтачевский, Бураевский, Калтасинский, Караидельский, Краснокамский, Мишкинский, Нуримановский, Татышлинский и Янаульский. В работе применена методика Ф. Руттнера по оценке морфотипов и ширины волосяной каймы на брюшке трутней [19, 20].

Исследовали сухие образцы пчел. Идентификацию морфотипов (окраска кутикулы на брюшке) проводили визуально, путем сравнения со стандартами. Трутни среднерусского подвида характеризуются морфотипом: *O* и *I_s* (рис. 1).

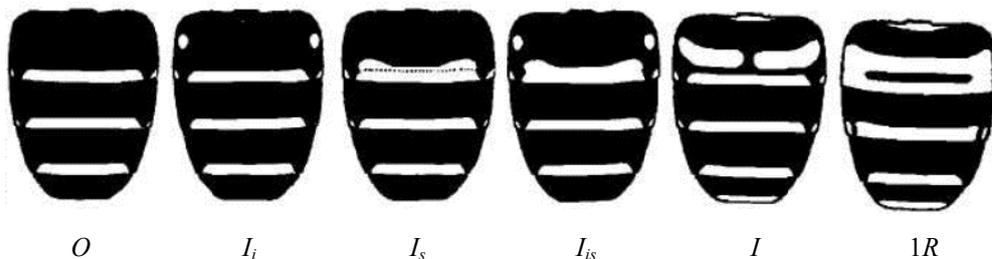


Рис. 1. Морфотипы трутней: *O* – темный; *I_i* – маленькие «островки»; *I_s* – широкая седловидная полоса; *I_{is}* – маленькие «островки» и широкая седловидная полоса; *I* – большие островки; *1R* – одно кольцо

Для определения окраски волосков на брюшке (рис. 2) применяли цветовую шкалу проф. Гётце (рис. 3) [5]. При этом идентификация проводилась с учетом дополнительных рекомендаций к методике [2].



Рис. 2. Идентифицированные волоски на брюшке трутней пчел *Apis mellifera* (отмечены красной стрелкой)



Рис. 3. Образцы идентифицированных фенотипов трутней пчел *Apis mellifera* – морфотип (I_s , $2R$, O) и окраска волосков на брюшке (коричнево-кофейная – кор.-коф., черно-дымная – чер.-дым.)

В шкале окраски Гётце выделяют следующие оттенки: серый (песочный и глинистый); коричневый (ржавый и кофейный); черный (дымный и сажа); желтый (гороховый и айвовый).

Результаты

На пасеках северной лесостепной зоны Башкортостана распространены три фенотипа O – темная кутикула (коричнево-кофейная), I_s широкая седловидная полоса (черно-дымная), $2R$ на кутикуле желтые два кольца (коричнево-кофейная) (рис. 3).

В 2017 г. максимальное количество трутней, характеризующихся фенотипом *Apis mellifera mellifera* (O , коричнево-кофейная), было зарегистрировано в Буревском и Краснокамском районах 71 и 72 % от общего числа трутней в выборках по районам соответственно. В четырех районах данный фенотип встречался в 50–55,6 % случаев: Балтачевский и Янаульский районы по 50 %, Караидельский – 51,4 %, Мишкинский – 55,6 %. В оставшихся трех районах Аскинском, Нуримановском и Таташлинском встречаемость трутней с фенотипом *Apis mellifera mellifera* составила – 35,5, 45,6 и 47,0 % соответственно. При этом фенотипы I_s (черно-дымная), $2R$ (коричнево-кофейная) были зарегистрированы на пасеках не во всех районах. В Краснокамском, Мишкинском и Татышлинском районах были выявлены трутни только I_s (черно-дымная). В целом морфологический материал 2017 г. характеризуется максимальной встречаемостью трутней с фенотипом среднерусского подвида O (коричнево-кофейная) – 53,2 %. Далее по численности идут трутни с фенотипом I_s (черно-дымная) – 31,8 и $2R$ (коричнево-кофейная) – 15,0 % соответственно (рис. 4). Нами установлено, что все морфотипы характеризуются наличием окраски волосков, соответствующей стандарту *Apis mellifera mellifera*. В то же время при рассмотрении всего окрасочного спектра можно отметить максимальную встречаемость у трутней коричнево-кофейной окраски (68,2 %), что превышает встречаемость у трутней черно-дымной окраски на 36,4 %.

В 2018 г., в отличие от предыдущего года, максимальное количество трутней с фенотипом среднерусского подвида (*Apis mellifera mellifera*) было обнаружено только в Мишкинском районе (62,2 %), что ниже показателей предыдущего года в Буревском районе на 8,8 % и в Краснокамском районе – на 9,8 %.

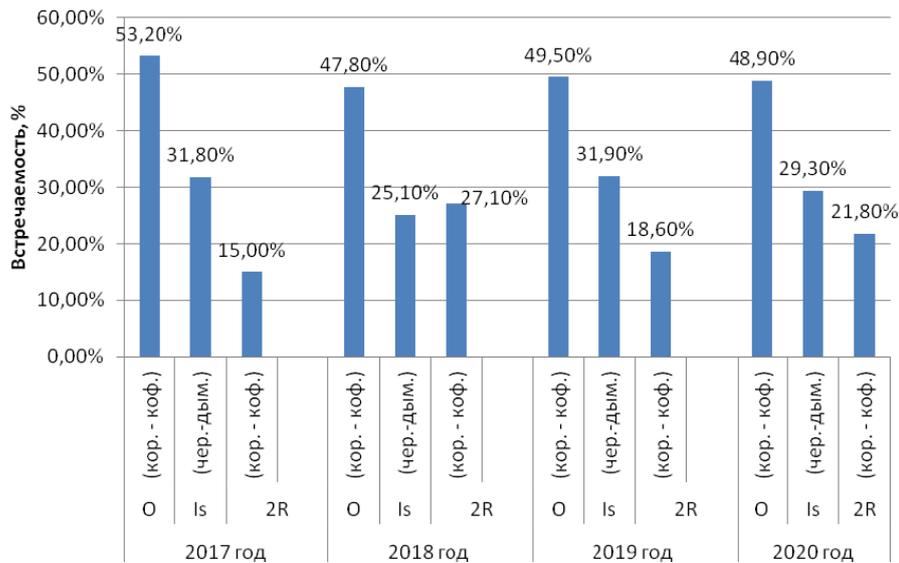


Рис. 4. Встречаемость трутней пчел *Apis mellifera* с различными фенотипами на территории северной лесостепной зоны Башкортостана (2017–2020). Окраска волосков – коричнево-кофейная (кор.-коф.) и черно-дымная (чер.-дым.)

В четырех районах (Бураевский, Караидельский, Краснокамский и Татышлинский) встречаемость трутней с фенотипом среднерусского подвида была ниже, чем в Мишкинском: 52,6, 51,7, 51,8, 52,7 % соответственно.

В остальных районах встречаемость трутней с фенотипом аборигенных пчел варьировала от 33,5 до 48,2 %: Нуримановский – 33,5 %, Балтачевский – 39 %, Калтасинский – 41,7 %, Янаульский – 45,8 % и Аскинский – 48,2 %. В 2018 г. встречаемость трутней с фенотипом *O* (коричнево-кофейная) составила 47,8 %, что выше численности трутней с фенотипом *I_s* (черно-дымная) на 22,7 % и *2R* (коричнево-кофейная) на 20,7 %.

Окраска волосков на брюшке трутней всех морфотипов так же, как и в 2017 г., соответствовала стандарту среднерусского подвида. При этом встречаемость трутней с коричнево-кофейной окраской составила 74,9 %, что выше на 49,8 % встречаемости трутней с черно-дымной окраской.

В 2019 г. максимальная встречаемость трутневых особей пчел с фенотипом *O* (коричнево-кофейная) была представлена на пасеках Балтачевского района – 67,4 %. В четырех районах встречаемость данного фенотипа (*Apis mellifera mellifera*) составила от 50 до 55,7 %: Мишкинский – 50 %, Нуримановский – 50,2 %, Аскинский – 53,2 % и Бураевский – 55,7 % соответственно. На пасеках остальных пяти районов данный показатель варьировал от 41,6 до 47,5 % (Краснокамский – 41,6 %, Калтасинский – 43,3 %, Татышлинский – 44,9 %, Караидельский – 46,7 % и Янаульский – 47,5 %).

В 2019 г. встречаемость трутней с фенотипом *O* (коричнево-кофейная) составила 49,5 %, что выше численности особей с фенотипом *I_s* (черно-дымная) на 17,6 % и *2R* (коричнево-кофейная) на 30,9 %. В то же время встречаемость трутней среднерусского подвида в 2019 г. незначительно увеличилась на 1,7 %. При этом окраска волосков на брюшке трутней всех морфотипов так же, как и в предыдущем году, соответствовала окраске *Apis*

mellifera mellifera. Встречаемость трутней с коричнево-кофейной окраской составила 68,1 %, что выше встречаемости трутней черно-дымной окраски на 36,2 %.

В 2020 г. максимальная встречаемость трутней с фенотипом *O* (коричнево-кофейная) была представлена в Аскинском районе – 59,3 %, что ниже значения 2017 г. на 12,7 %. Далее по числу встречаемости трутней с этим фенотипом идут пасеки четырех районов: Бураевский – 51,9 %, Татышлинский – 52,1 %, Калтасинский – 53,1 % и Балтачевский район – 56,5 %. На пасеках остальных пяти районов этот показатель варьирует от 37 до 47,8 %: Караидельский – 37, Краснокамский – 41,3, Нуримановский – 45,4, Янаульский – 47,3 и Мишкинский – 47,8 соответственно.

В целом можно отметить, что в 2020 г. встречаемость трутней с фенотипом *O* (коричнево-кофейная) составила 48,5 %, что выше численности особей с фенотипом *I_s* (черно-дымной) на 19,6 % и *2R* (коричнево-кофейная) на 27,1 %. В то же время встречаемость трутней среднерусского подвида в 2020 г. в отличие от 2018–2019 гг. уменьшилась на 0,6 %. При этом встречаемость трутней с коричнево-кофейной окраской составила 70,7 %, что выше значений этого показателя в 2019 г. на 2,6 % и выше встречаемости трутней черно-дымной окраски на 41,4 %. В целом за период исследования было зафиксировано незначительное снижение встречаемости трутней с фенотипом среднерусского подвида (см. рис. 4).

Таким образом, за весь период исследований встречаемости фенотипа пчел среднерусского подвида (*Apis mellifera mellifera*) в течение 2017–2018 гг. было зарегистрировано снижение ее на 5,4 %, повышение на 1,7 % в 2018–2019 гг. и снижение на 0,6 % в 2020 г. Подобная тенденция была зафиксирована и по значениям встречаемости трутней с фенотипами *I_s* (чер.-дым.) и *2R* (кор.-коф.).

Заключение

Исследования по фенотипической структуре трутней медоносных пчел на пасеках северной лесостепной зоны Республики Башкортостан выявили три их фенотипа: *O* – темная кутикула (коричнево-кофейная), *I_s* – широкая седловидная полоса (черно-дымная и *2R* – на кутикуле желтые два кольца (коричнево-кофейная). При этом все идентифицированные фенотипы характеризовались наличием волосков на брюшке соответствующей окраски волосков пчел среднерусского подвида (*Apis mellifera mellifera*). С учетом гаплоидности трутней выявленные особи, таксономически соответствующие среднерусскому подвиду, указывают на наличие чистопородных пчелиных маток в семьях. Эти данные указывают на биологический потенциал популяции медоносной пчелы в северной лесостепной зоне Республики Башкортостан как резервата среднерусского подвида. Зарегистрированные незначительные колебания встречаемости трутней данного подвида, возможно, могут быть проявлением завоза пчел других подвидов непосредственно на стационарные пасеки, так и результатом кочевков пасек в период медосбора [21].

Список литературы

1. Саттаров В. Н. Пути сохранения башкирской популяции среднерусской породы пчел // Пчеловодство. 2012. № 9. С. 12–13.

2. Скворцов А. И., Саттаров В. Н., Семенов В. Г., Газизова Н. Р. Морфометрический анализ трутней Чувашии // Пчеловодство. 2018. № 2. С. 20–21.
3. Королева Е. Г., Каширина Е. С., Казанджян И. М. Картографический анализ охраняемых растений и животных Республики Крым // Экосистемы. 2019. № 17. С. 3–14.
4. Маннапов А. Г., Саттаров В. Н., Иванцов Е. М. Оценка морфобиологических признаков *Apis mellifera* в условиях интродукции : монография. М. : Проспект, 2019. 144 с.
5. Рутгнер Ф. Техника разведения и селекционный отбор пчел : пер. с нем. 7-е изд., перераб. М. : АСТ : Астрель, 2006. 175 с.
6. Ильясов Р. А., Петухов А. В., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Локальные популяции *Apis mellifera mellifera* L. на Урале // Генетика. 2007. Т. 43, № 6. С. 855–858.
7. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Семь причин смертности семей пчелы *Apis mellifera mellifera* в России // Пчеловодство. 2017. № 9. С. 10–14.
8. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Петухов А. В., Николенко А. Г. Современные резерваты темной лесной пчелы на Урале и в Поволжье // Пчеловодство. 2016. № 5. С. 16–18.
9. Скворцов А. И., Саттаров В. Н., Семенов В. Г. Сохранение среднерусской пчелы – первоочередная задача пчеловодов Чувашии // Пчеловодство. 2018. № 1. С. 13–15.
10. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Петухов А. В., Николенко А. Г. Анализ состояния генофонда современной популяции темной лесной пчелы *Apis mellifera mellifera* Урала и Поволжья // Биомика. 2015. Т. 7, № 3. С. 169–191.
11. Брандорф А. З., Ивойлова М. М. Проблемы сохранения темной пчелы // Пчеловодство. 2017. № 1. С. 66–67.
12. Мигранов М. Г., Саттаров В. Н. Видовое разнообразие шмелей Южного Урала // Пчеловодство. 2018. № 7. С. 54–57.
13. Маннапов А. Г., Фархутдинов Р. Г., Хисамов Р. Р., Онучин М. С. Оценка медоносных ресурсов широколиственных лесов Уфимского плато Республики Башкортостан // Пчеловодство. 2020. № 2. С. 28–30.
14. Khisamov R., Yanbaev Y., Yumaguzhin F. [et al.]. Nectariferous potential and cadastral evaluation of honey resources of the wildlife Altyin Solok Reserve created for the conservation and reproduction of the Burzian population of the *Apis mellifera mellifera* L. // Bulgarian Journal of Agricultural Science. 2019. Т. 25, № Suppl. 2. P. 140–149.
15. Ильясов Р. А., Петухов А. В., Поскряков А. В., Николенко А. Г. На Урале сохранились четыре резервата пчелы среднерусской расы *Apis mellifera mellifera* // Пчеловодство. 2006. № 2. С. 19.
16. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Изучение пчел северного Башкортостана // Вестник Мордовского университета. 2008. № 2. С. 136–137.
17. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г., Мукимов Р. Ш. Пчелы северного Башкортостана. Предварительный генетический анализ // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества : материалы Международ. науч.-практ. конф. Вып. 4. Ставрополь : АГРУС, 2008. С. 253–255.
18. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Николенко А. Г. Современное состояние и сохранение генофонда *Apis mellifera mellifera* в России и странах Европы // Пчеловодство. 2016. № 1. С. 10–13.
19. Ильясов Р. А., Поскряков А. В., Петухов А. В., Николенко А. Г. Темная лесная пчела *Apis mellifera mellifera* Урала и Поволжья // Современные проблемы пчеловодства и пути их решения : сб. науч. тр. Междунар. науч.-практ. конф. М., 2016. С. 95–103.
20. Ильясов Р. А., Дар Ш. А., Дукку У. Х. [и др.]. Современная таксономия пчел *Apis mellifera* и *Apis cerana* // Пчеловодство. 2019. № 9. С. 15–19.
21. Земскова Н. Е., Саттаров В. Н., Туктаров В. Р., Маннапов А. Г. Морфологическая оценка медоносной пчелы Самарской области в интродуктивном и антропогенном аспектах : монография. Кинель : РИО Самарского ГАУ, 2019. 281 с.

References

1. Sattarov V.N. Ways of preserving the Bashkir population of the Central Russian bee breed. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2012;9:12–13. (In Russ.)
2. Skvortsov A.I., Sattarov V.N., Semenov V.G., Gazizova N.R. Morphometric analysis of drones of Chuvashia. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2018;2:20–21. (In Russ.)
3. Koroleva E.G., Kashirina E.S., Kazandzhyan I.M. Cartographic analysis of protected plants and animals of the Republic of Crimea. *Ekosistemy = Ecosystems*. 2019;17:3–14. (In Russ.)
4. Mannapov A.G., Sattarov V.N., Ivantsov E.M. *Otsenka morfobiologicheskikh priznakov Apis mellifera v usloviyakh introgressii: monografiya = Assessment of morphobiological characteristics of Apis mellifera in conditions of introgression: monograph*. Moscow: Prospekt, 2019:144. (In Russ.)
5. Ruttner F. *Tekhnika razvedeniya i selektsionnyy otkor pchel: per. s nem. = Breeding technique and selection selection of bees: translated from German*. 7th ed., rev. Moscow: AST: Astrel', 2006:175. (In Russ.)
6. Il'yasov R.A., Petukhov A.V., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. Local populations of *Apis mellifera mellifera* L. on Urals. *Genetika = Genetics*. 2007;43(6):855–858. (In Russ.)
7. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. Seven causes of *Apis mellifera mellifera* death in Russia. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2017;9:10–14. (In Russ.)
8. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Petukhov A.V., Nikolenko A.G. Modern reserves of the dark forest bee in the Urals and Volga region. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2016;5:16–18. (In Russ.)
9. Skvortsov A.I., Sattarov V.N., Semenov V.G. Preservation of the Central Russian bee is the primary task of beekeepers of Chuvashia. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2018;1:13–15. (In Russ.)
10. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Petukhov A.V., Nikolenko A.G. Analysis of the state of the gene pool of the modern population of the dark forest bee *Apis mellifera mellifera* of the Urals and Volga region. *Biomika = Biomics*. 2015;7(3):169–191. (In Russ.)
11. Brandorf A.Z., Ivoylova M.M. Dark bee conservation challenges. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2017;1:66–67. (In Russ.)
12. Migranov M.G., Sattarov V.N. Species diversity of bumblebees of the Southern Urals. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2018;7:54–57. (In Russ.)
13. Mannapov A.G., Farkhutdinov R.G., Khisamov R.R., Onuchin M.S. Assessment of the honey resources of deciduous forests of the Ufa plateau of the Republic of Bashkortostan. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2020;2:28–30. (In Russ.)
14. Khisamov R., Yanbaev Y., Yumaguzhin F. [et al.]. Nectariferous potential and cadastral avaluation of honey resources of the wildlife Altyin Solok Reserve created for the conservation and reproduction of the Burzian population of the *Apis mellifera mellifera* L. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2019;25(Suppl. 2):140–149.
15. Il'yasov R.A., Petukhov A.V., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. Four reserves of the Central Russian *Apis mellifera mellifera* have been preserved in the Urals. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2006;2:19. (In Russ.)
16. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. The study of bees of northern Bashkortostan. *Vestnik Mordovskogo universiteta = Bulletin of Mordovia University*. 2008;2:136–137. (In Russ.)
17. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G., Mukimov R.Sh. Bees of northern Bashkortostan. Preliminary genetic analysis. *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva: materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Vyp. 4 = Proceedings of the Stavropol Branch of the Russian Entomological Society: proceedings of International scientific and practical conference. Issue 4*. Stavropol: AGRUS, 2008:253–255. (In Russ.)

18. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Nikolenko A.G. The current state and preservation of the *Apis mellifera mellifera* gene pool in Russia and European countries. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2016;1:10–13. (In Russ.)
19. Il'yasov R.A., Poskryakov A.V., Petukhov A.V., Nikolenko A.G. Dark forest bee *Apis mellifera mellifera* of the Urals and Volga region. *Sovremennye problemy pchelovodstva i puti ikh resheniya: sb. nauch. tr. Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. = Contemporary issues of beekeeping and ways to solve them: proceedings of International scientific and practical conference*. Moscow, 2016:95–103. (In Russ.)
20. Il'yasov R.A., Dar Sh.A., Dukku U.Kh. [et al.]. Modern taxonomy of *Apis mellifera* and *Apis cerana*. *Pchelovodstvo = Apiculture*. 2019;9:15–19. (In Russ.)
21. Zemskova N.E., Sattarov V.N., Tuktarov V.R., Mannapov A.G. *Morfologicheskaya otsenka medonosnoy pchely Samarskoy oblasti v introgressivnom i antropogennom aspektakh: monografiya = Morphological assessment of the honey bee of Samara region in introgressive and anthropogenic aspects: monograph*. Kinel': RIO Samarskogo GAU, 2019:281. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Миляуша Рафаиловна Сабирджонова

преподаватель, колледж Башкирского государственного педагогического университета имени М. Акмуллы (Россия, г. Уфа, ул. Белякова, 25)

E-mail: nurkaeva88@bk.ru

Milyausha R. Sabirdzhonova

Lecturer, College of Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla (25 Belyakova street, Ufa, Russia)

Венер Нуруллович Саттаров

доктор биологических наук, профессор, декан естественно-географического факультета, Башкирский государственный педагогический университет имени М. Акмуллы (Россия, г. Уфа, ул. Октябрьской революции, 3 А, корп. 2)

E-mail: wener5791@yandex.ru

Vener N. Sattarov

Doctor of biological sciences, professor, dean of the faculty of natural geography, Bashkir State Pedagogical University named after M. Akmulla (building 2, 3 A Oktyabrskoy revolyutsii street, Ufa, Russia)

Поступила в редакцию / Received 29.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 10.04.2021

Принята к публикации / Accepted 17.04.2021

УДК 504.4.054.001.5; 504.4.06.001.5
doi:10.21685/2307-9150-2021-2-8

Изучение эффективности очистки водных сред ряской малой *Lemna minor* L. от солей тяжелых металлов с использованием энергии электромагнитных излучений и регенерации фиторемедианта

О. А. Арефьева¹, Л. Н. Ольшанская², Р. Ш. Валиев³

^{1,2}Саратовский государственный технический университет
имени Гагарина Ю. А., Саратов, Россия

³Медицинский университет «Ревиз», Саратов, Россия

¹oarefeva@inbox.ru, ²ecos123@mail.ru, ³rw_84@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Работы, направленные на поиск эколого- и энергосберегающих технологий очистки вод от тяжелых металлов, являются весьма актуальными. Целью настоящей работы явилось изучение способов усиления полноты извлечения ионов меди, никеля и железа из водных сред ряской малой при воздействии электромагнитного излучения (ЭМИ) КВЧ, а также ее регенерации после процесса фиторемедиации в присутствии в растворах добавок катиона кальция. *Материалы и методы.* Для изучения процессов удаления ионов тяжелых металлов (ИТМ) из модельных растворов растениями ряски при воздействии электромагнитного излучения частотой 65 ГГц применяли высокочастотный генератор сигналов Г4-142. После облучения ЭМИ растения ряски помещали в модельные растворы, имитирующие сточные воды, содержащие ионы тяжелых металлов, приготовленные на основе отстоянной водопроводной воды. Остаточное количество ИТМ после фиторемедиации определяли вольтамперометрическим и фотометрическим способами, используя роботизированный комплекс «Экспертиза ВА – 2D» с электродом «3 в 1» и КФК-3. В экспериментах по регенерации ряски малой применяли гистохимические методы. Статистическая значимость различий проводилась по медианам в выборках, рассчитывая Н-критерий Краскела – Уоллиса. *Результаты.* В результате исследований установлено, что эффективность очистки модельных растворов от ионов меди облученной ряской составила 85–90 %. Этот показатель немного ниже эффективности очистки раствора ряской, не подвергнутой облучению. На процессы извлечения меди из растворов влияла природа аниона. Катионы меди лучше извлекались из сульфатного раствора. Извлечение ионов никеля облученной ряской происходило интенсивнее, нежели необлученной ряской, но в обоих случаях с низкими скоростями. Эффективность извлечения катионов железа составила 52–75 %. Эксперименты по регенерации ряски после фиторемедиации показали, что материнские и дочерние клетки оказываются более устойчивыми к тяжелым металлам, чем вегетативные. Такая устойчивость может быть связана с селективной чувствительностью различных органов растений к химическим агентам. *Выводы.* Установлено, что при действии ЭМИ КВЧ диапазона 65 ГГц процесс извлечения ряской катионов меди, железа и никеля протекал интенсивнее. Эффективность очистки воды от ИТМ достигала 75–90 %. Выявлено влияние радиуса катиона и размера аниона соли на скорость извлечения ряской ИТМ. Показано положительное влияние сульфат ионов на процесс проникновения металлов в объем фитомассы ряски. Показана возможность регенерации ряски малой после извлечения ею из модельных растворов ионов Ni^{2+} и Cu^{2+} (С = 1 и 10 мг/л) как с добавкой, так и без добавки ионов кальция. При этом листецы ряски после выдержки

в растворах с содержанием катионов меди 1 мг/л при последующей высадке на питательную среду сохранили способность продуцировать почки и размножаться. При выдержке ряски в более концентрированных средах (Cu^{2+} 10 мг/л) даже в присутствии кальция растения погибали, т.е. регенерация не происходила. При содержании в растворе катиона никеля в концентрациях 1 и 10 мг/л достигалась регенерация ряски в присутствии ионов кальция. Без добавок кальция регенерации ряски не происходило.

Ключевые слова: ряска малая (*Lemna minor*), фиторемедиация, энергия электромагнитных излучений, КВЧ-диапазон, регенерация, железо, никель, медь, кальций, мериستمы

Для цитирования: Арефьева О. А., Ольшанская Л. Н., Валиев Р. Ш. Изучение эффективности очистки водных сред ряской малой *Lemna minor* L. от солей тяжелых металлов с использованием энергии электромагнитных излучений и регенерации фиторемедианта // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 84–97. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-8

A study of water environment purification efficiency by little duckweed *Lemna minor* L. from heavy metal salts using the energy of electromagnetic radiation and phyto-remediant regeneration

O.A. Aref'eva¹, L.N. Ol'shanskaya², R.Sh. Valiev³

^{1,2}Yuri Gagarin State Technical University of Saratov, Saratov, Russia

³Saratov Medical University Reaviz, Saratov, Russia

¹oarefeva@inbox.ru, ²ecos123@mail.ru, ³rw_84@mail.ru

Abstract. Background. Works aimed at finding ecological and energy-saving technologies for water purification from heavy metals are very relevant. The purpose of this work is to study the methods of enhancing the completeness of copper, nickel and iron ions extraction from the aquatic environment of *Lemna minor* L. under the influence of EMP EHF, as well as its regeneration after the phytoremediation process in the presence of calcium cation additives in solutions. **Materials and methods.** A G4-142 high-frequency signal generator was used to study the processes of removing heavy metal ions (ITM) from model solutions using an electromagnetic field (EMP) with a frequency of 65 GHz. After EMP irradiation, *Lemna minor* L. plants were placed in model solutions based on settled tap water, simulating waste water containing heavy metal ions (ITM). The residual amount of ITM after phytoremediation was determined by voltammetric and photometric methods using a robotic complex "Expertise VA – 2D" with an electrode "3 in 1" and KFK-3. Histochemical methods were used in experiments on the regeneration of *Lemna minor* L. The statistical significance of the differences was carried out according to the medians in the samples, calculating the Kruskal – Wallis H-test. **Results.** As a result of the research, it was found that the efficiency of cleaning model solutions from copper ions by irradiated *Lemna minor* L. was 85–90 %. This indicator is slightly lower than the efficiency of cleaning the solution with *Lemna minor* L. not exposed to irradiation. The processes of copper extraction from solutions were influenced by the nature of the anion. Copper cations were better extracted from sulfate solution. The extraction of nickel ions by irradiated *Lemna minor* L. was more intense than by unirradiated *Lemna minor* L., but in both cases at low rates. The extraction efficiency of iron cations was 52–75 %. Experiments on regeneration of duckweed after phytoremediation showed that mother and daughter cells are more resistant to heavy metals than vegetative ones. Such resistance may be associated with the selectivity of the sensitivity of various plant organs to chemical agents. **Conclusions.** It was found that under the

action of EHF EMR of the 65 GHz range, the process of extraction by duckweed cations of copper, iron and nickel proceeded more intensively. The efficiency of water purification from ITM reached 75–90 %. The influence of the radius of the cation and the size of the salt anion on the extraction rate of duckweed ITM was revealed. The positive effect of sulfate ions on the process of penetration of metals into the volume of duckweed phytomass is shown. The possibility of regeneration of duckweed after extraction of Ni^{2+} and Cu^{2+} ions ($C = 1$ and 10 mg/L) with or without the addition of calcium ions is shown. At the same time, duckweed fronds, after exposure to solutions with a copper cation content of 1 mg/l, with subsequent planting on a nutrient medium, retained the ability to produce buds and multiply. When the duckweed was kept in more concentrated media (Cu^{2+} 10 mg/l), even in the presence of calcium, the plants died, that is, no regeneration took place. With the content of nickel cation in the solution at concentrations of 1 and 10 mg/l, regeneration of duckweed was achieved in the presence of calcium ions. The regeneration of duckweed did not occur without calcium supplements.

Keywords: duckweed (*Lemna minor*), phytoremediation, energy of electromagnetic radiation, EHF range, regeneration, iron, nickel, copper, calcium, meristems

For citation: Aref'eva O.A., Ol'shanskaya L.N., Valiev R.Sh. A study of water environment purification efficiency by little duckweed *Lemna minor* L. from heavy metal salts using the energy of electromagnetic radiation and phytoremediant regeneration. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2021;2:84–97. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-8

Введение

Метод фиторемедиации водными растениями является востребованным способом для очистки промышленных стоков за рубежом и в РФ. Преимущества использования растений в качестве очистителей заключаются в обогащении воды кислородом, уничтожении патогенных бактерий и окислении химических элементов. При этом затраты на фиторемедиацию не превышают 20 % от стоимости существующей биологической очистки и доочистки вод [1]. Растительная клетка является неким реактором, на поверхности которой образуется разность электрических потенциалов, за счет которой происходит поглощение катионов металлов [2–5]. Поэтому изучение способов, направленных на увеличение эффективности протекания процессов фиторемедиации и ее ускорения, является актуальным и имеет для технологии очистки вод не только практическое, но и фундаментальное значение.

Из литературных источников известно, что диапазон крайне высоких частот (КВЧ) ЭМИ увеличивает проницаемость клеточной мембраны для ионов различной природы [3, 5–6]. Данная способность ЭМИ КВЧ диапазона может быть основой для разработки новых высокоэффективных технологий очистки сточных вод. На сегодняшний момент накоплен большой объем данных о динамике поглощения ТМ растениями, их трансформации, а также о физических факторах (лазерное, ультрафиолетовое, инфракрасное излучение, магнитное поле), влияющих на процессы очистки воды методом фиторемедиации [6–11]. Однако до сих пор редки исследования, посвященные изучению возможности восстановления фитосорбентов после фиторемедиации. В связи с этим представляет интерес информация об устойчивости тканей и органов водных растений при воздействии на них ТМ. Отбор регенерантов может послужить основой для выведения штаммов/линий растений

устойчивых к высоким концентрациям металлов для использования их в практике очистки воды от пиллутантов.

Целью настоящей работы явилось изучение способов усиления полноты извлечения ионов меди, никеля и железа из водных сред ряской малой при воздействии ЭМИ КВЧ, а также ее регенерации после процесса фиторемедиации в присутствии в растворах добавок катиона кальция.

Объекты и методы исследований

Для исследования способности растительной клетки к аккумуляции ионов тяжелых металлов (медь, железо, никель) под воздействием ЭМИ КВЧ в качестве объекта исследования была выбрана аквариумная ряска малая *Lemna minor* L. Вид растения устанавливали по методике, описанной в работе [12]. Образцы ряски были отобраны из естественного источника в черте города Энгельса (+51 28' с. ш., +46 5' с. ш.), стерилизованы по методике со спиртом и 4 % раствором гипохлорита натрия [13].

Для изучения процессов удаления ионов тяжелых металлов (ИТМ) из модельных растворов с помощью электромагнитного поля частотой 65 ГГц применяли высокочастотный генератор сигналов Г4-142. Растения малой ряски одного срока вызревания (в расчете 20 г ряски на 1 л раствора) подвергали воздействию ЭМИ КВЧ в течение 5, 10, 15 и 30 мин, после чего растения помещали в модельные растворы, приготовленные на основе отстоянной воды из системы водоснабжения, с концентрацией ИТМ (Ni^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{2+}) 1 мг/л. Приготовление модельных растворов с содержанием ТМ с концентрацией катионов 1 мг/л осуществляли путем растворения соответствующего количества соли в 1 л воды, содержащей 1 мл концентрированной серной кислоты.

Остаточное количество ИТМ после фиторемедиации определяли вольтамперометрическим и фотометрическим способами, используя роботизированный комплекс «Экспертиза ВА – 2D» с электродом «3 в 1» и спектрофотометр КФК-3.

Для исследования способности листецов ряски малой к регенерации после пребывания в растворах солей меди и никеля был проведен следующий эксперимент. Группы листецов ряски в количестве 30–40 штук пересаживали из питательной среды Хогланда [15], на которой они культивировались, в сульфатные растворы меди с концентрациями Cu^{2+} 1 и 10 мг/л, а также в растворы со смесью ионов Cu^{2+} и Ca^{2+} , концентрации металлов в этих вариантах также составляли 1 и 10 мг/л. Выдержка листецов в растворах и смесях происходила в течение 5 сут, при этом регистрировались изменения внешнего вида отдельных листецов и их групп, после чего их вновь пересаживали на питательную среду Хогланда. Далее в течение месяца проводился подсчет вновь сформировавшихся листецов и групп, гистохимическими методами исследовалось содержание меди в тканях листецов [15–16]. Для статистической обработки результатов исследований применяли программы Microsoft Excel 2010 и PAST 3.07 (University of Oslo). Уровень значимости для расчета Н-критерий Краскела – Уоллиса принимали равным 0,05 [17].

Результаты и обсуждение

В опытах по изучению влияния ЭМИ КВЧ диапазона на эффективность извлечения катионов из загрязненных вод было установлено, что изменение

концентрации катионов металлов в пробах зависит от времени пребывания ряски в модельных растворах сточных вод и времени облучения (табл. 1).

Таблица 1

Изменение концентрации ИТМ (C_{Me}) в пробе в зависимости от длительности облучения (τ , мин) и времени пребывания ряски (t , ч) в растворах $MeSO_4$ ($C_{исх\ Me^{2+}} = 1$ мг/л)

Металл, Me	τ , мин	C_{Me} , мг/л в пробе					
t , ч	–	1	5	24	72	120	168
Cu	К	0,915	0,543	0,374	0,195	0,080	0,023
	5	0,893	0,604	0,43	0,257	0,129	0,068
	10	0,945	0,749	0,567	0,429	0,245	0,109
	15	0,845	0,637	0,449	0,370	0,197	0,081
	30	0,897	0,627	0,501	0,427	0,245	0,094
Ni	К	0,950	0,850	0,750	0,630	0,550	0,480
	5	0,930	0,830	0,780	0,680	0,680	0,700
	10	0,900	0,800	0,710	0,600	0,630	0,650
	15	0,840	0,720	0,650	0,520	0,500	0,520
	30	0,860	0,830	0,600	0,470	0,420	0,560
Fe	К	0,736	0,695	0,644	0,528	0,370	0,153
	5	0,989	0,903	0,873	0,678	0,450	0,285
	10	0,777	0,695	0,368	0,346	0,327	0,294
	15	0,808	0,736	0,524	0,212	0,082	0,543
	30	0,916	0,491	0,472	0,501	0,531	0,537

Примечание. К – контрольная проба без облучения ЭМИ.

Ионы меди лучше всего поглощались растительной клеткой, не подвергнутой облучению. Усиления процесса фиторемедиации ЭМИ не происходило. Эффективность очистки модельных растворов от ионов меди облученной ряской составила 85–90 %. Несмотря на то, что усиления фиторемедиации с помощью ЭМИ не было достигнуто, отмечено его положительное влияние на растение. В проведенных ранее исследованиях [18–24] было обнаружено, что электромагнитные волны компенсируют отрицательное влияние атомов тяжелых металлов на жизнедеятельность гидробионтов и оказывают реабилитирующий эффект. После пребывания ряски, облученной в течение 15 и 30 мин, в растворе сульфата никеля в течение 3 сут остаточная концентрация ионов металла составила всего 0,52 и 0,47 мг/л соответственно. При этом остаточная концентрация катионов никеля после фиторемедиации необлученной ряской была выше (0,63 мг/л), что свидетельствует о стимулирующем эффекте электромагнитного поля на способность растительной клетки поглощать катионы металла. На 5 сут наблюдался обратный выброс ионов никеля в раствор, указывающий на существование предела накопления клетками ионов металла (табл. 1). В период наблюдения за экспериментом

отмечались признаки некроза ряски, а именно: изменение цвета листочков от ярко зеленого в исходном состоянии на бурый цвет. При увеличении времени пребывания ряски в растворе катионов никеля растение погибало.

Эффективное поглощение ряской катионов железа наблюдалось после облучения растений ЭМИ КВЧ в течение 15 мин. На пятые сутки, как и в эксперименте с раствором ионов никеля, достигалось предельное накопление металла клетками ряски. Эффективность извлечения по ионам Fe^{2+} составила для исследуемого диапазона облучений 52–75 %.

При увеличении времени облучения растения до 30 мин предельное накопление и выброс ионов железа произошло уже через 24 ч. Тяжелые металлы могут концентрироваться как внутри клеток, так и на их поверхности. Механизм проникновения металлов происходит в две стадии. На первой стадии происходит связывание катионов с клеточной поверхностью в результате физико-химических процессов. На второй стадии происходит их перенос в цитоплазму клеток.

Скорость и эффективность извлечения ИТМ ряской в исследованном временном диапазоне облучения (1–168 ч) зависят от размера радиуса (R) катионов металла (рис. 1).

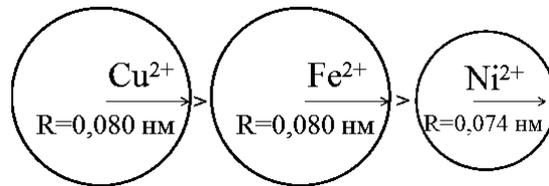


Рис. 1. Уменьшение радиусов катионов металлов

Катионы меньших размеров прочнее удерживают гидратную оболочку, и им сложнее проникнуть внутрь клеточной ткани [25].

В результате эксперимента по изучению влияния природы анионов на процесс фиторемедиации ряской катионов меди из сточных вод было установлено, что в течение первого часа эффективность очистки и скорость процесса извлечения ионов меди уменьшаются в ряду анионов следующим образом: $(\text{CH}_3\text{COO})_2^- > \text{SO}_4^{2-} > \text{Cl}^-$ (рис. 2). При этом сила взаимодействия катиона меди с анионом меньшего размера (Cl^-) является наибольшей.

При длительной выдержке растений в сульфатном и ацетатном растворах меди было установлено, что процесс фиторемедиации металла происходил более полно в первом из них. Это может свидетельствовать о том, что после извлечения ряской меди крупные ацетат-ионы накапливаются в растворе вблизи клетки, экранируя активные центры сорбции и затормаживают процесс диффузии катионов меди в растительную клетку.

Было замечено, что по истечении часа нахождения ряски малой в растворе хлорида меди происходил некроз тканей растения. Видимо, суммация двух эффектов: меньший размер аниона хлора и, как следствие, более сильная связь с катионом меди, а также сильные окислительные свойства Cl^- по сравнению с анионом SO_4^{2-} обеспечивают большую эффективность извлечения меди в сульфатных растворах.

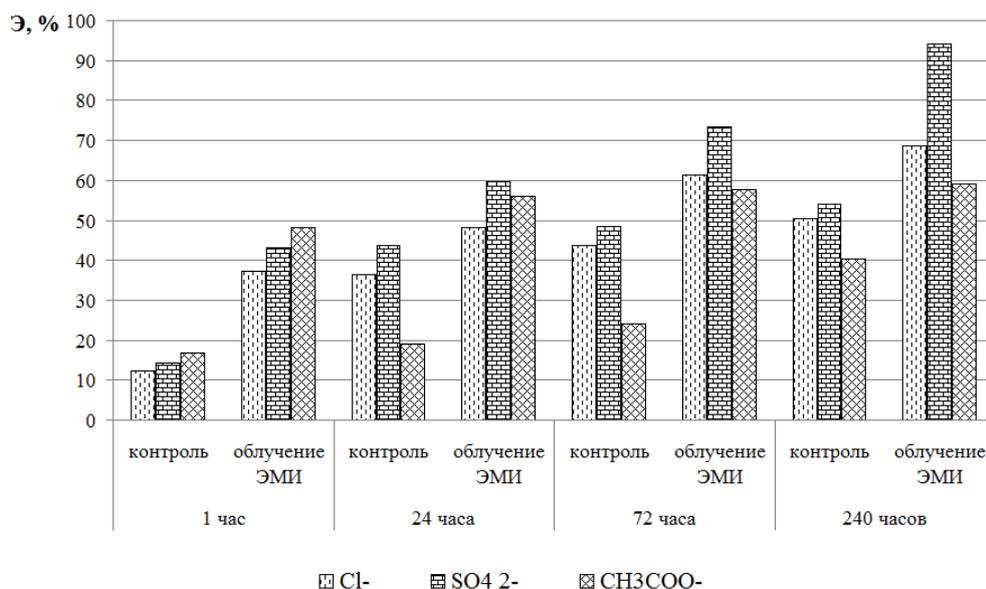


Рис. 2. Эффективность очистки сточных вод от ионов меди ряской в растворах (слева-направо): 1 – CuCl₂; 2 – CuSO₄; 3 – (CH₃COO)₂Cu, без облучения и после облучения ЭМИ КВЧ в течение 15 мин

Одной из интересных и малоизученных до сих пор проблем является проблема восстановления растениями своих свойств после действия токси-кантов [26]. В процессе фиторемедиации в фитомассу и жизненно важные органы высших растений проникают различные вещества [26–27], которые, в свою очередь, могут ослаблять или усиливать действие поллютантов. Известно, например, что кальций и магний являются весьма сильными протекторами от поглощения растениями именно тяжелых металлов [28]. Нами была изучена возможность регенерации листочков ряски малой после пребывания в растворах солей меди, а также их смесей с кальцием в течение 5 сут. Такое время было выбрано исходя из литературных данных: как правило, после 5–6 сут пребывания ряски и других макрофитов в солевых растворах тяжелых металлов концентрации последних снижаются до некоторого минимального уровня и в дальнейшем практически не меняются [29].

В течение 5 сут пребывания листочков в растворах сульфата меди с концентрациями 1 и 10 мг/л иона металла, а также в сульфатных растворах меди с добавлением нитрата кальция (концентрация ионов Ca²⁺ и Cu²⁺ были одинаковы 1 и 10 г/л). Было отмечено частичное разделение групп листочков, развитие хлороза, отпадение корней, снижение тургора. В концентрированном растворе процесс потери зеленой окраски шел быстрее, чем в разбавленном.

Гистохимическое исследование листочков показало, что у материнских растений из раствора меди и ее смеси с кальцием медь присутствует в основном в корне, отделительной зоне, в то время как в вегетативных тканях она содержится в небольших количествах. Это, вероятнее всего, может быть связано с тем, что на 5 сут основная масса клеток погибает и происходит сброс металла в раствор.

В следующем эксперименте листочки были пересажены из растворов и смесей с концентрацией меди и кальция 1 мг/л на питательную среду

Хогланда. Было установлено, что материнские листочки новых почек не сформировали, их размножения не произошло. Новые почки формировали только дочерние листочки. Их процесс размножения шел медленно, неравномерно, но непрерывно: к 30 сут на питательной среде сформировались новые группы из 2–3 листочков.

Достоверных различий по количеству регенерировавших листочков и образованных групп после выдержки в сульфатном растворе меди и смеси меди с кальцием с концентрациями металлов 1 мг/л выявлено не было ($H = 0,43$ и $p = 0,51$ – для листочков; $H = 1,19$ и $p = 0,28$ – для групп. H – критерий Краскела – Уоллиса) (рис. 3).

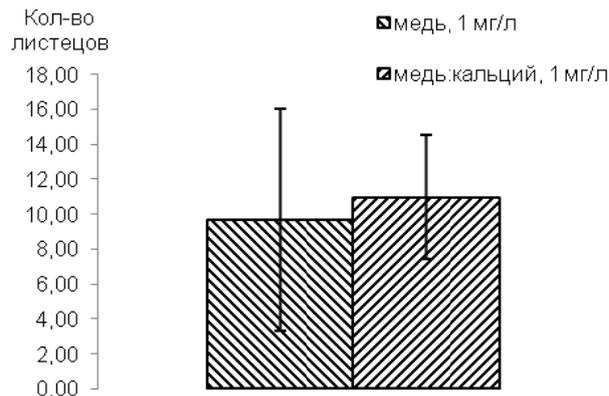


Рис. 3. Количество регенерировавших листочков ряски малой после пребывания в растворах меди и смеси меди с кальцием

Ряска, выдержанная в растворе соли никеля и в смеси раствора солей никеля с кальцием, подвергалась хлорозу и некрозу. Данный результат объясняется уменьшением содержания хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов под воздействием ТМ, что согласуется с литературными данными [26].

Факты регенерации свидетельствуют о том, что меристематические клетки в основании как дочерних, так и материнских листочков, в среднем, оказались более устойчивыми к действию тяжелых металлов в сравнении с вегетативными клетками из их дистальных отделов. Как показали ультраструктурные исследования [30], имеются заметные различия в строении клеток разных зон листочков, а также листочков разных возрастов. Меристематические клетки молодых листочков, образующие проксимальную зону, обладают крупными ядрами округлой формы с хорошо оформленным ядрышком. Это, возможно, свидетельствует о высокой биологической активности клеток. Вегетативные ткани зрелых листочков обычно образованы клетками с ядрами неправильной формы без выраженных ядрышек [30].

Регенерация листочков в концентрированных смесях может быть объяснена конкуренцией ионов кальция и ионов меди за ионные каналы их проникновения в клетки. К настоящему времени в литературе эти вопросы проработаны достаточно полно для наземных растений [28, 31, 32]. Авторами работ предлагаются различные механизмы защитного, смягчающего действия кальция.

Первый механизм основан на снижении поверхностного электрического мембранного потенциала ψ_0 за счет связывания катионов кальция с отрицательно заряженными гидрофильными головками фосфолипидов мембраны. Таким образом, происходит диффузия ТМ в клетки за счет уменьшения силы притяжения катионов.

Второй тип снижения токсичности тяжелых металлов кальцием связывают с тем, что кальций в норме является необходимым структурирующим компонентом мембран растений. Тяжелые металлы могут вытеснить кальций из белков, связанных с мембраной, что приводит к нарушению ее целостности. Поэтому добавление кальция благоприятствует восстановлению целостности цитоплазматической мембраны и снижает масштаб поступления тяжелых металлов в клетки. Приведенные выше механизмы сформулированы на основе экспериментов на корнях наземных растений [33]. Но поскольку нижняя поверхность листьев ряски фактически и выполняет функции корней, правомочным, на наш взгляд, будет их применение и к рясковому.

Заключение

Установлено, что при действии ЭМИ КВЧ диапазона 65 ГГц процесс извлечения ряской катионов меди, железа и никеля протекал интенсивнее. Эффективность очистки воды от ИТМ достигала 75–90 %. Выявлено влияние радиуса катиона и размера аниона соли на скорость извлечения ряской ИТМ. Скорость извлечения растет в рядах: $\text{Cu}^{2+} > \text{Fe}^{2+} > \text{Ni}^{2+}$ и $\text{SO}_4^{2-} > \text{CH}_3\text{COO}^- > \text{Cl}^-$. Показано положительное влияние сульфат ионов на процесс проникновения металлов в объем фитомассы ряски.

Показана возможность регенерации ряски малой после извлечения ею из модельных растворов ионов Ni^{2+} и Cu^{2+} ($C = 1$ и 10 мг/л) как с добавкой, так и без добавки ионов кальция. При этом листья ряски после выдержки в растворах с содержанием катионов меди 1 мг/л при последующей высадке на питательную среду сохранили способность продуцировать почки и размножаться. При выдержке ряски в более концентрированных средах (Cu^{2+} 10 мг/л) даже в присутствии кальция растения погибали, т.е. регенерация не происходила. При содержании в растворе катиона никеля в концентрациях 1 и 10 мг/л достигалась регенерация ряски в присутствии ионов кальция. Без добавок кальция регенерации ряски не происходило.

Список литературы

1. Серегин И. В., Кожевникова А. Д. Гистохимические методы определения локализации тяжелых металлов и стронция в тканях высших растений // Физиология растений. 2011. Т. 58, № 4. С. 617–623.
2. Протасов В. Ф. Экология, здоровье и охрана окружающей среды в России. М. : Финансы и статистика, 2000. С. 116–119.
3. Ольшанская Л. Н., Собгайда Н. А. Фиторемедиация металлов из вод. Влияние внешних физических полей на ускорение процессов фиторемедиации : монография. Berlin : LAPLAMBERT Academic Publishing, 2012. 156 с.
4. Salt D. E., Blaylock M. J., Kumar N., Dushenkov V. [et al.]. Phytoremediation: A Novel Strategy for the Removal of Toxic Metals from the Environment Using Plants // Biotechnology. 1995. Vol. 13, № 5. P. 468–474.
5. Ольшанская Л. Н., Арефьева О. А., Русских М. Л. Разработка энергосберегающей технологии доочистки промышленных и бытовых стоков от ионов тяжелых металлов // Альтернативная энергетика и экология. 2011. № 6. С. 84–89.

6. Ольшанская Л. Н., Русских М. Л., Арефьева О. А. Интенсификация процессов извлечения тяжелых металлов из стоков методом фиторемедиации с применением энергии электромагнитного излучения и добавок NaCl // Химическое и нефтегазовое машиностроение. 2013. № 8. С. 42–44.
7. Гапеев А. Б., Чемерис Н. К. Механизмы биологического действия электромагнитного излучения крайне высоких частот на клеточном уровне // Биомедицинские технологии и радиоэлектроника. 2007. № 2–4. С. 44–61.
8. Nayyef M. A., Sabbar A. A. Efficiency of duckweed (*Lemna minor* L.) in phytotreatment of wastewater pollutants from Basrah oil refinery // Journal of Applied Phytotechnology in Environmental Sanitation. 2012. Vol. 1, № 4. P. 163–172.
9. Jafari N., Akhavan M. Effect of pH and metal concentration on phytoaccumulation of zinc by three duckweeds species // American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences. 2011. Vol. 10 (1). P. 34–41.
10. Khellaf N., Zerdaoui M. Growth response of the duckweed *Lemna gibba* L. to copper and nickel phytoaccumulation // Ecotoxicology. 2010. Vol. 19. P. 1363–1368.
11. Kaur L., Gadgil K., Sharma S. Role of pH in the accumulation of lead and nickel by common duckweed (*Lemna minor*) // International Journal of Bioassays. 2012. № 1. P. 191–195.
12. Валиев Р. Ш., Ольшанская Л. Н., Арефьева О. А., Бодня А. А., Шайхiev И. Г. Исследование локализации тяжелых металлов в тканях и органах растений рода ряска *Lemna* L. в процессе их извлечения из водных сред // Вестник Казанского технологического университета. 2014. Т. 17, № 1. С. 222–225.
13. Les D. H., Landolt E., Crawford D. J. Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): inferences from micromolecular and morphological data // Plant Systematics and Evolution. 1997. Vol. 204. P. 161–177.
14. Гайдукова С. Е., Ракитин А. Л., Равин Н. В. [и др.]. Разработка системы генетической трансформации ряска малой *Lemna minor* // Экологическая генетика. 2008. Т. 6, № 4. С. 20–28.
15. Hoagland D. R., Arnon D. I. The water-culture method for growing plants without soil // California Agricultural Experimental Station Circular. 1950. Vol. 347. P. 1–32.
16. Валиев Р. Ш., Ольшанская Л. Н., Головина Л. В. Изучение ответных реакций ряска крошечной *Lemna perpusilla* Torr. на медь // Научные перспективы XXI века. Достижения и перспективы нового столетия : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. (г. Новосибирск, 15–16 августа 2014 г.). Новосибирск : Международный научный институт “Educatio”, 2014. Ч. 5. С. 155–159.
17. Гайдышев И. Анализ и обработка данных : спец. справочник. СПб. : Питер, 2001. 752 с.
18. Ольшанская Л. Н., Собгайда Н. А., Русских М. Л. Сочетанное влияние электрических и магнитных полей на процессы фиторемедиации // Перспективные полимерные композиционные материалы. Альтернативные технологии. Переработка. Применение. Экология : докл. Междунар. конф. «Композит-2010». Саратов : СГТУ, 2010. С. 452–454.
19. Ольшанская Л. Н., Арефьева О. А., Русских М. Л. Воздействие квазивысоких частот на растения (ряска малая *LEMNA M*) и их применение в очистке сточных вод // Вестник ХНАДУ. 2011. № 52. С. 64–68.
20. Денисова С. А., Рогачева С. М., Кузнецов П. Е., Малинина Ю. П. [и др.]. Поиск биологически активных частот электромагнитного излучения миллиметрового диапазона // Научно-технические аспекты обеспечения безопасности при уничтожении, хранении и транспортировке химического оружия : тез. докл. III науч.-практ. конф. М., 2006. С. 365–366.
21. Рогачева С. М., Денисова С. А., Шульгин С. В. [и др.]. Экологические аспекты действия миллиметрового излучения низкой интенсивности на живой организм // Проблемы региональной экологии. 2008. № 1. С. 72–76.

22. Бецкий О. В., Кислов В. В., Лебедева Н. Н. Миллиметровые волны и живые системы. М. : Сайнс пресс, 2004. 271 с.
23. Ольшанская Л. Н., Русских М. Л., Арефьева О. А., Собгайда Н. А. [и др.]. Фиторемедиационные энергосберегающие технологии в решении проблем загрязнения гидросферы // Инноватика и экспертиза. 2012. Вып. 2 (9). С. 166–171.
24. Prasad M. N. V., Malec P., Waloszek A. [et al.]. Physiological responses of *Lemna trisulca* L. (duckweed) to cadmium and copper bioaccumulation // Plant Science. 2001. № 161. P. 881–889.
25. Смирнов П. Р., Тростин В. Н. Структура концентрированных водных растворов электролитов с кислородосодержащими анионами. Иваново : ИХНР РАН, 1994. 260 с.
26. Drost W., Matzke M., Backhaus T. Heavy metal toxicity to *Lemna minor*: studies on the time-dependence of growth inhibition and the recovery after exposure // Chemosphere. 2007. Vol. 67 (1). P. 36–42.
27. Gopalapillai Y., Hale B., Vigneault B. Effect of major cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) and anions (SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^-) on Ni accumulation and toxicity in aquatic plant (*Lemna minor* L.): Implications for Ni risk assessment // Environmental Toxicology and Chemistry. 2013. Vol. 32, № 4. P. 810–821.
28. Kinraide T. B. Three Mechanisms for the Calcium Alleviation of Mineral Toxicities // Plant Physiology. 1998. Vol. 118. P. 513–520.
29. Bres P., Crespo D., Rizz P. [et al.]. Capacity of the macrophytes *Lemna minor* and *Eichhornia crassipes* to remove nickel // Agricultural Research Journal. URL: <http://ria.inta.gov.ar/english/wp-content/uploads/2012/04/Bh-10067-Bres-inglespress.pdf>
30. Chiu M. M., Falk R. H. Ultrastructural Study on *Lemna perpusilla* // Cytologia. 1971. Vol. 40. P. 313–322.
31. Wang Y.-M., Kinraide T. B., Wang P. [et al.]. Surface electrical potentials of root cell plasma membranes: implications for ion interactions, rhizotoxicity, and uptake // International Journal of Molecular Sciences. 2014. Vol. 15. P. 22 661–22 677.
32. Zhou D.-M., Wang P. A novel approach for predicting the uptake and toxicity of metallic and metalloid ions // Plant Signaling & Behavior. 2011. Vol. 6 (3). P. 461–465.
33. Meijer L. E., Sutton D. L. Influence of Plant Position on Growth of Duckweed // Journal of Aquatic Plant Management. 1987. Vol. 25. P. 28–30.

References

1. Seregin I.V., Kozhevnikova A.D. Histochemical methods for determining the localization of heavy metals and strontium in the tissues of higher plants. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2011;58(4):617–623. (In Russ.)
2. Protasov V.F. *Ekologiya, zdorov'e i okhrana okruzhayushchey sredy v Rossii = Ecology, health and environmental protection in Russia*. Moscow: Finansy i statistika, 2000: 116–119. (In Russ.)
3. Ol'shanskaya L.N., Sobgayda N.A. *Fitoremediatsiya metallov iz vod. Vliyanie vneshnikh fizicheskikh poley na uskorenie protsessov fitoremediatsii: monografiya = Phytoremediation of metals from water. The influence of external physical fields on the acceleration of phytoremediation processes: monograph*. Berlin: LAPLAMBERT Academic Publishing, 2012:156. (In Russ.)
4. Salt D.E., Blaylock M.J., Kumar N., Dushenkov V. [et al.]. Phytoremediation: A Novel Strategy for the Removal of Toxic Metals from the Environment Using Plants. *Biotechnology*. 1995;13(5):468–474.
5. Ol'shanskaya L.N., Aref'eva O.A., Russkikh M.L. The development of energy-saving technology for post-treatment of industrial and domestic wastewater from heavy metal ions. *Alt'ernativnaya energetika i ekologiya = Alternative energy and ecology*. 2011;6: 84–89. (In Russ.)

6. Ol'shanskaya L.N., Russkikh M.L., Aref'eva O.A. Intensification of the processes of extracting heavy metals from effluents by the phytomediation method with the use of radiation energy and NaCl additives. *Khimicheskoe i neftegazovoe mashinostroenie = Chemical, oil and gas engineering*. 2013;8:42–44. (In Russ.)
7. Gapeev A.B., Chemeris N.K. The mechanisms of biological action of electromagnetic radiation of extremely high frequencies at the cellular level. *Biomeditsinskie tekhnologii i radioelektronika = Biomedical technologies and electronics*. 2007;2–4:44–61. (In Russ.)
8. Nayyef M.A., Sabbar A.A. Efficiency of duckweed (*Lemna minor* L.) in phytotreatment of wastewater pollutants from Basrah oil refinery. *Journal of Applied Phytotechnology in Environmental Sanitation*. 2012;1(4):163–172.
9. Jafari N., Akhavan M. Effect of pH and metal concentration on phytoaccumulation of zinc by three duckweeds species. *American-Eurasian Journal of Agricultural & Environmental Sciences*. 2011;10(1):34–41.
10. Khellaf N., Zerdaoui M. Growth response of the duckweed *Lemna gibba* L. to copper and nickel phytoaccumulation. *Ecotoxicology*. 2010;19:1363–1368.
11. Kaur L., Gadgil K., Sharma S. Role of pH in the accumulation of lead and nickel by common duckweed (*Lemna minor*). *International Journal of Bioassays*. 2012;1: 191–195.
12. Valiev R.Sh., Ol'shanskaya L.N., Aref'eva O.A., Bodnya A.A., Shaykhiev I.G. A study of the localization of heavy metals in tissues and organs of *Lemna* L. in the process of their extraction from aquatic environments. *Vestnik Kazanskogo tekhnologicheskogo universiteta = Bulletin of Kazan Technological University*. 2014;17(1):222–225. (In Russ.)
13. Les D.H., Landolt E., Crawford D.J. Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): inferences from micromolecular and morphological data. *Plant Systematics and Evolution*. 1997;204:161–177.
14. Gaydukova S.E., Rakitin A.L., Ravin N.V. [et al.]. A development of a genetic transformation system for Lesser *Lemna minor* duckweed. *Ekologicheskaya genetika = Ecological genetics*. 2008;6(4):20–28. (In Russ.)
15. Hoagland D.R., Arnon D.I. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experimental Station Circular*. 1950;347:1–32.
16. Valiev R.Sh., Ol'shanskaya L.N., Golovina L.V. Studying the responses of *Lemna perpusilla* Torr. for copper. *Nauchnye perspektivy XXI veka. Dostizheniya i perspektivy novogo stoletiya: materialy III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (g. Novosibirsk, 15–16 avgusta 2014 g.) = Scientific perspectives of the 21st century. Achievements and prospects of the new century: proceedings of the 3rd International scientific and practical conference (Novosibirsk, August 15–16, 2014)*. Novosibirsk: Mezhdunarodnyy nauchnyy institut “Educatio”, 2014;5:155–159. (In Russ.)
17. Gaydyshev I. *Analiz i obrabotka dannykh: spets. spravochnik = Data analysis and processing: guidance*. Saint-Petersburg: Piter, 2001:752. (In Russ.)
18. Ol'shanskaya L.N., Sobgayda N.A., Russkikh M.L. Combined influence of electric and magnetic fields on phytoremediation processes. *Perspektivnye polimernye kompozitsionnye materialy. Al'ternativnye tekhnologii. Pererabotka. Primenenie. Ekologiya: dokl. Mezhdunar. konf. «Kompozit-2010» = Promising polymer composite materials. Alternative technologies. Recycling. Application. Ecology: proceedings of the International conference “Kompozit-2010”*. Saratov: SGTU, 2010:452–454. (In Russ.)
19. Ol'shanskaya L.N., Aref'eva O.A., Russkikh M.L. Impact of quasi-high frequencies on plants (duckweed *LEMNA* M) and their use in wastewater treatment. *Vestnik KhNADU = Bulletin of Kharkiv National Automobile and Highway University*. 2011;52:64–68. (In Russ.)

20. Denisova S.A., Rogacheva S.M., Kuznetsov P.E., Malinina Yu.P. [et al.]. Searching for biologically active frequencies of millimeter-wave electromagnetic radiation. *Nauchno-tekhnicheskie aspekty obespecheniya bezopasnosti pri unichtozhenii, khranении i transportirovke khimicheskogo oruzhiya: tez. dokl. III nauch.-prakt. konf. = Scientific and technical aspects of ensuring safety in the destruction, storage and transportation of chemical weapons: proceedings of the 3rd scientific and practical conference*. Moscow, 2006:365–366. (In Russ.)
21. Rogacheva S.M., Denisova S.A., Shul'gin S.V. [et al.]. Environmental aspects of the effect of low-intensity millimeter radiation on a living organism. *Problemy regional'noy ekologii = Regional ecology problems*. 2008;1:72–76. (In Russ.)
22. Betskiy O.V., Kislov V.V., Lebedeva N.N. *Millimetrovye volny i zhivye sistemy = Millimeter waves and living systems*. Moscow: Sayns press, 2004:271. (In Russ.)
23. Ol'shanskaya L.N., Russkikh M.L., Aref'eva O.A., Sobgayda N.A. [et al.]. Phytoremediation energy-saving technologies in solving the problems of the hydrosphere pollution. *Innovatika i ekspertiza = Innovation and expertise*. 2012;2(9):166–171. (In Russ.)
24. Prasad M.N.V., Malec P., Waloszek A. [et al.]. Physiological responses of Lemna trisulca L. (duckweed) to cadmium and copper bioaccumulation. *Plant Science*. 2001;161: 881–889.
25. Smirnov P.R., Trostin V.N. *Struktura kontsentrirrovannykh vodnykh rastvorov elektrolitov s kislorodosoderzhashchimi anionami = The structure of concentrated aqueous solutions of electrolytes with oxygen-containing anions*. Ivanovo: IKhNR RAN, 1994:260. (In Russ.)
26. Drost W., Matzke M., Backhaus T. Heavy metal toxicity to Lemna minor: studies on the time-dependence of growth inhibition and the recovery after exposure. *Chemosphere*. 2007;67(1):36–42.
27. Gopalapillai Y., Hale B., Vigneault B. Effect of major cations (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) and anions (SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^-) on Ni accumulation and toxicity in aquatic plant (Lemna minor L.): Implications for Ni risk assessment. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2013;32(4):810–821.
28. Kinraide T.B. Three Mechanisms for the Calcium Alleviation of Mineral Toxicities. *Plant Physiology*. 1998;118:513–520.
29. Bres P., Crespo D., Rizz P. [et al.]. Capacity of the macrophytes Lemna minor and Eichhornia crassipes to remove nickel. *Agricultural Research Journal*. Available at: <http://ria.inta.gov.ar/english/wp-content/uploads/2012/04/Bh-10067-Bres-inglespress.pdf>
30. Chiu M.M., Falk R.H. Ultrastructural Study on Lemna perpusilla. *Cytologia*. 1971;40: 313–322.
31. Wang Y.-M., Kinraide T.B., Wang P. [et al.]. Surface electrical potentials of root cell plasma membranes: implications for ion interactions, rhizotoxicity, and uptake. *International Journal of Molecular Sciences*. 2014;15:22 661–22 677.
32. Zhou D.-M., Wang P. A novel approach for predicting the uptake and toxicity of metallic and metalloid ions. *Plant Signaling & Behavior*. 2011;6(3):461–465.
33. Meijer L.E., Sutton D.L. Influence of Plant Position on Growth of Duckweed. *Journal of Aquatic Plant Management*. 1987;25:28–30.

Информация об авторах / Information about the authors

Оксана Анатольевна Арефьева

кандидат биологических наук, доцент
кафедры природной и техносферной
безопасности, Саратовский
государственный технический
университет имени Гагарина Ю. А.
(Россия, г. Саратов,
ул. Политехническая, 77)

E-mail: oarefeva@inbox.ru

Oksana A. Aref'eva

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of natural
and technosphere safety, Yuri Gagarin
State Technical University of Saratov
(77 Politekhnikeskaya street, Saratov,
Russia)

Любовь Николаевна Ольшанская

доктор химических наук, профессор,
профессор кафедры природной
и техносферной безопасности,
Саратовский государственный
технический университет
имени Гагарина Ю. А. (Россия,
г. Саратов, ул. Политехническая, 77)

E-mail: ecos123@mail.ru

Lubov N. Ol'shanskaya

Doctor of chemical sciences, professor,
professor of the sub-department of natural
and technosphere safety, Yuri Gagarin
State Technical University of Saratov
(77 Politekhnicheskaya street, Saratov,
Russia)

Ренат Шавкатович Валиев

кандидат биологических наук, ассистент
кафедры медико-биологических
дисциплин, Медицинский университет
«Реавиз» (Россия, г. Саратов,
ул. Верхний Рынок, 10)

E-mail: rw_84@mail.ru

Renat Sh. Valiev

Candidate of biological sciences, assistant
of the sub-department of medical and
biological disciplines, Saratov Medical
University "Reaviz" (10 Verkhny Rynok
street, Saratov, Russia)

Поступила в редакцию / Received 11.01.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 15.04.2021

Принята к публикации / Accepted 25.04.2021

УДК 581.52+581.55

doi:10.21685/2307-9150-2021-2-9

Широколиственные леса верхнего плато Приволжской возвышенности

Н. А. Леонова

Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

na_leonova@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Верхнее плато Приволжской возвышенности занимает восточную часть Пензенской области. Особенности литогенной основы верхнего плато Приволжской возвышенности, пересеченный рельеф создают многообразие экологических условий, что находит отражение и в видовом составе и структуре фитоценозов. В пределах верхнего плато Приволжской возвышенности все ландшафты объединены в группу эрозионно-денудационных возвышенных равнин. Сведения о широколиственных лесах этой территории немногочисленны, поэтому настоящая публикация ставит своей целью анализ их современного состояния в границах Пензенской области. *Материалы и методы.* Изучение флористического состава и структуры широколиственных лесов проводили при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях размером 100 м². Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению эколого-ценотических групп видов в составе растительного покрова. Классификацию сообществ проводили по доминантному принципу с учетом эколого-ценотических групп, а также в соответствии с принципами флористической классификации. Все описания были обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова. Ординацию геоботанических площадок проводили методом непрямого градиентного анализа. *Результаты.* Современные широколиственные леса в ландшафтах эрозионно-денудационных равнин не имеют широкого распространения и составляют около 20 % от общей площади лесов района исследования. Выделены пять групп ассоциаций: широколиственные леса неморальные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), широколиственные леса бореально-неморальные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Bg_Nm), широколиственные леса неморально-боровые – *Querceta nemoro-pine-herbosa* (Q-Nm_Pn), широколиственные леса неморально-лугово-степные – *Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa* (Q-Nm_Md-St), широколиственные леса неморально-нитрофитные – *Querceta nemoro-nitro-herbosa* (Q-Nm_Nt). Отмечены приуроченности выделенных классификационных единиц типам местности, элементам рельефа, особенности их экологии. Отмечено произрастание редких для области видов. Согласно эколого-флористической классификации широколиственные леса представлены двумя классами, тремя порядками, четырьмя союзами и пятью ассоциациями. *Выводы.* Формирование широколиственных лесов верхнего плато Приволжской возвышенности в значительной степени и на протяжении длительного периода времени проходило под влиянием хозяйственной деятельности. Преобладающее большинство сообществ являются вторичными, порослевыми. Леса с доминированием *Quercus robur* семенного происхождения занимают очень незначительные площади и сохранились на территориях, где затруднена рубка. Видовой состав сообществ и их структура, с одной стороны, прямо или косвенно связаны с деятельностью человека, с другой – определяется особенностями литогенной основы верхнего плато Приволжской возвышенности. Классификация широколиственных лесов с использованием эколого-ценотического подхода позволяет оценить их сукцессионное состояние.

© Леонова Н. А., 2021. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Ключевые слова: верхнее плато Приволжской возвышенности, ландшафты эрозионно-денудационных равнин, эколого-ценотические группы, классификация растительности, широколиственные леса

Для цитирования: Леонова Н. А. Широколиственные леса верхнего плато Приволжской возвышенности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 2. С. 98–125. doi:10.21685/2307-9150-2021-2-9

Broad-leaved forests of the upper plateau of the Volga upland

N.A. Leonova

Penza State University, Penza, Russia

na_leonova@mail.ru

Abstract. *Background.* The upper plateau of the Volga Upland occupies the eastern part of the Penza region. The features of the lithogenic base of the upper plateau of the Volga upland, the rugged terrain create a variety of ecological conditions, which is reflected in the species composition and structure of phytocenoses. Within the upper plateau of the Volga upland, all landscapes are united in the group of erosion-denudation upland plains (EDR). Information about the broad-leaved forests of this territory is not numerous, so this publication aims to analyze their current state within the boundaries of the Penza region. *Materials and methods.* The investigation of the flora composition and structure of broad-leaved forests was carried out in route and stationary studies on sample areas of 100 m². The structural diversity of the communities was estimated by the ratio of ecologic-coenotic groups of species in the composition of the vegetation cover. The classification of communities was carried out according to the dominant principle, taking into account ecological and coenotic groups (ECG), as well as in accordance with the principles of floral classification. All descriptions were processed according to the ecological scales of D.N. Tsyganov. Ordination of geobotanical sites was performed by indirect gradient analysis. *Results.* Modern broad-leaved forests in the landscapes of erosion-denudation plains are not widespread and account for about 20 % of the total forest area of the area. Five groups of associations have been identified: *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br_Nm), *Querceta nemoro-pine-herbosa* (Q-Nm_Pn), *Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa* (Q-Nm_Md-St), *Querceta nemoro-nitro-herbosa* (Q-Nm_Nt). It is noted that the selected classification units are associated with the types of terrain and terrain elements, and the peculiarities of their ecology are noted. The growth of rare species in the area is noted. According to the ecologic-floristic classification, broad-leaved forests are represented by 2 classes, 3 orders, 4 unions and 5 associations. *Conclusions.* The formation of broad-leaved forests of the upper plateau of the Volga Uplands to a large extent and for a long period of time took place under the influence of economic activity. The overwhelming majority of communities are secondary, coppice. Forests dominated by *Quercus robur* of seed origin occupy very small areas and have survived in areas where felling is difficult. The species composition of communities and their structure, on the one hand, are directly or indirectly related to human activities, and on the other, are determined by the peculiarities of the lithogenic base of the upper plateau of the Volga Upland. The classification of broad-leaved forests using the ecologic-coenotic approach makes it possible to assess their successional state.

Keywords: upper plateau of the Volga upland, landscapes of erosion-denudation plains, ecologic-coenotic groups, vegetation classification, broad-leaved forests

For citation: Leonova N.A. Broad-leaved forests of the upper plateau of the Volga upland. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;2:98–125. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-2-9

Введение

В пределах Пензенской области верхнее плато Приволжской возвышенности занимает восточную часть области и имеет наибольшие высоты (280–320 м).

Особенности литогенной основы верхнего плато Приволжской возвышенности (большая амплитуда высот, легкопроницаемые породы палеогена, глубокое залегание грунтовых вод, широкое распространение лессовидных и солифлюкционных четвертичных отложений) способствуют тому, что основными процессами ландшафтоформирования являются эрозионные, суффозионные и реже солифлюкционные. Пересеченный рельеф создает многообразие экологических условий (крутизна и экспозиция склонов, распределение рыхлых делювиальных наносов, выхода на поверхность водоносных горизонтов) [1]. Северная часть верхнего плато (правобережье Суры) имеет расчлененный рельеф, рыхлые почвогрунты и положительный баланс влаги, южная часть (левобережье Суры) сложена преимущественно суглинистыми четвертичными отложениями, имеет отрицательный баланс влаги. Согласно ботанико-географическому районированию правобережье Суры принадлежит Засурскому, левобережье – Кададо-Узинскому флористическим районам, с преобладанием сосновых, сосново-широколиственных и широколиственных лесов [2].

В пределах верхнего плато Приволжской возвышенности все ландшафты объединены в группу эрозионно-денудационных возвышенных равнин (ЭДР) [3]. Анализ территориальной организации ландшафтов позволяет сделать вывод о вертикальной ярусности геосистем. Первый высотный ярус прослеживается на высоте 290–320 м – это останцово-водораздельный и плакорный тип местности слабоволнистых поверхностей верхнего плато Приволжской возвышенности, сложенных маломощными элювиально-делювиальными образованиями палеогеновых песков и песчаников со светло-серыми и серыми лесными песчаными почвами (1-й тип местности). Вторая высотная ступень прослеживается на пологом приводораздельном склоне на высоте 240–290 м – плакорный и приречный (склоновый) тип местности склонов верхнего плато Приволжской возвышенности, сложенных делювиальными пылевато-песчаными и песчаными отложениями, подстилаемых палеогеновыми песчаниками, опоками, диатомитами со светло-серыми и серыми лесными песчаными почвами (2-й тип местности); останцово-водораздельный, междуречный дренированный и склоновый тип местности водораздельных массиво-осевой части Приволжской возвышенности, сложенных маломощным элювием терригенных (песчаники) пород палеогенового возраста со светло-серыми и серыми лесными щебнистыми почвами (3-й тип местности); плакорный тип местности пониженных приводораздельных пространств с западинными формами рельефа, сложенных суглинистым элювием кремнисто-карбонатных (опоки, мергели) и терригенных пород палеогенового и мелового возраста с серыми лесными и черноземными почвами (4-й тип местности). Третья высотная ступень располагается на нижней части коренного склона с глубоким эрозионным расчленением, мощными делювиальными и овражно-балочными отложениями на высотах 190–250 м – склоновый тип местности придолинных участков склонов, сложенных делювиальными и

лессовидными суглинками с оподзоленными, выщелоченными и луговыми черноземами (5-й тип местности) и плакорный и склоновый тип местности склонов водоразделов и придолинных склонов, сложенных делювиальными и лессовидными отложениями (суглинки с прослоями песка, щебня) с выщелоченными черноземами (6-й тип местности) [3–4].

Методы исследований

Сбор материала осуществлялся на пробных площадях (ПП) размером 100 (10 × 10) м². Всего было сделано 1248 описаний.

Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову [5].

Классификация растительности осуществлялась по доминантному принципу с учетом ценоотических групп видов. Группы ассоциаций выделяли по преобладанию в составе травяно-кустарничкового яруса восьми ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), олиготрофная (Og), боровая (Pn), степная (St), лугово-опушечная (Md), водно-болотная (Wt).

Для оценки основных экологических параметров полученные описания были обработаны по экологическим шкалам Д. Н. Цыганова [6].

Ординацию геоботанических площадок проводили методом непрямого градиентного анализа – анализа соответствий с удаленным трендом (Detrended Correspondence Analysis (DCA) [7].

Результаты и обсуждение

Современные широколиственные леса в ландшафтах эрозионно-денудационных равнин не имеют широкого распространения и составляют около 20 % от общей площади лесов района исследования. Преобладают в ландшафтах ЭДР сосновые леса, на их долю приходится свыше 40 % лесопокрытой площади [8–9]. Лесные массивы с доминированием в древостое *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* объединены в группу формаций широколиственных лесов – *Querceta* (Q) и встречаются во всех типах местности, кроме 1-го.

Данных о состоянии широколиственных лесов этих территорий в прошлом веке очень мало. И. И. Спрыгин [10] по юго-восточной части Пензенской губернии отмечает, что дуб не является породой доминирующей даже на хорошо сохранившихся выровненных территориях. Значительную роль здесь играет липа. В. Смирнов [11], исследуя растительность правобережья р. Суры, отмечал, что значительные площади здесь заняты «сплошными сосновыми насаждениями», которые чередуются с небольшими участками лиственного леса.

В современном растительном покрове в группе формаций широколиственных лесов выделены следующие группы ассоциаций (табл. 1): широколиственные леса неморальные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), широколиственные леса бореально-неморальные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br_Nm), широколиственные леса неморально-боровые – *Querceta nemoro-pine-herbosa* (Q-Nm_Pn), широколиственные леса неморально-лугово-степные – *Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa* (Q-Nm_Md-St), широколиственные леса неморально-нитрофитные – *Querceta nemoro-nitro-herbosa* (Q-Nm_Nt).

Таблица 1

Видовое разнообразие и высококонстантные виды групп ассоциаций широколиственных лесов

Группа ассоциаций	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> Q-Nm	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br_Nim)	<i>Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa</i> (Q-Nm_Md_St)
Число III	674	50	296
Число видов: общее / в ярусе С	216 / 206	60 / 57	198 / 193
деревья	15	9	12
кустарники	9	3	13
травы	191	48	173
мхи и лишайники	1	–	–
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	13,7 ± 0,5 / 9,1 ± 0,9	14,1 ± 0,6 / 11,5 ± 0,6	15,3 ± 0,4 / 12,9 ± 0,4
ЭЦ*			
AdCult			
Br	1,1 ± 0,1	2,3 ± 0,3	0,9 ± 0,1
Md	2,2 ± 0,3	2,0 ± 1,2	4,3 ± 0,2
Nm	10,7 ± 0,5	5,3 ± 0,6	4,5 ± 0,2
Nt	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	1,0 ± 0,3
Olg	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,05 ± 0,01
Pn	0,4 ± 0,1	0,5 ± 0,3	2,2 ± 0,1
St	0,6 ± 0,1	0,8 ± 0,4	3,3 ± 0,1
Wt	0,03 ± 0,01	0,03 ± 0,01	0,1 ± 0,001
Высококонстантные виды**:	<i>Quercus robur</i> <i>Tilia cordata</i> <i>Acer platanoides</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Aegopodium podagraria</i> <i>Stellaria holostea</i> <i>Convallaria majalis</i> <i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Brachypodium pinnatum</i> <i>Convallaria majalis</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Calamagrostis arundinacea</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Bromopsis riparia</i> <i>Stachys officinalis</i> <i>Poa angustifolia</i> <i>Polygonum corymbosum</i> <i>Fragaria vesca</i> <i>Euonymus verrucosa</i> <i>Geranium sanguineum</i>

Окончание табл. 1

Группа ассоциаций	<i>Querceta nemoro-nitro-herbosa</i> (Q-Nm_Nt)	<i>Querceta nemoro-pine-herbosa</i> (Q-Nm_Pn)
Число ПП	100	142
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	95 / 88 13 9 73 –	97 / 91 10 3 84 –
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	12,4 ± 0,4 / 9,4 ± 0,4	16,6 ± 0,4 / 14,1 ± 0,4
ЭЦГ*	а б а	б а б
AdCult		
Br	1,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1 1,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1 1,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1
Md	1,6 ± 0,1 1,6 ± 0,1 1,6 ± 0,1	1,6 ± 0,1 1,6 ± 0,1 1,6 ± 0,1
Nm	5,2 ± 0,5 4,6 ± 0,2 5,2 ± 0,5	4,6 ± 0,2 5,2 ± 0,5 4,6 ± 0,2
Nt	4,4 ± 0,3 2,8 ± 0,1 4,4 ± 0,3	2,8 ± 0,1 4,4 ± 0,3 2,8 ± 0,1
Olg	0,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1 0,1 ± 0,1
Pn	0,01 ± 0,01 0,01 ± 0,01 0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01 0,01 ± 0,01 0,01 ± 0,01
St		
Wt	0,2 ± 0,01 0,2 ± 0,01 0,2 ± 0,01	0,2 ± 0,01 0,2 ± 0,01 0,2 ± 0,01
Высококонстантные виды**:	<i>Quercus robur</i> <i>Fagus avium</i> <i>Ulmus glabra</i> <i>Urtica dioica</i> <i>Glechoma hederacea</i>	<i>Quercus robur</i> <i>Brachypodium pinnatum</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> <i>Euphyas verrucosa</i> <i>Poa angustifolia</i>

Примечание. а – среднее число видов на ПП во всех ярусах; б – среднее число видов на ПП в ярусе С; в – доля видов в ярусе С с учетом обилия в среднем по ПП; * полужирным шрифтом выделены преобладающие ЭЦГ с учетом обилия видов; ** – константность видов рассчитана без учета ярусов.

Разнообразие лесов определяется, с одной стороны, условиями среды, с другой – прямо или косвенно связано с деятельностью человека. Существенная трансформация лесов этой группы ассоциаций связана с интенсивной хозяйственной деятельностью: рубками разной степени интенсивности и выпасом [12–13]. Преобладающее большинство сообществ являются вторичными, порослевыми. На модельной территории леса с доминированием *Quercus robur* семенного происхождения занимают очень незначительные площади и сохранились на территориях, где затруднена рубка.

В травяном покрове всех выделенных групп ассоциаций значительное участие как по числу видов, так и по обилию принадлежит видам неморальной ЭЦГ (см. табл. 1). Моховой покров отсутствует.

Результат ординации 1248 геоботанических описаний широколиственных лесов в первых трех осях ДСА представлен на рис. 1. Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей имеет достаточно высокое значение – 84,9 %. С первой осью ДСА высоко коррелируют обеспеченность почвы азотом ($r = 0,49$), трофность почвы ($r = - 0,48$), кислотность почвы ($r = - 0,43$); со второй – наиболее сильная корреляция с освещенностью – ($r = 0,54$). Для третьей оси ДСА коэффициент детерминации равен 5 %, наиболее сильная корреляция с трофностью почвы ($r = 0,32$).

Согласно доминантной классификации широколиственные леса ЭДР можно объединить в три группы: *Querceta herbosa* – дубовые леса травяные, *Querceta substepposa* – дубовые леса остепненные и *Querceta composita* – дубовые леса сложные.

Исходя из эколого-флористической классификации широколиственные леса ЭДР предварительно отнесены нами к:

Класс *Querc-Fagetea* Br.-Bl. et Vlieg. in Vlieg 1937

Порядок *Quercetalia pubescenti-petraeae* Klika 1933

Союз *Aceri tatarici-Quercion* Zolyomi 1957

Ассоциация *Lathyro nigri-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Союз *Lathyro-Quercion roboris* Solomeshch et al. 1989

Асс. *Calamagrostio epigei-Quercetum roboris* Gorczakovskij ex Solomeshch et al. 1989

Асс. *Brachypodio pinnati-Quercetum roboris* Grigorjev in Solomeshch et al. 1989

Субасс. *B.p.-Q.r. cerasetosum fruticosae* Solomeshch et al. 1989

Порядок *Fagetalia sylvatica* Pawłowski et al. 1928

Союз *Quercus roboris-Tilion cordatae* Solomeshch et Laivinsh ex Bulokhov et Solomeshch 2003

Ассоциация *Mercurialo perennis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Базальное сообщество *Acer platanoides – Tilia cordata* [*Fagetalia sylvatica*]

Класс *Alno glutinosae-Populetea albae* P. Fukarek et Fabijanić 1968

Порядок *Alno-Fraxinetalia excelsioris* Passarge 1968

Союз *Fraxino-Quercion roboris* Passarge 1968

Асс. *Filipendulo ulmariae-Quercetum roboris* Polozov et Solomeshch in Semenishchenkov 2015

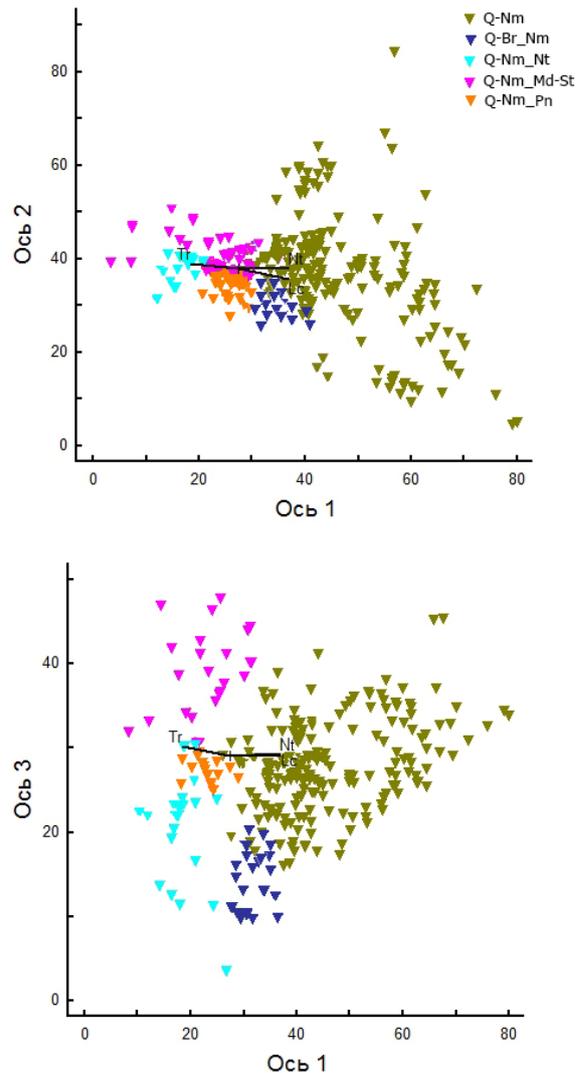


Рис. 1. Положение геоботанических описаний широколиственных лесов в первых трех осях DCA вместе с векторами экологических факторов. Группы ассоциаций: Q-Nm – широколиственные леса неморальные, Q-Br_Nm – широколиственные леса бореально-неморальные, Q-Nm_Nt – широколиственные леса неморально-нитрофитные, Q-Nm_Md-St – широколиственные леса неморально-лугово-степные, Q-Nm_Pn – неморально-боровые

Широколиственные леса неморальные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm)

Растительные сообщества, относящиеся к этой группе ассоциаций, в настоящее время являются самыми распространенными в ландшафтах ЭДР среди всех широколиственных лесов, представлены наиболее многочисленной группой описаний (см. табл. 1) и встречаются во всех типах местности, кроме 1-го.

По экологическим характеристикам они имеют средние показатели по увлажнению и кислотности почвы, достаточно широкий диапазон по богатству почвы азотом и обобщенному солевому режиму, это наиболее затененные сообщества (рис. 1).

В древесном ярусе неморальных широколиственных лесов помимо *Quercus robur* часто встречаются *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*. Часто древостой 2-ярусный. Участие в нем *Fraxinus excelsior* отмечается только на севере Засурского (в правобережье р. Инза) и юге Кададо-Узинского ботанико-географических районов.

Степень развития подлеска зависит от характера хозяйственной деятельности. В сообществах с интенсивным выпасом он отсутствует – формируются леса «паркового» типа. После рубок в сообществах часто наблюдается развитие плотного полога. Видовой состав доминантов подлеска различен в разных ботанико-географических районах: в Засурском – он образован *Corylus avellana* иногда с невысоким участием других неморальных кустарников (*Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*), а также подроста *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Betula pendula*, *Ulmus glabra*, в Кададо-Узинском – существенную роль в сложении полога играют *Acer tataricum*, *Euonymus verrucosa*, *Cerasus fruticosa*, *Prunus spinosa* и *Rhamnus cathartica*.

Сложный древостой, плотный подлесок и подрост создают сильное затенение напочвенного покрова, в котором преобладают теневыносливые неморальные виды (см. табл. 1). Абсолютными доминантами и индикаторами этой группы являются *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, образующие соответствующие ассоциации. С высоким постоянством в ассоциациях встречаются *Convallaria majalis*, *Brachypodium pinnatum* (класс константности 4). Индикаторами этой группы ассоциаций являются *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa* и *Stellaria holostea*.

Растительные сообщества, относящиеся к этой группе ассоциаций, представлены следующими ассоциациями: широколиственные леса с доминированием в травяном ярусе *Carex pilosa*, широколиственные леса с доминированием *Stellaria holostea*, широколиственные леса с доминированием *Convallaria majalis*, широколиственные леса с доминированием *Aegopodium podagraria*, широколиственные леса с доминированием *Brachypodium pinnatum* и широколиственные леса разнотравные (табл. 2).

Таблица 2

Сравнительная характеристика ассоциаций
неморальных широколиственных лесов

Ассоциации	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	
	с доминированием <i>Carex pilosa</i>	
	<i>Quercetum coryloso-caricosum pilosae</i>	<i>Quercetum caricosum pilosae</i>
Число ПП	125	56
Число видов:		
общее / в ярусе С	59 / 57	69 / 58
деревья	11	10
кустарники	6	6
травы	41	53
мхи и лишайники	1	
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	16,0 ± 0,4 / 12,2 ± 0,4	12,4 ± 0,5 / 9,6 ± 0,5

Продолжение табл. 2

Ср. покрытие яр. А, %	75	55
Ср. покрытие яр. В, %	45 (10–80)	25
Ср. покрытие яр. С, %	50	45
Ср. покрытие яр. D, %	<1	–
Состав древостоя I яруса	10Д; 6Д4Лп; 5Д5Лп; 9Д1Б; 6Ко4Д, ед. Б; 5Д5Ко; 6Лп4Д; 4Лп3Д 2Ко 1Ос, ед. Б	10Д, ед. Б,Ос 9Д1Б,Ос
Состав древостоя II яруса	10Лп; 10Ко	
Индикаторные виды	<i>Carex pilosa</i>	<i>Hieracium umbellatum</i> <i>Pyrethrum corymbosum</i>
Редкие виды	–	–
Ассоциации	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	
	с доминированием <i>Stellaria holostea</i>	с доминированием <i>Convallaria majalis</i>
	<i>Quercetum stellariosum</i>	<i>Quercetum convallariosum</i>
Число ПП	127	43
Число видов: общее / в ярусе С	66 / 59	53 / 51
деревья	11	7
кустарники	6	4
травы	49	42
мхи и лишайники	1	
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	10,6 ± 0,4 / 7,7 ± 0,4	11,7 ± 0,6 / 9,2 ± 0,6
Ср. покрытие яр. А, %	50 (80)	70
Ср. покрытие яр. В, %	50	50
Ср. покрытие яр. С, %	40	40
Ср. покрытие яр. D, %	–	–
Состав древостоя I яруса	10Д; 10Д, ед. Б; 6Д4Лп, ед. Б,Ос	10Д; 9Д1Б,Ос
Состав древостоя II яруса		10Лп, ед. Ко
Индикаторные виды	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Convallaria majalis</i>
Редкие виды	–	–
Ассоциации	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	
	с доминированием <i>Aegopodium podagraria</i>	
	<i>Tilieto-Quercetum coryloso-aegopodiosum, Acereto-Tilietum coryloso-aegopodiosum, Aceretum coryloso-aegopodiosum</i>	<i>Quercetum aegopodiosum</i>
Число ПП	51	19
Число видов: общее / в ярусе С	44 / 43	69 / 66

Продолжение табл. 2

деревья	11	10
кустарники	4	4
травы	29	56
мхи и лишайники	–	
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	11,6 ± 0,6 / 8,2 ± 0,6	12,4 ± 0,5 / 10,3 ± 1,2
Ср. покрытие яр. А, %	70	60
Ср. покрытие яр. В, %	50	50
Ср. покрытие яр. С, %	50	40
Ср. покрытие яр. D, %	–	–
Состав древостоя I яруса	6Д4Лп; ед. Ос; 6Д4Лп, ед. В; 6Д4Лп, ед. Я; 6Лп4Ко, ед. В; 7Ко3Лп, ед. В	10Д, ед. С; 10Д, ед. Б; 10Д, ед. Ко
Состав древостоя II яруса	10Лп; 10Ко	
Индикаторные виды	<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Galium boreale</i>
Редкие виды	–	<i>Potentilla alba</i>
Ассоциации	<i>Querceta nemoro-herbosa</i> (Q-Nm)	
	с доминированием <i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Quercetum herbosum</i>
	<i>Quercetum brachypodiosum</i>	
Число ИП	145	71
Число видов: общее / в ярусе С	139 / 136	118 / 117
деревья	7	10
кустарники	8	6
травы	124	53
мхи и лишайники	–	
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	18,4 ± 0,4 / 16,6 ± 0,4	14,5 ± 0,6 / 11,7 ± 0,6
Ср. покрытие яр. А, %	55	65
Ср. покрытие яр. В, %	15	55
Ср. покрытие яр. С, %	45	15
Ср. покрытие яр. D, %	–	–
Состав древостоя I яруса	10Д; 10Д, ед. Б, Ос; 8Д2Лп	10Д; 10Д, ед. Б, Ос 8Д1Лп1Ко
Состав древостоя II яруса	–	–
Индикаторные виды	<i>Bromopsis riparia</i> <i>Calamagrostis epigeios</i> <i>Campanula bononiensis</i>	<i>Mercurialis perennis</i>

Окончание табл. 2

Редкие виды	<i>Potentilla alba</i>	<i>Adenophora lilifolia</i> <i>Botrychium lunaria</i> <i>Gymnocarpium dryopteris</i> <i>Iris aphylla</i> <i>Lilium martagon</i> <i>Potentilla alba</i> <i>Stipa pennata</i>
-------------	------------------------	---

Примечание. Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, Ос – *Populus tremula*, Б – *Betula pendula*, Ко – *Acer platanoides*, В – *Ulmus glabra*.

Выделенные ассоциации хорошо разделяются в двух первых осях DCA (рис. 2). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей равен 59,8 %. С первой осью более всего коррелируют переменность увлажнения ($r = -0,71$), кислотность почвы ($r = -0,66$), освещенность ($r = 0,58$), со второй – богатство почвы азотом ($r = -0,56$), влажность почвы ($r = -0,55$). Для третьей оси коэффициент детерминации равен 2,4 %, наибольшая корреляция отмечена с фактором влажности почвы ($r = 0,47$), корреляция с другими экологическими факторами слабые (r меньше 0,4).

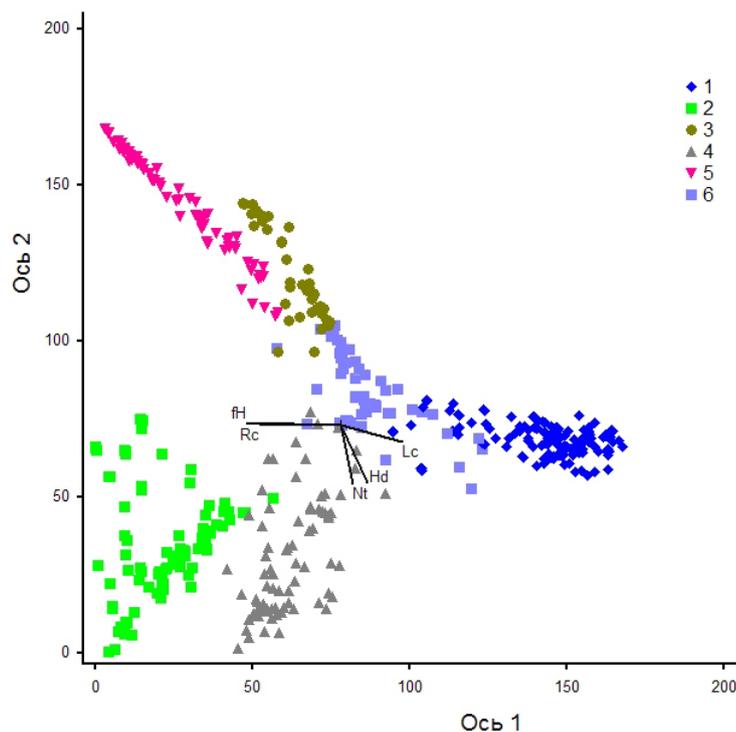


Рис. 2. Положение геоботанических описаний неморальных широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов. Ассоциации: 1 – с доминированием *Carex pilosa*; 2 – с доминированием *Stellaria holostea*; 3 – с доминированием *Convallaria majalis*; 4 – с доминированием *Aegopodium podagraria*; 5 – с доминированием *Brachypodium pinnatum*; 6 – разнотравные

Асс. с доминированием *Aegopodium podagraria* наибольшее распространение имеет на делювиальных пылевато-песчаных и песчаных отложениях (2-й тип местности), где занимает значительные площади по выровненным поверхностям. После сплошных рубок в древесном ярусе помимо *Quercus robur* принимают большее или меньшее участие другие широколиственные виды: *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*, *Ulmus glabra*, реже *Fraxinus excelsior* (асс. *Tilieto-Quercetum coryloso-aegopodiosum*). Выборочные рубки *Quercus robur*, характерные для этих территорий, приводят к доминированию в древостое *Tilia cordata*, *Acer platanoides* и формированию сообществ асс. *Acereto-Tilietum coryloso-aegopodiosum*, *Aceretum coryloso-aegopodiosum*. Значительно реже сообщества с доминируемым *Aegopodium podagraria* встречаются на маломощных элювиальных палеогеновых породах (3-й тип местности), как правило, по слабопологим склонам северной экспозиции (асс. *Quercetum aegopodiosum*). В подлеске сообществ участие *Corylus avellana* резко сокращается, в этих условиях его формируют *Acer tataricum* и *Euonymus verrucosa*, а также *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, *Padus avium*, подрост *Acer platanoides* и *Populus tremula*. Сообщества ассоциации с доминированием *Aegopodium podagraria* приурочены к наиболее богатым азотом и бедным по обобщенному солевому режиму почв местообитаниям, слабопеременного увлажнения (см. рис. 2).

Асс. с доминированием *Brachypodium pinnatum* (*Quercetum brachypodiosum*) имеет широкое распространение в ландшафтах ЭДР, встречаются во всех типах местности, кроме 1-го. Это самая распространенная ассоциация среди всех неморальных широколиственных лесов в правобережье р. Суры (Кададо-Узинский ботанико-географический район). Сообщества ассоциации наиболее часто встречаются на возвышенных выровненных водоразделах и склонах водоразделов, с достаточно глубоким расположением грунтовых вод. Это самые сухие и светлые леса слабопеременного увлажнения (см. рис. 2). В травяном покрове помимо неморальных видов в его сложении высоко участие видов степной и луговой ЭЦГ. С высоким постоянством и при небольшом обилии встречаются *Geranium sanguineum*, *Poa angustifolia*, *Pyrethrum corymbosum*, *Stachys officinalis*, *Trifolium alpestre* (класс константности 4). Для сообществ ассоциации характерно максимальное среди всех неморальных широколиственных лесов видовое разнообразие (см. табл. 2).

Асс. *Quercetum herbosum* объединяет наиболее антропогенно трансформированные сообщества, как правило, после рубок разной степени интенсивности и повторности. Сообщества ассоциации не имеют строгой приуроченности к элементам рельефа. По экологическим характеристикам они близки лесам с доминированием *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*, производными от которых они, очевидно, и являются. Разреженность травостоя способствует внедрению в сообщества ассоциации луговых и степных видов, в том числе и редких видов [14]: *Botrychium lunaria*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Iris aphylla*, *Lilium martagon*, *Potentilla alba*, *Stipa pennata*.

Широколиственные леса бореально-неморальные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br_Nm)

Растительные сообщества, относящиеся к этой группе ассоциаций (см. табл. 1), не имеют широкого распространения в ландшафтах ЭДР,

встречаются спорадически на водораздельных массивах осевой части Приволжской возвышенности, сложенных маломощным элювием терригенных (песчаники) пород палеогенового возраста (3-й тип местности) и по пологим склонам водоразделов второго порядка, сложенных делювиальными и лессовидными отложениями (6-й тип местности). Очень редко небольшими по площади участками они встречаются в пределах 2-го типа местности в левобережье р. Суры.

По экологическим характеристикам отмеченная группа ассоциаций характеризуется средними показателями обобщенного солевого режима и кислотности почвы, имеет довольно высокое и относительно устойчивое увлажнение, достаточно слабо обеспечена азотом (см. рис. 1).

В древесном ярусе бореально-неморальных широколиственных лесов помимо *Quercus robur* изредка встречаются *Betula pendula* или *Populus tremula*.

Подлесок этих лесов образован неморальными и лугово-степными видами: *Euonymus verrucosa*, *Cerasus fruticosa*, *Acer tataricum* (кустовидная форма), реже *Corylus avellana*. Характерен подрост деревьев: *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, изредка *Quercus robur*.

В травяном покрове около половины проективного покрытия приходится на долю неморальных видов, более трети составляют бореальные элементы (см. табл. 1). Характерно участие лугово-степных видов. Сообщества этой группы ассоциаций имеют самое низкое флористическое богатство среди всех широколиственных лесов ЭДР, при этом видовая насыщенность имеет сходные с ними показатели. Индикаторами бореально-неморальной группы являются *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis* и *Geranium sylvaticum*.

Группу бореально-неморальных широколиственных лесов образуют ассоциации: *Quercetum convallarioso-calamagrostidosum arundinacii* и *Quercetum rubosum saxatili* (табл. 3), которые хорошо разделяются в двух первых осях DCA (рис. 3). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей равен 61,1 %. С первой осью более всего коррелирует трофность почвы ($r = 0,74$), со второй – освещенность ($r = -0,52$) и трофность почвы ($r = 0,43$). Для третьей оси коэффициент детерминации равен 6,1 %, наибольшая корреляция отмечена с фактором кислотности почвы ($r = 0,77$) и влажности почвы ($r = -0,62$).

Асс. *Quercetum convallarioso-calamagrostidosum arundinacii* отмечена по верхним частям склонов восточной и слабо пологим склонам северной экспозиции в пределах 3-го и 6-го типов местности. Сообщества ассоциации занимают наиболее бедные по обобщенному солевому режиму местообитания (см. рис. 3). В достаточно разреженном травяном ярусе отмечен редкий вид – *Iris aphylla*.

Асс. *Quercetum rubosum saxatili* достаточно редко встречается в ландшафтах ЭДР: отмечена на выровненных водораздельных поверхностях 2-го и 3-го типов местности. Сообщества ассоциации приурочены к более богатым по обобщенному солевому режиму почвы местообитаниям, чем фитоценозы с доминированием *Calamagrostis arundinacea* (см. рис. 3).

Сравнительная характеристика ассоциаций
бореально-неморальных широколиственных лесов

Ассоциации	<i>Querceta boreo-nemoro-herbosa</i> (Q-Br_Nm)	
	<i>Quercetum calamagrostidosum arundinacii</i>	<i>Quercetum rubosum saxatili</i>
Число ПП	36	14
Число видов:		
общее / в ярусе С	46 / 44	29 / 25
деревья	4	9
кустарники	2	3
травы	40	17
мхи и лишайники		
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	15,3 ± 0,7 / 12,9 ± 0,7	10,8 ± 0,6 / 7,9 ± 0,7
Ср. покрытие яр. А, %	70	65
Ср. покрытие яр. В, %	30	35
Ср. покрытие яр. С, %	40	20
Ср. покрытие яр. D, %		
Состав древостоя I яруса	10Д 8Д2Ос	10Д 9Д1Б
Состав древостоя II яруса		
Индикаторные виды	<i>Calamagrostis arundinacea</i> <i>Convallaria majalis</i> <i>Pyrethrum corymbosum</i> <i>Stachys officinalis</i>	<i>Rubus saxatilis</i>
Редкие виды	<i>Iris aphylla</i>	–

Примечание. Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Ос – *Populus tremula*, Б – *Betula pendula*.

Широколиственные леса неморально-боровые –
Querceta nemoro-pine-herbosa (Q-Nm_Pn)

Растительные сообщества, относящиеся к этой группе ассоциаций, в настоящее время встречаются достаточно часто в правобережье р. Суры (в Кададо-Узинском ботанико-географическом районе) по водораздельным поверхностям и приречным склонам сложенным маломощным элювием в пределах 3-го типа местности и по пологим склонам водоразделов второго порядка, сложенных делювиальными и лессовидными отложениями в пределах 6-го типа местности. Сообщества неморально-боровых широколиственных лесов характеризуются средними балловыми значениями по всем экологическим факторам (см. рис. 1).

Древесный ярус образован *Quercus robur* пониженной жизненности, изредка встречаются *Betula pendula* или *Populus tremula*. Сомкнутость древостоя 0,4–0,6.

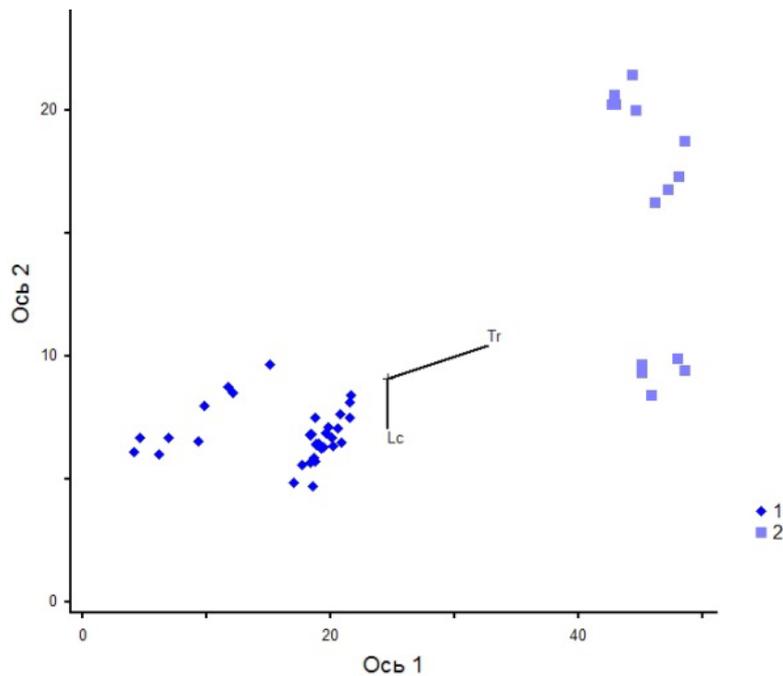


Рис. 3. Положение геоботанических описаний бореально-неморальных широколиственных лесов в первых двух осях ДСА вместе с векторами экологических факторов.

Ассоциации: 1 – *Quercetum convallarioso-calamagrostidosum arundinacii*;
2 – *Quercetum rubosum saxatili*

Подлесок разной степени сформированности. В сообществах, формирующихся после пожаров, выпаса, – сильно разреженный или отсутствует совсем. Подлесок средней плотности (сокнутость 0,3–0,6) образован *Euonymus verrucosa* и *Acer tataricum* с участием *Rhamnus cathartica*. По пологим северным склонам подлесок образует интенсивный подрост *Populus tremula* (сокнутость 0,8–0,9).

В травяном ярусе (ОПП 40–80 %) высоко участие борových и неморальных видов (см. табл. 1), существенную роль в сложении травостоя играют луговые и степные виды. Индикатором этой группы ассоциаций является *Calamagrostis epigeios*. С высоким постоянством встречаются *Brachypodium pinnatum* (класс константности 5), *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia* (класс константности 4). Иногда существенную роль в травостое играет *Pteridium aquilinum*.

Группу неморально-боровых широколиственных лесов образуют две ассоциации: *Quercetum calamagrostidosum epigeios* и *Quercetum pteridosum* (табл. 4). Результат ординации 142 геоботанических описаний неморально-боровых широколиственных лесов в двух первых осях ДСА представлен на рис. 4. Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей равен 82,3 %. С первой осью более всего коррелируют влажность почвы ($r = 0,96$), трофность почвы ($r = -0,93$), кислотность почвы ($r = -0,93$), богатство почвы азотом ($r = -0,84$), переменность увлажнения ($r = -0,78$), со второй – кислотность почвы ($r = -0,57$). Для третьей оси коэффициент

детерминации равен 8,3 %, корреляции со всеми экологическими факторами слабые (r меньше 0,3).

Таблица 4

Сравнительная характеристика ассоциаций
неморально-боровых широколиственных лесов

Ассоциации	<i>Quercetum calamagrostidosum epigeios</i>	<i>Quercetum pteridosum</i>
Число ПП	97	45
Число видов:		
общее / в ярусе С	81 / 78	45 / 38
деревья	6	8
кустарники	3	3
травы	72	34
мхи и лишайники		
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	18,7 ± 0,4 / 16,5 ± 0,4	12,2 ± 0,5 / 9,0 ± 0,5
Ср. покрытие яр. А, %	45	55
Ср. покрытие яр. В, %	20	40
Ср. покрытие яр. С, %	45	70
Ср. покрытие яр. D, %	–	–
Состав древостоя I яруса	10Д; 10Д, ед. Б	10Д; 10Д, ед. Ос, Б
Состав древостоя II яруса		
Индикаторные виды	<i>Calamagrostis arundinacea</i> <i>Convallaria majalis</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
Редкие виды	<i>Adenophora liliifolia</i> <i>Allium flavescens</i> <i>Iris aphylla</i> <i>Potentilla alba</i>	–

Примечание. Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Ос – *Populus tremula*, Б – *Betula pendula*.

Асс. *Quercetum calamagrostidosum epigeios* встречается по водораздельным поверхностям и приречным склонам, сложенным маломощным элювием в пределах 3-го типа местности. Сообщества ассоциации приурочены к более сухим, богатым азотом и по обобщенному солевому режиму близким к нейтральным почвам (см. рис. 4).

В составе сообществ ассоциации отмечено произрастание редких видов *Adenophora liliifolia*, *Allium flavescens*, *Iris aphylla*, *Potentilla alba*.

Асс. *Quercetum pteridosum* не имеет широкого распространения в ландшафтах ЭДР, встречается по водораздельным поверхностям и приречным склонам в пределах 3-го типа местности и по пологим склонам водоразделов в пределах 6-го типа местности. Сообщества ассоциации приурочены к более увлажненным, бедным по обобщенному солевому режиму и азотом слабокислым почвам (см. рис. 4).

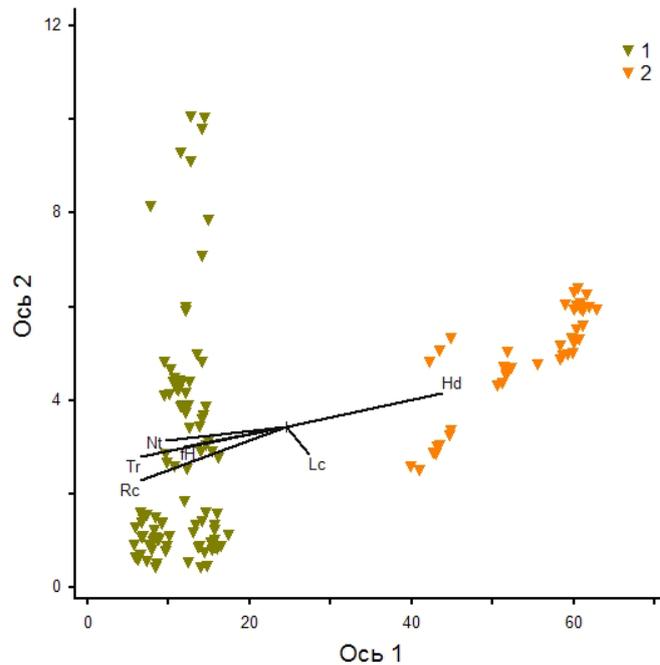


Рис. 4. Положение геоботанических описаний неморально-боровых широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов.

Ассоциации: 1 – *Quercetum calamagrostidosum epigeios*; 2 – *Quercetum pteridosum*

Широколиственные леса неморально-нитрофитные – *Querceta nemoro-nitro-herbosa* (Q-Nm_Nt)

Растительные сообщества, относящиеся к этой группе ассоциаций, приурочены к надпойменно-террасовым волнистым поверхностям ландшафтов долинных комплексов, а также в ландшафтах ЭДР встречаются по западным формам рельефа пониженных приводораздельных пространств, сложенных суглинистым элювием кремнисто-карбонатных (опоки, мергели), и терригенных пород палеогенового и мелового возраста (4-й тип местности). По экологическим характеристикам отмеченная группа ассоциаций имеет наиболее влажные, достаточно обеспеченные азотом почвы со средним уровнем кислотности и относительно устойчивым увлажнением (см. рис. 1).

Древесный ярус образован *Quercus robur* иногда с участием *Populus tremula*, реже *Alnus glutinosa* или *Betula pendula*, *Ulmus glabra* и *U. laevis*, изредка *Tilia cordata*.

Существенную роль в сложении подлеска играет *Padus avium*, которая в условиях поймы формирует кустовидную форму роста. Значительно реже встречается *Ribes nigrum*, а по возвышенным элементам – *Euonymus verrucosa* и подрост *Ulmus glabra*, *U. laevis*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata* и *Quercus robur*.

В травяном ярусе доминируют виды неморальной и нитрофильной ЭЦГ (см. табл. 1). С высоким постоянством встречаются *Urtica dioica* (класс константности 5), *Glechoma hederacea* (класс константности 4). Индикаторами этой группы ассоциаций являются отмеченные виды.

В группу неморально-нитрофитных широколиственных лесов входят четыре ассоциации (табл. 5): *Quercetum herbosum*, *Quercetum caricosum*, *Quercetum urticoso-filipendulosum*, *Quercetum herboso-urticosum*, которые достаточно хорошо разделяются в двух первых осях DCA (рис. 5). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей равен 52,8 %. С первой осью более всего коррелируют богатство почвы азотом ($r = -0,58$), переменность увлажнения ($r = -0,53$), трофность почвы ($r = 0,46$), со второй – переменность увлажнения ($r = -0,42$). Для третьей оси коэффициент детерминации равен 5,2 %, корреляции со всеми экологическими факторами слабые (r меньше 0,3).

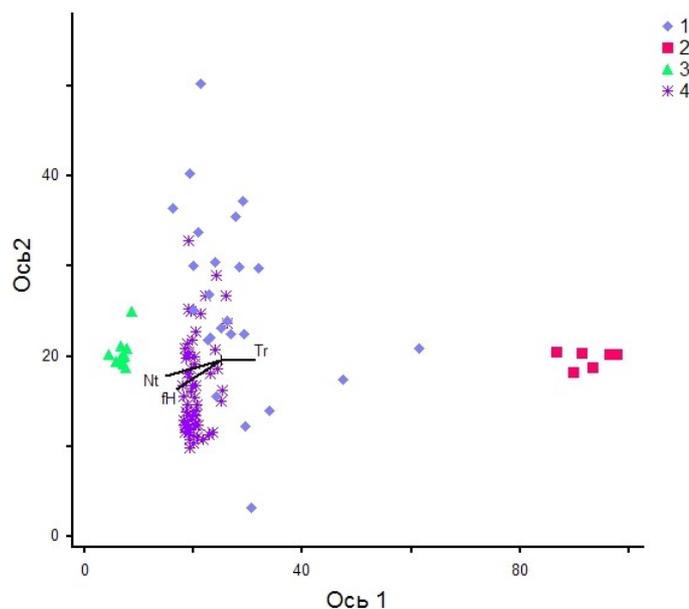


Рис. 5. Положение геоботанических описаний неморально-нитрофитных широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов.

Ассоциации: 1 – *Quercetum herbosum*; 2 – *Quercetum caricosum*; 3 – *Quercetum urticoso-filipendulosum*; 4 – *Quercetum herboso-urticosum*

Асс. *Quercetum herbosum* характерна для ландшафтов долинных комплексов и занимает наименее кислые местообитания с относительно устойчивым увлажнением, это самые затененные леса (рис. 5).

Асс. *Quercetum caricosum* редко встречается в ландшафтах ЭДР, отмечена в пределах 4-го типа местности по западным формам рельефа водораздельных пространств на суглинистом элювии. По экологическим характеристикам самые богатые по обобщенному солевому режиму почв леса с относительно устойчивым увлажнением (рис. 5). Для сообществ ассоциации характерно самое низкое видовое богатство среди всех широколиственных лесов ЭДР.

Асс. *Quercetum urticoso-filipendulosum* характерна для ландшафтов долинных комплексов и занимает наиболее увлажненные местообитания, со средними балловыми показателями по трофности почвы и богатству азотом (рис. 5).

Таблица 5

Сравнительная характеристика ассоциаций неморально-нигрофитных широколиственных лесов

Ассоциации	<i>Quercetum herbosum</i>	<i>Quercetum caricosum</i>	<i>Quercetum ulmicoso-ulmicosum</i>	<i>Quercetum herboso-articosum</i>
Число ПП	24	6	11	59
Число видов: общее / в ярусе С деревья кустарники травы мхи и лишайники	60 / 57 10 6 44	10 / 9 3 7	28 / 26 6 22	66 / 60 11 8 47
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	11,6 ± 0,8 / 9,1 ± 0,9	7,7 ± 0,3 / 6,5 ± 0,3	17,5 ± 1,0 / 15,2 ± 0,9	12,5 ± 0,5 / 8,7 ± 0,5
Ср. покрытие яр. А, %	60	50	65	60
Ср. покрытие яр. В, %	25	<1	30	30
Ср. покрытие яр. С, %	40	15	50	60
Ср. покрытие яр. D, %	–	–	–	–
Состав древостоя I яруса	10Д; 7Д2В1Ос; 8Д2Олч; 8Д2Лп	10Д	8Д2Ос; 7Д3В; 6Д3В1И	10Д; 8Д2В; 6Д2В2И; 9Д1Ос
Состав древостоя II яруса			10Ко	
Индикаторные виды	<i>Amorpha hybrida</i> <i>Festuca gigantea</i>	<i>Carex atherodes</i> <i>Carex nigra</i> <i>Humulus lupulus</i>	<i>Galium mollugo</i> <i>Prunella vulgaris</i> <i>Filipendula ulmaria</i>	<i>Aegopodium podagraria</i> <i>Stellaria holostea</i>
Редкие виды	–	–	–	–

Примечание. Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Лп – *Tilia cordata*, Ос – *Populus tremula*, Б – *Betula pendula*, Ко – *Acer platanoides*, В – *Ulmus glabra*, И – *Ulmus laevis*, Олч – *Alnus glutinosa*.

Асс. *Quercetum herboso-urticosum* представлена наибольшим числом описаний среди широколиственных лесов этой группы ассоциаций (см. табл. 5). Сообщества ассоциации встречаются в ландшафтах долинных комплексов и занимают наиболее бедные по обобщенному солевому режиму почв местообитания, достаточно обеспеченные азотом, слабопеременного увлажнения (см. рис. 5).

Широколиственные леса неморально-лугово-степные – *Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa* (Q-Nm_Md-St)

Растительные сообщества этой группы ассоциаций в ландшафтах ЭДР наибольшее распространение и разнообразие имеют в правобережье р. Суры в Кададо-Узинском ботанико-географическом районе. Они встречаются по водораздельным поверхностям с сильно пересеченным рельефом и склонам водораздельных массивов осевой части Приволжской возвышенности сложенным маломощным элювием терригенных (песчаники) пород палеогенового возраста (3-й тип местности), по плакорам и склонам водоразделов, придолинным участкам склонов, сложенных делювиальными и лессовидными отложениями (суглинки с прослоями песка, щебня) (5-й и 6-й типы местности), а также по водораздельным пространствам с западинными формами рельефа на суглинистом элювии (4-й тип местности).

В Засурском ботанико-географическом районе они не имеют широкого распространения, встречаются спорадически по плакорам и склонам верхнего плато Приволжской возвышенности, сложенным делювиальными пылевато-песчаными и песчаными четвертичными отложениями малой мощности, подстилаемыми палеогеновыми песчаниками, опоками, диатомитами (2-й тип местности).

Сообщества отмеченной группы среди всех групп ассоциаций широколиственных лесов занимают наиболее сухие и освещенные местообитания, слабопеременного увлажнения, в наименьшей степени обеспеченные азотом (см. рис. 1).

Формирование широколиственных лесов с высоким участием лугово-степных видов часто связано с хозяйственной деятельностью. Восстановление *Quercus robur* после рубок разной степени интенсивности в остепненных местообитаниях затруднено, что приводит к формированию особей вида пониженной жизненности и разреженным древостоям. Другим важным фактором, влияющим на становление сообществ этой группы, является выпас скота, особенно интенсивный в прошлом. Чрезмерный выпас препятствовал возобновлению особей *Quercus robur* и других деревьев, что привело к формированию разреженных сообществ «паркового типа». Часто сообщества этой группы ассоциаций располагаются при переходе от леса к открытым травяным участкам.

Древостой разреженный, 1-ярусный, образован *Quercus robur* (часто пониженной жизненности) с примесью *Betula pendula* и (или) *Populus tremula*, реже *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata* (сомкнутость 0,3–0,8).

Ярус подлеска или отсутствует, или образован лугово-степными и опушечными видами кустарников – *Cerasus fruticosa*, *Chamaecytisus ruthenicus*, *Prunus spinosa*, *Spiraea crenata*, *Rhamnus cathartica*, *Cotoneaster melanocarpus*

с участием *Acer tataricum*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa* и *Corylus avellana*.

В травяном покрове преобладают виды степной ЭЦГ, высоко участие луговых и неморальных видов (см. табл. 1). Характерно высокое видовое разнообразие.

Наиболее обычными доминантами травяного яруса являются *Poa angustifolia* и *Bromopsis riparia*. Индикаторами этой группы являются *Bromopsis riparia* и *Trifolium alpestre*.

Широколиственные леса неморально-лугово-степные образуют ассоциации: *Quercetum poeosum angustifoliae*, *Quercetum bromopsiosum ripariae*, *Quercetum herboso-bromopsiosum inermiae*, *Quercetum caricosum supinae*, *Quercetum poeoso angustifoliae-herbosum*, *Quercetum fruticoso-herbosum*, *Quercetum herbosum* (табл. 6). Выделенные ассоциации хорошо разделяются в двух первых осях DCA (рис. 6). Суммарный коэффициент детерминации для первой пары осей равен 55,7 %. С первой осью более всего коррелируют освещенность ($r = 0,49$), переменность увлажнения ($r = -0,42$), со второй – трофность почвы ($r = -0,64$), освещенность ($r = 0,63$), переменность увлажнения ($r = -0,45$). Для третьей оси коэффициент детерминации равен 5,9 %, наибольшая корреляция отмечена с фактором богатства почвы азотом ($r = 0,51$), корреляции с другими экологическими факторами слабые (r меньше 0,3).

Асс. *Quercetum poeosum angustifoliae* – одна из самых распространенных в ландшафтах ЭДР в правобережье р. Суры в Кададо-Узинском ботанико-географическом районе (см. рис. 6).

Сообщества ассоциации встречаются по выровненным водораздельным поверхностям осевой части Приволжской возвышенности (3-й тип местности) и по плакорам, пологим склонам водоразделов второго порядка (6-й тип местности). Значительно реже сообщества этой ассоциации встречаются по плакорам и слабопологим склонам верхнего плато 2-го типа местности. По экологическим характеристикам это самые богатые по обобщенному солевому режиму почв леса среди всех ассоциаций рассматриваемой группы с относительно устойчивым увлажнением (см. рис. 6).

Асс. *Quercetum bromopsiosum ripariae* не имеет широкого распространения в ландшафтах ЭДР и встречается на возвышенных водораздельных поверхностях в пределах 3-го типа местности. Сообщества ассоциации имеют средние балловые значения по всем факторам среды (см. рис. 6).

Асс. *Quercetum herboso-bromopsiosum inermis* встречается редко и представлена небольшим числом описаний (см. табл. 6). Сообщества ассоциации описаны преимущественно западной экспозиции в пределах 2-го и 3-го типов местности. По экологическим характеристикам это достаточно богатые по обобщенному солевому режиму почв и богатству азотом леса слабопеременного увлажнения (см. рис. 6).

Асс. *Quercetum caricosum supinae* встречается спорадически по крутым придолинным склонам южной экспозиции в пределах 6-го типа местности. Сообщества ассоциации занимают слабокислые/близкие к нейтральным, достаточно богатые по обобщенному солевому режиму почв местообитания, бедные азотом (см. рис. 6).

Таблица 6

Сравнительная характеристика ассоциаций неморально-лугово-степных широколиственных лесов

Ассоциации	<i>Quercetum roeosoangustifoliae</i>	<i>Quercetum bromposiosum ripariae</i>	<i>Quercetum herboso-bromposiosum inermis</i>	<i>Quercetum caricosum supinae</i>	<i>Quercetum roeosoangustifoliae-herbosum</i>	<i>Quercetum herbosum</i>	<i>Quercetum fruticoso-herbosum</i>
Число ИП	78	25	12	13	8	69	91
Число видов: общее / в ярусе С	90 / 86	35 / 32	56 / 53	34 / 32	41 / 36	142 / 138	100 / 93
деревья	8	4	7	3	5	1	8
кустарники	4	4	1	5	3	4	8
травы	78	27	48	26	33	13	84
мхи и лишайники					1		
Среднее число на 100 м ² / в ярусе С	16,5 ± 0,6 / 14,9 ± 0,6	11,5 ± 0,6 / 9,6 ± 0,6	17,8 ± 1,5 / 15,8 ± 1,5	19,4 ± 1,2 / 18,1 ± 1,3	23,1 ± 1,6 / 20,4 ± 1,6	16,5 ± 1,0 / 14,7 ± 1,0	11,9 ± 0,5 / 8,8 ± 0,5
Ср. покрытие яр. А, %	50	60	60	40	30	50	55
Ср. покрытие яр. В, %	10	50	<5	1	50	10	70
Ср. покрытие яр. С, %	45	40	25	30	45	15	<10
Ср. покрытие яр. D, %							-
Состав древостоя I яруса	10Д 8Д1ОелБ, ед. С 8Д2Ос	10Д	10Д, ед. С 9Д1В, ед. С	10Д	10Д, ед. Б, Ос	10Д, 10Д, ед. Б; 10Д, ед. С	10Д, 10Д, ед. Б; 10Д, ед. Ос, С
Состав древостоя II яруса							
Индикаторные виды	<i>Carex contigua</i>	<i>Bromopsis riparia</i> <i>Potentilla alba</i>	<i>Bromopsis inermis</i> <i>Amoria montana</i>	<i>Carex supina</i> <i>Berteroa incana</i> <i>Dracopis thymiflorum</i>	<i>Securigera varia</i> <i>Campanula patula</i> <i>Stachys recta</i>	<i>C. Cerasis</i> <i>fruticosa</i> <i>Aegopodium podagraria</i>	<i>c. Prunus spinosa</i> <i>Lathyrus palleseus</i>
Редкие виды	<i>Iris aphylla</i> <i>Potentilla alba</i> <i>Pulsatilla pratensis</i>	<i>Potentilla alba</i>	<i>Iris aphylla</i>	<i>Iris aphylla</i> <i>Spiraea crenata</i>	<i>Iris aphylla</i>	<i>Cotoneaster melanocarpus</i> <i>Galatella rossica</i> <i>Gentiana pneumonanthe</i> <i>Iris aphylla</i>	<i>Adenophora liliifolia</i> <i>Iris aphylla</i> <i>Potentilla alba</i> <i>Spiraea crenata</i>

Примечание. Виды деревьев: Д – *Quercus robur*, Ос – *Populus tremula*, Б – *Betula pendula*, С – *Pinus sylvestris*.

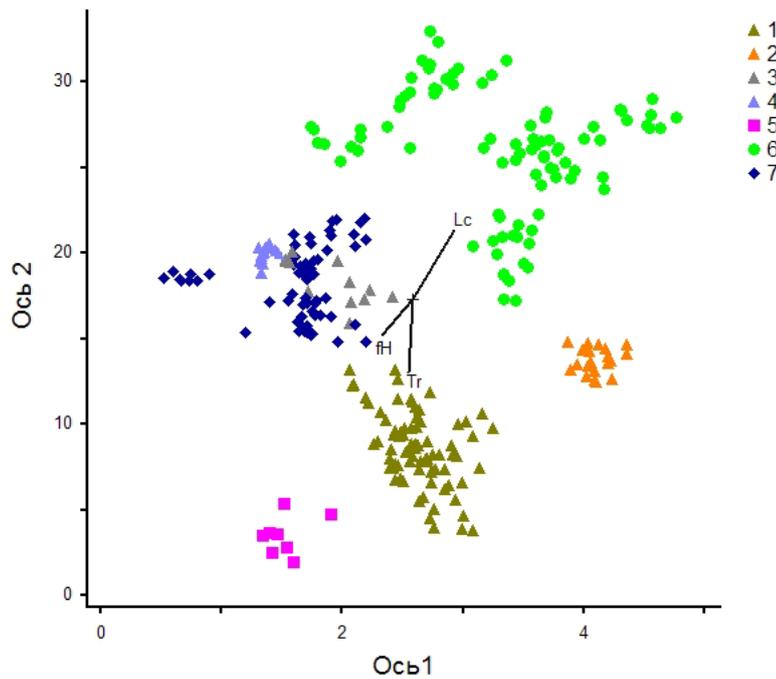


Рис. 6. Положение геоботанических описаний неморально-нитрофитных широколиственных лесов в первых двух осях DCA вместе с векторами экологических факторов.

Ассоциации: 1 – *Quercetum poeosum angustifoliae*; 2 – *Quercetum bromopsiosum ripariae*; 3 – *Quercetum bromopsiosum inermiae*; 4 – *Quercetum caricosum supinae*; 5 – *Quercetum poeoso angustifoliae-herbosum*; 6 – *Quercetum fruticoso-herbosum*; 7 – *Quercetum herbosum*

Асс. *Quercetum poeoso angustifoliae-herbosum* представлена небольшим числом описаний и не имеет широкого распространения в ландшафтах ЭДР. Сообщества ассоциации приурочены к плакорам в пределах 6-го типа местности. По экологическим характеристикам это одни из самых сухих и самых светлых лесов, формирующихся на самых бедных азотом почвах среди всех сообществ этой группы ассоциаций со средними значениями обобщенного солевого режима (см. рис. 6).

Асс. *Quercetum herbosum* встречается по крутым склонам южной экспозиции верхнего плато Приволжской возвышенности (2-й тип местности), слабопологим придолинным участкам склонов (5-й тип местности), пологие склоны водоразделов второго порядка (6-й тип местности). По экологическим характеристикам это светлые леса, со средними значениями по обобщенному солевому режиму и богатству почв азотом, увлажнению почв (см. рис. 6).

Сообщества ассоциации находятся на разных стадиях демутиаций после хозяйственной деятельности: выпаса скота, рубок.

В сообществах ассоциации наблюдается возобновление *Quercus robur*.

Сообщества асс. *Quercetum fruticoso-herbosum* являются одними из самых антропогенно нарушенных среди всех лесов рассматриваемой группы. Они формируются после рубок, часто вблизи населенных пунктов, при переходе от леса к открытым травяным участкам. Ассоциация встречается по

выровненным водораздельным поверхностям (2, 3, 4-й типы местности) и по пологим северным склонам водоразделов второго порядка (2-й тип местности), придолинным участкам склонов (5-й тип местности). По экологическим характеристикам сообщества ассоциации имеют широкий диапазон увлажнения почв, их обобщенному солевому режиму, это самые темные леса (см. рис. 6).

Ассоциация занимает одно из первых мест по видовому богатству среди всех ассоциаций широколиственных лесов ЭДР, при этом средняя видовая насыщенность не высокая (см. табл. 6).

Заключение

Современные широколиственные леса в ландшафтах эрозионно-денудационных равнин верхнего плато Приволжской возвышенности не имеют широкого распространения и составляют около 20 % от общей площади лесов района исследования. Их формирование в значительной степени и на протяжении длительного периода времени проходило под влиянием хозяйственной деятельности. Преобладающее большинство сообществ являются вторичными, порослевыми. Леса с доминированием *Quercus robur* семенного происхождения занимают очень незначительные площади и сохранились на территориях, где затруднена рубка.

В современном растительном покрове в группе формаций широколиственных лесов выделены пять групп ассоциаций: широколиственные леса неморальные – *Querceta nemoro-herbosa* (Q-Nm), широколиственные леса бореально-неморальные – *Querceta boreo-nemoro-herbosa* (Q-Br_Nm), широколиственные леса неморально-боровые – *Querceta nemoro-pine-herbosa* (Q-Nm_Pn), широколиственные леса неморально-лугово-степные – *Querceta nemoro-prato-steppe-herbosa* (Q-Nm_Md-St), широколиственные леса неморально-нитрофитные – *Querceta nemoro-nitro-herbosa* (Q-Nm_Nt).

Согласно эколого-флористической классификации широколиственные леса представлены 2 классами, 3 порядками, 4 союзами и 5 ассоциациями.

Видовой состав сообществ и их структура, с одной стороны, прямо или косвенно связаны с деятельностью человека, с другой – определяется особенностями литогенной основы верхнего плато Приволжской возвышенности. В древесном ярусе широколиственных лесов помимо *Quercus robur* существенная роль принадлежит *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Populus tremula*. Участие в нем *Fraxinus excelsior* отмечается только на севере (в правобережье р. Инза) и юге области. Видовой состав доминантов подлеска также различен: в правобережье р. Суры он образован *Corylus avellana*, иногда с невысоким участием других неморальных кустаников (*Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*), а в левобережье р. Суры – существенную роль в сложении полога играют *Acer tataricum*, *Euonymus verrucosa*, *Cerasus fruticosa*, *Prunus spinosa* и *Rhamnus cathartica*. В травяном покрове значительное участие, как по числу видов, так и по обилию, принадлежит видам неморальной ЭЦГ, при этом в левобережье р. Суры высоко участие бореальных видов, а в левобережье р. Суры – резко возрастает обилие лугово-опушечных и степных.

Классификация широколиственных лесов с использованием эколого-ценотического подхода позволяет оценить их сукцессионное состояние.

Список литературы

1. Artemova S., Leonova N. Forest-steppe landscape organization of Eastern Europe (for example Penza region) // *J. Wetlands Biodiversity*. 2014. Vol. 4. P. 147–152.
2. Силаева Т. Б. Материалы к флоре бассейна р. Суры // *Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков : материалы науч. совещания (г. Рязань, 29–31 января 2001 г.)*. М., 2001. С. 143–145.
3. Леонова Н. А., Кулакова Д. А., Артемова С. Н. Растительный покров ландшафтов верхнего плато Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2013. № 1. С. 72–81.
4. Артемова С. Н., Леонова Н. А. Морфологическая структура ландшафтов верхнего плато Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области // *Структурно-динамические особенности, современное состояние и проблемы оптимизации ландшафтов : материалы пятой Междунар. конф. (г. Воронеж, 15–17 мая 2013 г.)*. Воронеж : Истоки, 2013. С. 20–23.
5. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. : Мир и семья, 1995. 992 с.
6. Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. : Наука, 1965. 215 с.
7. McCune B., Grace J. V. *Analysis of ecological communities*. MjM SoftWare Design, 2002. 300 p.
8. Леонова Н. А. Бореальные сосняки эрозионно-денудационных равнин в границах Пензенской области // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2019. № 4. С. 126–141. doi:10.21685/2307-9150-2019-4-11
9. Кулакова Д. А., Леонова Н. А. Приуроченность основных растительных сообществ к элементам рельефа в пределах верхнего плато Приволжской возвышенности // *Материалы V Всероссийской геоботанической школы-конференции с международным участием (г. Санкт-Петербург, 4–9 октября 2015 г.)*. СПб., 2015. С. 98.
10. Спрыгин И. И. Материалы к познанию растительности Среднего Поволжья. М. : Наука, 1986. 512 с.
11. Смирнов В. Ботанико-географические исследования в северо-восточной части Саратовской губернии // *Труды общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете*. Казань, 1903. Т. XXXVII, вып. 4. 153 с.
12. Леонова Н. А. Пространственно-временная трансформация растительности верхнего плато Приволжской возвышенности (в пределах Пензенской области) // *Фундаментальные исследования*. 2014. № 9-1. С. 81–85. URL: <http://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=34646> (дата обращения: 16.04.2021).
13. Леонова Н. А. История антропогенного преобразования растительного покрова лесостепных ландшафтов западных склонов Приволжской возвышенности // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2016. № 4. С. 23–37. doi:10.21685/2307-9150-2016-4-3
14. Красная книга Пензенской области. Ч. I. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения / под ред. А. И. Иванова. Пенза : Пензенская правда, 2013. 300 с.

References

1. Artemova S., Leonova N. Forest-steppe landscape organization of Eastern Europe (for example Penza region). *J. Wetlands Biodiversity*. 2014;4:147–152.
2. Silaeva T.B. Materials for the flora of the Sura river. *Floristicheskie issledovaniya v Tsentral'noy Rossii na rubezhe vekov: materialy nauch. soveshchaniya (g. Ryazan',*

- 29–31 yanvarya 2001 g.) = *Floristic research in Central Russia at the turn of the century: proceedings of scientific conference (Ryazan, January 29–31, 2001)*. Moscow, 2001:143–145. (In Russ.)
3. Leonova N.A., Kulakova D.A., Artemova S.N. Vegetation cover of the landscapes of the upper plateau of the Volga Upland within the Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2013;1:72–81. (In Russ.)
 4. Artemova S.N., Leonova N.A. Morphological landscapes' structure of the upper plateau of the Volga Upland within the Penza region. *Strukturno-dinamicheskie osobennosti, sovremennoe sostoyanie i problemy optimizatsii landshaftov: materialy pyatoy Mezhdunar. konf. (g. Voronezh, 15–17 maya 2013 g.) = Structural and dynamic features, current state and problems of landscape optimization: proceedings of the 5th International conference (Voronezh, May 15–17, 2013)*. Voronezh: Istoki, 2013:20–23. (In Russ.)
 5. Cherepanov S.K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR) = Vascular plants of Russia and neighboring countries (within the former USSR)*. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995:992. (In Russ.)
 6. Tsyganov D.N. *Fitoindikatsiya ekologicheskikh rezhimov v podzone khvoynno-shirokolistvennykh lesov = Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-broad-leaved forests*. Moscow: Nauka, 1965:215. (In Russ.)
 7. McCune B., Grace J.B. *Analysis of ecological communities*. MjM SoftWare Design, 2002:300.
 8. Leonova N.A. Boreal pine forests of erosion-denudation plains within the boundaries of the Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2019;4:126–141. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2019-4-11
 9. Kulakova D.A., Leonova N.A. The confinement of the main plant communities to the relief elements within the upper plateau of the Volga Upland. *Materialy V Vserossiyskoy geobotanicheskoy shkoly-konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem (g. Sankt-Peterburg, 4–9 oktyabrya 2015 g.) = Proceedings of the 5th All-Russian geobotanical school-conference with international participation (Saint Petersburg, October 4–9, 2015)*. Saint-Petersburg, 2015:98. (In Russ.)
 10. Sprygin I.I. *Materialy k poznaniyu rastitel'nosti Srednego Povolzh'ya = Materials for the knowledge of the vegetation of the Middle Volga region*. Moscow: Nauka, 1986:512. (In Russ.)
 11. Smirnov V. Botanical and geographical research in the north-eastern part of the Saratov region. *Trudy obshchestva estestvoispytateley pri Imperatorskom Kazanskom universitete = Proceedings of the Society of Naturalists at the Imperial Kazan University*. Kazan, 1903;XXXVII(4):153. (In Russ.)
 12. Leonova N.A. Spatial-temporal transformation of vegetation of the upper plateau of the Volga Upland (within the Penza region). *Fundamental'nye issledovaniya = Basic research*. 2014;9-1:81–85. (In Russ.). Available at: <http://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=34646> (accessed 16.04.2021).
 13. Leonova N.A. The history of anthropogenic transformation of the vegetation cover of the forest-steppe landscapes of the western slopes of the Volga Upland. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2016;4:23–37. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2016-4-3
 14. Ivanov A.I. (ed.). *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. Ch. I. Griby, lishayniki, mkhi, sosudistye rasteniya = The Red Book of Penza Region. Part I. Mushrooms, lichens, mosses, vascular plants*. Penza: Penzenskaya pravda, 2013:300. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Наталья Алексеевна Леонова

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры общей биологии
и биохимии, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: na_leonova@mail.ru

Natal'ya A. Leonova

Candidate of biological sciences, associate
professor, associate professor of the
sub-department of general biology and
biochemistry, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Поступила в редакцию / Received 15.03.2021

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 10.04.2021

Принята к публикации / Accepted 19.04.2021

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала **«Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки»** рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год по тематике • биология.

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел. (841-2) 64-32-89; E-mail: VolgaVuz@mail.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «___» _____ 20__ г.