

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 2 (42)

2023

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИКА

- Казакова М.В.* Опыт изучения редких видов растений
Рязанской области в условиях культуры..... 3

ЭКОЛОГИЯ

- Дрангой А. В., Воскресенская О. Л., Воскресенский В. С.* Содержание
радионуклидов в листьях растений семейства Астровые..... 28
- Иванов А. И., Новикова Л. А., Васюков В. М., Иванов А. А.*
Развитие системы особо охраняемых природных
территорий Пензенской области..... 39
- Иванов А. И., Миронова А. А.* Влияние экологических факторов
на болетоидные грибы (сем. Boletaceae, Gyrogoraceae, Suillaceae)
в условиях особо охраняемых природных территорий
Пензенской области 56

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И.* Гистологические особенности
и динамика развития пазушных побегов при прямом органогенезе
в культуре зрелых зародышей кукурузы..... 64
- Таипова Р. М., Мусин Х. Г., Гайнуллина К. П., Кулуев Б. Р.*
Оценка генетического полиморфизма и устойчивости
к засухе и засолению мутантов *Amaranthus cruentus* L. 77
- Кириллова И. Г., Макеева И. Ю., Кузьменко Ю. А.* Влияние регуляторов
роста с антиоксидантными свойствами на процесс дыхания
у растений картофеля в оптимальных и стрессовых условиях среды 94

**UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION**

NATURAL SCIENCES

№ 2 (42)

2023

CONTENTS

BOTANY

-
- Kazakova M.V.* Studying rare plant species of Ryazan region
in terms of culture 3

ECOLOGY

-
- Drangoy A.V., Voskresenskaya O.L., Voskresenskiy V.S.*
The radionuclides content in the leaves of the Asteraceae family plants 28
- Ivanov A.I., Novikova L.A., Vasjukov V.M., Ivanov A.A.* Development
of the system of specially protected natural territories of Penza region 39
- Ivanov A.I., Mironova A.A.* The effect of ecological factors
on boletoid fungi (fam. Boletaceae, Gyroporaceae, Suillaceae)
in the conditions of protected areas of Penza region 56

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

-
- Humood Humood Buthaina Mohammed, Yudakova O.I.* Histological
features and development dynamics of axillary shoots during direct
organogenesis in the maize mature embryo culture 64
- Taipova R.M., Musin Kh.G., Gainullina K.P., Kuluev B.R.*
Evaluation of genetic polymorphism and drought
and salinity tolerance of *Amaranthus cruentus* L. mutants 77
- Kirillova I.G., Makeeva I.Yu., Kuz'menko Yu.A.* The effect of growth
regulators with antioxidant properties on the respiration process
in potato plants under optimal and stress environmental conditions 94

УДК 58.006(470.313)

doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-1

Опыт изучения редких видов растений Рязанской области в условиях культуры

М. В. Казакова

Рязанский государственный университет имени С. А. Есенина, Рязань, Россия

m.kazakova@365.rsu.edu.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Описан 20-летний опыт введения в культуру и изучения 40 охраняемых видов растений, занесенных в Красную книгу Рязанской области (2002, 2011, 2021), среди которых четыре вида охраняются на федеральном уровне (2008): *Stipa pennata*, *Fritillaria ruthenica*, *Iris aphylla*, *Cotoneaster alauicus*. Цель работы – на основе изучения особенностей онтогенеза, прохождения фенотипа, поведения выбранных видов растений в природных местообитаниях и в условиях культуры скорректировать список охраняемых видов, категории их редкости, очерки в третьем издании региональной Красной книги (2021), уточнить тип жизненной стратегии. *Материалы и методы.* Эксперименты проводились на делянках биостанции РГУ имени С. А. Есенина (Рязань) и на опытном участке в условиях небольшого лесного села на севере Рязанской области (Касимовский район). *Результаты.* Выполненные исследования позволили исключить шесть видов из числа охраняемых в регионе: *Anemone sylvestris*, *Corydalis marschalliana*, *Cerasus fruticosa*, *Potentilla recta*, *Astragalus arenarius*, *Veronica jacquinii*, откорректировать категорию редкости 16 охраняемых видов (Красная книга, 2021). Большинство из рассмотренных видов зонально принадлежат к лесостепному флористическому комплексу, реализуют жизненную стратегию пациентов, отдельные виды характеризуются как виоленты. Показано, что редкость некоторых видов в Рязанской области связана с антропогенной трансформацией природных сообществ и со сменой форм хозяйственного использования территории: ряд пациентов встречаются в регулярно нарушаемых местах (*Astragalus arenarius*), другие начали восстанавливать численность после снятия пастбищного и сенокосного режимов (*Serratula coronata*). *Выводы.* 20-летние наблюдения показали, что большинство изученных лесостепных видов успешно могут проходить все стадии онтогенеза в условиях культуры; для некоторых из них, преимущественно специфических пациентов, основным лимитирующим фактором выступает почвенный, поскольку требуется создание карбонатного или песчаного грунта. Ценную информацию для понимания причин редкости и уязвимости видов дает детальное изучение их онтогенеза и жизненных стратегий. Далекое не все редкие виды нуждаются в специальных мерах охраны и заслуживают занесения в региональную Красную книгу.

Ключевые слова: редкие растения, интродукция, Красная книга Рязанской области, жизненная стратегия, онтогенез, биоморфология

Благодарности. Приношу слова благодарности Н. А. Соболеву за помощь в оформлении и подготовке статьи, Н. С. Владыкиной и А. С. Кугушевой за активное участие в изучении редких видов.

Для цитирования: Казакова М. В. Опыт изучения редких видов растений Рязанской области в условиях культуры // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 3–27. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-1

Studying rare plant species of Ryazan region in terms of culture

M.V. Kazakova

Ryazan State University named after S.A. Esenin, Ryazan, Russia

m.kazakova@365.rsu.edu.ru

Abstract. *Background.* The study describes 20-year experience of introducing into cultivation and studying 40 protected plant species listed in the Red Book of Ryazan region (2002, 2011, 2021). 4 of them are protected at the federal level (2008): *Stipa pennata*, *Fritillaria ruthenica*, *Iris aphylla*, *Cotoneaster alauenicus*. The purpose of the work is to correct the list of protected species, their rarity categories, essays in the third edition of the regional Red Book (2021), and clarify their types of life strategy basing on the study of their ontogenesis, annual cycles, behavior of selected plant species in natural habitats and under cultural conditions. *Materials and methods.* The experiments were carried out on the plots of the biostation of the Russian State University named after S.A. Esenin (Ryazan) and on an experimental site in a small forest village in the north of the Ryazan region (Kasimovsky district). *Results.* The studies allowed us to exclude 6 species from the protected in the region: *Anemone sylvestris*, *Corydalis marschalliana*, *Cerasus fruticosa*, *Potentilla recta*, *Astragalus arenarius*, *Veronica jacquinii*, to update the rarity category of 16 protected species (Red Book, 2021). Most of the considered species belong to the forest-steppe floristic complex, implement the life strategy of patients, some species are characterized as violents. It is shown that the rarity of some species in Ryazan region is associated with the anthropogenic transformation of natural communities and with a change in the land use: a number of patients are found in regularly disturbed places (*Astragalus arenarius*), others began to restore their numbers after breaking of grazing and haymaking use (*Serratula coronata*). *Conclusions.* 20-year observations have shown that most of the studied forest-steppe species can successfully go through all stages of ontogenesis in culture. The soil is the main limiting factor for some of them, mostly for the patients needing in a carbonate or sandy soil. Deep study of the ontogenesis and life strategies provided an important information for understanding the reasons for the rarity and vulnerability of species. Not all rare species need in special protection measures and deserve to be included in the regional Red Data Book.

Keywords: rare plants, introduction, Red Book of Ryazan region, life strategy, ontogenesis, biomorphology

Acknowledgements. The author extends gratitude to N.A. Sobolev for assistance in preparing the article, to N.S. Vladykina and A.S. Kugusheva for active participation in the study of rare species.

For citation: Kazakova M.V. Studying rare plant species of Ryazan region in terms of culture. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):3–27. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-1

Введение

Создание в ботанических садах живых коллекций редких видов растений на участках открытого грунта – давно апробированная практика проведения разнообразных исследований, а также способ формирования семенного

и другого материала для размножения и сохранения генофонда редких видов, занесенных в Красные книги Российской Федерации [1], а также отдельных регионов страны [2–11]. В крупных ботанических садах накоплен большой опыт интродукции редких видов [12], созданы многовидовые живые коллекции, например, редких растений Сибири [13–15], России в целом или отдельных ее регионов [16]. Методика поддержания интродуцированных растений в устойчивом состоянии учитывает специфические эколого-фитоценоотические и биологические особенности видов; хотя не всегда удается создавать стабильно существующие и размножающиеся семенным путем группы растений. Как правило, в ботанических садах в ходе первичного интродукционного испытания на опытных участках проводится тестирование видов на их устойчивость в культуре и перспективность [12]. В то же время отдельные виды в дальнейшем становятся объектами многолетнего детального исследования.

По причине отсутствия полноценного ботанического сада работы по введению в культуру некоторых охраняемых в Рязани видов осуществляются на территории небольшой по площади биостанции РГУ имени С. А. Есенина (рис. 1).



Рис. 1. Схема размещения опытного участка биостанции РГУ. Опытный участок показан штриховкой; зеленой заливкой показаны зеленые зоны, оформляемые сотрудниками биостанции

Они были организованы М. В. Казаковой в самом начале 2000-х гг., когда на созданную «альпийскую горку» начали высаживать отдельные растения, привезенные из экспедиций. Но лишь в 2007 г. удалось начать исследования онтогенеза и эколого-фитоценологических особенностей некоторых видов на специальных делянках [17]. На протяжении ряда лет в культуре и в естественных местообитаниях изучалось онтогенетическое развитие *Arenaria saxatilis*, *Lathyrus niger*, *Circaea lutetiana*, *Serratula coronata*, *Senecio erucifolius* [18–23]. Отсутствие постоянного штата технических сотрудников и крайне незначительное по площади пространство, отведенное для этого на биостанции, стало основным ограничивающим фактором при продолжении намеченных исследований. Начав в 2007 г. с наблюдений за 18 видами, впоследствии мы расширили состав коллекции до 40, используя для этого также специально созданный экспериментальный участок в с. Даньково в Касимовском р-не Рязанской области.

Выбор видов для введения в культуру определялся, с одной стороны, необходимостью получения более полного представления об особенностях биологии и экологии ряда охраняемых растений [24–26], а с другой стороны, организацией на биостанции РГУ имени С. А. Есенина небольшой коллекции редких видов растений, которую можно было бы использовать в работе со студентами. Научный акцент в нашем интродукционном исследовании заключался в выяснении вероятных причин, ограничивающих распространение и определяющих редкость конкретных видов [27–29]. По мере проведения наблюдений мы смогли яснее представить некоторые экологические характеристики и более точно понять причины уязвимости отдельных видов.

Выполненные в природе и в условиях культуры наблюдения и эксперименты позволили существенно откорректировать список и статус видов, заслуживающих занесения в региональную Красную книгу, при подготовке ее третьего издания [26].

Материал и методы исследования

Материал для введения в культуру собирался постепенно в ходе экспедиционных и экскурсионных выездов в разные районы в основном Рязанской области, начиная с 2002 г. вплоть до 2022 г. Постепенно число интродуцированных растений возросло до 40 видов (табл. 1). Пунктами интродукции были два участка – биостанция РГУ в г. Рязани и специальный экспериментальный участок на севере Рязанской области (с. Даньково Касимовского района). Четыре вида из рассматриваемых нами растений занесены в Красную книгу Российской Федерации [1]: *Stipa pennata*, *Fritillaria ruthenica*, *Iris aphylla*, *Cotoneaster alauicus*.

Климатические условия в г. Рязани и Касимовском районе, а следовательно, на двух экспериментальных участках несколько отличаются. Рязань находится на высоком правом берегу р. Оки на севере зоны широколиственных лесов, а с. Даньково – в лесном окружении на юге подтаежной зоны [30]. Кроме того, в городе формируется особый, более теплый, техногенный микроклимат. Данные по климату взяты в основном из двух научных работ [31, 32]. В Рязани средняя годовая температура воздуха около +6,7°C, средняя температура января равна –7,1°C, июля – +19,5°C; безморозный период составляет около 155 дней. Среднее годовое количество осадков составляет

около 600 мм. В условиях лесного села эти показатели снижены, соответственно, средняя годовая температура воздуха равна примерно около +4,5°C, средняя температура января – –8,8°C, июля – +19,8°C; безморозный период составляет около 140 дней. Среднее годовое количество осадков составляет 645 мм. Ночные температуры зимой на севере области нередко на 4–5°C ниже рязанских; чаще бывают весной и осенью заморозки.

Таблица 1

Список видов, включенных в интродукционный эксперимент за 20-летний период

Названия видов, включенных в эксперимент по интродукции	Категория редкости в трех изданиях Красной книги Рязанской области			Год и пункт сбора материала для интродукции
	2002	2011	2021	
1	2	3	4	5
<i>Stipa pennata</i>	2	3	5	2015, Сасовский р-н, Темгеневские известняки
<i>Allium ursinum</i>	1	3	3	2011, Рыбновский р-н, д. Филиппово
<i>Anthericum ramosum</i>	2	3	3	2011, Милославский р-н, Чернавские Выселки; 2015, Сасовский р-н, Темгеневские известняки
<i>Fritillaria ruthenica</i>	2	3	2	2018, Кораблинский р-н, Княжое
<i>Lilium martagon</i>	3	3	2	?
<i>Iris aphylla</i>	3	3	5	2014–2022, Рязанская, Тамбовская, Орловская, Курская, Липецкая обл.
<i>Iris sibirica</i>	3	3	5	2014, Касимовский р-н, пос. Гусь-Железный
<i>Arenaria saxatilis</i>	3	3	3	2002 и 2019, Рязанский р-н, д. Кельцы
<i>Dianthus andrzejowskianus</i>	3	3	3	2015, Сасовский р-н, Темгеневские известняки
<i>Dianthus arenarius</i>	3	3	3	2007, Рязанский р-н, д. Кельцы
<i>Adonis vernalis</i>	2	3	3	2002 и 2015, Сасовский р-н, Темгеневские известняки
<i>Anemone sylvestris</i>	3	5	–	2015, Сасовский р-н, Темгеневские известняки
<i>Delphinium cuneatum</i>	3	3	3	2007, Михайловский р-н, д. Завидовка
<i>Corydalis marschalliana</i>	3	–	–	2014, Рыбновский р-н, д. Федякино
<i>Jovibarba globifera</i>	2	2	3	2020, Клепиковский р-н, с. Антофино
<i>Amygdalus nana</i>	2	3	3	2015, Милославский р-н, долина р. Паника
<i>Cerasus fruticosa</i>	3	3	–	2000, Михайловский р-н, д. Завидовка

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
<i>Cotoneaster alaunicus</i>	2	3	3	2000, Михайловский р-н, д. Завидовка
<i>Potentilla recta</i>	3	3	-	2015, Серебрянопрудский р-н Московской обл., р. Полосня
<i>Spiraea litwinovii</i>	3	3	3	2015, Михайловский р-н, д. Завидовка
<i>Astragalus arenarius</i>	3	–	–	2002, Рязанский р-н, д. Кельцы
<i>Lathyrus niger</i>	3	3	3	2007, вост. окраина Рязани, урочище Карцевский лес
<i>Oxytropis pilosa</i>	2	3	3	2015, Сасовский р-н, Темгеновские известняки
<i>Trifolium lupinaster</i>	2	3	3	2018, Касимовский р-н, пос. Гусь-Железный
<i>Linum flavum</i>	3	3	3	2015, Милославский р-н, долина р. Паника
<i>Circaea lutetiana</i>	3	3	3	2006, Сараевский р-н, р.п. Сараи
<i>Dracocephalum ruyschiana</i>	3	3	3	2017, Михайловский р-н, Ижеславльское городище
<i>Prunella grandiflora</i>	3	3	3	2015, Сасовский р-н, Темгеновские известняки
<i>Veronica jacquinii</i>	3	3	–	2015, Милославский р-н, долина р. Паника
<i>Artemisia latifolia</i>	3	3	3	2015, Сасовский р-н, Темгеновские известняки
<i>Echinops ritro</i>	3	3	3	2008, Сасовский р-н, Темгеновские известняки
<i>Centaurea sumensis</i>	3	2	3	2015, Кораблинский р-н, балка Ковыльня
<i>Galatella angustissima</i>	1	1	1	2018, Милославский р-н, долина р. Паника
<i>Galatella villosa</i>	1	1	1	2011, Сараевский р-н, д. Алешина
<i>Inula helenium</i>	3	3	5	?
<i>Scorzonera stricta</i>	2	3	3	2008, Сараевский р-н, д. Алешина
<i>Senecio erucifolius</i>	1	1	1	2002, Михайловский р-н, д. Завидовка
<i>Senecio schvetzovii</i>	1	1	1	2018, Оренбургская обл.
<i>Serratula coronata</i>	3	3	3	2002, Рязанский р-н, с. Алканово и Михайловский р-н, д. Завидовка
<i>Serratula lycopifolia</i>	3	3	3	2018, Михайловский р-н, Лубянское городище

В качестве посадочного материала использовали семена, вегетативные пропагулы (раметы, фрагменты клонов), иногда единичные взрослые растения из крупных естественных популяций, придерживаясь правил изъятия из природы редких видов [2]. Посев семян осуществлялся в чашки Петри по

стандартной методике [3] с поправкой на условия биостанции РГУ либо сразу в грунт специальных контейнеров. При наблюдении за этапами онтогенетического развития использовали фотографирование отдельных растений, а по некоторым видам – схематичную прорисовку растений разных онтогенетических состояний.

На севере Рязанской области в Касимовском районе, на специально созданный небольшой участок-рокарий были высажены *Stipa pennata*, *Anthericum ramosum*, *Iris aphylla*, *Iris sibirica*, *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Trifolium lupinaster*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Veronica jacquinii*, *Artemisia latifolia*, *Galatella angustissima*. На песчаный грунт были высажены *Arenaria saxatilis*, *Dianthus arenarius*, а также *Dracocephalum ruyschiana*. На отдельных делянках ведется наблюдение за *Fritillaria ruthenica*, *Amygdalus nana*, *Senecio schvetzovii*. Это позволило оценить возможности лесостепных видов проходить фенологические фазы в иных по сравнению с городом условиях.

Мониторинг видов, занесенных в Красную книгу Рязанской области, вели также и в естественных условиях. Это позволило сравнить их морфобиологические особенности в природных ценопопуляциях с культивируемыми на биостанции РГУ растениями.

Результаты исследования

Stipa pennata L.

Две дерновины вместе с сопутствующими видами были пересажены 25.07.2015 из степного урочища «Темгеновские известняки» (с залежей по краю пашни) на специально созданный небольшой участок с известняковым субстратом в с. Даньково. За 7 лет ковыль расселился семенным путем по всей «горке». На биостанции РГУ попытка высадить ковыль на делянке не привела к успеху – растения погибли к концу второго года в силу более мезофитных условий (периодический полив делянок автоматическим разбрызгивателем), в которых степной плотнодерновинный злак оказался неустойчивым, вероятно, по причине выпревания почек. Возможно, кислотность грунта также могла оказаться неоптимальной.

Данные, собранные более чем за 30 лет наблюдений в регионе, показали, что этот вид не просто сохранился в большинстве ранее известных пунктов, но и распространяется по залежам и опушкам южных дубрав при условии их регулярного сенокошения или умеренного выпаса; периодически встречается по южным склонам железнодорожных насыпей, известняковых карьеров [26, с 301]. Мезоксерофитные условия природных и созданных человеком местообитаний лесостепного юга Рязанской области вполне благоприятны для устойчивого существования вида на северной границе своего ареала.

Allium ursinum L.

Несколько луковиц было взято 26.05.2011 из крупной популяции, которая сформировалась в свежем широколиственном лесу на западе Рыбновского района близ д. Филиппово. Растения высадили под крону 70-летнего бархата амурского. В настоящее время сформировалась небольшая, но неуклонно увеличивающаяся в численности группа растений. Они регулярно цветут и плодоносят. Несомненно, климатические условия основной территории Ряз-

занской области вполне благоприятны для данного вида. Однако в чем причина того, что он остановился в своем естественном распространении на самом западе региона? Данный вид находится на крайнем западе Рязанской области на восточной границе естественного ареала и растет в двух остаточных овражистых широколиственных лесах. В условиях их произрастания стабильно сохраняются благоприятные условия увлажнения рыхлого питательного грунта. Именно почвенно-гидрологический режим играет ключевую роль в распространении вида. Учитывая, что вся территория, относящаяся к зоне широколиственных лесов, в пределах Рязанской области на протяжении столетий в результате неоднократных рубок оказалась почти обезлесенной, а по сохранившимся к середине XX в. вторичным (производным) лесам (березняки с осиной, дубом) регулярно прогоняли крупный рогатый скот вплоть до 1970-х гг., возможностей для расселения черемши в Рязанской области оказалось недостаточно. Думаем, что небольшая группа растений, показанная нам в 2000 г. местным жителем В.А. Степановым на краю плакорного леса близ с. Высокое, имеет искусственное происхождение. В условиях культуры, включая и частные сады, и огороды, при условии необходимого притенения черемша может успешно выращиваться по всей территории Рязанской области.

Anthericum ramosum L.

На биостанцию РГУ венечник был высажен в 2011 г. на делянку двумя куртинами вместе с несколькими другими видами из крупной (многие гектары) природной популяции, давно известной в Милославском районе Рязанской области. Растения оказались слишком близко к *Amygdalus nana*, не цветут. 25.07.2015 несколько растений венечника были высажены на петрофитный участок в с. Даньково вместе с *S. pennata* с Темгеновских известняков. Специально мы не подсчитывали количество побегов (растений) венечника. На период лета 2022 г. оказалось, что венечник прекрасно обильно цветет, плодоносит и семенным путем активно расселяется по участку альпийской горки. В Рязанской области венечник как европейский лесостепной вид находится на северной границе естественного ареала. Он проявляет очевидную кальцефильность, что и определяет ограничения в распространении в южной части Рязанской области. Открытые известняки щебнистого типа – тот субстрат, на котором вид становится доминантом, как это наблюдается в урочищах Темгеновские известняки в Сасовском районе, долине р. Паника в Милославском районе. Таким образом, удалось создать устойчивую небольшую популяцию на опытном участке с. Даньково на севере региона.

Fritillaria ruthenica Wikstr.

Семенами был высеван на притененный участок альпийской горки на биостанции РГУ в 2018 г. В 2022 г. только одно растение цвело и плодоносило. В том же 2018 г. часть семян была посеяна в контейнер в с. Даньково. В 2022 г. одно растение перешло в молодое генеративное состояние.

Lilium martagon L.

Единственный взрослый экземпляр растет на биостанции РГУ под пологом бархата амурского; регулярно цветет, но не плодоносит. Происхождение посадочного материала не известно.

Iris aphylla L.

Этот вид стал объектом специального разнопланового изучения с 2014 г., когда мы начали серию экспедиционных маршрутов по лесостепным регионам Средней России для выяснения состояния вида на Русской равнине [33, 34].

Вегетативные propagулы (раметы) и ювенильные растения были привезены в 2014 г. из урочища Городище Гать в Орловской области, из окрестностей с. Ерлино Кораблинского района Рязанской области, а в 2015 г. из четырех местонахождений в Рязанской области: урочища Ковыльня в Кораблинском районе, Лубянского городища, Поярковской балки и Завидовки в Михайловском районе. Ювенильные растения взяты летом 2015 г. с муравьиного гнезда в балке Ковыльня. Группа из более 100 молодых растений, проросших весной того же года, были обнаружены на небольшой кочке рыхлого грунта, лишенного растительного покрова. Изъятие из этой группы части ювенильных растений позволило нам проследить за их онтогенетическим развитием на делянке биостанции РГУ. В природных условиях растения пребывают в регенеративном состоянии до 15–20 лет, дают незначительные приросты корневищ за сезон [35]. На биостанции некоторые растения с балки Ковыльня перешли в молодое генеративное состояние уже весной 2016 г., а к концу лета сформировали плотный «куст» вегетативных побегов, что характерно для средневозрастных генеративных растений. В 2018 г. все растения достигли этого возрастного состояния [36]. При этом заметно увеличивается диаметр и длина годичного прироста корневищ (соответственно 3×4 (до 10) см), интенсивность цветения. Все высаженные 7–8 лет назад растения успешно развиваются в настоящее время. Отмечено регулярное семенное возобновление на делянке биостанции. Устойчивы растения и на экспериментальном петрофитном участке на севере Касимовского района. Здесь они развиваются близкими к природным темпами.

Iris sibirica L.

Два фрагмента корневищ, взятые из естественной популяции к югу от с. Гусь-Железный, были высажены в 2014 г. на участке с. Даньково. Растения в течение 6 лет находились в субсенильном состоянии, не цвели, после выпали. Вероятно, растениям не подошли условия почвы, недостаточное увлажнение, а также развитие мохового покрова. В природных местообитаниях речных пойм региона касатик сибирский образует крупные ценопопуляции, что позволило нам оставить его в последнем издании региональной Красной книги в категории 5.

Arenaria saxatilis L.

Изучением поливариантности онтогенеза данного вида на протяжении ряда лет занималась Н. С. Владыкина [37]. Начиная с 2002 г. ею велись наблюдения над развитием растений, высаженных на биостанции РГУ, а в 2007–2010 гг. параллельно шло изучение естественной ценопопуляции вида к югу от д. Кельцы Рязанского района. Будучи явным псаммофитом, вид не удержался в культуре в условиях тяжелой суглинистой почвы и выпал из коллекции к 2012 г. Однако более устойчивы растения, высаженные из той же ценопопуляции в 2019 г. на легкий песчаный грунт экспериментального участка в с. Даньково Касимовского района. В условиях биостанции растения переходили в молодое и средневозрастное генеративные состояния уже на второй год жизни, формируя стержнекорневую жизненную форму с многочисленными плотно расположенными боковыми вегетативными побегами и многочисленными генеративными. В условиях культуры растения довольно быстро исчерпывали свой жизненный ресурс, проходя все возрастные состояния. При этом интенсивность образования генеративных побегов на растении была очень высокой – от 47 до 115 на одном среднегенеративном расте-

нии. Такой интенсивности цветения не отмечалось в естественной ценопопуляции. В Рязанской области вид весьма редок и, по-видимому, продолжает сокращаться число сохранившихся популяций. Основным лимитирующим фактором, очевидно, служит низкая конкурентоспособность вида в сообществах с высокой сомкнутостью, так и при зарастании песков сплошным моховым покровом.

Dianthus andrzejowskianus (Zapal.) Kulcz.

В качестве посадочного материала использовали семена, собранные в 2015 г. в урочище Темгеновские известняки. Посев и дальнейшая посадка молодых растений на участке с. Даньково проведены в 2017 г. Растения сформировали к концу второго года жизни крупные многочисленные генеративные побеги и были высажены на произвесткованный легкий субстрат, регулярно проводилась прополка. Наблюдения в природе и на экспериментальном участке позволяют говорить о том, что этот вид реализует жизненную стратегию пациента.

Dianthus arenarius L.

Выраженный псаммофит. Две куртины взрослых растений в 2007 г. были высажены на делянке биостанции из естественной ценопопуляции в окрестностях д. Кельцы. После трех лет интенсивного развития и цветения растения выпали, не дав семенного возобновления. Дополнительно два взрослых экземпляра были взяты из окрестностей д. Кельцы и высажены в 2019 г. на опытный участок в с. Даньково на песчаный грунт. В этих условиях растения регулярно цветут, наблюдается семенное возобновление. Специальных более детальных наблюдений пока не велось.

Adonis vernalis L.

Специальных исследований данного вида мы не планировали, поскольку он достаточно хорошо изучен многими ботаниками в разных аспектах. Введение его в культуру на биостанции (в 2002 г.) и в рокарии в Касимовском районе (высажено по два взрослых экземпляра) осуществлено с учебно-демонстрационной целью, что также обеспечивает мониторинг за устойчивостью растений в разных частях региона. В притененных условиях биостанции растения слабо цветут, тогда как в рокарии с. Даньково интенсивное цветение наблюдается на протяжении всех лет, начиная с 2015 г.

Anemone sylvestris L.

Этот вид достаточно прочно занимает позиции в лесостепных районах Рязанской области, образуя крупные по размеру популяции. В последние годы мы отмечаем расширение его культивирования в палисадниках возле многоэтажных жилых домов г. Рязани. Исследование его не планировалось. Введен в культуру растениями, перенесенными из урочища Темгеновские известняки на опытный участок с. Даньково (2015 г.) с учебно-демонстрационными целями. Был взят один клон вместе с землей; за последующие годы наблюдается постепенное увеличение числа надземных побегов, растения цветут, но нерегулярно плодоносят.

Delphinium cuneatum Steven ex DC.

Одно взрослое растение, взятое в 2007 г. из естественной популяции в Михайловском районе (Завидовский долинный комплекс), высажено на делянку биостанции РГУ. 24.04.2019 было отмечено обильное семенное возобновление; 8 ювенильных растений второго года жизни высажены на отдельный участок. В настоящее время растения перешли в виргинильное возраст-

ное состояние. Материнское растение регулярно обильно цветет и плодоносит, признаков перехода в сенильное состояние не наблюдается.

Corydalis marschalliana (Pall.) Pers.

Включение данного вида в первое издание Красной книги области [24] объясняется недостаточной изученностью распространения вида в регионе. Как показали дальнейшие исследования, вид регулярно встречается как в широколиственных, так и вторичных лиственных лесах на значительной территории Рязанской области. Несколько клубней хохлатки было взято в 2014 г. из естественной популяции на западе Рыбновского района. Вид успешно интродуцирован на биостанции РГУ, растет в условиях притенения.

Jovibarba globifera (L.) J. Parnell

Молодые растения (10) были взяты в 2020 г. из крупной популяции, которая на протяжении многих десятилетий существует на старом сельском кладбище в Клепиковском районе Рязанской области. Естественные популяции в регионе крайне редки и малочисленны. На песчаном грунте растения успешно развивались на протяжении двух лет. Специальные исследования не проводились.

Amygdalus nana L.

Растение было высажено на биостанцию в 2015 г. двумя корневыми отпрысками, взятыми из крупной популяции в Милославском районе в долине р. Паника. Растения активно развиваются, давая новые корневыми отпрыски, регулярно цветут, плодоношение слабое. Как оказалось, этот вид в культуре весьма устойчив и не требует каких-либо дополнительных агротехнических мероприятий.

Cerasus fruticosa Pall.

Одно из первых растений, занесенных в Красную книгу Рязанской области [24], которое было перенесено в рокарий биостанции РГУ в 2000 г. Растение взято корневой порослью из окрестностей д. Завидовка Михайловского района. Кустарник оказался в полупритененном месте, а потому цветение ослаблено. Специальные исследования не проводятся.

Cotoneaster alaunicus Golitsin

Растение от корневой поросли было взято из окрестностей д. Завидовка Михайловского района в 2000 г. и высажено в рокарий биостанции рядом с вишней. Устойчиво в культуре, регулярно цветет и плодоносит.

Potentilla recta L.

Эксперимент по изучению онтогенеза и культивированию на биостанции РГУ был проведен с целью выяснения, насколько этот вид уязвим из-за своих эколого-биологических особенностей. Семена лапчатки были собраны на юге Серебрянопрудского района Московской области (долина р. Полосня) в 2015 г. Посев в чашки Петри осуществлен весной 2017 г. За год растения прошли все возрастные состояния прегенеративного периода онтогенеза и в 2018 г. сформировали генеративные побеги, интенсивно цвели и плодоносили. В 2022 г. отмечено повсеместное семенное возобновление лапчатки по участку. 5-летние растения перешли в среднегенеративное состояние. Они значительно превосходят одновозрастные экземпляры из естественных популяций как по высоте цветоносных побегов, количеству цветков в соцветиях, так и по размерам листьев и интенсивности образования боковых побегов. В условиях отсутствия ценоотического давления со стороны других растений

этот пациент проявил завидную жизненную энергию так, что его численность приходится механически регулировать на биостанции. Проведенные исследования и наблюдения в природе позволили нам исключить этот вид в третьем издании Красной книги Рязанской области [26] из числа нуждающихся в охране на территории Рязанской области.

Spiraea litwinovii Dobroc.

На севере восточноевропейской лесостепи в Рязанской области *S. litwinovii* относится к редким видам так же, как и слабо отличающийся от него *S. crenata*. *S. litwinovii* был высажен фрагментом корневой поросли на биостанцию РГУ в 2015 г. из крупной ценопопуляции в окрестностях д. Завидовка Михайловского района. К 2022 г. он развился в весьма крупный, до 2 м в высоту декоративный экземпляр. Специальное исследование данного вида в культуре не проводилось.

Astragalus arenarius L.

Данный псаммофитный астрагал был включен в первое издание Красной книги Рязанской области [24]. Попытка введения вида в культуру на биостанции РГУ в начале 2000-х гг. не увенчалась успехом, поскольку не были созданы условия легкой песчаной почвы. Уже во втором издании Красной книги [25] вид был исключен из числа охраняемых на том основании, что все его местонахождения в Рязанской Мещере приурочены к разбитым борovým пескам обочин лесных дорог. Да, вид редок, но теперь мы отчетливо видим, этой популяционно-географической характеристики еще недостаточно для занесения таксона в список охраняемых видов.

Lathyrus niger (L.) Bernh.

Европейский вид осветленных широколиственных лесов достигает в Рязанской области восточной границы своего ареала. Таких видов у нас немного, поэтому интерес к подробному изучению онтогенеза [19] и состояния растений чины черной в условиях биостанции был вполне закономерен. Что остановило этот вид в своем распространении далее на восток? Исследование проводилось в сравнении развития культивируемых растений с развитием растений крупной естественной ценопопуляции на восточной окраине Рязани в урочище Карцевский лесной овраг. Чина черная по реализуемой жизненной стратегии характеризуется как лесной пациент, демонстрирующий разную скорость развития молодых растений в природе и на делянке в отсутствии конкурентного давления. Высокая светолюбивость и повышенная уязвимость по данному фактору молодых растений не позволяют виду удерживаться в густых высокотравных мезофитных лесных сообществах. Его тяготение к южной, лесостепной и горно-лесостепной части Восточной Европы указывает также и на специфику режима почвенного увлажнения. В то же время достаточно широкий аутоэкологический диапазон позволил растениям на биостанции РГУ занять одну из лидирующих позиций.

Oxytropis pilosa (L.) DC.

Семена, собранные с растений в урочище Темгеновские известняки в 2015 г., были посеяны только весной 2019 г. Удалось получить два проростка, позже молодые иматурные растения были высажены на делянку биостанции РГУ. Первичное интродукционное испытание завершилось в 2020 г. из-за гибели растений. Очевидно, остролодочник проявляет повышенные требования к содержанию кальция в грунте, но это условие не было учтено.

Trifolium lupinaster L.

Изучение данного вида в его природной популяции в окрестностях пос. Гусь-Железный началось в 2007 г. [18] и продолжилось в дальнейшем [27]. Растения несложно вырастить из семян, собранных в той же популяции. Однако попытки высадить растения прегенеративного периода в грунт на биостанции пока не увенчались успехом в связи с их гибелью по разным причинам. Раметы, взятые из природной популяции в 2018 г. и высаженные в рокарий с. Даньково того же Касимовского района, сформировали крупные многопобеговые особи-клоны, обильно и длительно цветущие на протяжении последних 4 лет. Этот вид, несомненно, относящийся к реликтовым элементам восточноевропейской флоры, отчетливо проявляет черты патиентности. Будучи конкурентно слабым кальцефитным видом и требовательным к освещенности, *T. lupinaster* не способен поддерживать семенное возобновление в многовидовых плотных лугово-степных и опушечных сообществах.

Linum flavum L.

Попытка перенести взрослое растение из природной популяции на юге Милославского района не увенчалась успехом. Как и ряд других лесостепных видов, лен, несомненно, характеризуется как кальцефит.

Circaea lutetiana L.

Эксперимент по интродукции двулепестника был проведен путем посева семян и посадкой подземных столонов. Этот вегетативный двулетник [38] проявляет в природных местообитаниях высокую специализацию по увлажнению, кислотности и аэрации почвенного режима. В первые три года эксперимента в условиях культуры растения сформировали на делянке крупные обильно цветущие особи, однако после прекращения ухода за ними (регулярная прополка и полив), они оказались неконкурентоспособными по сравнению с другими травянистыми растениями. В настоящее время этот вид выпал из состава коллекции.

Dracocephalum ruyschiana L.

Интродукционные испытания были начаты нами весной 2019 г. с проращивания семян (взяты в 2017 г. с растений из урочища Ижеславльское городище) и при последующем переносе двух имматурных растений на делянку биостанции. В 2020 г. растения зацвели. К сожалению, сохранить их не удалось. Весной 2020 г. был проведен посев в контейнеры 50 семян (эремов), собранных в 2019 г. с растений, обнаруженных в Сухотинской балке Михайловского района. Затем более 30 имматурных растений были высажены на специальную делянку в с. Даньково. В тот же год они прошли весь прегенеративный период развития и на следующий год сформировали за счет многочисленных боковых побегов, развившихся в узлах основания главного побега, многочисленные соцветия. В 2022 г. все растения находились в средневозрастном генеративном состоянии, создав во время цветения ярко-синий аспект. Растения интенсивно плодоносят.

Prunella grandiflora (L.) Sholl.

В 2015 г. несколько взрослых растений из ценопопуляции на Темгеновских известняках были высажены в рокарий с. Даньково. В 2016 г. были собраны семена (эремы), а весной 2017 г. посеяны в чашки Петри; восемь проростков были пересажены в отдельные контейнеры в грунт. В том же году растения были пересажены на делянку биостанции, где они прошли за один

вегетационный сезон стадии прегенеративного периода. В 2018 г. растения полностью прошли стадии генеративного периода и в 2019 г. сенильные растения полностью завершили весь онтогенез. Одновременно с экспериментом на биостанции два растения были высажены в рокарий с. Даньково, где в 2019 г. они сформировали крупные многочисленные генеративные побеги. Летом 2022 г. растения характеризовались как позднегенеративные, цветение было ослаблено, число боковых побегов сокращено. Однако в рокарии наблюдается семенное возобновление и появление молодых особей.

Veronica jacquinii Baumg.

Несколько растений, высаженных в рокарий с. Даньково, регулярно цветут и плодоносят, но в условиях смешанной посадки биостанции РГУ вероника выпала.

Artemisia latifolia Ledeb.

Несколько рамет данного вида были высажены в 2015 г. в рокарий с. Даньково из крупной ценопопуляции, давно известной в Сасовском районе на Темгеновских известняках. Растения успешно прижились, вплоть до 2022 г. регулярно цвели, всхожесть семян не проверялась.

Echinops ritro L.

На биостанции РГУ растения погибли через 4 года после посадки иматурных растений, взятых с известняков Темгеновского городища в 2008 г. Будучи явным кальцефилом, этот вид нуждается в создании специальных условий при интродукции.

Centaurea sumensis Kalen.

В Рязанской области этот вид проявляет экотопическую пластичность, произрастая на легких дюнных песках Мещерских боров и на петрофитных склонах в лесостепной части области. Попытка интродуцировать растения на делянку биостанции оказалась неудачной. На тяжелой суглинистой почве растения выпали на следующий год.

Galatella angustissima (Tausch) Novopokr.

Этот степной петрофитный вид мы попытались высадить в 2018 г. в рокарий с. Даньково – с крайнего юга Рязанской области почти на крайний север. Несколько растений находятся в угнетенном состоянии, очевидно, из-за недостаточно точно подобранных условий.

Galatella villosa (L.) Reichb. fil.

Степной поликарпик, известный в регионе в одном местонахождении в Сараевском районе. Два растения были взяты в 2011 г. и пересажены на делянку биостанции РГУ. Почвенный режим оказался неблагоприятным для них, растения выпали на второй год.

Inula helenium L.

Введен в культуру на биостанции РГУ более 25 лет назад. Специальные исследования не проводятся. Отдельные взрослые растения регулярно цветут и плодоносят. В Рязанской области вид все чаще встречается в южных районах в естественных местообитаниях, отмечен дичающим вблизи садовых товариществ в Рязани и других населенных пунктах региона. Оставлен в третьем издании Красной книги [26], но переведен в категорию 5 как восстанавливающий свою численность. В культуре в условиях Рязанской области не требуются никакие специальные агротехнические приемы для нормального развития растений.

Scorzonera stricta Hornem.

Два взрослых растения были взяты в 2008 г. из крупной природной ценопопуляции в Сараевском районе и высажены на делянку биостанции РГУ. Первые три года они развивали сильные генеративные побеги, интенсивно ветвившиеся в зоне соцветий, после чего выпали из состава коллекции. На участке с добавлением известняка в с. Даньково растения обильно цвели и плодоносили на протяжении 5 лет; большинство семян оказалось поврежденными, семенного возобновления не отмечено.

Senecio erucifolius L.

Единственная крупная ценопопуляция крестовника известна в долине р. Проня Михайловского района, откуда осенью 2002 г. было взято одно взрослое растение и пересажено на делянку биостанции РГУ. В 2003 г. с него были собраны семена. В 2006 г. был начат эксперимент по проращиванию семян и изучению онтогенеза в условиях культуры [21]. Через 5 лет все растения выпали из коллекции биостанции РГУ.

Senecio schvetzovii Korsh.

В природных условиях Рязанской области известно единственное местонахождение вида – на склоне вала Ижеславльского городища в Михайловском районе. В сентябре 2018 г. мы собрали семена *S. schvetzovii* в Оренбургской области и провели их посев в чашки Петри 15.02.2019, проростки сразу же высаживали в грунт специальных контейнеров в теплице биостанции. 30.04.2019 отдельные имматурные растения пересадили на делянку биостанции. Семенной материал характеризовался высокой, почти 100 % всхожестью, также высокую жизнеспособность показали высаженные в грунт молодые растения. В 2020 г. часть из них перешла в генеративный период онтогенеза. Часть молодых растений была высажена в грунт на участке с. Даньково. В обоих экспериментах растения проходят все фенологические стадии, в 2022 г. они характеризовались как средневозрастные генеративные. На биостанции растения достигали в высоту 160 см, в с. Данькове – не более 120 см. Интенсивность развития в условиях культуры позволяет отнести крестовник Швецова к пациентам.

Serratula coronata L.

Изучение онтогенеза и поведения данного вида в естественных ценопопуляциях в долине р. Прони у д. Завидовка (Михайловский р-н), в пойме р. Оки у с. Алканово (Рязанский р-н) и на делянке биостанции началось в 2002 г. [23, 39]. Один взрослый экземпляр был перенесен осенью из окрестностей д. Завидовка на биостанцию. С 2003 г. он постоянно цвел, плодоносил, а с 2005 г. наблюдалось обильное семенное возобновление. Растения к настоящему времени заняли устойчивое положение в коллекции, регулярно цветут и плодоносят, всходы отмечены и за пределами делянки. Серпуха показала пример растений, реализующих жизненную стратегию виолента. Крупные популяции в естественных местообитаниях формируются в условиях нерегулярного сенокоса либо его отсутствия на протяжении нескольких лет. Растения достигают высоты около 2 м, конкурентно подавляют другие, менее высокие растения. То же поведение отмечено и на опытной делянке. Выявленная редкость вида в пределах Рязанской области связана с несоответствием фенофаз позднецветущей серпухи и временем сенокоса. В XX в. на правом берегу р. Оки в Рязанской области все, что не распахи-

лось, использовалось для сенокосов или пастбищ. В таких условиях серпуха как растение короткокорневищное и не способное к вегетативному размножению тяготела к опушкам, зарослям кустарников и некосимым «островкам». В последние десятилетия изменение режима хозяйственного использования сельхозугодий привело к восстановлению в ряде мест крупных популяций, как например, в пойме р. Оки на значительном протяжении, в долине р. Прони и в некоторых других пунктах. Очевидно, следовало бы этот вид перевести в категорию 5 в третьем издании Красной книги региона. Однако мы сочли это пока нецелесообразным, так как данный вид известен как лекарственное растение, заготовки которого в нашей области недопустимы.

Serratula lycopifolia (Vill.) A. Kern.

В 2018 г. два взрослых растения были пересажены на делянку биостанции из крупной популяции в урочище Лубянское городище (Михайловский район). В 2022 г. растения продолжали цвести и плодоносить, постепенно увеличивая размер клонов.

Обсуждение результатов

Продемонстрировали устойчивость в условиях интродукционной культуры в Рязанской области: *Allium ursinum*, *Anthericum ramosum*, *Lilium martagon*, *Iris aphylla*, *Adonis vernalis*, *Anemone sylvestris*, *Delphinium cuneatum*, *Jovibarba globifera*, *Amygdalus nana*, *Cerasus fruticosa*, *Cotoneaster alaunicus*, *Potentilla recta*, *Spiraea litwinovii*, *Lathyrus niger*, *Trifolium lupinaster*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Veronica jacquinii*, *Artemisia latifolia*, *Inula helenium*, *Senecio schvetzovii*, *Serratula coronata*. Устойчивость в культуре явных кальцефитов и псаммофитов, а также видов, не выдерживающих конкуренции в сомкнутых сообществах, обусловлена подготовкой специальных рокариев и делянок с насыпным песчаным грунтом. В связи с этим из-за посадки на обычные делянки не удалось сохранить на биостанции *Arenaria saxatilis*, *Dianthus arenarius*, *Astragalus arenarius*, *Oxytropis pilosa*, *Trifolium lupinaster*, *Linum flavum*, *Centaurea sumensis*, *Echinops ritro*, *Galatella villosa*, *Scorzonera stricta*, *Senecio erucifolius*. После завершения 4 лет исследований и прекращения ухода выпал на всех опытных делянках *Circaea lutetiana*. Однако проведенные по этим видам наблюдения дали полезную информацию к пониманию их эколого-фитоценотической специфики.

Проведенные при культивировании редких видов растений наблюдения привели нас к следующим обобщениям:

1. Успешно прошли первичные интродукционные испытания 15 видов: *Stipa pennata*, *Allium ursinum*, *Anthericum ramosum*, *Iris aphylla*, *Dianthus andrzejowskianus*, *Dianthus arenarius*, *Delphinium cuneatum*, *Corydalis marschalliana*, *Potentilla recta*, *Lathyrus niger*, *Circaea lutetiana*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Prunella grandiflora*, *Inula helenium*, *Serratula coronata*.

2. Многие виды растений, включенные в список охраняемых, относятся к фитоценологу патиентов: типичным и специализированным [40]. У типичных патиентов аут- и синэкологические оптимумы не совпадают; они широко представлены среди лесостепных травянистых поликарпиков и в естественных сообществах испытывают сильное конкурентное давление со стороны «соседей». Лишь в отдельные, благоприятные годы могут играть заметную роль в сложении сообщества. При устранении конкурентного давления (куль-

тивирование на интродукционных делянках) такие виды, как *Iris aphylla*, *Potentilla recta*, *Lathyrus niger*, *Trifolium lupinaster*, *Prunella grandiflora*, *Senecio schvetzovii*, существенно увеличивают прирост вегетативной фитомассы, ускоренными темпами проходят прегенеративный период онтогенеза и формируют крупные многопобеговые обильно цветущие особи.

3. Ускоренные темпы прохождения прегенеративного и генеративного периодов онтогенеза на делянках биостанции привели ряд видов, например, *Arenaria saxatilis*, *Prunella grandiflora* к быстрому завершению большого жизненного цикла и полному отмиранию растений через 2–3 года. Возможно, это связано не только с интенсивностью развития, но и несоответствием почвенно-гидрологических условий на делянках биостанции оптимальным для этих видов. Так, у растений *Prunella grandiflora* на петрофитном опытном участке в с. Даньково генеративный период онтогенеза начался одновременно с рязанскими растениями, но продолжался еще в 2022 г., тогда как растения того же 2017 г. посева, будучи высаженными в апреле текущего года молодыми имматурными растениями на делянку биостанции, полностью завершили большой жизненный цикл в 2019 г. и выпали из состава коллекции. Возможно, это же произошло с растениями семенного возобновления *Senecio erucifolius*, быстро завершившими полный цикл онтогенеза на делянке биостанции.

4. Пластичность типов жизненной стратегии и соответственно выраженность определенного фитоценопита повышают устойчивость растений в более широком диапазоне условий. Так, некоторые виды, например, *Arenaria saxatilis*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Centaurea sumensis* проявляют экотопическую двойственность, предпочитая разреженные петрофитные местообитания в луговой степи или псаммофитные сообщества в сухих остепненных борах и на их окраинах. У некоторых из отмеченных видов наблюдается также структурная и динамическая поливариантность онтогенеза со сменой жизненной формы. Например, растения *Arenaria saxatilis* на легких песках в природных условиях Мещеры (окрестности д. Кельцы) формировали длиннокорневищно-стержнекорневую явно полицентрическую жизненную форму, а на тяжелой суглинистой почве биостанции они реализовывали путь онтогенеза с образованием короткокорневищно-стержнекорневой неявнополицентрической биоморфы [37].

5. Большинство исследованных лесостепных видов проявляют повышенные требования к содержанию кальция в почве. Характер грунта на делянках биостанции для некоторых видов (*Scorzonera stricta*, *Linum flavum*, *Senecio erucifolius*) оказался мало пригодным для устойчивого развития. *Stipa pennata* быстро выпал из коллекции биостанции, но регулярно плодоносит и расселяется на петрофитном участке с. Даньково.

6. Способность *Iris aphylla* удерживать занятое пространство и постепенно расширять его за счет разрастания клонов, ветвления корневищ и их партикуляции свидетельствует о выраженности у него признаков патиентности и отчасти виолентности. Ширина экологической ниши [33] позволила растениям, высаженным на делянки из разных точек ареала, успешно развиваться и проходить все фенологические стадии развития.

7. Ширина экологической амплитуды отдельных видов позволяет им формировать устойчивые популяции в природных фитоценозах, а также де-

монстрировать успешное прохождение всех фенофаз на делянке биостанции. Наглядными примерами стали *Lathyrus niger* и *Serratula coronata*, регулярно размножающиеся семенами и расселяющиеся по территории биостанции.

8. Редкость в регионе некоторых конкурентно сильных травянистых поликарпиков, например, *Serratula coronata*, обусловлена несоответствием их фено ритма (поздние сроки цветения) формам хозяйственного использования территории на протяжении длительного времени (сенокосение или пастбищный режим). Формирование крупных природных популяций в последние десятилетия произошло после снятия указанных режимов использования.

9. Устойчивое существование в фитоценозах ряда видов зачастую зависит от характера антропогенного воздействия. *Arenaria saxatilis* на протяжении последнего столетия известна на разбитых песках к югу от д. Кельцы в полосе шириной около 50 м вдоль автодороги, где постоянно происходит нарушение целостности мохового покрова; кроме того, этот участок неоднократно оказывался в зоне лесных пожаров. Крупная ценопопуляция *Trifolium lupinaster* более 100 лет известна в одном урочище на севере Касимовского района – к югу от пос. Гусь-Железный, в дубраве на первой надпойменной террасе правого берега р. Гусь. Основное распространение и формирование крупных клонов связано с лесной дорогой, которая проложена вдоль восточного края леса. В глубине леса единичные растения встречаются также на прогалинах. Тяготение *Astragalus arenarius* исключительно к песчаным нарушенным окраинам лесных дорог в южной Мещере и вовсе послужило основанием для исключения его из числа охраняемых уже при подготовке второго издания Красной книги Рязанской области [25].

10. Характер жизненной стратегии, степень виолентности, пациентности или эксплерентности редких видов заслуживает специального тщательного исследования, которое было пока невозможно в нашем интродукционном эксперименте. От этого зависит поведение и успех интродукции отдельных видов. Результаты таких исследований позволяют корректировать список охраняемых видов, поскольку сам факт редкости еще не является достаточным основанием для включения вида в этот список.

Заключение

Полученные результаты были использованы при написании очерков во втором [25] и третьем [26] изданиях Красной книги Рязанской области. Они позволили откорректировать характеристики ряда видов, их статус – категорию редкости, а также сделать выводы о целесообразности исключения некоторых видов из числа охраняемых, в том числе *Anemone sylvestris*, *Corydalis marschalliana*, *Cerasus fruticosa*, *Potentilla recta*, *Astragalus arenarius*, *Veronica jacquinii*.

Более чем за 20-летний период на биостанцию РГУ и (или) на опытные участки в Касимовском районе было интродуцировано 40 видов, занесенных в одно или несколько изданий Красной книги Рязанской области [24–26]. Подавляющее большинство из них – это представители лесостепного зонального флористического комплекса, достигающие в Рязанской области северной, северо-восточной, северо-западной границы ареала. В основном они относятся к лугово-степному эколого-фитоценологическому комплексу; некоторые принадлежат к экотонной группе опушечных видов, например, *Fritillaria ru-*

thenica, *Lilium martagon*, *Lathyrus niger*. Большинство рассмотренных видов находятся на северной, восточной, северо-западной границах своего естественного ареала. Причины, по которым тот или иной вид оказывается в регионе в уязвимом положении, связаны как с особенностями жизненных форм и онтогенеза, так и с эколого-фитоценотическими рамками, в которых каждый вид способен формировать устойчивые ценопопуляции. Даже некоторые растения федерального уровня охраны (*Stipa pennata*, *Iris aphylla*, *Cotoneaster alauicus*) оказались не столь редкими в регионе, как это представлялось на начальном этапе исследований.

Изменения в режиме хозяйственного использования территории южных районов области в целом сказались благоприятно на распространение данных видов и укрепление их позиций в сообществах. В то же время *Fritillaria ruthenica* действительно сокращает свою численность, в том числе по причинам, не в последнюю очередь связанным с изменением режима хозяйственной деятельности. В связи с этим ему вновь была присвоена категория редкости 2.

Ряд рассмотренных нами видов достигает долины р. Оки недалеко от г. Рязани и относится к так называемой «окской флоре»: *Delphinium cuneatum*, *Centaurea sumensis* и др. Перспективным направлением дальнейших исследований редких видов, на наш взгляд, должно стать более подробное изучение их жизненных стратегий.

Список литературы

1. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.
2. Правила сбора редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений // Бюллетень Главного ботанического сада. 1981. Вып. 119. С. 94–96.
3. Дюрягина Г. П. К методике интродукции редких и исчезающих растений // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 5. С. 679–687.
4. Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений / отв. ред. Л. Н. Андреев. М. : Красная Звезда, 2003. 32 с.
5. Скупченко Л. А., Рябинина М. Л. Сохранение редких видов растений в коллекции ботанического сада Института биологии Коми НЦ УРО РАН // Известия Самарского научного центра РАН. 2009. Т. 11, № 1 (3). С. 456–458.
6. Баранова О. Г., Дедюхина О. Н., Яговкина О. В. Стратегия создания и сохранения коллекционного фонда редких и исчезающих растений в ботаническом саду Удмуртского университета // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2010. Вып. 2. С. 48–54.
7. Агеева С. Е., Круглова Л. Н., Буганова А. В. [и др.]. Сохранение биоразнообразия редких и исчезающих видов растений в Волгоградском региональном ботаническом саду // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2012. Вып. 7. С. 103–109.
8. Мифтахова С. А., Скроцкая О. В. Редкие виды растений в дендрарии ботанического сада Института биологии Коми научного центра // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, № 1 (4). С. 1227–1229.
9. Гриценко В. В., Гнатюк А. Н., Кушнир Н. В. Результаты интродукции редких видов степных эфемероидов в Национальном ботаническом саду Украины // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. Минск, 2017. С. 63–66.

10. Титок В. В., Володько И. К., Гончаров Л. В. Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси: структура, достижения, перспективы // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира : материалы Междунар. научн. конф., посвящ. 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. Минск, 2017. С. 4–9.
11. Шретер И. А., Миняева Ю. М., Кытина М. А. Сохранение редких и исчезающих видов флоры Средней Азии, Сибири и Дальнего Востока в коллекциях Ботанического сада ВИЛАР // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам XVII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул : Изд-во АлтГУ, 2018. С. 531–534.
12. Трулевич Н. В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М. : Наука, 1991. 216 с.
13. Елисафенко Т. В., Дорогина О. В. Значение коллекции «Редкие исчезающие виды растений Сибири» в Центральном сибирском ботаническом саду // Hortus bot. 2017. Т. 12. URL: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=6601> doi: 10.15393/j4.art.2017.4602
14. Зуева М. А., Мамонтов А. К., Стогова А. В. Растения Красной книги России в коллекции «Флора Сибири» Главного ботанического сада РАН // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии : сб. науч. ст. по материалам XVIII Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2019. С. 580–583.
15. Прокопьев А. С., Чернова О. Д., Беляева Т. Н., Катаева Т. Н. Редкие растения Сибири в культуре: видовое разнообразие, интродукционная оценка // Растительные ресурсы. 2020. Т. 56, вып. 4. С. 291–313.
16. Демидов А. С., Потапова С. А. Сохранение редких и исчезающих видов растений в ботанических садах России // Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 85-летию Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси. Минск, 2017. С. 67–68.
17. Владыкина Н. С. О создании живой коллекции видов растений, занесенных в Красную книгу Рязанской области // Природно-заповедный фонд – бесценное наследие Рязанщины : материалы Междунар. конф. Рязань, 2007. С. 120–122.
18. Казакова М. В., Скользнев Л. Н., Владыкина Н. С. Ботанико-географическое изучение *Lupinaster pentaphyllus* Moench s.l. (*Leguminosae*) в связи с вопросами охраны редких видов // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: География и геоэкология. 2009. № 2. С. 28–34.
19. Владыкина Н. С., Казакова М. В. Биоморфологические особенности и онтогенез *Lathyrus niger* в связи с вопросами охраны // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. 2011. № 22. С. 87–97.
20. Владыкина Н. С., Казакова М. В. К изучению биоморфологических и эколого-ценологических аспектов уязвимости видов Красной книги Рязанской области // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна : материалы Всерос. конф. : в 6 т. Тольятти, 2013. Т. 3. С. 331–334.
21. Казакова М. В., Владыкина Н. С., Полуянов А. В. Биоморфологические и эколого-фитоценологические особенности *Senecio erucifolius* L. в связи с вопросами охраны // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. 2013. Т. 31, № 23. С. 86–113.
22. Казакова М. В., Владыкина Н. С. Подходы к изучению редких видов сосудистых растений Рязанской области // Биоразнообразие: проблемы изучения и сохранения : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 95-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь, 2012. С. 259–262.
23. Казакова М. В., Владыкина Н. С. Онтогенез и распространение *Serratula coronata* L. – редкого вида флоры Рязанской области // Лекарственные растения:

- фундаментальные и прикладные проблемы : материалы I Междунар. науч. конф. Новосибирск, 2013. С. 50–53.
24. Красная книга Рязанской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды грибов и растений / под ред. М. В. Казаковой. Рязань : Узорочье, 2002. 264 с.
 25. Красная книга Рязанской области. 2-е изд., перераб. и доп. / отв. ред. В. П. Иванчев, М. В. Казакова. Рязань : Голос губернии, 2011. 626 с.
 26. Красная книга Рязанской области. 3-е изд. / отв. ред. В. П. Иванчев, М. В. Казакова. Ижевск : ООО Принт, 2021. 554 с.
 27. Казакова М. В., Кугушева А. С. Популяционные исследования *Lupinaster pentaphyllus* Moench в Касимовском районе Рязанской области // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений : материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Саранск, 2014. С. 112–115.
 28. Казакова М. В., Кугушева А. С. О комплексном подходе к изучению *Iris aphylla* L. на Русской равнине // Систематика и эволюционная морфология растений : материалы конф., посвящ. 85-летию со дня рождения В. Н. Тихомирова (31 января – 3 февраля 2017 г., Москва). М. : МАКС Пресс, 2017. С. 188–191.
 29. Кугушева А. С., Казакова М. В., Соболев Н. А. Географическая изменчивость *Iris aphylla* L. и экологических условий его произрастания в Европейской части России // Степи Северной Евразии : материалы VIII Междунар. симп. Оренбург : ИС УрО РАН, 2018. С. 524–527.
 30. Кривцов В. А., Тобратов С. А. Природные комплексы // Природа Рязанской области. Рязань, 2008. С. 326–355.
 31. Кривцов В. А. Общие особенности климата области // Природа Рязанской области. Рязань, 2008. С. 105–112.
 32. Онуфрениа М. В. Метеорологическая характеристика фенологических сезонов и периодов года в Окском заповеднике (2001–2010 гг.) // Труды Окского гос. прир. биосф. заповедника. Вып. 27. Рязань : НП Голос губернии, 2012. С. 392–420.
 33. Казакова М. В., Золотухин Н. И., Полуянов А. В., Кугушева А. С. К эколого-ценотической характеристике местообитаний *Iris aphylla* L. на Среднерусской возвышенности // Степи Северной Евразии : материалы VII Междунар. симп. Оренбург, 2015. С. 383–386.
 34. Казакова М. В., Соболев Н. А., Варлыгина Т. И. [и др.]. Распространение *Iris aphylla* L. на Русской равнине // Труды Ряз. отд. РБО. Вып. 4: Флористические исследования / под ред. М. В. Казаковой. Рязань, 2017. С. 249–298.
 35. Евстигнеев О. И., Ручинская Е. В., Горнов А. В. Онтогенез и состояние ценопопуляций *Iris aphylla* (Iridaceae) в Брянской области // Ботанический журнал. 2018. Т. 103, № 2. С. 207–223.
 36. Казакова М. В., Кугушева А. С., Соболев Н. А. Поливариантность развития касатика безлистного (*Iris aphylla* L.) // Современное состояние, проблемы и перспективы исследований в биологии, географии и экологии : материалы Нац. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Рязань, 2019. С. 28–31.
 37. Владыкина Н. С. Поливариантность онтогенеза *Arenaria saxatilis* L. в зависимости от почвенных условий в естественной ценопопуляции и при выращивании в культуре в Рязанской области // Принципы и способы сохранения биоразнообразия : материалы IV Всерос. конф. с междунар. участием. Йошкар-Ола, 2010. С. 59–61.
 38. Владыкина Н. С. Эколого-биологические особенности *Circaea lutetiana* L. – вида Красной книги Рязанской области // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения : материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. Пенза, 2008. Ч. 1. С. 20–21.
 39. Владыкина Н. С., Казакова М. В. Вопросы использования и охраны лекарственного вида флоры Рязанской области серпухи венценосной (*Serratula coronata* L.) // Актуальные проблемы фармации : сб. науч. тр. Рязань : РязГМУ, 2006. С. 57–61.

40. Работнов Т. А. Изучение ценоотических популяций в целях выяснения «стратегии жизни» у растений // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1975. Т. 80, № 2. С. 5–17.

References

1. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii. Rasteniya i griby = The Red Book of the Russian Federation. Plants and mushrooms*. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2008:855. (In Russ.)
2. Rules for the collection of rare and endangered plant species. *Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada = Bulletin of the Main Botanical Garden*. 1981;(119):94–96. (In Russ.)
3. Dyuryagina G.P. To the method of introduction of rare and endangered plants. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 1982;67(5):679–687. (In Russ.)
4. Andreev L.N. (ed.). *Strategiya botanicheskikh sadov Rossii po sokhraneniyu bioraznobraziya rasteniy = The strategy of Russian botanical gardens for the conservation of plant biodiversity*. Moscow: Krasnaya Zvezda, 2003:32. (In Russ.)
5. Skupchenko L.A., Ryabinina M.L. Preservation of rare plant species in the collection of the Botanical Garden of the Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2009;11(1):456–458. (In Russ.)
6. Baranova O.G., Dedyukhina O.N., Yagovkina O.V. Strategy for the creation and preservation of the collection fund of rare and endangered plants in the botanical garden of the Udmurt University. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle = Bulletin of Udmurt University. Biology. Earth sciences*. 2010;(2):48–54. (In Russ.)
7. Ageeva S.E., Kruglova L.N., Buganova A.V. et al. Preservation of biodiversity of rare and endangered plant species in Volgograd Regional Botanical Garden. *Vestnik Baltijskogo federal'nogo universiteta im. I. Kanta = Bulletin of Immanuel Kant Baltic Federal University*. 2012;(7):103–109. (In Russ.)
8. Miftakhova S.A., Skrotskaya O.V. Rare plant species in the arboretum of the Botanical Garden of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2014;16(1):1227–1229. (In Russ.)
9. Gritsenko V.V., Gnatyuk A.N., Kushnir N.V. The results of the introduction of rare species of steppe ephemeroids in the National Botanical Garden of Ukraine. *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariy v sokhraneni, izuchenii i ustoychivom ispol'zovanii raznobraziya rastitel'nogo mira: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 85-letiyu Tsentral'nogo botanicheskogo sada Natsional'noy akademii nauk Belarusi = The role of botanical gardens and arboretums in the conservation, study and sustainable use of plant diversity: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 85th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus*. Minsk, 2017:63–66. (In Russ.)
10. Titok V.V., Volod'ko I.K., Goncharov L.V. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus: structure, achievements, prospects. *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariy v sokhraneni, izuchenii i ustoychivom ispol'zovanii raznobraziya rastitel'nogo mira: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 85-letiyu Tsentral'nogo botanicheskogo sada Natsional'noy akademii nauk Belarusi = The role of botanical gardens and arboretums in the conservation, study and sustainable use of plant diversity: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 85th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus*. Minsk, 2017:4–9. (In Russ.)
11. Shreter I.A., Minyazeva Yu.M., Kytina M.A. Preservation of rare and endangered species of flora of Central Asia, Siberia and the Far East in the collections of the VILAR

- Botanical Garden. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: sb. nauch. st. po materialam XVII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* = *Issues of botany of Southern Siberia and Mongolia proceedings of the 17th International scientific and practical conference*. Barnaul: Izd-vo AltGU, 2018:531–534. (In Russ.)
12. Trulevich N.V. *Ekologo-fitotsenoticheskie osnovy introduksii rasteniy = Ecological and phytocenotic bases of plant introduction*. Moscow: Nauka, 1991:216. (In Russ.)
 13. Elisafenko T.V., Dorogina O.V. Significance of the collection “Rare endangered plant species of Siberia” in the Central Siberian Botanical Garden. *Hortus bot.* 2017;12. (In Russ.). Available at: <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=6601> doi: 10.15393/j4.art.2017.4602
 14. Zueva M.A., Mamontov A.K., Stogova A.V. Plants of the Red Book of Russia in the collection “Flora of Siberia” of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences. *Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii: sb. nauch. st. po materialam XVIII Mezhdunar. nauch.-prakt. konf.* = *Issues of botany of Southern Siberia and Mongolia proceedings of the 17th International scientific and practical conference*. Barnaul, 2019:580–583. (In Russ.)
 15. Prokop'ev A.S., Chernova O.D., Belyaeva T.N., Kataeva T.N. Rare Plants of Siberia in cultivation: species diversity, introductory evaluation. *Rastitel'nye resursy = Plant resources*. 2020;56(4):291–313. (In Russ.)
 16. Demidov A.S., Potapova S.A. Preservation of rare and endangered plant species in the botanical gardens of Russia. *Rol' botanicheskikh sadov i dendrariy v sokhranenii, izuchenii i ustoychivom ispol'zovanii raznoobraziya rastitel'nogo mira: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 85-letiyu Tsentral'nogo botanicheskogo sada Natsional'noy akademii nauk Belarusi = The role of botanical gardens and arboretums in the conservation, study and sustainable use of plant diversity: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 85th anniversary of the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus*. Minsk, 2017:67–68. (In Russ.)
 17. Vladykina N.S. On the creation of a living collection of plant species listed in the Red Book of Ryazan Region. *Prirodno-zapovednyy fond – bestsennoe nasledie Ryazanshchiny: materialy Mezhdunar. konf.* = *The natural reserve fund is an invaluable heritage of Ryazan region: proceedings of the International conference*. Ryazan', 2007:120–122. (In Russ.)
 18. Kazakova M.V., Skol'zheva L.N., Vladykina N.S. Botanical and geographical study of *Lupinaster pentaphyllus* Moench s.l. (*Leguminosae*) in connection with the protection of rare species. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Geografiya i geoekologiya = Bulletin of Voronezh State University. Series: Geography and geocology*. 2009;(2):28–34. (In Russ.)
 19. Vladykina N.S., Kazakova M.V. Biomorphological features and ontogeny of *Lathyrus niger* in connection with protection issues. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo univesiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya = Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology*. 2011;(22):87–97. (In Russ.)
 20. Vladykina N.S., Kazakova M.V. To the study of biomorphological and ecological-coenotic aspects of the vulnerability of species of the Red Book of Ryazan region. *Nauchnye osnovy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya rastitel'nogo pokrova Volzhskogo basseyna: materialy Vseros. konf.: v 6 t. = Scientific foundations for the protection and rational use of the vegetation cover of the Volga basin: proceedings of the All-Russian conference: in 6 volumes*. Tol'yatti, 2013;3:331–334. (In Russ.)
 21. Kazakova M.V., Vladykina N.S., Poluyanov A.V. Biomorphological and ecological-phytocenotic features of *Senecio erucifolius* L. in connection with protection issues. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya = Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology*. 2013;31(23):86–113. (In Russ.)

22. Kazakova M.V., Vladykina N.S. Approaches to the study of rare species of vascular plants in Ryazan region. *Bioraznoobrazie: problemy izucheniya i sokhraneniya: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 95-letiyu kafedry botaniki Tverskogo gosudarstvennogo universiteta = Biodiversity: problems of study and conservation: proceedings of the International scientific conference dedicated to the 95th anniversary of the sub-department of botany of Tver State University*. Tver', 2012:259–262. (In Russ.)
23. Kazakova M.V., Vladykina N.S. Ontogeny and distribution of *Serratula coronata* L. – a rare species of flora in Ryazan region. *Lekarstvennyye rasteniya: fundamental'nye i prikladnye problemy: materialy I Mezhdunar. nauch. konf. = Medicinal plants: fundamental and applied issues: proceedings of the 1st International scientific conference*. Novosibirsk, 2013:50–53. (In Russ.)
24. Kazakova M.V. (ed.). *Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoy ischeznoveniya vidy gribov i rasteniy = The Red Book of Ryazan region. Rare and endangered species of fungi and plants*. Ryazan': Uzoroch'e, 2002:264. (In Russ.)
25. Ivanchev V.P., Kazakova M.V. (eds.). *Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti. 2-e izd., pererab. i dop. = The Red Book of Ryazan region. The 2nd edition, revised and supplemented*. Ryazan': Golos gubernii, 2011:626. (In Russ.)
26. Ivanchev V.P., Kazakova M.V. (eds.). *Krasnaya kniga Ryazanskoy oblasti. 3-e izd. = The Red Book of Ryazan region. The 3rd edition*. Izhevsk: OOO Print, 2021:554. (In Russ.)
27. Kazakova M.V., Kugusheva A.S. Population studies of *Lupinaster pentaphyllus* Moench in Kasimovsky district of Ryazan region. *Biologicheskie aspekty rasprostraneniya, adaptatsii i ustoychivosti rasteniy: materialy Vseros. nauch. konf. s mezhdunar. Uchastiem = Biological aspects of distribution, adaptation and resistance of plants: proceedings of the All-Russian scientific conference with international participation*. Saransk, 2014:112–115. (In Russ.)
28. Kazakova M.V., Kugusheva A.S. On an integrated approach to the study of *Iris aphylla* L. on the Russian Plain. *Sistematika i evolyutsionnaya morfologiya rasteniy: materialy konf., posvyashch. 85-letiyu so dnya rozhdeniya V.N. Tikhomirova (31 yanvarya – 3 fevralya 2017 g., Moskva) = Systematics and evolutionary morphology of plants: proceedings of the conference dedicated to the 85th anniversary of V.N. Tikhomirov (January 31 – February 3, 2017. Moscow)*. Moscow: MAKS Press, 2017:188–191. (In Russ.)
29. Kugusheva A.S., Kazakova M.V., Sobolev N.A. Geographical variability of *Iris aphylla* L. and ecological conditions of its growth in the European part of Russia. *Stepi Severnoy Evrazii: materialy VIII Mezhdunar. simp. = Steppes of Northern Eurasia: proceedings of the 8th International symposium*. Orenburg: IS UrO RAN, 2018:524–527. (In Russ.)
30. Krivtsov V.A., Tobratov S.A. Natural complexes. *Priroda Ryazanskoy oblasti = Nature of Ryazan region*. Ryazan', 2008:326–355. (In Russ.)
31. Krivtsov V.A. General features of the region's climate. *Priroda Ryazanskoy oblasti = Nature of Ryazan region*. Ryazan', 2008:105–112. (In Russ.)
32. Onufrenya M.V. Meteorological characteristics of phenological seasons and periods of the year in the Oka Nature Reserve (2001–2010). *Trudy Okskogo gos. prir. biosf. zapovednika. Vyp. 27 = Proceedings of the Oka State Nature Biosphere Reserve*. Ryazan': NP Golos gubernii, 2012:392–420. (In Russ.)
33. Kazakova M.V., Zolotukhin N.I., Poluyanov A.V., Kugusheva A.S. On the Ecological and Coenotic Characteristics of *Iris aphylla* L. on the Central Russian Upland. *Stepi Severnoy Evrazii: materialy VII Mezhdunar. simp. = Steppes of Northern Eurasia: proceedings of 7th International symposium*. Orenburg, 2015:383–386. (In Russ.)
34. Kazakova M.V., Sobolev N.A., Varlygina T.I. et al. Distribution of *Iris aphylla* L. on the Russian plain. *Trudy Ryaz. otd. RBO. Vyp. 4: Floristicheskie issledovaniya = Pro-*

- ceedings of Ryazan branch of the Russian Botanical Society. Ed. by M.V. Kazakova. Ryazan', 2017:249–298. (In Russ.)
35. Evstigneev O.I., Ruchinskaya E.V., Gornov A.V. Ontogeny and state of the cenopopulation of *Iris aphylla* (Iridaceae) in Bryansk region. *Botanicheskiy zhurnal = Botanical journal*. 2018;103(2):207–223. (In Russ.)
 36. Kazakova M.V., Kugusheva A.S., Sobolev N.A. Polyvariant development of the leafless *Iris aphylla* L. *Sovremennoe sostoyanie, problemy i perspektivy issledovaniy v biologii, geografii i ekologii: materialy Nats. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. Uchastiem = Current state, problems and prospects of research in biology, geography and ecology: proceedings of National scientific and practical conference with international participation*. Ryazan', 2019:28–31. (In Russ.)
 37. Vladykina N.S. Ontogeny polyvariance of *Arenaria saxatilis* L. depending on soil conditions in the natural cenopopulation and when grown in culture in Ryazan region. *Printsipy i sposoby sokhraneniya bioraznoobraziya: materialy IV Vseros. konf. s mezhdunar. Uchastiem = Principles and methods of biodiversity conservation: proceedings of the 4th All-Russian conference with international participation*. Yoshkar-Ola, 2010:59–61. (In Russ.)
 38. Vladykina N.S. Ecological and biological features of *Circaea lutetiana* L. – a species of the Red Book of Ryazan region. *Bioraznoobrazie: problemy i perspektivy sokhraneniya: materialy Mezhdunar. nauch. konf., posvyashch. 135-letiyu so dnya rozhdeniya I.I. Sprygina = Biodiversity: problems and prospects for conservation: proceedings of the International scientific conference*. Penza, 2008;1:20–21. (In Russ.)
 39. Vladykina N.S., Kazakova M.V. Issues of use and protection of the medicinal species of the flora of the Ryazan region by the example of *Serratula coronata* L. *Aktual'nye problemy farmatsei: Mezhrefion. sb. tr. = Actual issues of pharmacy: Interregional collected papers*. Ryazan': RyazGMU, 2006:57–61. (In Russ.)
 40. Rabotnov T.A. The study of coenotic populations in order to clarify the “strategy of life” in plants. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdelenie biologicheskoe = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Department of biology*. 1975;80(2):5–17. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Марина Васильевна Казакова

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры биологии и методики
ее преподавания, Рязанский
государственный университет
имени С. А. Есенина (Россия, г. Рязань,
ул. Свободы, 46)

E-mail: kazakova_marina@bk.ru

Marina V. Kazakova

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of biology and methods of its teaching,
Ryazan State University named
after S.A. Esenin (46 Svobody street,
Ryazan, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 20.01.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 16.03.2023

Принята к публикации / Accepted 15.05.2023

УДК 550.422: 581.5

doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-2

Содержание радионуклидов в листьях растений семейства Астровые

А. В. Дрангой¹, О. Л. Воскресенская², В. С. Воскресенский³

^{1,2,3}Марийский государственный университет, Йошкар-Ола, Россия

¹ichigo.lotos@mail.ru, ²voskres2006@rambler.ru, ³woron6960@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Изучение поведения естественных и искусственных радионуклидов становится все более актуальным вследствие их извлечения и перераспределения с полезными ископаемыми, испытаний ядерного оружия и промышленных, радиационных аварий и катастроф [1]. *Материалы и методы.* Исследования проведены на базе кафедры экологии Института естественных наук и фармации Марийского государственного университета. Объектами исследования служили листья пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.), тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium* L.), одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*, Wigg. s. L.), мать-и-мачехи обыкновенной (*Tussilago farfara* L.), полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris* L.), собранных с растений в Республике Марий Эл (п. Советский, г. Йошкар-Ола) и в Ханты-Мансийском автономном округе – Югра (г. Лангепас). Изучали накопление и распределение радионуклидов естественного и техногенного происхождения. *Результаты.* В ходе исследования выяснили, что в листьях растений, произрастающих на территории г. Йошкар-Олы, было обнаружено наибольшее содержание цезия-137. Максимальное количество ¹³⁷Cs обнаружено в листьях пижмы обыкновенной. По содержанию стронция-90 преобладали одуванчик лекарственный и полынь обыкновенная, растущие в п. Советский. В листьях полыни обыкновенной и пижмы обыкновенной, растущих на территории п. Советский, и у мать-и-мачехи обыкновенной, произрастающей в г. Лангепас, выявлено высокое содержание калия-40. *Выводы.* Исходя из полученных данных, можно сказать, что естественные и техногенные радионуклиды активно накапливаются в растениях семейства Астровые.

Ключевые слова: мать-и-мачеха обыкновенная, одуванчик лекарственный, пижма обыкновенная, полынь обыкновенная, тысячелистник обыкновенный, радионуклиды, калий-40, стронций-90, цезий-137

Для цитирования: Дрангой А. В., Воскресенская О. Л., Воскресенский В. С. Содержание радионуклидов в листьях растений семейства астровые // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 28–38. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-2

The radionuclides content in the leaves of the Asteraceae family plants

A.V. Drangoy¹, O.L. Voskresenskaya², V.S. Voskresenskiy³

© Дрангой А. В., Воскресенская О. Л., Воскресенский В. С., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

1,2,3Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia

1ichigo.lotos@mail.ru, 2voskres2006@rambler.ru, 3woron6960@gmail.com

Abstract. *Background.* The study of natural and artificial radionuclides behavior is becoming increasingly important due to their extraction and redistribution with minerals, nuclear testing and industrial, radiation accidents and disasters [1]. *Materials and methods.* The studies were carried out on the basis of the Ecology Department of the Institute of Natural Sciences and Pharmacy of the Mari State University. The objects of the study were the leaves of common tansy (*Tanacetum vulgare* L.), common yarrow (*Achillea millefolium* L.), common dandelion (*Taraxacum officinale*, Wigg. s. L.), coltsfoot (*Tussilago farfara*, L.), common mugwort (*Artemisia vulgaris* L.), collected in the Republic of Mari El (urban-type settlement Sovetsky, Yoshkar-Ola city) and in the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug – Yugra (Langepas city). It was studied the accumulation and distribution of radionuclides of natural and technogenic origin. *Results.* During the study, it was found that the highest content of ^{137}Cs present in the leaves of plants growing on the territory of Yoshkar-Ola. The maximum amount of ^{137}Cs was found in the leaves of common tansy. The largest amount of ^{90}Sr was found in leaves of dandelion officinalis and wormwood, growing in Sovetsky. A high content of ^{40}K was found in the leaves of wormwood and tansy, growing on the territory of Sovetsky and in coltsfoot growing in Langeepas. *Conclusions.* Based on the results of study, it found that natural and technogenic radionuclides are actively accumulated in plants of the Asteraceae family.

Keywords: coltsfoot, common dandelion, common tansy, common mugwort, common yarrow, radionuclides, ^{40}K , ^{90}Sr , ^{137}Cs

For citation: Drangoy A.V., Voskresenskaya O.L., Voskresenskiy V.S. The radionuclides content in the leaves of the Asteraceae family plants. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):28–38. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-2

Введение

В последние годы происходит перераспределение и поступление в почву, а также в растения естественных (^{40}K) и искусственных радионуклидов (^{90}Sr , ^{137}Cs), не обладающих высокой мобильностью в пищевых цепочках, но относящихся к высокотоксичным веществам. Стронций-90 и цезий-137 являются долгоживущими и особо токсичными радионуклидами, поэтому представляют высокую опасность для жизнедеятельности живых организмов. Переход радионуклидов из почвы в растение является главным в процессах их распределения в наземных экосистемах. Находящиеся в почве радионуклиды переходят в растения и включаются в биологический круговорот [2, 3].

Распределение радионуклидов в растении происходит неодинаково: наибольшая часть изотопов концентрируется в листьях, стеблях и корнях, меньше всего в плодах, семенах [4].

Содержание радионуклидов в растениях обуславливается их концентрацией и формой в окружающей среде, видом и состоянием растений, видом экосистемы. Попадая из почвы в растение, радиоактивные вещества задерживаются в корневой системе или проникают в наземные части в зависимости от своих свойств. Содержащиеся в листьях и хвое радионуклиды периодически возвращаются в почву. Вещества, накопленные травами, после их отмирания полностью переходят в почву [5].

Данные о распределении радиоактивных изотопов важны для оценки их миграции в наземных экосистемах, подверженных воздействию техногенных процессов [6].

Источниками радиоактивного загрязнения считаются продукты захоронения ядерной промышленности, выбросы радиоактивных веществ в результате аварий, выбросы от предприятий атомной промышленности, продукты испытаний ядерного оружия. Загрязнение радионуклидами почв и растений связано не только с объектами радиоактивного загрязнения, а также с переносами воздушных масс, водной миграцией, материнскими породами [7].

Целью работы являлось определение накопления и распределения радионуклидов естественного (^{40}K) и техногенного (^{90}Sr , ^{137}Cs) происхождения в листьях растений семейства Астровые.

Материалы и методы

Исследования проведены на базе кафедры экологии Института естественных наук и фармации Марийского государственного университета. Материал для исследований был собран на территории Республики Марий Эл (г. Йошкар-Ола и п. Советский), а также в г. Лангепас Ханты-Мансийского автономного округа.

Объектами исследования являлись листья растений семейства Астровые (5 видов): пижмы обыкновенной (*Tanacetum vulgare* L.), тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium* L.), одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale*, Wigg. s. L.), мать-и-мачехи обыкновенной (*Tussilago farfara* L.), полыни обыкновенной (*Artemisia vulgaris* L.). Исследования проводились с начала июня по конец августа 2022 г.

Определение содержания естественных и искусственных радионуклидов осуществлялось при помощи гамма-бета-спектрометра МКС-АТ1315, с программным обеспечением «SPTR». Измерение активности радионуклидов выполняли путем экспозиции исследуемой пробы, установленной в блок защиты, без специальной пробоподготовки. Спектрометр предназначен для качественного и количественного анализа проб объектов окружающей среды различного происхождения и консистенции на содержание гамма-бета-излучающих радионуклидов (^{137}Cs , ^{90}Sr , ^{40}K) [8].

Полученные данные были обработаны с помощью программы «STATISTICA». Использовались следующие статистические характеристики: минимальные и максимальные значения в выборке, стандартное отклонение и среднее значение. В работе применялся двухфакторный дисперсионный анализ (1-й фактор – вид; 2-й фактор – местообитание).

Результаты и обсуждение

Калий-40 (^{40}K) в растительном организме находится в виде ионов, связанных с протоплазмой. Калий повышает оводненность протоплазмы и увеличивает ее водоудерживающую силу. Относится к наиболее потребляемым химическим элементам [9].

На территории г. Йошкар-Олы большое содержание ^{40}K отмечалось у пижмы обыкновенной – 395 Бк/кг, что в 1,3 раза меньше по сравнению с растениями, произрастающими в п. Советский (рис.1). Тысячелистник обыкновенный, растущий в г. Йошкар-Ола содержал на 21% больше калия-40, чем в п. Советский, и на 36% больше, чем в г. Лангепас. В листьях остальных исследованных видов растений на территории г. Йошкар-Олы отмечено низкое содержание ^{40}K .

Среди растений, произрастающих в п. Советский, наибольшее количество калия-40 обнаружено у полыни обыкновенной (591 Бк/кг) и пижмы обыкновенной (513 Бк/кг). Тысячелистник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная, одуванчик лекарственный в среднем содержали в 2,4 раза меньше калия-40. Также отмечено, что в листьях одуванчика лекарственного содержалось наименьшее количество ^{40}K , чем в других районах исследования (122,4 Бк/кг).

Мать-и-мачеха, произрастающая на территории г. Лангепас, в среднем содержала в листьях на 60 % больше ^{40}K , чем в других районах исследования (481 Бк/кг). Высокое содержание калия-40 обнаружено в листьях полыни обыкновенной (393 Бк/кг), но это в 1,5 раза меньше, чем у растений, произрастающих на территории п. Советский. Пижма обыкновенная в г. Лангепас содержала минимальное количество калия-40 по сравнению с растениями из других исследованных районов – 295 Бк/кг. Наименьшее содержание ^{40}K обнаружено в листьях тысячелистника обыкновенного – 174 Бк/кг (рис. 1).

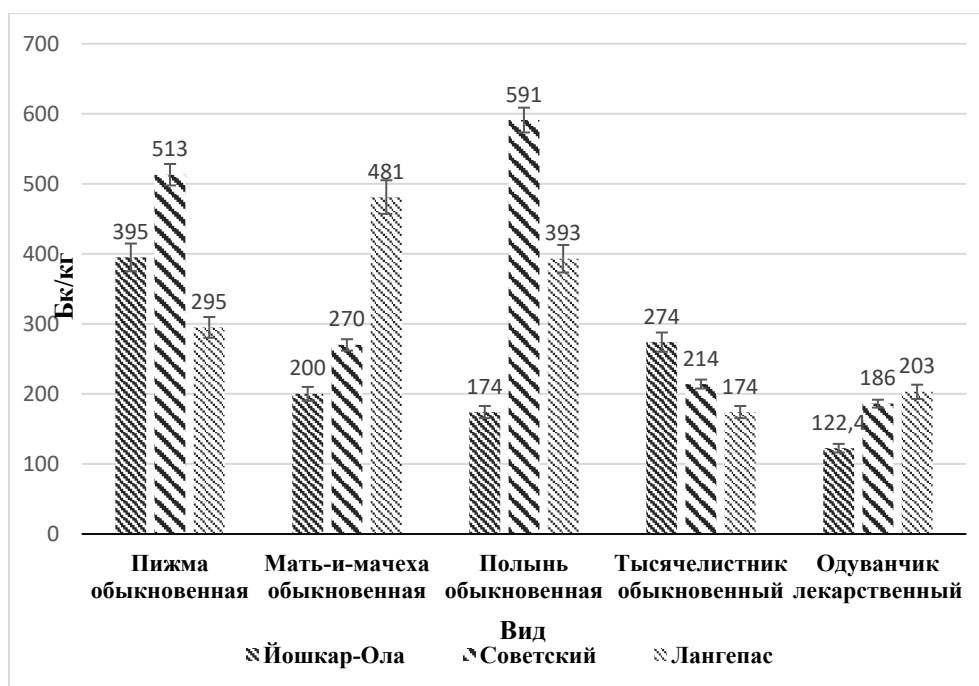


Рис. 1. Содержание ^{40}K в листьях растений семейства Астровые в пунктах исследования (г. Йошкар-Ола, п. Советский, г. Лангепас)

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа было выявлено, что содержание калия-40 связано с двумя анализируемыми факторами: вид растения ($p < 0,001$) и район исследования ($p < 0,001$) (рис. 2).

Цезий-137 (^{137}Cs) – основной дозообразующий радионуклид. Сорбируется почвой и донными отложениями. Содержится в растениях, организме животных и человека [10].

Наибольшее содержание ^{137}Cs отмечается у всех растений, произрастающих на территории г. Йошкар-Олы (рис. 3). Максимальное количество отмечалось у пижмы обыкновенной (29,9 Бк/кг) и мать-и-мачехи (25,9 Бк/кг). В листьях полыни обыкновенной содержалось на 23,8 % меньше цезия-137

по сравнению с пижмой обыкновенной. Тысячелистник обыкновенный и одуванчик лекарственный меньше всего накапливали радиоактивный цезий.

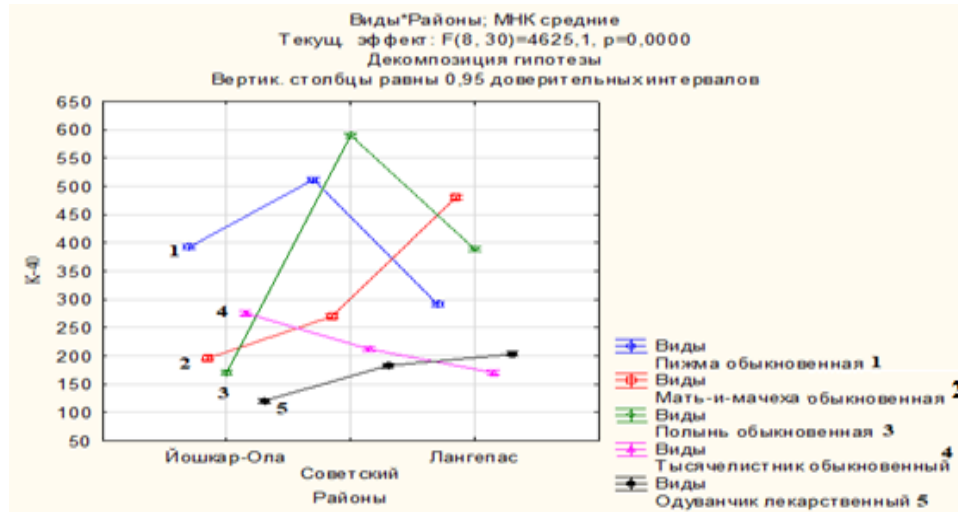


Рис. 2. Двухфакторный дисперсионный анализ содержания ^{40}K в листьях исследованных видов семейства Астровые

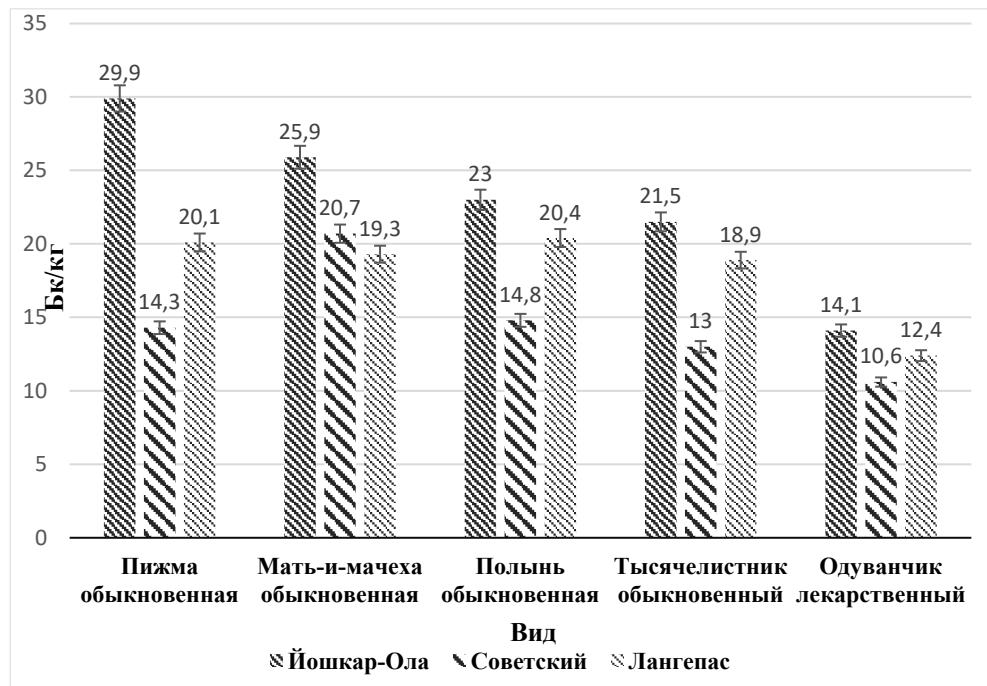


Рис. 3. Содержание ^{137}Cs в листьях растений семейства Астровые в пунктах исследования (г. Йошкар-Ола, п. Советский, г. Лангепас)

Количество ^{137}Cs в листьях всех растений, произрастающих в п. Советский, было наименьшим по сравнению с другими пунктами исследования. Среди исследованных видов наибольшее количество цезия обнаружено у мать-и-мачехи – 20,7 Бк/кг, но это в 1,3 раза меньше по сравнению с рас-

тением, произрастающим в г. Йошкар-Ола. Остальные виды, растущие в п. Советский, содержали минимальное количество цезия. В листьях тысячелистника обыкновенного обнаружено 13 Бк/кг, в листьях одуванчика лекарственного в 1,2 раза меньше – 10,6 Бк/кг (рис. 3).

Среди исследованных видов растений, произрастающих на территории г. Лангепас наибольшее содержание цезия-137 зафиксировано в листьях полыни обыкновенной – 20,4 Бк/кг. Пижма обыкновенная содержала в 1,5 раза (20,1 Бк/кг) меньше цезия-137 по сравнению с растением, растущим в г. Йошкар-Ола. Среди растений, растущих в г. Лангепас, минимальное количество радионуклида обнаружено у тысячелистника обыкновенного (18,9 Бк/кг) и одуванчика лекарственного (12,4 Бк/кг) (рис. 3).

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа было выявлено, что на содержание цезия-137 влияют оба фактора: вид растения ($p < 0,001$) и район исследования ($p < 0,001$) (рис. 4).

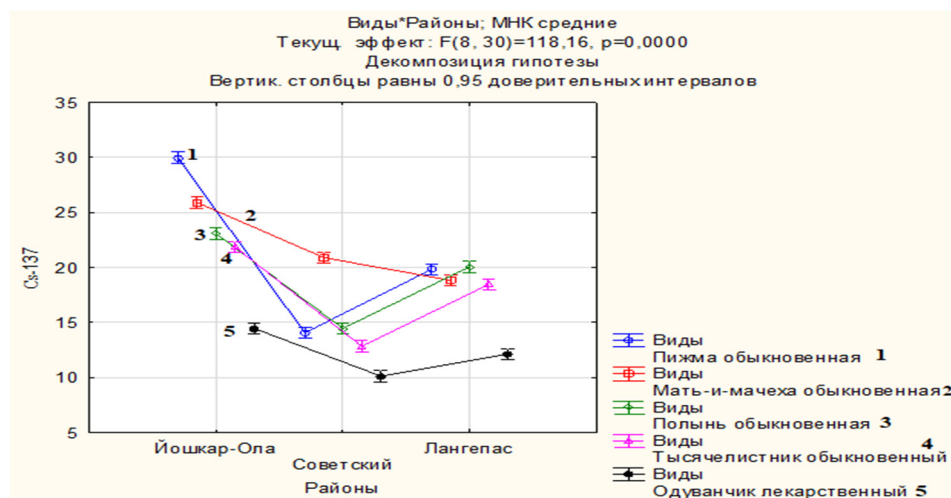


Рис. 4. Двухфакторный дисперсионный анализ содержания ^{137}Cs в листьях исследованных видов семейства Астровые

Стронций-90 (^{90}Sr) является аналогом жизненно важного элемента Са и способен замещать его в химических соединениях. Активно включается в цепочки миграции и с пищевыми продуктами растительного и животного происхождения поступает в организм человека [11].

В растениях, растущих на территории г. Йошкар-Олы, отмечено меньшее содержание ^{90}Sr по сравнению с другими районами (рис. 5). При этом наибольшее содержание стронция отмечалось у одуванчика лекарственного (51 Бк/кг). Остальные виды растений, произрастающие на территории г. Йошкар-Олы, содержали от 28,7 до 42,8 Бк/кг стронция-90. Минимальное количество обнаружено у полыни обыкновенной – 28,7 Бк/кг, что в 2 раза меньше, чем у растения, произрастающего п. Советский.

Растения, произрастающие в п. Советский, характеризовались большим содержанием радионуклида. Максимальное количество обнаружено у полыни обыкновенной и одуванчика лекарственного (57,6 и 56,7 Бк/кг). Наименьшее количество стронция зарегистрировано у мать-и-мачехи (33,9 Бк/кг), что в 1,7 раза меньше по сравнению с полынью обыкновенной (рис. 5).

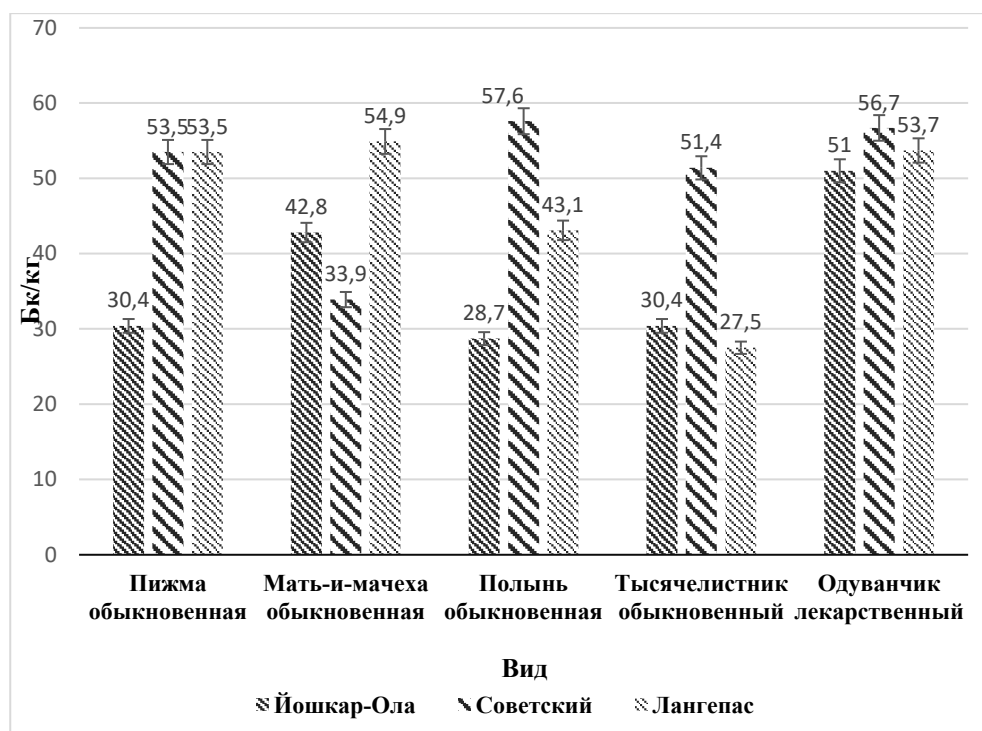


Рис. 5. Содержание ^{90}Sr в листьях растений семейства Астровые в пунктах исследования (г. Йошкар-Ола, п. Советский, г. Лангепас)

Среди видов растений, произрастающих на территории г. Лангепас, наибольшее количество стронция обнаружено у мать-и-мачехи (54,9 Бк/кг), что по сравнению с растением, произрастающим в п. Советский выше в 1,6 раза. Высокое содержание ^{90}Sr также отмечено в листьях одуванчика лекарственного (53,7 Бк/кг) и пижмы обыкновенной (53,5 Бк/кг). В листьях тысячелистника обыкновенного обнаружено наименьшее количество стронция – 27,5 Бк/кг, что в 1,8 раза меньше по сравнению с растением, произрастающим в п. Советский.

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа было выявлено, что на содержание стронция-90 влияют оба фактора: вид растения ($p < 0,001$) и район исследования ($p < 0,001$) (рис. 6).

На основании проведенной работы по выявлению суммарного содержания природного и техногенного ^{40}K в листьях растений семейства Астровые можно составить следующий ряд уменьшения концентрации ^{40}K : пижма обыкновенная – полынь обыкновенная – мать-и-мачеха – тысячелистник обыкновенный – одуванчик лекарственный.

По суммарному содержанию природного и техногенного ^{137}Cs получился следующий ряд уменьшения концентрации: мать-и-мачеха – пижма обыкновенная – полынь обыкновенная – тысячелистник обыкновенный – одуванчик лекарственный.

По суммарному количеству природного и техногенного ^{90}Sr в листьях изученных видов можно составить ряд уменьшения концентрации: одуванчик лекарственный – пижма обыкновенная – мать-и-мачеха – полынь обыкновенная – тысячелистник обыкновенный.

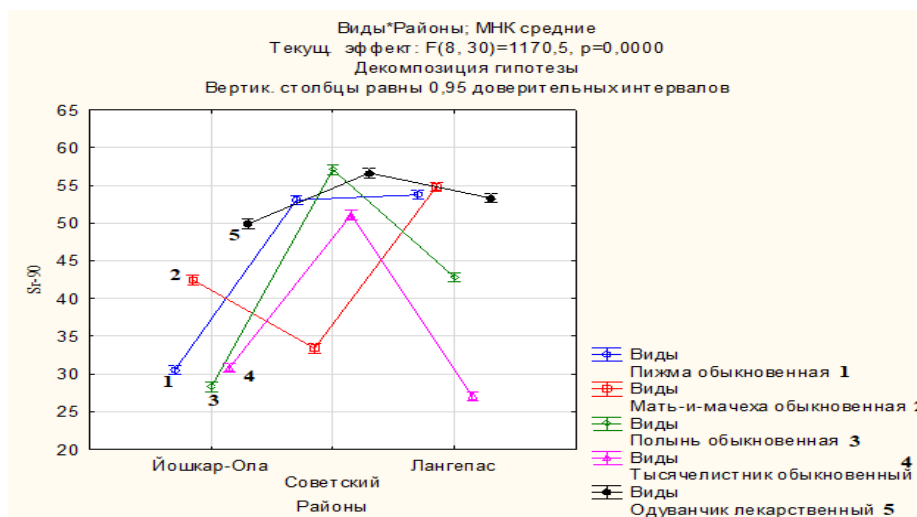


Рис. 6. Двухфакторный дисперсионный анализ содержания ^{90}Sr в листьях исследованных видов семейства Астровые

Отметим, что небольшое накопление природных и техногенных радионуклидов во всех районах исследований было обнаружено в листьях тысячелистника обыкновенного. Среди изученных видов семейства Астровые минимальное количество ^{40}K и ^{137}Cs накапливается в листьях одуванчика лекарственного.

Заключение

В результате исследований было показано распределение радиоактивных элементов в листьях травянистых растений семейства Астровые, произрастающих в различных местообитаниях.

Наибольшее количество ^{40}K обнаружено у пижмы обыкновенной и полыни обыкновенной, произрастающих на территории п. Советский. Высокое содержание ^{40}K зафиксировано и у мать-и-мачехи в г. Лангепас.

Растения на территории г. Йошкар-Олы аккумулируют радиоактивный ^{137}Cs больше, чем в других пунктах исследования. Наибольшее содержание цезия-137 обнаружено в листьях пижмы обыкновенной.

Растения, произрастающие в п. Советский, активнее накапливали ^{90}Sr .

Несмотря на вариабельность, максимальные значения рассмотренных радионуклидов не выходили за пределы допустимых концентраций.

Уровни накопления радионуклидов природного, а также техногенного происхождения изученными видами обусловлены поступлением их из почвы, а также из атмосферного воздуха.

Список литературы

1. Гончаров Е. А., Пигалин Д. И. Распределение техногенных и естественных радионуклидов в лесных экосистемах заповедника «Большая Кокшага» // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2013. № 4. С. 76–87.
2. Воскресенский В. С. Изучение содержания радионуклидов в почвах городских и природных территорий // Вестник Российского университета дружбы народов. Сер.: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2008. № 3. С. 12–19.

3. Воскресенский В. С., Воскресенская О. Л. Влияние факторов городской среды на функциональное состояние древесных растений : монография. Йошкар-Ола : Мар. гос. ун-т, 2011. 195 с.
4. Цыбулько Н. Н., Черныш А. Ф. Горизонтальная миграция радионуклидов в эрозионных агроландшафтах // Проблемы радиологии загрязненных территорий : юбилейный тематический сборник РНИУП «Институт радиологии». Гомель, 2006. Вып. 2. С. 348.
5. Егорова И. А., Кислицина Ю. В., Пузанов А. В. Особенности накопления радионуклидов в растениях северо-западного Алтая // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2009. № 11. С. 32–38.
6. Кайгородов Р. В. Биогенная аккумуляция радионуклидов ^{137}Cs и ^{90}Sr растениями экосистем поймы р. Тобол // Успехи современного естествознания. 2020. № 12. С. 80–84.
7. Болдырев В. В., Водолазко А. Н. Радионуклиды стронций-90 и цезий-137 в пахотном слое почв сухостепной зоны Волгоградской области // Научно-практические пути повышения экологической устойчивости и социально-экономическое обеспечение сельскохозяйственного производства : материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. году экологии в России (с. Соленое Займище, 18–19 мая 2017 г.) / сост. Н. А. Щербакова, А. П. Селиверстова. Соленое Займище : Прикаспийский научно-исследовательский институт аридного земледелия, 2017. С. 475–478.
8. Руководство по работе с приборами радиационного контроля / сост. В. Л. Гурачевский, И. С. Леонович, И. Г. Хоровец. 2-е изд. Минск : Институт радиологии, 2015. 108 с.
9. Калий-40 в растениях природных экосистем и его роль в жизнедеятельности растительных организмов. URL: https://inis.iaea.org/collection/NCLCollectionStore/_Public/40/044/40044865.pdf
10. Воскресенская О. Л., Леухин А. В., Сазонов А. Р., Воскресенский В. С. Накопление и распределение радионуклидов в органах туи западной, произрастающей в условиях городской среды // Вестник Марийского государственного университета. 2012. Вып. 8. С. 39–42.
11. Бахвалов А. В., Лаврентьева Г. В., Сынзыныс Б. И. Биогеохимическое поведение ^{90}Sr в наземных и водных экосистемах // Биосфера. 2012. Т. 4, № 2. С. 206–216.

References

1. Goncharov E.A., Pigalin D.I. Distribution of technogenic and natural radionuclides in the forest ecosystems of the Bolshaya Kokshaga reserve. *Vestnik Po-volzhskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Ser.: Les. Ekologiya. Prirodopol'zovanie = Bulletin of Volga State University of Technology. Series: Ecology. Tature management.* 2013;(4):76–87. (In Russ.)
2. Voskresenskiy V.S. Study of radionuclides content in soils of urban and natural areas. *Vestnik Rossiyskogo univesiteta druzhby narodov. Ser.: Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti = Bulletin of RUDN. Series: Ecology and life safety.* 2008;(3):12–19. (In Russ.)
3. Voskresenskiy V.S., Voskresenskaya O.L. *Vliyanie faktorov gorodskoy sredy na funktsional'noe sostoyanie drevesnykh rasteniy: monografiya = Effect of urban environmental factors on the functional state of woody plants: monograph.* Yoshkar-Ola: Mar. gos. un-t, 2011:195. (In Russ.)
4. Tsybul'ko N.N., Chernysh A.F. Horizontal migration of radionuclides in erosive agricultural landscapes. *Problemy radiologii zagryaznennykh territoriy: yubileynyy tematicheskyy sbornik RNIUP «Institut radiologii» = Problems of radiology of contaminated territories: anniversary themed collection of the Republican Research Unitary Enterprise "Institute radiology".* Gomel', 2006;(2):348. (In Russ.)

5. Egorova I.A., Kislitsina Yu.V., Puzanov A.V. Features of the accumulation of radionuclides in plants of the northwestern Altai. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta = Bulletin of Altai State Agrarian University*. 2009;(11):32–38. (In Russ.)
6. Kaygorodov R.V. Biogenic accumulation of radionuclides ^{137}Cs and ^{90}Sr by plants of ecosystems of the river Tobol. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya = Successes of modern natural science*. 2020;(12):80–84. (In Russ.)
7. Boldyrev V.V., Vodolazko A.N. Radionuclides of ^{90}Sr and ^{137}Cs in the arable layer of soils of the dry steppe zone of Volgograd region. *Nauchno-prakticheskie puti povysheniya ekologicheskoy ustoychivosti i sotsial'no-ekonomicheskoe obespechenie sel'skokhozyaystvennogo proizvodstva: materialy Mezhdunar. nauch.-prakt. konf., posvyashch. godu ekologii v Rossii (s. Solenoe Zaymishche, 18–19 maya 2017 g.) = Scientific and practical ways to improve environmental sustainability and socio-economic support of agricultural production: proceedings of the International scientific and practical conference dedicated to the Year of Ecology in Russia (May 18-19, 2017, Solenoye Zaymishche)*. Comp. by N.A. Shcherbakova, A.P. Seliverstova. Solenoe Zaymishche: Prikaspiyskiy nauchno-issledovatel'skiy institut aridnogo zemledeliya, 2017:475–478. (In Russ.)
8. Gurachevskiy V.L., Leonovich I.S., Khorovets I.G. (comps.). *Rukovodstvo po rabote s priborami radiatsionnogo kontrolya. 2-e izd = Guidelines for working with radiation monitoring devices. The 2nd edition*. Minsk: Institut radiologii, 2015:108. (In Russ.)
9. *Kaliy-40 v rasteniyakh prirodnykh ekosistem i ego rol' v zhiznedeyatel'nosti rastitel'nykh organizmov = ^{40}K in plants of natural ecosystems and its role in the vital activity of plant organisms*. (In Russ.). Available at: https://inis.iaea.org/collection/NCLCollectionStore/_Public/40/044/40044865.pdf
10. Voskresenskaya O.L., Leukhin A.V., Sazonov A.R., Voskresenskiy V.S. Accumulation and distribution of radionuclides in the organs of western arborvitae growing in an urban environment. *Vestnik Mariyskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Mari State University*. 2012;(8):39–42. (In Russ.)
11. Bakhvalov A.V., Lavrent'eva G.V., Synzynys B.I. Biogeochemical behavior of ^{90}Sr in terrestrial and aquatic ecosystems. *Biosfera = Biosphere*. 2012;4(2):206–216. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Артур Валерьевич Дрангой

аспирант, Институт естественных наук и фармации, Марийский государственный университет (Россия, г. Йошкар-Ола, площадь Ленина, 1)

E-mail: ichigo.lotos@mail.ru

Artur V. Drangoy

Postgraduate student, Institute of Natural Sciences and Pharmacy, Mari State University (1 Lenina square, Yoshkar-Ola, Russia)

Ольга Леонидовна Воскресенская

доктор биологических наук, профессор, директор Института естественных наук и фармации, Марийский государственный университет (Россия, г. Йошкар-Ола, площадь Ленина, 1)

E-mail: voskres2006@rambler.ru

Ol'ga L. Voskresenskaya

Doctor of biological sciences, professor, director of the Institute of Natural Sciences and Pharmacy, Mari State University (1 Lenina square, Yoshkar-Ola, Russia)

***Владимир Станиславович
Воскресенский***

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры экологии, Институт
естественных наук и фармации,
Марийский государственный
университет (Россия, г. Йошкар-Ола,
площадь Ленина, 1)

E-mail: woron6960@gmail.com

Vladimir S. Voskresenskiy

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of ecology, Institute
of Natural Sciences and Pharmacy,
Mari State University (1 Lenina square,
Yoshkar-Ola, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 10.04.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 15.05.2023

Принята к публикации / Accepted 18.06.2023

Развитие системы особо охраняемых природных территорий Пензенской области

А. И. Иванов¹, Л. А. Новикова², В. М. Васюков³, А. А. Иванов⁴

^{1,4}Пензенский государственный аграрный университет, Пенза, Россия

²Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

³Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

^{1,4}rcgekim@mail.ru, ²la_novikova@mail.ru, ³vvasjukov@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Общая площадь особо охраняемых природных территорий Пензенской области составляет 68399 га, или 1,6 % от ее площади. Это значительно ниже, чем в России в целом и в Приволжском федеральном округе в частности, где они составляют 13,52 и 5,5 % соответственно. Одной из причин этого является географическое положение Пензенской области в центре Европейской части Российской Федерации, наиболее освоенной в хозяйственном отношении, вследствие чего большая часть земель региона находится в собственности или долгосрочной аренде. Целью данной работы был анализ развития системы особо охраняемых природных территорий Пензенской области с 2018 по 2023 г. и определение дальнейших перспектив ее расширения. *Материалы и методы.* Материалом для данной работы послужили оригинальные исследования авторов, проводившиеся в Пензенской области с 2015 по 2022 г. В ходе их были использованы традиционные методы, используемые в гидробиологии и геоботанике. *Результаты.* Начиная с 2018 г. в Пензенской области созданы памятники природы «Участок русла р. Суры» площадью 217,2 га, «Озеро Сандерка» площадью 51,7, «Озеро Печарка» площадью 19,74 га, «Пойменная дубрава» площадью 371,6 га, «Кайсаровский солонец» площадью 55,64 га. Подготовлена проектная документация для создания памятников природы «Светлополянский резерват ятрышника шлемоносного» площадью 324 га и «Бурчихинские склоны» площадью 35,43 га. В работе дается характеристика этих объектов. Приводятся также описания семи участков солонцовых степей и лугов, перспективные для организации государственных природных заказников ботанического профиля. *Выводы.* Возможности создания в Пензенской области новых памятников природы в основном исчерпаны. Как показал анализ существующей нормативной базы, перспективным видом охраны растительного покрова должны быть государственные природные заказники ботанического профиля. Они могут создаваться в пределах охотничьих угодий, не затрагивая интересов арендаторов.

Ключевые слова: галофиты, гидробионты, заказники, Красные книги, памятники природы, редкие виды, степи

Финансирование: исследования выполнены в рамках государственных контрактов с Министерством лесного, охотничьего хозяйства и природопользования Пензенской области № 0855200000521001638, № 0855200000520001456 и государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН № 1021060107217-0-1.6.19.

Благодарности. Авторы считают своим приятным долгом выразить чувство глубокой благодарности д.б.н., проф. Ильину В. Ю., к.с/х.н. Асанову А. Ю., к.б.н. Осипову В. В., к.с/х.н. Горбушиной Т. В., к.б.н. Ивановой А. В., Мироновой А. А., Полумордвинову О. А., Пчелинцевой Т. И., Щербакнову М. Г., Митрофановой Е. А.

Для цитирования: Иванов А. И., Новикова Л. А., Васюков В. М., Иванов А. А. Развитие системы особо охраняемых природных территорий Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 39–55. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-3

Development of the system of specially protected natural territories of Penza region

A.I. Ivanov¹, L.A. Novikova², V.M. Vasjukov³, A.A. Ivanov⁴

^{1,4}Penza State Agrarian University, Penza, Russia

²Penza State University, Penza, Russia

³Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga Basin
of the Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

^{1,4}rcgekim@mail.ru, ²la_novikova@mail.ru, ³vvasjukov@yandex.ru

Abstract. *Background.* The total area of specially protected natural territories of Penza region is 68399 hectares or 1.6 % of its area. This is significantly lower than in Russia as a whole and in the Volga Federal District in particular, where they are 13.52 % and 5.5 %, respectively. One of the reasons for this is the geographical location of the Penza region in the center of the European part of the Russian Federation, the most economically developed, as a result of which most of the region's lands are owned or leased for a long time. The purpose of this study is to analyze the development of protected system areas of Penza region from 2018 to 2023 and determine further prospects for its expansion. *Materials and methods.* The material for this work was the original research of the authors conducted in Penza region from 2015 to 2022. During them, traditional methods used in hydrobiology and geobotany were used. *Results.* Since 2018, Penza region has created natural monuments “Sura Riverbed section” with an area of 217,2 hectares, “Sanderka Lake” with an area of 51,7, “Pecharka Lake” with an area of 19,74 hectares, “Floodplain Oak Grove” with an area of 371,6 hectares, “Kaisarovsky Solonets” with an area of 55,64 hectares. The project documentation has been prepared for the creation of natural monuments “Svetopolyansky reserve of the helmet-bearing yathryshnik” with an area of 324 hectares and “Burchikhinsky slopes” with an area of 35,43 hectares. The study gives a description of these objects. There are also descriptions of seven sites of solonets steppes and meadows that are promising for the organization of state nature reserves of a botanical profile. *Conclusion.* The possibilities of creating new natural monuments in Penza region are mostly exhausted. As the analysis of the existing regulatory framework has shown, the state nature reserves of the botanical profile should be a promising type of vegetation protection. They can be created within hunting grounds without affecting the interests of tenants.

Keywords: halophytes, hydrobionts, nature reserves, Red Books, natural monuments, rare species, steppes

Financing: the work was performed within the framework of state contracts of the Ministry of Forestry, Hunting and Nature Management of Penza Region No. 085520000521001638, No. 085520000520001456 and the state assignment of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences No. 1021060107217-0-1.6.19.

Acknowledgments. The authors extend gratitude to the doctor of biological sciences, professor, V.Yu. Ilyin, candidate of agricultural sciences A.Yu. Asanov, candidate of biological sciences V.V. Osipov, candidate of agricultural sciences T.V.Gorbushina, candidate of biological sciences A.V. Ivanova, A.A. Mironova, O.A. Polumordvinov, T.I. Pchelintseva, M.G. Scherbakov, E.A. Mitrofanova.

For citation: Ivanov A.I., Novikova L.A., Vasjukov V.M., Ivanov A.A. Development of the system of specially protected natural territories of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):39–55. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-2-3

Введение

Согласно концепции развития системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) федерального значения на период до 2020 г. (утв. распоряжением Правительства РФ от 22 декабря 2011 г. № 2322-р): ООПТ, полностью или частично изъятые из хозяйственного использования, имеют исключительное значение для сохранения биологического и ландшафтного разнообразия как основы биосферы. Работа по созданию ООПТ, согласно этому документу, ведется не только на федеральном, но и на региональном уровне. Среди ее важнейших направлений следует выделить расширение сети ООПТ регионального значения, особенно в тех субъектах Российской Федерации, где их площади характеризуются значительно меньшими показателями, чем в целом по стране и по другим регионам. К числу таких регионов относится и Пензенская область.

По оперативным данным ГБУ ПО «Центр особо охраняемых и иных природных территорий и акваторий Пензенской области» на февраль 2023 г. общая площадь ООПТ Пензенской области составляет 68 399 га. Из них 59 639 га приходится на ООПТ регионального значения – памятники природы и заказники, а 8425 га – на федеральный объект Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь». Как показывает сравнение этого показателя с таковыми в других регионах Приволжского федерального округа, Пензенская область занимает в нем последнее место по площади ООПТ.

На ООПТ в нашем регионе приходится всего 1,6 % от его площади. Это значительно ниже, чем в России в целом и в Приволжском федеральном округе, где они составляют 13,52 и 5,5 % соответственно (rosstat.gov.ru).

В Российской Федерации наш регион входит в число девяти субъектов, площади ООПТ которых составляют менее 100 000 га и находится среди них на 6 месте (rosstat.gov.ru/storage/mediabank/1-ООПТ_2021_.xlsx). Одной из причин этого является географическое положение Пензенской области в центре Европейской части Российской Федерации, наиболее освоенной в хозяйственном отношении, вследствие чего большая часть земель региона находится в собственности или долгосрочной аренде и существенно затрудняет работу по созданию новых ООПТ [1].

Целью данной работы был анализ развития системы ООПТ Пензенской области с 2018 по 2023 г. и определение дальнейших перспектив ее расширения.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили оригинальные исследования авторов, проводившиеся в Пензенской области с 2018 по 2022 г. В ходе их были использованы традиционные методы, используемые в гидробиологии и геоботанике [2–4].

Результаты и обсуждение

За последние пять лет в Пензенской области было создано семь новых памятников природы регионального значения общей площадью 71 554 га.

Часть памятников природы регионального значения таких, как «Бор бело-мошник», «Дендрочасток Барабановского лесничества», были полностью утрачены в результате засухи и лесных пожаров 2010 г., т.е. наряду с увеличением площадей ООПТ имеет место и некоторые их числа.

Проблемы, связанные с долгосрочной арендой земель в качестве охотничьих угодий, не позволяют создавать на них памятники природы, так их использование не соответствует режиму этой категории ООПТ. Однако это препятствие не является непреодолимым. Согласно Федеральному закону «Об особо охраняемых природных территориях» от 14.03.1995 № 33-ФЗ редкие растительные сообщества и местообитания редких видов растений могут охраняться в государственных природных заказниках, которые могут иметь различный профиль, в том числе ботанический.

Практика создания природных заказников имеет место в Пензенской области. Она была начата в 2007 г., когда постановлением Правительства Пензенской области от 20.12.2007 № 872-пП «О государственных зоологических заказниках регионального значения» были организованы Белинский, Земетчинский, Ломовский, Нижнеломовский, Сосновоборский государственные зоологические заказники регионального значения. Постановлением Правительства Пензенской области от 07.07.2014 № 475-пП был создан государственный природный зоологический заказник регионального значения «Башмаковский» [5]. В 2020 г. проводилась ревизия этих ООПТ, в ходе которой было выполнено зонирование их территорий по видам хозяйственного использования. Основанием для выполнения этих работ послужило вступление в силу Федерального закона от 03.08.2018 № 342-ФЗ «О внесении изменений в Градостроительный кодекс Российской Федерации и отдельные законодательные акты Российской Федерации», внесшего изменения в Федеральный закон «Об особо охраняемых природных территориях» в части приведения Положений об ООПТ в соответствие с его требованиями.

По оперативным данным ГБУ ПО «Центр особо охраняемых и иных природных территорий и акваторий Пензенской области», заказники в связи с запрещением на их территориях всех видов охоты оказывают положительное влияние на численность различных видов животных как в пределах их границ, так на прилегающих территориях. Определенную роль государственные природные зоологические заказники регионального значения играют и в охране редких видов и сообществ растений. Выделяемые внутри них заповедные зоны исключают возможность проведения сплошных рубок, что способствует сохранению местообитаний. Однако возможности по выделению таких зон ограничены. Это связано с тем, что почти все эксплуатационные леса находятся в аренде и выделение заповедных зон возможно только в пределах различных категорий защитных лесов.

Возможности организации зоологических заказников в Пензенской области в основном исчерпаны, так как охотничьи угодья, не вошедшие в состав существующей сети ООПТ, находятся в аренде у частных лиц. Однако в плане организации ботанических заказников имеются перспективы. Режим этих ООПТ предполагает только охрану растительного мира, в связи с чем ботанические заказники могут создаваться, не затрагивая интересов арендаторов охотничьих угодий.

В период с 2018 по 2022 г. в Пензенской области работа по созданию новых памятников природы ведется достаточно активно. За этот период было

создано пять ООПТ этого уровня из них три водного и два ботанического профиля. Еще для двух объектов составлены научные обоснования и проведены работы по межеванию и постановке на кадастровый учет. В настоящее время эта документация со всеми согласованиями передана для утверждения в Правительство Пензенской области. Остановимся на характеристике этих объектов (рис. 1).

Памятник природы «Участок русла р. Суры» площадью 217,2 га создан постановлением Правительства Пензенской области от 24 августа 2020 г. № 570-пП. Он находится в пределах Лунинского и Никольского районов на отрезке русла р. Суры от с. Исаевка Нижнешкафтинского сельсовета до д. Александровка Ильминского сельсовета. Кроме самого русла реки в состав памятника природы вошла прибрежная защитная полоса шириной 50 м. Основанием для определения его границ была концепция неравномерного пространственного распределения рыб под влиянием гидрофизических факторов [6].



Рис. 1. Местоположения новых и предлагаемых к включению объектов в сеть ООПТ Пензенской области: 1 – «Озеро Печарка»; 2 – «Участок русла р. Суры»; 3 – «Озеро Сандерка»; 4 – «Светлополянский резерват ятрышника шлемоносного»; 5 – «Пойменная дубрава»; 6 – «Бурчихинские склоны»; 7 – «Жмакинский солонец»; 8 – «Кайсаровский солонец»; 9 – «Сердобский солонец»; 10 – «Чунакская солонцовая поляна»; 11 – «Литвиновский солонец»; 12 – «Келлеровский солонец»; 13 – «Мансуровский солонец»; 14 – «Карноварский солонец»

Природоохранная ценность рассматриваемого участка русла р. Суры на отрезке от г. Пензы до границы с Республикой Мордовия определяется тем, что он в силу благоприятного сочетания гидрофизических факторов является местом высокой концентрации рыб, в том числе и ценных промысловых.

В пределах этого памятника природы река имеет извилистое русло с четко выраженными плесами, перекатами и островами. Ширина русла варьирует от 50 до 100 м. Скорость течения в летнюю межень на разных его участках различается. Минимальные показатели отмечаются на участках русла, имеющих максимальную ширину (до 100 м), и составляют 0,2–0,3 м/с. Максимальные показатели 0,8–0,9 м/с отмечаются там, где русло сужается до 50 м.

Рельеф дна сложный. Имеются как мелководные участки преимущественно с быстрым течением, благоприятные для нагула молоди ряда видов рыб, так и глубокие ямы, используемые различными представителями ихтиофауны, в том числе и *Acipenser ruthenus* L., для зимовки. В верхней части территории дно формируется песком с галькой, в нижней части оно твердое глинистое, также с небольшими иловыми наносами и включениями гальки. На перекатах в русло выходят коренные породы, подстилающие пойму. Они представлены серыми мергелями верхнего сенона [7]. Напротив пос. Лугового выход мергелей имеет характер небольших порогов.

По оперативным данным «Приволжского научного центра аквакультуры и водных биоресурсов Пензенского государственного аграрного университета» на рассматриваемом участке русла благоприятные условия для воспроизводства фитофильных, псаммофильных и литофильных видов рыб, а также других гидробионтов. В связи с этим данный участок русла до введения режима ООПТ был местом наиболее активного рыбного промысла, включая дайвинг, в том числе браконьерскими орудиями лова.

Включение выявленного в результате обследования уникального участка русла р. Суры в систему ООПТ Пензенской области предполагает полный запрет любительского и спортивного рыболовства; проезд и стоянку автомобильного транспорта, устройство бивуаков и разведение костров, а также запрет на добычу полезных ископаемых, прежде всего песка. Работа земснарядов может приводить к разрушению местообитаний гидробионтов в результате изменения рельефа дна и сложившихся процессов циркуляции воды.

Введение режима ООПТ на рассматриваемом участке русла будет способствовать восстановлению фауны гидробионтов не только в пределах памятника природы, но и всей экосистемы русла р. Суры.

Выявление подобных рассмотренному участку русла р. Суры в руслах других рек, в первую очередь Мокши, Хопра и Вороны, представляется актуальным для расширения сети водных памятников природы на территории Пензенской области.

Памятник природы регионального значения «Озеро Сандерка» площадью 51,7 га создан постановлением Правительства Пензенской области «О памятнике природы регионального значения “Озеро Сандерка”» от 24.08.2020 № 569-пП. Объект включает в себя акваторию озера площадью 14 га и водоохранную зону шириной 50 м от уреза воды. Средняя глубина озера – 1,23 м, максимальная – около 4 м, а протяженность озера около – 3 км [8].

Вода оз. Сандерка по всем показателям соответствует ГОСТу для рыбохозяйственных водоемов. Высокое содержание кальция создает благоприятные условия для развития всего комплекса водных организмов.

В оз. Сандерка имеются все пояса водной растительности, свойственные мало нарушенным устойчивым озерным экосистемам. Здесь четко выражен пояс околородной растительности, доминантом которой является *Турпа*

angustifolia L.. Далее полосу шириной от 0,8 до 2,5 м образуют заросли *Nymphaea candida* J. et C. Presl. с незначительным участием *Nuphar lutea* (L.) Smith. Далее следует пояс растений, полностью погруженных в воду. Среди них доминируют *Ceratophyllum demersum* L. и *Potamogeton lucens* L. Озеро заросло не более, чем на 20 %. Наблюдаемая практически во всех озерах этой части сурской поймы экспансия *Stratiotes aloides* L. здесь не обнаружена.

Согласно результатам исследований А. Ю. Асанова в оз. Сандерка обитает 15 видов рыб. В настоящее время такой богатый лимнофильный комплекс весьма редкое явление для старичных водоемов поймы р. Суры [9]. Это связано с тем, что большинство из них во многом благодаря деятельности человека утратили связь с реками и имеют неблагоприятные для большинства видов рыб условия обитания.

Экосистема оз. Сандерка находится в лучшем состоянии по сравнению с другими озерами в пойме р. Суры в пределах Пензенской области. Поэтому оно может быть использовано как эталонный пример в экологических исследованиях состояния пойменных водоемов региона.

Памятник природы регионального значения «**Озеро Печарка**» площадью 19,74 га создан постановлением Правительства Пензенской области от 07.10.2020 № 703-пП. Объект располагается в левобережной пойме р. Суры в непосредственной близости к левому склону ее долины на расстоянии 0,9–1,6 км от основного русла р. Суры в границах территории Ильминского сельсовета Никольского района Пензенской области. Граница памятника природы определена по береговой линии озера.

Оз. Печарка состоит из двух обособленных частей озерной глади Верхней и Нижней Печарки, которые отличаются друг от друга по ряду показателей. Верхняя Печарка имеет площадь акватории 10,8 га и протяженность 0,945 км. Максимальная ширина акватории составляет 250 м. Ниже впадения ручья Соколовка акватория сужается и на расстоянии 250 м переходит в неширокую (до 15 м) 70-метровую протоку, которая соединяет Верхнюю и Нижнюю Печарку. Нижняя Печарка имеет площадь акватории 5,9 га и протяженность 0,628 км. Максимальную ширину (около 100 м) она имеет в непосредственной близости у впадения протоки. Далее акватория этой части озера сужается и переходит в узкую протоку, соединяющую ее через каскад небольших пойменных озер с руслом р. Сура. Протока представляет собой проточный водоток шириной от 7 м в начале, до 1,1–1,7 м в нижней части.

Средняя глубина Верхней и Нижней Печарки составляет 3,7 и 1,6 м соответственно. Максимальная глубина озера зафиксирована в средней части Верхней Печарки и составляет – 4,5 м.

Объем воды в озере составляет 420 205 м³. По этому показателю оз. Печарка является одним из наиболее крупных озер поймы р. Суры в пределах Пензенской области, а Верхняя Печарка является и самым глубоким водоемом подобного типа. По основным гидрохимическим показателям вода озера соответствует предельно допустимым концентрациям рыбохозяйственных водоемов.

Оз. Печарка заросло в малой степени (не более 10% площади) акватории. В ходе исследований оз. Печарка было выявлено 19 растительных формаций. Наибольшие площади занимают формации *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*. Они окаймляют всю акваторию, образуя по левому берегу поло-

су шириной от 4 до 8 м на глубинах от 1,5 до 2 м. Формации *Nuphar lutea*, *Potamogeton natans* L. и *Stratiotes aloides* встречаются в виде небольших фрагментов на фоне формаций *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* по границе водной растительности.

В оз. Печарка сохранилась уникальная исторически сложившаяся ихтиофауна, включающая 15 видов рыб, относящихся к пяти фаунистическим комплексам, что свидетельствует об уникальности данного водоема в отношении видового разнообразия [10].

Такое высокое биоразнообразие озера связано как с постоянством условий обитания в водоеме, так и с периодом весеннего половодья, когда водоем может соединяться с руслом р. Суры, что ведет к видовому «обогащению» ихтиофауны. Поэтому здесь обитают виды, характерные как для проточных водоемов, так и для замкнутых, не имеющих течения.

Оз. Печарка обладает уникальными условиями, способствующими сохранению биоразнообразия и поддержанию высокой численности рыб. Прежде всего это большая площадь акватории с глубинами до трех метров, что благоприятно для нагула крупных рыб, составляющих основу маточного поголовья. Кроме того, в акватории озера имеются также значительные площади мелководий с зарослями погруженной водной растительности, создающей благоприятные условия для нереста и нагула молоди фитофильных рыб. Имеются также мелководья, поросшие высшей водной растительностью, необходимые для нагула хищников и основной массы фитофилов молодых поколений в возрасте 1–4 года.

В настоящее время богатый лимнофильный комплекс является редким явлением для пойменных водоемов р. Суры. Большинство из таких водоемов в результате хозяйственной деятельности человека утратили связь с реками и имеют неблагоприятные для большинства рыб условия обитания, связанные с эвтрофикацией и заморными явлениями. Оз. Печарка не подвергалось сильному антропогенному воздействию и сохранило биоразнообразие рыбного населения. Оно может служить эталонным примером водоема для контроля за сохранением ихтиофауны пойменных озер р. Суры в пределах Пензенской области и Республики Мордовия.

Охрана экосистем озер-старич представляется собой важную научную задачу, актуальность которой определяется тем, что в последние десятилетия наблюдается процесс активной их деградации [11, 12]. Выявление озер в меньшей степени затронутых деградационными процессами, и включение их в систему ООПТ Пензенской области будет способствовать ее расширению.

Памятник природы регионального значения «**Пойменная дубрава**» площадью 371,6 га создан постановлением Правительства Пензенской области от 24.08.2020 № 568-пП. Он находится в пределах земель городских лесов и примыкает с юго-запада к микрорайону Ахуны г. Пензы. В физико-географическом плане она представляет собой участок поймы р. Суры, расположенный вдоль левого берега протоки Старой Суры. Эта территория имеет большое природоохранное значение. На ней представлена полночленная популяция дуба черешчатого, имеющая широкий спектр особей различных возрастов – от подростка до старых двухсотлетних экземпляров.

Особую ценность представляет микобиота рассматриваемого памятника природы. Здесь обитают виды грибов, занесенные в Красную книгу Рос-

сийской Федерации [13]: *Rubinoboletus rubinus* W. G. Sm. и *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray и в Красную книгу Пензенской области [14] – *Caloboletus radicans* (Pers.) Vissini *Cortinarius caesiocortinatus* (Jul. Scaeff.) Niskanen et Liimat, *C. odoratus* (Joquet ex M. M. Moser, *C. sodagnitus* Rob. Henry, *Leccinellum crocipodium* (Letell.) Della Magg. et Trassin. *Rubroboletus satanas* (Lenz.) Kuan Zhao et Zhu L. Jang, *Celluariella warnieri* (Dureu et Mont.) Zmitr. et Malycheva.

Кроме того, такие редкие виды грибов, как *Agaricus augustus* Fr., *Entoloma sinuatum* (Bull.) P. Kumm., *Hemileccinum depilatum* (Redeuilh) Sutara, *Lactarius fulvissimus* Romagn., *Rubroboletus legaliae* (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin., *Tricholoma orirubens* Quél., *Tricholoma ustaloides* Romagn. планируются для занесения в третье издание Красной книги Пензенской области.

В пределах рассматриваемого памятника природы выявлены редкие виды сосудистых растений, занесенные в Красную книгу Пензенской области [14]: *Lychnis chalconica* L., *Melica transilvanica* Schur, *Tulipa bibersteiniana* Schult. et Schult. s.l.

На территории ООПТ обитают редкие виды животных, занесенные в Красную книгу Пензенской области [15]: бабочки *Zerinthia polyxena* Denis ex Schffermuller и *Parnassius mnemosyne* L., а также позвоночные животные – *Emys orbicularis* L. и выдра *Lutra lutra* L.

Памятник природы регионального значения «**Бурчихинские склоны**» находится на завершающей стадии проектирования. Подготовленная техническая документация передана в Правительство Пензенской области. Объект расположен в границах муниципального образования г. Пенза в окрестностях микрорайона Ахуны на землях, относящихся к зоне городских лесов. Его площадь составляет 35,43 га. По физико-географическому положению территория памятника природы располагается по левому борту долины р. Суры на склоне юго-западной экспозиции. «Бурчихинские склоны» – одна из немногих на территории Пензенской области неотектонических зон. Для нее характерны разломы тектонического происхождения в сочетании с эрозионными формами рельефа, представленными крутыми склонами, рассеченными долинами многочисленных родников. В связи с выходом на поверхность мергеля – породы смешанного глинисто-карбонатного состава – в пределах «Бурчихинских склонов» формируются редкие для Пензенской области насыщенные карбонатами серые лесные почвы. Они благоприятны для произрастания редких видов сосудистых растений: *Cephanthera rubra* (L.) Rich., занесенного в Красную книгу Российской Федерации [13] и *Listera ovata* (L.) R. Br.

Особую ценность представляет микобиота рассматриваемого памятника природы. Здесь обитают виды грибов, занесенные в Красную книгу Российской Федерации [13] и в Красную книгу Пензенской области [14]: *Amanita strobiliformis* Gonn. et Rabenh., *Caloboletus radicans*, *C. sodagnitus*, *Leccinellum crocipodium* (Letell.) Della Magg. et Trassin., *Cortinarius aurontioturbinatus* (Secr.) J. E. Lange, *Cortinarius citrinus* (J. E. Lange) Rob. Henry, *Cortinarius rapaceus* Fr., *Cortinarius sodagnitus*.

Кроме того, такие редкие виды грибов, как *Cortinarius psittacinus* Mos. *Hemileccinum depilatum*, *Lactarius fulvissimus*, *Rubroboletus legaliae*, *Russula pallidospora* Romagn, планируются для занесения в третье издание Красной книги Пензенской области. Этим определяется большое природоохранное значение территории памятника природы «Бурчихинские склоны».

Памятник природы регионального значения «Светлополянский резерват ятрышника шлемоносного» находится на завершающей стадии проектирования. Подготовленная техническая документация передана в Правительство Пензенской области. Объект находится в 2 км к северо-востоку от микрорайона г. Пензы пос. Победа. Его площадь составляет 324 га. Проектируемая ООПТ находится в пределах подстилаемой мергелями обширной надпойменной террасы правого склона долины р. Суры. На поверхность мергели выходят только в проектируемой ООПТ. На прилегающей территории они перекрыты четвертичными песчаными отложениями. Рассматриваемая территория имеет выровненный рельеф с небольшим уклоном в юго-западном направлении.

Преобладающим типом почв являются лугово-черноземные почвы. В условиях Пензенской области они являются редким почвенным типом, в связи с чем их охрана необходима в условиях региональных ООПТ.

Важной особенностью флоры рассматриваемого участка является большое количество редких видов, среди которых наибольшую ценность представляет *Orchis militaris* L., занесенный в Красную книгу России [13]. Кроме того, здесь отмечено девять видов сосудистых растений, включенных в Красную книгу Пензенской области [14]: *Carex hartmaniorum* Cajand, *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo, *Gladiolus tenuis* M. Bieb., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Listera ovata*, *Ophioglossum vulgatum* L., *Potentilla alba* L., *Ranunculus lingua* L., *Salix rosmarinifolia* L.

Растительный покров этой территории имеет природоохранную ценность в связи с тем, что на ней представлен широкий спектр ассоциаций крупнотравных материковых лугов.

Разнообразный флористический состав территории обеспечивает кормовой базой представителей богатейшей энтомофауны. В результате энтомологических исследований на территории, проектируемой под ООПТ, выявлено и определено более 300 видов насекомых [16, 17]. Из них в Красную книгу Пензенской области [15] занесено 24 вида.

Среди растительных сообществ, не охваченных системой ООПТ, до недавнего времени оставались ассоциации галофитов, распространенные на разных типах засоленных почв. В результате их изучения авторами статьи был выявлен ряд участков перспективных с точки зрения организации памятников природы и ботанических заказников.

Один из них – «Кайсаровский солонец» площадью 55,64 га – уже получил статус памятника природы регионального значения. Он был придан ему постановлением Правительства Пензенской области от 07.10.2020 № 704-пП. «О памятнике природы регионального значения “Кайсаровский солонец”». ООПТ находится в окрестностях с. Кайсаровка Колышлейского района.

В пределах памятника природы преобладающими типами почв являются редкие для Пензенской области черноземы солонцеватые, солонцы луговые и лугово-болотные.

Растительные сообщества «Кайсаровского солонца», несмотря на активную сельскохозяйственную освоенность прилегающих территорий, находятся в хорошем состоянии. Из них наибольшую ценность представляют приуроченные к блюдцевидным выходам засоленных почв ассоциации галофитов: *Artemisia nitrosa* Weber ex Stechm., *Limonium donetzicum* Klokov, *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz.

«Кайсаровский солонец» имеет большую ценность с точки зрения охраны биологического разнообразия региона. На его территории произрастают девять видов редких растений, находящихся на северной границе ареала и занесенных в Красную книгу Пензенской области [14]: *Artemisia santonica* L., *Galatella linosyris* (L.) Rchb. f., *Iris halophila* Pall., *Jacobaea erucifolia* (L.) G. Gaertn. et al. (*Senecio erucifolius* L.), *Limonium donetzicum* (L. *tomentellum* auct. non (Boiss.) Kuntze), *Plantago cornutii* Gouan., *Scorzonera parviflora* Jacq., *Silaum silaus* (L.) Schinz et Thell., *Stipa pennata* L.

Кроме «Кайсаровского солонца», получившего статус памятника природы, для включения в систему ООПТ Пензенской области перспективны еще несколько участков, на которых представлены ассоциации галофитов.

«Жмакинский солонец» расположен в Колышлейском районе, в 5 км юго-восточнее с. Жмакино, примерная площадь – 100 га. Растительность представлена галофитными степями, полукустарничковыми и многолетне-разнотравными. Среди ассоциаций галофитных лугов доминируют многолетне-разнотравные. Во флористическом составе многочисленны редкие виды галофитов: *Artemisia nitrosa*, *A. santonica*, *Galatella linosyris*, *Gentiana pneumonanthe* L., *Jacobaea erucifolia*, *J. kirghisica* (DC.) E. Wiebe, *Limonium donetzicum*, *Plantago cornutii*, *Plantago maxima* Juss. ex Jacq., *P. salsa* Pall., *Stipa pennata*, *Pedicularis dasystachys* Schrenk, *Scorzonera parviflora*, *Silaum silaus*, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. [18–20].

«Сердобский солонец» находится в Сердобском районе, в 2 км к югу от г. Сердобска, примерная площадь – 200 га. В настоящее время галофитная растительность «Сердобского солонца» почти одинаково представлена галофитными лугами и галофитными степями. Среди луговых сообществ доминируют многолетне-разнотравные галофитные луга с участием корневищно-злаковых и дерновиннозлаковых. Галофитные степи представлены в равной степени полукустарничковыми и многолетне-разнотравными. Имеются небольшие фрагменты однолетне-разнотравных степей. Во флористическом составе многочисленны редкие виды галофитов: *Althaea officinalis*, *Artemisia nitrosa*, *A. santonica*, *Atriplex intracontinentalis* Sukhor., *Carex otrubae* Podp., *Glaux maritima* L., *Jacobaea erucifolia*, *Jacobaea kirghisica*, *Limonium donetzicum*, *Plantago cornutii*, *Scorzonera parviflora*, *Silaum silaus*, *Stipa pennata*, *Triglochin maritima* L., *Tripolium pannonicum* [18, 19, 21–23].

«Литвиновский солонец» находится в Лопатинском районе, в 3–4 км севернее с. Даниловка, примерная площадь 300 га. На территории «Литвиновского солонца» явно преобладает галофитная растительность, причем степная преобладает над луговой. Из галофитных степей в большей степени участвуют полукустарничковые, в меньшей – многолетне-разнотравные, а из галофитных лугов заметно преобладают многолетне-разнотравные и участвуют в большей степени однолетне-разнотравные и в меньшей степени – дерновиннозлаковые. Встречаются следующие редкие виды: *Artemisia nitrosa*, *A. santonica*, *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. f., *Galatella linosyris*, *Galatella villosa* (L.) Rchb. f., *Gentiana cruciata* L., *Gentiana pneumonanthe*, *Jacobaea erucifolia*, *Limonium donetzicum*, *Plantago maxima*, *Plantago salsa*, *Silaum silaus*, *Stipa pennata*, *Stipa tirsia* Steven [18, 19, 24].

«Чунакская солонцовая поляна» располагается в Малосердобинском районе в 3 км к северу от с. Чунаки. Примерная площадь участка – 25 га.

В структуре растительного покрова преобладают галофитные степи, которые представлены преимущественно полукустарничковыми, а в меньшей мере – многолетне-разнотравными и однолетне-разнотравными. Галофитные луга образованы исключительно однолетне-разнотравными. Во флоре отмечены редкие виды: *Artemisia santonica*, *Carex tomentosa* L., *Fritillaria meleagroides*, *Galatella linosyris*, *Galatella rossica* Novopokr., *Galatella villosa*, *Gentiana cruciata*, *Gentiana pneumonanthe*, *Jacobaea erucifolia*, *Limonium donetzicum*, *Plantago maxima*, *Ranunculus pedatus* Waldst. et Kit., *Salix rosmarinifolia* L., *Silaum silaus*, *Stipa pennata*, *Viola stangina* Kit. ex Schult. (*V. persicifolia* Schreb.) [19, 24, 25]

«Келлеровский солонец» находится в Неверкинском районе, 2 км восточнее с. Елшанка и занимает склоны оврага «Солонечный», впадающего в р. Старый Карбулак – левый приток р. Елань-Кадада. Примерная площадь около 100 га. В растительном покрове «Келлеровского солонца» преобладают галофильные степи с участием галофильных лугов. Среди галофильных степей особенно выделяются полукустарничковые, а из галофитных лугов – многолетне-разнотравные. Во флоре отмечены редкие виды: *Allium flavescens* Besser, *A. praescissum* Rehb., *Amygdalus nana* L., *Artemisia nitrosa*, *A. santonica* L., *Aster amellus* L., *Bassia prostrata* (L.) A.J. Scott (*Kochia prostrata* (L.) Schrad.), *Campanula spryginii* Saksonov et Tzvelev, *Galatella crinitoides* Novopokr., *G. linosyris*, *G. villosa*, *Geranium collinum* Stephan ex Willd., *Jacobaea erucifolia*, *J. grandidentata* (Ledeb.) Vasjukov, *J. schwetzwii* (Korsh.) Tatanov et Vasjukov (*Senecio schwetzwii* Korsh.), *Plantago cornutii*, *Taraxacum bessarabicum*, *Spiraea crenata* L., *Silaum silaus*, *Stipa pennata* [19, 21, 26–28].

«Мансуровский солонец» также находится в Неверкинском районе и располагается в 3 км южнее с. Мансуровка, примерная площадь – 400 га. Большую часть территории объекта занимают галофитные луга. Они представлены многолетне-разнотравными лугами с участием дерновиннозлаковых. Среди галофитных степей преобладают полукустарничковые с участием многолетне-разнотравных и корневищнозлаковых. Флора включает большое количество редких видов: *Allium podolicum* (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib., *A. praescissum*, *Amygdalus nana*, *Artemisia nitrosa*, *A. santonica* L., *Bassia prostrata*, *Campanula spryginii*, *Galatella angustissima* (Tausch) Novopokr., *G. biflora* (L.) Nees, *G. linosyris*, *G. rossica*, *Jacobaea erucifolia*, *Otites sibirica* (L.) Raf., *Plantago cornutii*, *Silaum silaus*, *Spiraea crenata*, *Stipa borysthena* Klokov ex Prokudin [18, 19, 26, 29].

«Карноварский солонец» располагается в Неверкинском районе Пензенской области, в 2 км к югу от с. Мансуровка. Примерная площадь – около 50 га. На солонце преобладает галофитная растительность, которая состоит преимущественно из галофитных степей и в меньшей степени – галофитных лугов и болот. Представлены чаще полукустарничковые, реже – многолетне-разнотравные и однолетне-разнотравные галофитные степи. Распространены также многолетне-разнотравные, а в меньшей – дерновиннозлаковые галофитные луга. Флора участка включает следующие редкие виды: *Alisma bjoerkqvistii* Tzvelev, *Allium flavescens*, *A. praescissum*, *Amygdalus nana*, *Artemisia nitrosa*, *A. santonica*, *Bassia prostrata*, *Galatella biflora*, *G. linosyris*, *G. rossica*, *Jacobaea erucifolia*, *J. grandidentata*, *J. kirghisica*, *Limonium gmelinii* (Willd.) Kuntze, *Otites sibirica*, *Plantago maxima*, *P. tenuiflora* Waldst. et Kit., *Stipa pennata*, *Silaum silaus*, *Spiraea crenata* [19, 30, 31].

Заключение

Расположение Пензенской области в центре Европейской части Российской Федерации, наиболее освоенной в хозяйственном отношении части страны, создает определенные трудности в плане расширения существующей сети региональных ООПТ. В первую очередь это связано с тем, что большая часть земель региона находится в собственности или долгосрочной аренде. Несмотря на это, за последние пять лет в Пензенской области было создано пять новых памятников природы регионального значения, а для двух полностью подготовлена проектная документация. Однако возможности организации ООПТ данной категории в регионе в основном исчерпаны. Определенный резерв существует лишь в плане создания водных памятников природы за счет объектов, находящихся в государственной собственности: пойменных озер, болот и участков речных русел. Для охраны же растительного покрова перспективным видом ООПТ могут быть государственные природные заказники ботанического профиля. Они могут создаваться в пределах охотничьих угодий, не затрагивая интересов арендаторов. В ходе исследований выявлено семь объектов, представляющих собой участки, занятые редкой для Пензенской области галофитной растительностью, которым в перспективе может быть придан этот охранный статус.

Список литературы

1. Иванов А. И., Чистякова А. А., Новикова Л. А. Особо охраняемые природные территории Пензенской области. Пенза : Управление природных ресурсов и охрана окружающей среды по Пензенской области, 2008. 32 с.
2. Папченков В. Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиотика: методология, методы : материалы Школы по гидробиотике. Рыбинск : Рыбинский Дом печати, 2003. С. 23–26.
3. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 226 с.
4. Ипатов В. С., Мирин Д. М. Описание фитоценоза : метод. рекомендации. СПб. : Санкт-Петербургский государственный университет, 2008. 71 с.
5. О состоянии природных ресурсов и охране окружающей среды в Пензенской области в 2017 году. Пенза, 2018. 143 с.
6. Герасимов Ю. В., Борисенко Э. С., Базаров М. И. [и др.]. Распределение рыб в среднем течении большой равнинной реки под влиянием гидрофизических факторов // Биология внутренних вод. 2019. № 1. С. 42–50.
7. Географический атлас Пензенской области. Пенза : Облиздат, 2005. 60 с.
8. Ивушкин А. С., Крышов И. М., Кантеев К. К. Водорегулирующие сооружения Пензенской области. Пенза : Пензенская правда, 1993. 120 с.
9. Асанов А. Ю., Иванов А. И. Особенности ихтиофауны озера Сандерка в пойме р. Сура в пределах Пензенской области // Нива Поволжья. 2019. № 1. С. 57–63.
10. Асанов А. Ю., Иванов А. И. Ихтиофауна пойменных озер долины реки Суры в пределах Пензенской области на примере озера Печарка // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. № 3. С. 68–78. doi: 10.21685/2307-9150-2020-3-6
11. Иванов А. И., Ильин В. Ю., Дудкин Е. А. Водно-болотные угодья Пензенской области. Пенза : РИО ПГСХА, 2016. 200 с.
12. Иванов А. И., Чернышов Н. В., Кузин Е. Н. Природные условия Пензенской области. Современное состояние. Пенза : РИО ПГАУ, 2017. 235 с.
13. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М. : Тов-во науч. изданий КМК, 2008. 855 с.

14. Красная книга Пензенской области. Т. 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. 2-е изд. Пенза : Пензенская правда, 2013. 300 с.
15. Красная книга Пензенской области. Т. 2. Животные. 2-е изд. Воронеж : Воронежская областная типография, 2019. С. 264.
16. Полумордвинов О. А., Монахов Е. М. Насекомые (Insecta) Красной книги РФ на территории Пензенской области // XII съезд Русского энтомологического общества. СПб. : ЗИН РАН, 2002. С. 288.
17. Шибяев С. В., Полумордвинов О. А. Обзор фауны перепончатокрылых (*Insecta, Hymenoptera*) Пензенской области // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки. 2012. № 29. С. 274–279.
18. Новикова Л. А. Особо охраняемые природные территории Пензенской области и их мониторинг // Биоразнообразие и антропогенная трансформация экосистем : тр. гос. природного заповедника «Воронинский». Воронеж : Научная книга, 2019. Т. 4. С. 69–75.
19. Новикова Л. А., Васюков В. М., Горбушина Т. В. Изученность галофитной растительности в Пензенской области // Самарский научный вестник. 2019. Т. 8, № 1. С. 75–82. doi: 10.24411/2309-4370-2019-11112
20. Васюков В. М., Новикова Л. А., Горбушина Т. В. О флоре засоленных местообитаний Кольшлейского района Пензенской области // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2020. Т. 29, № 3. С. 120–125. doi: 10.24411/2073-1035-2020-10339
21. Новикова Л. А., Васюков В. М., Горбушина Т. В., Михайлова Е. В. Трансформация галофитной растительности «Сердобского солонца» (Сердобский район, Пензенской области) // Экосистемы. 2021. Вып. 25. С. 5–11. doi: 10.37279/2414-4738-2021-25-5-11
22. Новикова Л. А., Васюков В. М., Горбушина Т. В., Михайлова Е. В. Галофитная растительность Сердобского района Пензенской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2021. Т. 15, № 2. С. 43–70. doi: 10.24412/2072-8816-2021-15-2-43-70
23. Васюков В. М., Новикова Л. А., Горбушина Т. В. Материалы к флоре юга Пензенской области: Сердобский район // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2020. Т. 29, № 2. С. 65–73. doi: 10.24411/2073-1035-2020-10318
24. Новикова Л. А., Васюков В. М., Миронова А. А., Гордеева Л. А. Галофитная растительность Лопатинского района Пензенской области // Самарский научный вестник. 2022. Т. 11, № 3. С. 96–105. doi: 10.55355/snv2022113111
25. Новикова Л. А., Васюков В. М., Горбушина Т. В., Пчелинцева Т. И. Динамика галофитной растительности Чунакской солонцевой поляны (Малосердобинский район, Пензенская область) // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2022. № 1. С. 35–48. doi: 10.32516/2303-9922.2022.41.4
26. Васюков В. М., Новикова Л. А., Панькина Д. В., Миронова А. А. Материалы к флоре юго-востока Пензенской области // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2016. Т. 10, № 3. С. 29–38.
27. Келлер Б. А. Растительность засоленных почв СССР // Избр. соч. М. : Изд-во АН СССР, 1951. С. 177–211.
28. Новикова Л. А., Миронова А. А., Васюков В. М. Характеристика флоры и растительности «Келлеровского солонца» (Пензенская область) // Нива Поволжья. 2017. № 4. С. 109–114.
29. Новикова Л. А., Кулагина Е. Ю., Миронова А. А., Панькина Д. В. Ценный ботанический объект в Пензенской области («Мансуровский солонец») // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2016. № 2. С. 19–29.
30. Новикова Л. А., Коряжкина К. В., Полумордвинов О. А. Биологическое разнообразие «Карноварского солонца» (Неверкинский район, Пензенская область) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2020. № 3. С. 27–41. doi: 10.21685/2307-9150-2020-3-3

31. Васюков В. М., Горбушина Т. В., Новикова Л. А. [и др.]. Материалы к флоре юго-востока Пензенской области: Неверкинский район. Сообщение 2 // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2021. Т. 15, № 1. С. 5–19. doi: 10.24412/2072-8816-2021-15-1-5-19

References

1. Ivanov A.I., Chistyakova A.A., Novikova L.A. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Penzenskoy oblasti = Specially protected natural territories of Penza region. Penza: Upravlenie prirodnikh resursov i okhrana okruzhayushchey sredy po Penzenskoy oblasti*, 2008:32. (In Russ.)
2. Papchenkov V.G. On the classification of plants of reservoirs and streams. *Gidrobotanika: metodologiya, metody: materialy Shkoly po gidrobotanike = Hydrobotany: methodology, methods: proceedings of the School of Hydrobotany*. Rybinsk: Rybinskiy Dom pechati, 2003:23–26. (In Russ.)
3. Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb = Fish Study Guide*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1966:226. (In Russ.)
4. Ipatov V.S., Mirin D.M. *Opisanie fitotsenoza: metod. rekomendatsii = Description of phytocenosis: methodical recommendations*. Saint Petersburg: Sankt-Peterburgskiy gosudarstvennyy universitet, 2008:71. (In Russ.)
5. *O sostoyanii prirodnikh resursov i okhrane okruzhayushchey sredy v Penzenskoy oblasti v 2017 godu = On the state of natural resources and environmental protection in Penza region in 2017*. Penza, 2018:143. (In Russ.)
6. Gerasimov Yu.V., Borisenko E.S., Bazarov M.I. et al. Distribution of fish in the middle course of a large flat river under the influence of hydrophysical factors. *Biologiya vnutrennikh vod = Biology of inland waters*. 2019;(1):42–50. (In Russ.)
7. *Geograficheskiy atlas Penzenskoy oblasti = Geographic atlas of Penza region*. Penza: Oblizdat, 2005:60. (In Russ.)
8. Ivushkin A.S., Kryshov I.M., Kanteev K.K. *Vodoreguliruyushchie sooruzheniya Penzenskoy oblasti = Water control facilities of the Penza region*. Penza: Penzenskaya pravda, 1993:120. (In Russ.)
9. Asanov A.Yu., Ivanov A.I. Features of the ichthyofauna of Lake Sanderka in the floodplain of the Sura river within Penza region. *Niva Povolzh'ya = Niva of the Volga region*. 2019;(1):57–63. (In Russ.)
10. Asanov A.Yu., Ivanov A.I. The ichthyofauna of the lakes of the Sura river valley in Penza region by the example of lake Pecharka. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2020;(3):68–78. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2020-3-6
11. Ivanov A.I., Il'in V.Yu., Dudkin E.A. *Vodno-bolotnye ugod'ya Penzenskoy oblasti = Wetlands of Penza region*. Penza: RIO PGSKhA, 2016:200. (In Russ.)
12. Ivanov A.I., Chernyshov N.V., Kuzin E.N. *Prirodnye usloviya Penzenskoy oblasti. Sovremennoe sostoyanie = Natural conditions of Penza region. Current state*. Penza: RIO PGAU, 2017:235. (In Russ.)
13. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (rasteniya i griby) = The Red book of the Russian Federation (plants and mushrooms)*. Moscow: Tov-vo nauch. izdaniy KMK, 2008:855. (In Russ.)
14. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. T. 1. Griby, lishayniki, mkhi, sosudistye rasteniya. 2-e izd. = The Red Book of Penza region. Volume 1, Mushrooms, lichens, mosses, vascular plants. The 2nd edition*. Penza: Penzenskaya pravda, 2013:300. (In Russ.)
15. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. T. 2. Zhivotnye. 2-e izd. = The Red Book of Penza region. Volume 2. Animals. The 2nd edition*. Voronezh: Voronezhskaya oblastnaya tipografiya, 2019:264. (In Russ.)
16. Polumordvinov O.A., Monakhov E.M. Insects (Insecta) of the Red Book of the Russian Federation in Penza Region. *KhII s"ezd Russkogo entomologicheskogo obshchestva =*

- The 12th Congress of the Russian Entomological Society*. Saint Petersburg: ZIN RAN, 2002:288. (In Russ.)
17. Shibaev S.V., Polumordvinov O.A. The review of the fauna of Hymenoptera (*Insecta, Hymenoptera*) of Penza region. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V.G. Belinskogo. Estestvennyye nauki = Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinskiy. Natural sciences*. 2012;(29):274–279. (In Russ.)
 18. Novikova L.A. Specially protected natural territories of the Penza region and their monitoring. *Bioraznoobrazie i antropogennaya transformatsiya ekosistem: tr. gos. prirodnogo zapovednika «Voroninskiy» = Biodiversity and anthropogenic transformation of ecosystems: proceedings of the state natural reserve “Voroninskiy”*. Voronezh: Nauchnaya kniga, 2019;4:69–75. (In Russ.)
 19. Novikova L.A., Vasjukov V.M., Gorbushina T.V. The study of halophyte vegetation in the Penza region. *Samarskiy nauchnyy vestnik = Samara scientific bulletin*. 2019;8(1):75–82. (In Russ.) doi: 10.24411/2309-4370-2019-11112
 20. Vasjukov V.M., Novikova L.A., Gorbushina T.V. On the flora of saline habitats of the Kolyshleysky district of Penza region. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii = Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*. 2020;29(3):120–125. (In Russ.) doi: 10.24411/2073-1035-2020-10339
 21. Novikova L.A., Vasjukov V.M., Gorbushina T.V., Mikhaylova E.V. Transformation of halophytic vegetation of the “Serdobskiy solonets” (Serdobsk district, Penza region). *Ekosistemy = Ecosystems*. 2021;(25):5–11. (In Russ.) doi: 10.37279/2414-4738-2021-25-5-11
 22. Novikova L.A., Vasjukov V.M., Gorbushina T.V., Mikhaylova E.V. Halophytic vegetation of the Serdobsky district of Penza region. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy = Phytodiversity of the Eastern Europe*. 2021;15(2):43–70. (In Russ.) doi: 10.24412/2072-8816-2021-15-2-43-70
 23. Vasjukov V.M., Novikova L.A., Gorbushina T.V. Materials for the flora of the south of Penza region: Serdobsk district. *Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii = Samarskaya Luka: problems of regional and global ecology*. 2020;29(2):65–73. (In Russ.) doi: 10.24411/2073-1035-2020-10318
 24. Novikova L.A., Vasjukov V.M., Mironova A.A., Gordeeva L.A. Halophyte vegetation of the Lopatinsky district of the Penza region. *Samarskiy nauchnyy vestnik = Samara scientific bulletin*. 2022;11(3):96–105. (In Russ.) doi: 10.55355/snv2022113111
 25. Novikova L.A., Vasjukov V.M., Gorbushina T.V., Pchelintseva T.I. Dynamics of halophyte vegetation in the Chunakskaya solonetz meadow (Malaya Serdoba district, Penza region). *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta = Bulletin of Orenburg State Pedagogical University*. 2022;(1):35–48. (In Russ.) doi: 10.32516/2303-9922.2022.41.4
 26. Vasjukov V.M., Novikova L.A., Pan'kina D.V., Mironova A.A. Materials for the flora of the southeast of Penza region. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy = Phytodiversity of the Eastern Europe*. 2016;10(3):29–38. (In Russ.)
 27. Keller B.A. Vegetation of saline soils of the USSR. *Izbr. soch. = Collected essays*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1951:177–211. (In Russ.)
 28. Novikova L.A., Mironova A.A., Vasjukov V.M. Characteristics of the flora and vegetation of the “Keller solonet” (Penza region). *Niva Povolzh'ya = Niva of the Volga region*. 2017;(4):109–114. (In Russ.)
 29. Novikova L.A., Kulagina E.Yu., Mironova A.A., Pan'kina D.V. Valuable botanical object in Penza region (“Mansurovskiy solonets”). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2016;(2):19–29. (In Russ.)
 30. Novikova L.A., Koryazhkina K.V., Polumordvinov O.A. Biodiversity of the “Karnovarskiy solonets” (Neverkino district, Penza region). *Izvestiya vysshikh uchebnykh*

- zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences. 2020;(3):27–41. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2020-3-3*
31. Vasjukov V.M., Gorbushina T.V., Novikova L.A. et al. Materials on the flora of the south-east of Penza region: Neverkino district. Message 2. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy = Phytodiversity of the Eastern Europe. 2021;15(1):5–19. (In Russ.). doi: 10.24412/2072-8816-2021-15-1-5-19*

Информация об авторах / Information about the authors

Александр Иванович Иванов

доктор биологических наук, профессор, академик РАН, профессор кафедры селекции, семеноводства и биологии растений, Пензенский государственный аграрный университет (Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: rcgekim@mail.ru

Aleksandr I. Ivanov

Doctor of biological sciences, professor, academician of the Russian Academy of Natural Sciences, professor of the sub-department of plant breeding, seed production and plant biology, Penza State Agrarian University (30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Любовь Александровна Новикова

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

E-mail: la_novikova@mail.ru

Lyubov' A. Novikova

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

Владимир Михайлович Васюков

кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории исследования экосистем, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН (Россия, Самарская область, г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: vvasjukov@yandex.ru

Vladimir M. Vasjukov

Candidate of biological sciences, researcher at the laboratory of ecosystem research, Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences (10 Komzin street, Togliatti, Samara Region, Russia)

Александр Александрович Иванов

кандидат экономических наук, доцент кафедры экономики и права, Пензенский государственный аграрный университет (Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: rcgekim@mail.ru

Aleksandr A. Ivanov

Candidate of economic sciences, associate professor of the sub-department of economics and law, Penza State Agrarian University (30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 20.03.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 21.04.2023

Принята к публикации / Accepted 30.05.2023

УДК 574.1; 574.9; 574.44; 574.47; 57.042
doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-4

Влияние экологических факторов на болетоидные грибы (сем. Boletaceae, Gyroporaceae, Suillaceae) в условиях особо охраняемых природных территорий Пензенской области

А. И. Иванов¹, А. А. Миронова²

¹Пензенский государственный аграрный университет, Пенза, Россия

²Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

¹rcgekim@mail.ru, ²mironovaanna20@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Изучение болетоидных грибов, относящихся к семействам Boletaceae, Gyroporaceae и Suillaceae, имеет большое значение. Они играют большую роль в жизни лесных экосистем умеренного пояса как микоризные симбионты основных лесобразующих древесных пород. Кроме того, к этой группе относятся важнейшие съедобные грибы. Этим определяется актуальность изучения их многообразия и экологии. Целью работы было исследование видового разнообразия болетоидных грибов и влияния эдафического фактора и фактора увлажнения на их расселение в условиях заповедного участка «Верховья р. Суры» Государственного природного заповедника «Приволжская лесосотепь» и памятников природы регионального значения «Бурчихинские склоны», «Засурский бор черничник», «Кичкилейский сосняк с дубом» и «Никоновский бор». *Материалы и методы.* Исследования проводились в местах рассматриваемых особо охраняемых природных территорий (ООПТ) в 2016–2022 гг. маршрутным методом. При определении грибов использовался метод световой микроскопии. *Результаты.* В пределах всех изученных ООПТ выявлено 30 видов болетоидных грибов, относящихся к трем исследуемым семействам. Семейство Boletaceae представлено на данных ООПТ 14 родами и 24 видами, Gyroporaceae – 1 родом и 2 видами и Suillaceae – 1 родом и 4 видами. Установлено определяющее влияние основных абиотических факторов на расселение болетоидных грибов. В пределах изученных ООПТ выявлены редкие виды грибов рассматриваемой группы, занесенные в Красную книгу Пензенской области (2013): *Caloboletus radicans*, *Gyroporus castaneus*, *Leccinellum crocipodium* и *Pseudoboletus parasiticus*, а также *Hemileccinum depilatum* и *Rubroboletus legaliae*, планируемые к включению в третье издание. *Выводы.* Ведущими факторами среды, определяющими пространственное распределение болетоидных грибов и урожайность их плодовых тел, являются плодородие и увлажнение почвы. По отношению к данным факторам в пределах изученных ООПТ могут быть выделены следующие экологические группы грибов рассматриваемого семейства: 1) олиготрофы – ксерофиты, мезофиты и гигрофиты; 2) мезотрофы мезофиты; 3) мегатрофы мезофиты.

Ключевые слова: микоризообразующие грибы, памятник природы, редкие виды, увлажнение, эдафическая сетка, экологические факторы

Для цитирования: Иванов А. И., Миронова А. А. Влияние экологических факторов на болетоидные грибы (сем. Boletaceae, Gyroporaceae, Suillaceae) в условиях ООПТ Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 56–63. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-4

The effect of ecological factors on boletoid fungi (fam. Boletaceae, Gyroporaceae, Suillaceae) in the conditions of protected areas of Penza region

© Иванов А. И., Миронова А. А., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

A.I. Ivanov¹, A.A. Mironova²¹Penza State Agrarian University, Penza, Russia²Penza State University, Penza, Russia¹rcgekim@mail.ru, ²mironovaanna20@gmail.com

Abstract. Background. The study of boletoid fungi of Boletaceae, Gyroporaceae and Suillaceae families is of great importance. They play an important role in the life of temperate forest ecosystems as mycorrhizal symbionts of the main forest-forming tree species. In addition, this group includes the most important edible mushrooms. This determines the relevance of studying their diversity and ecology. The purpose of the work was to study the species diversity of boletoid fungi, and the influence of the edaphic factor and the moisture factor on their distribution in the conditions of the protected area “Upper River. Sura” State Nature Reserve “Privolzhskaya forest-sope” and natural monuments of regional significance “Burchikhinsky slopes”, “Zasursky blueberry forest”, “Kichkleysky pine forest with oak” and “Nikonovsky forest”. **Materials and methods.** The studies were carried out in the places of the considered specially protected natural areas (SPNA) with the help of route method. When determining fungi, the method of light microscopy was used. **Results.** Within all the studied SPNA, 30 species of boletoid fungi belonging to the three studied families were identified. The Boletaceae family is represented in the SPNA data by 14 genera and 24 species, Gyroporaceae by 1 genus and 2 species, and Suillaceae by 1 genus and 4 species. The determining influence of the main abiotic factors on the distribution of boletoid fungi has been established. Within the studied protected areas, rare species of fungi of the group under consideration, listed in the Red Book of Penza Region (2013), were identified: *Caloboletus radicans*, *Gyroporus castaneus*, *Leccinellum crocipodium* and *Pseudoboletus parasiticus*, as well as *Hemileccinum depilatum* и *Rubroboletus legaliae* planned for inclusion in the third edition. **Conclusions.** The leading environmental factors that determine the spatial distribution of boletoid fungi and the yield of their fruiting bodies are soil fertility and moisture. In relation to these factors, within the studied SPNA, the following ecological groups of fungi of the considered family can be distinguished: 1) xerophyte, mesophyte, and hygrophite oligotrophs; 2) mesotrophic mesophytes; 3) mesophyte megatrophs.

Keywords: mycorrhizal fungi, natural monument, rare species, moisture, edaphic network, environmental factors

For citation: Ivanov A.I., Mironova A.A. The effect of ecological factors on boletoid fungi (fam. Boletaceae, Gyroporaceae, Suillaceae) in the conditions of protected areas of Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):56–63. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-4

Введение

Болетоидные или трубчатые грибы, относящиеся к семействам Boletaceae, Gyroporaceae и Suillaceae, играют большую роль в жизни лесных экосистем умеренного пояса как микоризные симбионты основных лесобразующих древесных пород. Кроме того, они имеют большое прикладное значение, так как к этой группе относятся часто используемые населением съедобные грибы. Этим определяется актуальность их изучения [1, 2, 3].

Видовой состав болетоидных грибов Пензенской области изучен достаточно подробно [3, 4, 5]. Однако сведения об этих грибах на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) требуют уточнения. Кроме того, влияние эдафического фактора и условий увлажнения на представителей рассматриваемой группы в условиях лесостепной зоны, в соответствии с широко применяемой в лесоводстве и лесоведении эдафической сеткой, исследовано

слабо [6]. В связи с этим целью работы было изучение видового разнообразия, а также оценка влияния эдафического фактора и увлажнения на расселение представителей болетоидных грибов в условиях заповедного участка «Верховья р. Суры» Государственного природного заповедника (ГПЗ) «Приволжская лесостепь» и памятников природы (ПП) регионального значения «Бурчихинские склоны», «Засурский бор черничник», «Кичкилейский сосняк с дубом» и «Никоновский бор».

Объекты и методы исследования

Объектом исследования являются болетоидные грибы, обнаруженные на особо охраняемых природных территориях: заповедном участке «Верховья р. Суры» ГПЗ «Приволжская лесостепь», а также на участках ПП регионального значения: «Бурчихинские склоны», «Засурский бор черничник», «Кичкилейский сосняк с дубом» и «Никоновский бор» (рис. 1).



Рис. 1. Расположение мест проведения исследований: 1 – «Верховья Суры»; 2 – «Бурчихинские склоны»; 3 – «Засурский бор черничник»; 4 – «Кичкилейский сосняк с дубом»; 5 – «Никоновский бор»

Исследования проводили с 2016 по 2022 г. Использовали сведения о находках видов болетоидных грибов одного из авторов статьи, опубликованные в предыдущие годы, тогда же инструментально измерялась и рН почв [3–5].

В исследованиях использовали маршрутный метод. Маршруты прокладывали в условиях рассматриваемых ООПТ таким образом, чтобы они проходили через все экотопы, предпочитаемые грибами рассматриваемой группы. Изучения проводили летом и осенью в периоды, когда погодные условия были благоприятны для развития плодовых тел видов рассматриваемой группы грибов. Виды, определение которых не представляло сложности, отмечали в полевых дневниках, образцы остальных гербаризировали и обрабатывали по общепринятым методикам [7, 8]. Идентификацию проводили в лабораторных условиях с использованием соответствующих руководств [9–12]. Собранная коллекция хранится в гербарии Пензенского государственного университета (РКМ).

Актуальность названий видов грибов и правильность их таксономии устанавливали в соответствии с базой данных Index Fungorum [13]. Полные названия грибов в таблицах приводятся в алфавитном порядке.

Результаты и обсуждение

В пределах всех изученных ООПТ выявлено 30 видов болетоидных грибов, относящихся к трем семействам: Boletaceae, включающем в себя 14 родов и 24 вида, Gyrogoraceae – 1 род и 2 вида и Suillaceae – 1 род и 4 вида.

Большинство представителей рассматриваемой группы по способу питания являются симбиотрофами. Лишь один вид – *P. parasiticus* – относится к эколого-трофической группе микофильных грибов. На основе результатов наблюдений в лесонасаждениях одновидового состава и по литературным данным были установлены симбиотические связи болетоидных грибов с древесными растениями [1, 2]. Из них шесть видов имеют широкую специализацию и образуют микоризы с разными деревьями, отдавая, как правило, предпочтение все же одному, реже двум видам партнеров по симбиозу. Например, *Boletus edulis* обитает в чистых насаждениях березы, дуба, сосны и осины. Однако часто встречаемость и обилие у этого вида максимальны в сосняках. Такой вид, как *B. reticulatus*, отдает предпочтение березе и дубу, хотя довольно обычен в осинниках и липняках. *C. piperatus* и *Tylopilus felleus* обильно плодоносят только в сосняках. В лиственных лесах они хотя и встречаются, но редко. *X. subtomentosus* предпочитает дубняки, где обильно плодоносит. В сосняках и березняках он встречается не часто, обычно по единичным находкам плодовых тел. Самую широкую трофическую специализацию имеет *X. porosporus*. Он обычен в насаждениях из березы, дуба, липы, осины, тополя черного и древовидных видов ив. В сосняках этот гриб встречается значительно реже. Он предпочитает старые древостои паркового типа, с антропогенно нарушенным напочвенным покровом.

Остальные виды грибов имеют узкую специализацию в отношении партнеров по симбиозу. Так, *Boletus pinophilus*, *Gyroporus cyanescens*, *Imleria badia*, *Leccinum vulpinum*, *Suillus bovinus*, *S. granulatus*, *S. luteus*, *S. variegatus* образуют микоризы только с сосной; *C. radicans*, *G. castaneus*, *H. depilatum*, *H. impolitum*, *L. crocipodium*, *Neoboletus erythropus*, *R. legaliae*, *Suillellus luridus* – с дубом; *Leccinum holopus*, *L. scabrum*, *L. versipelle*, *L. variicolor* – с березой; *Leccinum albobistipitatum*, *L. aurantiacum* и *L. duriusculum* – с осинной.

Для изучения влияния эдафического фактора и условий увлажнения на болетоидные грибы мы использовали широко применяемую в лесоводстве и лесоведении эдафическую сетку П. С. Погребняка [6], которая представляет собой классификационную модель местообитаний в координатах четырех типов богатства (трофности) почвы и шести типов увлажнения. Согласно этой модели, по характеру влияния плодородия почвы местообитания могут быть разделены на олиготрофные, мезотрофные и мегатрофные, по характеру увлажнения – на ксерофильные, мезо-ксерофильные, мезофильные, мезогигрофильные, гигрофильные и ультрагигрофильные. Таким образом, среди экологических факторов, определяющих формирование лесных экосистем и свойственной им микобиоты, большее значение имеют плодородие и увлажнение почвы.

Среди изученных ООПТ самый богатый видовой состав болетоидных грибов характерен для заповедного участка «Верховья р. Суры» ГПЗ «Приволжская лесостепь», далее идет памятник природы «Никоновский бор», затем «Засурский бор черничник» и «Кичкилейский сосняк с дубом». Самый бедный видовой состав болетоидных грибов выявлен для памятника природы «Бурчихинские склоны» (табл. 1). Это объясняется тем, что для заповедного

участка «Верховья р. Суры» характерно максимальное разнообразие экотопов, с которыми связаны болетоидные грибы, а для «Бурчихинских склонов» число их минимально. Остальные изученные памятники природы по разнообразию экотопов занимают промежуточное положение.

Таблица 1

Видовой состав болетоидных грибов на участках
некоторых ООПТ Пензенской области

Виды грибов	ООПТ				
	Верховья р. Суры	Бурчихинские склоны	Засурский бор черничник	Кичилейский сосняк с дубом	Никоновский бор
1	2	3	4	5	6
<i>Boletus edulis</i> Bull.	+	-	+	+	+
<i>B. pinophilus</i> Pilát & Dermek	+	-	-	-	+
<i>B. reticulatus</i> Schaeff.	+	+	-	+	-
<i>Caloboletus radicans</i> (Pers.) Vizzini.	-	+	-	-	-
<i>Chalciporus piperatus</i> (Bull.) Bataille	+	-	+	+	+
<i>Gyroporus castaneus</i> (Bull.) Quél.	-	-	-	+	-
<i>G. cyanescens</i> (Bull.) Quél.	+	-	-	-	+
<i>Hemileccinum depilatum</i> (Redeuilh) Šutara	-	+	-	-	-
<i>H. impolitum</i> (Fr.) Šutara	-	+	-	-	-
<i>Imleria badia</i> (Fr.) Vizzini	+	-	-	-	+
<i>Leccinum albobostipitatum</i> den Bakker & Noordel.	+	-	+	+	+
<i>L. aurantiacum</i> (Bull.) Gray	+	-	+	+	+
<i>L. duriusculum</i> (Schulzer ex Kalchbr.) Singer	+	-	-	+	-
<i>L. holopus</i> (Rostk.) Watling	+	-	+	-	+
<i>L. scabrum</i> (Fr.) S. F. Gray	+	+	+	+	+
<i>L. variicolor</i> Watling	+	-	+	-	+
<i>L. versipelle</i> (Fr.) Snell	+	-	+	+	+
<i>L. vulpinum</i> Watling	+	-	-	-	+
<i>Leccinellum crocipodium</i> (Letell.) Della Magg. Et Trassin	-	+	-	-	-
<i>Neoboletus erythropus</i> (Pers.) C. Hahn	+	+	-	+	-
<i>Rubroboletus legaliae</i> (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin	-	+	-	-	-
<i>Pseudoboletus parasiticus</i> (Bull.) Šutara	-	-	+	-	-
<i>Suillus bovinus</i> (Pers.) Roussel	+	-	+	-	+
<i>S. granulatus</i> (L.) Roussel	+	+	+	+	+
<i>S. luteus</i> (L.) Roussel	+	-	+	+	+
<i>S. variegatus</i> (Sw.) Richon & Roze	+	-	+	-	+
<i>Suillellus luridus</i> (Schaeff.) Murrill	-	+	-	+	-
<i>Tylopilus felleus</i> (Bull.) P. Karst.	+	+	+	+	+
<i>Xerocomellus porosporus</i> (Imler ex Watling) Šutara	+	+	+	+	+
<i>Xerocomus subtomentosus</i> (L.) Quél.	+	+	+	+	+
Всего видов:	22	13	16	16	19

Как показал расчет коэффициента сходства по формуле Жаккара, рассматриваемые ООПТ отличаются друг от друга по видовому составу болетоидных грибов [14]. Они четко распределяются на две группы. В первую входят территории, в пределах которых преобладают мезотрофные и мегатрофные экотопы, во вторую, в пределах которых преобладают олиготрофные условия обитания.

Олиготрофные местообитания представлены на территории участка ГПЗ «Верховья р. Суры» и памятников природы «Засурский бор черничник» и «Никоновский бор». Памятники природы приурочены к различным условиям увлажнения – от ксерофильных, занятых сосняками лишайниковыми, до гигрофильных, в которых локализуются березняки долгомошно-сфагновые. Большинство выявленных здесь видов болетоидных грибов узкоспециализированы в отношении рассматриваемых экотопов. По отношению к фактору увлажнения их можно разделить на три группы. Группу олиготрофов ксерофитов составляют стенотопные виды, связанные с лишайниковыми сосняками. Они представлены тремя видами: *B. pinophilus*, *G. cyanescens* и *L. vulpinum*. К группе мезофитов следует отнести виды характерные для сосняков зеленомошных и чернично-моховых. Индикаторами этих местообитаний являются *I. badia*, *S. bovinus* и *S. variegatus*. Кроме видов, узко специализированных в отношении местообитаний как в ксерофильных, так и в мезофильных местообитаниях, встречаются и некоторые эвритопные виды обычные и в других экотопах. Это *B. edulis*, *C. piperatus*, *L. albstipitatum*, *L. scabrum*, *S. granulatus*, *S. luteus*, *Tylopilus felleus*, *X. subtomentosus*. Группа гигрофитов, характерных для березо-сосняков долгомошно-сфагновых, представлена двумя видами: *L. variicolor* и *L. holopus*. Из эвритопных видов здесь отмечены *L. scabrum* и *L. versipelle*.

Мегатрофные местообитания представлены в пределах памятника природы «Бурчихинские склоны». По условиям увлажнения они могут быть охарактеризованы как мезофильные. Здесь преобладают дубняки волосистоосоковые с незначительной примесью березы и сосны, растущие на темно-серых лесных почвах с показателем pH 6,5–7, которые формируются на карбонатной породе мергеле. Специфичными для данного участка базофильными видами являются *H. epilatum*, *L. crocipodium*, *R. legaliae*. К видам индикаторам этого местообитания, которые хотя и встречаются в других экотопах, но с меньшим обилием, можно отнести *B. reticulatus*, *C. radicans*, *H. impositum* и *S. luridus*. Кроме того, здесь обычны некоторые эвритопные виды: *N. erythropus*, *L. scabrum*, *S. granulatus*, *X. porosporus* и *X. subtomentosus*.

В мезотрофных местообитаниях преобладают сложные сосняки неморального типа. В их древостоях наряду с *P. sylvestris* присутствуют *Q. robur*, *T. cordata*, *B. pendula* и *P. tremula*. Рассматриваемые местообитания по отношению к фактору увлажнения являются мезофитными. Они описаны в пределах участка ГПЗ «Верховья р. Суры» и памятника природы «Кичкилейский сосняк с дубом». По отношению к фактору увлажнения эти местообитания являются мезофитными. Болетоидные грибы здесь представлены главным образом эвритопными видами, которые можно разделить на три группы. К первой следует отнести виды, отмеченные во всех типах изученных местообитаний: *C. piperatus*, *L. albstipitatum*, *L. aurantiacum*, *L. scabrum*, *S. granulatus*, *S. luteus*, *T. felleus*, *X. porosporus*, к второй – виды общие с олиготрофными местообитаниями: *B. edulis*, *L. versipelle*, к третьей – виды общие с мегатрофными место-

обитаниями: *B. reticulatus*, *N. erythropus*, *S. luridus*. К видам специфичным для мегатрофных местообитаний относятся *G. castaneus* и *L. duriusculum*

Заключение

В изученных ООПТ выявлено 30 видов болетоидных грибов. Все они относятся к эколого-трофической группе симбиотрофов. Основными факторами среды, определяющими пространственное распределение болетоидных грибов и урожайность их плодовых тел, являются плодородие и увлажнение почвы. По отношению к данным факторам в пределах изученных ООПТ могут быть выделены следующие экологические группы грибов рассматриваемых семейств: 1) олиготрофы ксерофиты, мезофиты и гигрофиты; 2) мезотрофы мезофиты; 3) мегатрофы мезофиты. В мегатрофных местообитаниях существенное влияние на болетоидные грибы оказывает рН реакция почвы. В этих условиях обитает ряд стенотопных базофильных видов: *C. radicans*, *H. depilatum*, *L. crocipodium* и *R. legaliae*, которые могут быть использованы как индикаторы карбонатных, богатых кальцием почв.

Список литературы

1. Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л. : Наука, 1973. 263 с.
2. Smith S., Read D. J. Mycorrhizal symbiosis. London : Academic Press, 1997.
3. Иванов А. И. Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок *Boletales*. Пенза : РИО ПГСХА, 2014. 178 с.
4. Иванов А. И. К флоре агариковых грибов Пензенской области // Новости систематики низших растений. 1981. Т. 18. С. 86–93.
5. Иванов А. И. Биота макромицетов лесостепи правобережного Поволжья : дис ... д-ра биол. наук. М., 1992. 289 с.
6. Погребняк П. С. Основы лесной типологии. Киев : АН УССР, 1955. 452 с.
7. Бондарцев А. С., Зингер Р. А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного изучения // Труды Ботанического института АН СССР. 1950. Vol. 2. С. 499–543.
8. Ивойлов А. В., Большаков С. Ю., Силаева Т. Б. Изучение видового разнообразия макромицетов. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2017.
9. Muñoz J. A. *Boletus* s.l. Edizioni Candusso, 2005. 951 p.
10. Bakker H. C. Diversity in Leccinum. A molecular phylogenetic approach. Leiden, 2005. 160 p.
11. Aaronsen A., Knudsen H., Vesterholt J. *Funga Nordica: agaricoid, boletoid, cypheloid and gasteroidgenera*. Copenhagen : Nordsvamp, 2012.
12. Watling R. *British fungus flora Agarics and Boleti*. Edinburgh, 1970. Vol. 1. 125 p.
13. Index Fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 20.12.2022).
14. Шмидт В. М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л. : Изд-во ЛГУ, 1980. 176 с.

References

1. Shubin V.I. *Mikotrofnost' drevesnykh porod, ee znachenie pri razvedenii lesa v taezhnoy zone = Mycotrophy of tree species, its importance in forest cultivation in the taiga zone*. Leningrad: Nauka, 1973:263. (In Russ.)
2. Smith S., Read D.J. *Mycorrhizal symbiosis*. London: Academic Press, 1997.
3. Ivanov A.I. *Agarikomitsety Privolzhskoy vozvyshennosti. Poryadok Boletales = Agaricomycetes of the Volga Upland. Boletales order*. Penza: RIO PGSKhA, 2014:178. (In Russ.)

4. Ivanov A.I. To the flora of agaric fungi of the Penza region. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy* = *News of taxonomy of lower plants*. 1981;18:86–93. (In Russ.)
5. Ivanov A.I. *Biota of macromycetes in the forest-steppe of the right-bank Volga region*. DSc dissertation. Moscow, 1992:289. (In Russ.)
6. Pogrebnyak P.S. *Osnovy lesnoy tipologii* = *Fundamentals of forest typology*. Kiev: AN USSR, 1955:452. (In Russ.)
7. Bondartsev A.S., Zinger R.A. Guide to Collecting Higher Basidiomycetes for Scientific Study. *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR* = *Proceedings of the Botanical garden of the Academy of Sciences of the USSR*. 1950;2:499–543. (In Russ.)
8. Ivoylov A.V., Bol'shakov S.Yu., Silaeva T.B. *Izuchenie vidovogo raznoobraziya makromitsetov* = *Study of species diversity of macromycetes*. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2017. (In Russ.)
9. Muñoz J.A. *Boletus s.l.* Edizioni Candusso, 2005:951.
10. Bakker H.C. *Diversity in Leccinum. A molecular phylogenetic approach*. Leiden, 2005:160.
11. Aaronsen A., Knudsen H., Vesterholt J. *Funga Nordica: agaricoid, boletoid, cypheloid and gasteroidgenera*. Copenhagen: Nordsvamp, 2012.
12. Watling R. *British fungus flora Agarics and Boleti*. Edinburgh, 1970;1:125.
13. *Index Fungorum*. Available at: <http://www.indexfungorum.org> (accessed 20.12.2022).
14. Shmidt V.M. *Statisticheskie metody v sravnitel'noy floristike* = *Statistical methods in comparative floristry*. Leningrad: Izd-vo LGU, 1980:176. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Александр Иванович Иванов

доктор биологических наук, профессор,
академик РАН, профессор
кафедры селекции, семеноводства
и биологии растений, Пензенский
государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: rcgekim@mail.ru

Aleksandr I. Ivanov

Doctor of biological sciences, professor,
academician of the Russian Academy
of Natural Sciences, professor of the sub-
department of plant breeding, seed
production and plant biology,
Penza State Agrarian University
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Анна Андреевна Миронова

заведующий гербария имени
И. И. Спрыгина Пензенского
государственного университета
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: mironovaanna20@gmail.com

Anna A. Mironova

Head of the herbarium named after
I.I. Sprygin, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 10.03.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 17.04.2023

Принята к публикации / Accepted 30.05.2023

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 575.1:581.143
doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-5

Гистологические особенности и динамика развития пазушных побегов при прямом органогенезе в культуре зрелых зародышей кукурузы

Б. М. Х. Хумуд¹, О. И. Юдакова²

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

¹bobogold18@gmail.com, ²yudakova oi@info.sgu.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Изучение особенностей морфогенеза важно для разработки эффективных технологий регенерации растений в условиях *in vitro*. Наименее изученным путем морфогенеза в эмбриокультуре кукурузы является прямой органогенез. Целью проведенного исследования было выявление особенностей индукции и реализации прямого органогенеза в культуре зрелых зародышей кукурузы. *Материал и методы.* Объектом исследования послужила гомозиготная линия кукурузы АТТМ (bm, y, wx). В качестве первичного экспланта использовали зрелые зародыши. Инициацию стерильной культуры осуществляли на среде MS без гормонов, микроразмножение – на среде MS, дополненной 0,5 и 2,0 мг/л 6-бензиламинопурином (БАП). Гистологические особенности морфогенеза изучали на препаратах продольных срезов эксплантов, которые фиксировали темпорально. *Результаты.* Показано, что БАП стимулирует деление клеток интеркалярных меристем проростков и изменяет направление их дифференцировки. В колеоптилярном узле проростка и в основании выше расположенных фитомеров формируется от 1 до 4 вегетативных почек, которые затем прорастают в пазушные побеги. Концентрация БАП в среде оказывает влияние на динамику развития пазушных побегов. На среде с 2,0 мг/л БАП пазушные побеги первого порядка начинают развиваться на экспланте в среднем через 10 сут, пазушные побеги второго порядка – через 40 сут, третьего порядка – через 60 сут от начала культивирования. На среде с 0,5 мг/л БАП этим стадиям соответствуют следующие сроки культивирования: 25, 55, 85 сут. Выявленные закономерности следует учитывать при разработке эффективных технологий клонального микроразмножения кукурузы посредством прямого органогенеза.

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

Для цитирования: Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И. Гистологические особенности и динамика развития пазушных побегов при прямом органогенезе в культуре зрелых зародышей кукурузы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 64–76. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-5

© Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Histological features and development dynamics of axillary shoots during direct organogenesis in the maize mature embryo culture

Humood Buthaina Mohammed Humood¹, O.I. Yudakova²

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

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

Abstract. *Background.* The study of the morphogenesis is important for the development of effective technologies for plant regeneration *in vitro*. The least studied pathway of morphogenesis in the maize embryoculture is direct organogenesis. The purpose of the study is to identify the features of the direct organogenesis in the maize mature embryo culture. *Material and methods.* The material of the study was a homozygous maize line ATTM (bm, y, wx). Mature embryos were used as the primary explant. Sterile culture was initiated on MS medium without hormones, micropropagation was performed on MS medium supplemented with 0,5 and 2,0 mg/l 6-benzylaminopurine (BAP). Histological features of morphogenesis were studied on preparations of longitudinal sections of explants, which were fixed temporally. *Results.* The induction of cell division in the intercalary meristems of seedlings and a change in the direction of their differentiation under the influence of BAP was established. Vegetative buds (1-4) are formed in the coleoptilar node and at the base of the higher located phytomers of the seedling. These buds grow into axillary shoots. The dynamics of the axillary shoots development depends on the hormone concentration. Axillary shoots of the first order began to develop on the explant after an average of 10 days, axillary shoots of the second order - after 40 days, and axillary shoots of the third order - after 60 days from the start of cultivation on the medium with 2,0 mg/l BAP. These stages correspond to the following periods on a medium with 0,5 mg/l BAP: 25, 55, 85 days. The revealed patterns should be taken into account when developing effective technologies for clonal micropropagation through direct organogenesis in maize.

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

For citation: Humood Buthaina Mohammed Humood, Yudakova O.I. Histological features and development dynamics of axillary shoots during direct organogenesis in the maize mature embryo culture. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):64–76. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-5

Введение

Кукуруза – одна из наиболее важных сельскохозяйственных культур и мировой лидер среди злаков по объему посевных площадей. Кукуруза – удобный модельный объект для решения прикладных и теоретических научных задач. Широкая сфера применения кукурузы делает актуальным создание новых форм, отвечающих требованиям конкретного направления их использования и адаптированных к специфическим условиям региона выращивания.

Биотехнологические и генно-инженерные методы, способствующие ускорению селекционного процесса, предполагают работы с растениями в условиях *in vitro*. К сожалению, у кукурузы многие сорта и линии характеризуются низким регенерационным потенциалом [1–5]. Это осложняет, а иногда делает невозможным получение растений-регенерантов у ценных форм кукурузы и, как следствие, не позволяет применять к ним современные ускоренные методы селекции.

Генотип растений оказывает влияние на все этапы формирования клеточных культур с максимальным вкладом на этапе развития морфогенного каллуса [6–8]. Учитывая это, правомерно предположить, что снизить зависимость регенерации от генотипа можно, исключив стадию каллусообразования путем индукции прямого соматического эмбриогенеза или прямого органогенеза. Например, имеются данные, указывающие на независимость от генотипа процесса мультипликации побегов при прямом органогенезе в культуре незрелых зародышей пшеницы [9] и зрелых зародышей кукурузы [10]. Детальное изучение особенностей инициации и реализации прямых путей морфогенеза может способствовать разработке более универсальных, менее зависимых от генотипа донорных растений технологий *in vitro*. У кукурузы наиболее разработанными на сегодня являются методы регенерации растений посредством непрямого соматического эмбриогенеза в культуре незрелых [1–3, 5, 8, 9, 11–15] и зрелых [4, 16–18] зародышей, тогда как в области изучения особенностей прямого органогенеза в эмбриокультуре сделаны лишь первые шаги [10, 19–25].

Целью проведенного исследования стало выявление гистологических особенностей индукции прямого органогенеза и динамики развития пазушных побегов в культуре зрелых зародышей кукурузы.

Материал и методы

Объектом исследования послужили растения гомозиготной линии кукурузы (*Zea mays* L.) АТТМ (bm, y, wx), которая характеризуется регулярным развитием в потомстве (с частотой до 10 %) матроклинных гаплоидов [26, 27]. Эта линия представляет интерес как донор гаплоидных растений, а также как исходный материал для создания новых форм с наследуемым типом гаплоидии или с диплоидным апомиксисом. Линия маркирована рецессивными генами, которые контролируют хорошо проявляемые фенотипические признаки: *bm* (*brown midrib*) – коричневая средняя жилка листа; *y* (*yellow endosperm*) – желтый эндосперм; *wx* (*waxy endosperms*) – восковидный эндосперм. Растения выращивались в условиях открытого грунта на опытных полях в окрестностях г. Саратова. Перед появлением рылец початки кукурузы помещали под пергаментные изоляторы и через 5–7 сут опыляли пыльцой того же растения.

В качестве первичного экспланта использовали зрелые зародыши. Зерновки промывали проточной водой в течение 10 мин, помещали на 40 мин в раствор «Доместос» (действующее вещество – гипохлорит натрия (NaOCl), в концентрации 5 %), вновь промывали 10 мин проточной водой и оставляли в дистиллированной воде на 24 ч при температуре 28 °С. После этого у зерновок в области зародыша удаляли семенную кожуру, стерилизовали 70 % этиловым спиртом (1 мин) и 0,5 % раствором мертиолатата (действующее вещество – этилмеркуритиосалицилат натрия, ≥ 97 %) (5 мин). Отмывали тремя порциями стерильной дистиллированной воды. В условиях ламинар-бокса из зерновок вычленили зародыши и помещали их на искусственную питательную среду.

Для инициации стерильной культуры использовали безгормональную среду Мурасиге – Скуга (MS) [28] с добавлением витаминов по прописи среды, 20 мг/л сахарозы, 7 г/л агара (Panreac) [22]. Для собственно размножения использовали среды MS без гормонов (контроль) и MS с добавлением 6-бензиламинопурина (БАП) в концентрации 0,5 и 2,0 мг/л. Данные концен-

трации индукторов морфогенеза были выбраны по результатам ранее проведенного эксперимента как наиболее эффективные для индукции прямого органогенеза в культуре зрелых зародышей кукурузы [23, 25].

Среды автоклавировали 20 мин при 120 °С. Этапы инициации стерильной культуры осуществляли в чашках Петри, этапы микроразмножения – в стеклянных сосудах объемом 200 мл. Культуры выращивали в климатической камере Sanyo MLR-352 при температуре 24 °С при 16-часовом фотопериоде.

Изучение гистологических особенностей морфогенеза проводили на препаратах продольных срезов развивающихся побегов. Экспланты фиксировали ацеталкоголем (3:1) темпорально через 3, 5, 7, 10 и далее через каждые 5 сут, включая 90 сут от начала культивирования на средах для собственно размножения: MS без гормонов и с добавлением 0,5 и 2,0 мг/л БАП. Срезы окрашивали гематоксилином по Гейденгайну [29]. Препараты анализировали с помощью стереомикроскопа «Discovery» (C. Zeiss, Германия) при увеличении $\times 4$, $\times 8$ и микроскопа «AxioStar Plus» (C. Zeiss, Германия) при увеличении $\times 20$.

Результаты и обсуждение

На безгормональной среде MS зрелые зародыши, выделенные из обработанных стерилизующими растворами зерновок, прорастали (рис. 1,*а*). У них развивался первичный корень, coleoptиль и первый лист. Спустя 7 сут у проростков отсекали корень ниже coleoptильного узла. Побеги помещали на среды для собственно размножения: MS без гормонов (контроль) и с добавлением 0,5 и 2,0 мг/л БАП (рис. 1,*б*).

На безгормональной среде побеги лишь удлинялись, тогда как на средах с БАП происходила их мультипликация (рис. 1,*в*, 2,*б–е*). Через 2 мес. культивирования на среде с 0,5 мг/л БАП на эксплантах можно было обнаружить 1–2 пазушных побега. Постепенно их количество увеличивалось, и через 5–6 мес. эксплант состоял из многочисленных микропобегов (рис. 2,*е*). На среде с 2,0 мг/л БАП процесс мультипликации проходил быстрее: через 2 мес. на эксплантах присутствовало в среднем 7 пазушных побегов (рис. 2,*б–г*), а через 3–4 мес. – от 10 и более (рис. 2,*д*).

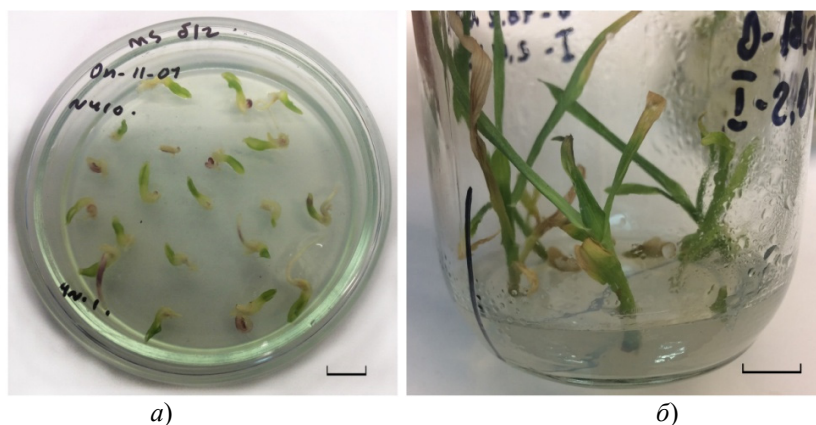
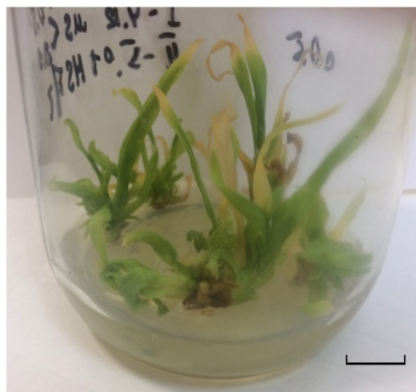
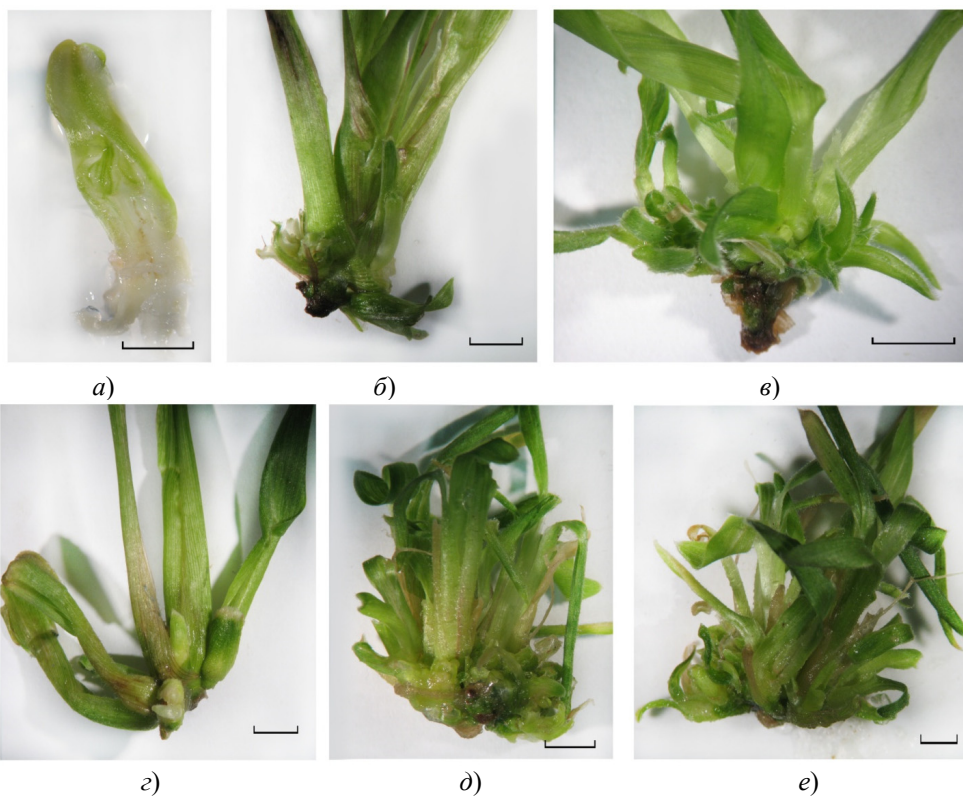


Рис. 1. Экспланты кукурузы линии АТТМ (bm, wx, y): *а* – на среде MS без гормонов через 3 сут от начала культивирования; *б, в* – на среде MS с 2,0 мг/л БАП через 15 сут и 3 мес. от начала культивирования соответственно. Масштаб: 1 см (начало)



в)

Рис. 1. Окончание



а)

б)

в)

г)

д)

е)

Рис. 2. Экспланты кукурузы линии АТТМ (bm, wx, y): а – через 1 сут культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП; б-г – через 60 сут культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП; д – через 4 мес. культивирования на среде MS с 2,0 мг/л БАП; е – через 6 мес. культивирования на среде MS с 0,5 мг/л БАП. Масштаб: 0,5 см

У кукурузы влагалища листьев плотно охватывают стебель и закрывают участки, на которых формируются почки. В связи с этим при визуальном анализе интактных эксплантов невозможно точно определить не только время и место заложения почек, но и количество развивающихся пазушных по-

бегов. Для изучения особенностей прямого органогенеза был проведен гистологический анализ эксплантов. Исследование показало, что семидневные проростки, которые помещали на среду для размножения, состояли из 4–5 укороченных фитомеров. В области отсечения корня клетки побега имели признаки дегенерации (рис. 3,а). На безгормональной среде наблюдался рост экспланта. Деление клеток интеркалярных меристем приводило к постепенному увеличению размеров междоузлий (рис. 3,б).

На всех апробированных средах на эксплантах каллус не формировался (рис. 3). БАП – гормон цитокининовой группы, а каллусогенез у кукурузы инициируется ауксинами: 2,4-Д или пиклорамом [4, 18, 30]. На безгормональных средах не только у злаков, но и у однодольных растений, в целом, не зарегистрировано ни одного случая каллусообразования. Это объясняют отсутствием у них генетически обусловленной способности к формированию раневого каллуса [31].

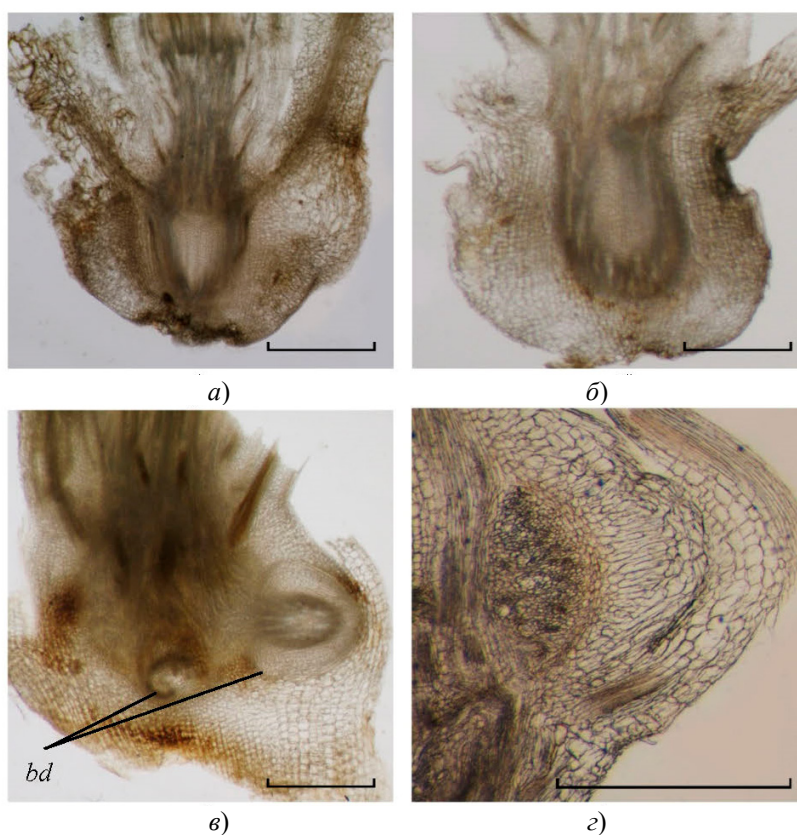


Рис. 3. Продольные срезы эксплантов, развившихся на среде MS без добавления гормонов (а, б) и с добавлением 2,0 мг/л БАП (в–ж): а, б – базальная часть проростка (3 и 10 сут культивирования); в – формирующиеся почки (bd) в зоне колеоптилярного узла (10 сут); г – развивающаяся пазушная почка (10 сут); д, е – эксплант с развивающимися пазушными побегами первого порядка (sh) (20 и 40 сут); ж – почки на пазушных побегах первого порядка (45 сут).

Перед приготовлением препаратов листья на побегах были удалены.

Масштаб: а–г – 1 мм; д–ж – 3 мм (начало)

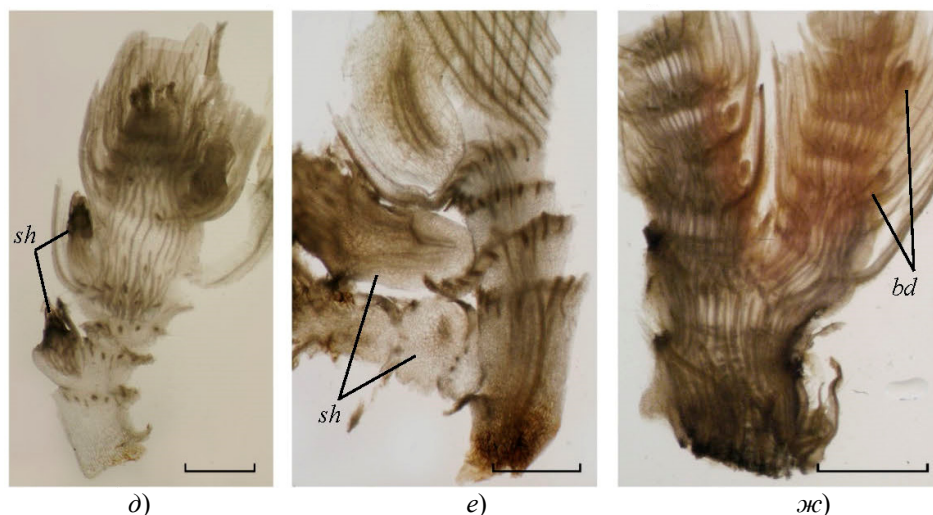


Рис. 3. Окончание

Как было ранее установлено W. A. Sawahel и A. M. Ali [30], на проростках кукурузы каллус образуется под действием гормона 2,4-Д за счет деления меристематических клеток колеоптилярного узла. В наших экспериментах эти клетки также, как правило, первыми отзывались на воздействие экзогенного гормона, но под воздействием БАП их пролиферация и последующая дифференциация приводили не к каллусогенезу, а к геммогенезу (рис. 3, в, г). На среде с 2,0 мг/л БАП геммогенез начинался через 7–10 сут культивирования, а на среде с 0,5 мг/л БАП – в среднем через 20–25 сут.

БАП стимулировал деление меристематических клеток не только колеоптилярного узла проростка, но и узлов вышерасположенных фитомеров (рис. 3, д, е). Степень развития пазушных побегов не зависела от номера фитомера, на котором они формировались. Наблюдались случаи, когда более развитыми были пазушные побеги не нижних, а, наоборот, верхних фитомеров (рис. 3, д).

У покрытосеменных в условиях *in vivo* расположение пазушных почек повторяет расположение листьев, но у изученных нами эксплантов эта закономерность не всегда выполнялась. Несмотря на то, что кукуруза – растение с очередным расположением листьев на стебле, в зоне стеблевых узлов могло закладываться до четырех почек, которые располагались радиально, на одинаковом расстоянии друг от друга (рис. 3, в). Таким образом, под воздействием БАП у эксплантов происходит нетипичное для кукурузы ветвление побега. Однако нельзя говорить о том, что этот синтетический гормон кардинально меняет направление дифференциации клеток интеркалярных меристем. Скорее он обеспечивает реализацию одного из генетически детерминированных путей морфогенеза. В норме у кукурузы в условиях *in vivo* из колеоптилярного узла побега образуется второй ярус придаточных корней, а из 3–5 сближенных узлов стебля, расположенных у поверхности почвы, – третий ярус. Вместе с тем крайне редко от данных узлов могут отрастать и пазушные побеги – пасынки [32]. Многовековой отбор на одностебельность привел к тому, что у современных сортов и гибридов кукурузы при нормальных условиях развитие пасынков подавляется.

Проведенный гистологический анализ позволил установить точные сроки начала стадий развития эксплантов, которые необходимо учитывать при разработке эффективных протоколов регенерации *in vitro*. На среде с 2,0 мг/л БАП они следующие: 10 сут – начало заложения первых пазушных почек; 30 сут – пазушных побеги в среднем состоят из 4–5 фитомеров (именно такие побеги после отделения от экспланта хорошо приживаются на новых средах); 40 сут – начало развития в узлах побегов первого порядка пазушных побегов второго порядка; 60 сут – начало развития в узлах побегов второго порядка пазушных побегов третьего порядка. На среде, дополненной 0,5 мг/л БАП, экспланты развивались медленнее, с опозданием примерно на 15 сут: 25 сут – индукция геммогенеза; 45 сут – присутствие на экспланте побегов первого порядка, состоящих из 4–5 фитомеров; 55 и 85 сут – начало развития побегов второго и третьего порядка соответственно.

Учитывая динамику мультимпликации побегов, можно более эффективно планировать процедуру микроразмножения в зависимости от той задачи, которая будет решаться на следующем этапе: укоренение или дальнейшее размножение эксплантов. Так, при индукции ризогенеза не желательно, чтобы на экспланте присутствовали пазушные побеги второго и третьего порядка, поскольку это может привести к развитию регенеранта с аномальной морфологией (ветвящимся побегом). В таком случае разделение пазушных побегов для их дальнейшего укоренения следует проводить не позднее 45 сут культивирования на среде MS с 0,5 мг/л БАП и 30 сут на среде с 2,0 мг/л БАП. Если же разделенные побеги предполагается пассировать на новые среды для дальнейшего микроразмножения, наличие у них почек и пазушных побегов второго и третьего порядка будет способствовать их мультимпликации. В этом случае разделение эксплантов, развившихся на среде с 0,5 мг/л БАП, следует проводить не ранее 60 сут культивирования, а развившихся на среде с 2,0 мг/л БАП – не ранее 40 сут.

Заключение

У линии кукурузы АТТМ (bm, у, wx) в культуре зрелых зародышей прямой органогенез инициируется добавлением в среду MS БАП в концентрации 0,5 и 2,0 мг/л. Гистологический анализ эксплантов показал, что экзогенный гормон стимулирует деление клеток интеркалярных меристем и изменяет направление их дифференцировки. Как правило, сначала в колеоптилярном узле, а затем и в основании выше расположенных фитомеров формируются вегетативные почки. Постепенно они прорастают в пазушные побеги, на которых затем развиваются побеги второго и третьего порядков. Концентрация гормона в среде определяет динамику процесса мультимпликации побегов. На среде с 2,0 мг/л БАП первые пазушные почки закладываются в среднем через 10 сут от начала культивирования. Через 40 сут на пазушных побегах первого порядка начинают развиваться побеги второго порядка, а через 60 сут – третьего порядка. На среде с 0,5 мг/л БАП каждый из этих этапов начинается примерно на 15 сут позже. Выявленные закономерности следует учитывать при разработке эффективных технологий клонального микроразмножения кукурузы посредством прямого органогенеза.

Высокие показатели роста микропобегов – главная цель микроразмножения, тогда как для поддержания растительных коллекций *in vitro* предпо-

читательным является создание условий, замедляющих рост побегов без потери их жизнеспособности. Исходя из установленной зависимости динамики развития эксплантов от концентрации БАП, культивирование проростков кукурузы на среде MS с 2,0 мг/л БАП целесообразно использовать для клонального микроразмножения, а культивирование на среде с пониженной до 0,5 мг/л концентрацией БАП – для создания длительно пролиферирующих стерильных культур.

Отсутствие при прямом органогенезе этапа каллусообразования и развитие новых побегов из меристем экспланта способствуют сохранению генетического единообразия культивируемого растительного материала. Это позволяет использовать индукцию данного пути морфогенеза в культуре зрелых зародышей для размножения элитных генотипов и создания коллекций *in vitro*.

Список литературы

1. Armstrong C., Green C. E. Establishment and maintenance of friable, embryogenic maize callus and involvement of L-proline // *Planta*. 1985. Vol. 164, № 2. P. 207–214. doi: 10.1007/BF00396083
2. Armstrong C. L. Regeneration of plants from somatic cells cultures: applications for *in vitro* genetic manipulation // *The Maize*. New York : Springer Verlag, 1994. P. 663–671.
3. 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. doi: 10.1007/s11627-007-9042-9
4. Monalisha R., Chakraborty M., Banerjee M. [et al.]. Response of different genotypes on *in vitro* regeneration of maize (*Zea mays* L.) // *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018. Vol. 1. P. 2422–2424. doi: 10.13140/RG.2.2.24107.34087
5. 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. doi: 10.3923/biotech.2018.12.18
6. Лутова Л. А. Биотехнология высших растений. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2003. 228 с.
7. Круглова Н. Н., Титова Г. Е., Сельдимирова О. А. Каллусогенез как путь морфогенеза *in vitro* у злаков // *Онтогенез*. 2018. Т. 49, № 5. С. 273–288. doi: 10.1134/S0475145018050038
8. Диас С., Долгих Ю. И., Шамина З. Б. Значение физиологических и генетических факторов в индукции эмбрионного каллуса у различных линий кукурузы // *Доклады Россельхозакадемии*. 1994. № 2. С. 6–8.
9. Mokhtari A., Alizadeh H., Yazdi B. [et al.]. Effect of plant growth regulators on direct shoot regeneration of wheat immature embryonic explants // *Journal of Agricultural Engineering and Biotechnology*. 2013. Vol. 1, iss. 3. P. 74–80. doi: 10.18005/JAEB0103004
10. Хумуд Б. М. Х., 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
11. Springer W. D., Green C. E., Kohn K. A. Histological examination of tissue culture initiation from immature embryos of maize // *Springer Protoplasma*. 1979. Vol. 101. P. 269–281.
12. Oduor R. O., Njagi N. M., Machuka J. S. *In vitro* regeneration of Dryland Kenyan maize genotypes through somatic embryogenesis // *International Journal of Botany*. 2006. Vol. 2, № 2. P. 146–151. doi: 10.3923/ijb.2006.146.151

13. 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. doi: 10.1007/s11240-009-9613-z
14. Bedada L. T., Seth M., Runo S. M. [et al.]. Regenerability of elite tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines using immature zygotic embryo explants // *African Journal of Biotechnology.* 2012. Vol. 11, № 8. P. 598–605. doi: 10.5897/AJB11.812
15. Malini N., Ananadakumar C. R., Hariramakrishnan S. Regeneration of Indian maize genotypes (*Zea mays* L.) from immature embryo culture through callus induction // *Journal of Applied and Natural Science.* 2015. Vol. 7, № 1. P. 131–137. doi: 10.31018/jans.v7i1.576
16. Huang X. Q., Wei Z. M. High-frequency plant regeneration through callus initiation from mature embryos of maize (*Zea mays* L.) // *Plant Cell Reports.* 2004. Vol. 22. P. 793–800. doi: 10.1007/s00299-003-0748-9
17. Алаторцева Т. А., Тырнов В. С. Влияние питательной среды и генотипа на морфогенез в культуре зрелых зародышей кукурузы // *Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета.* 2008. № 7. С. 194–198.
18. Gudlavalleti P. K., Pagidoju S., Muppala S. [et al.]. Coleoptilar node – a season-independent explant source for *in vitro* culture in maize (*Zea mays* L.) // *Journal of Applied Biology and Biotechnology.* 2018. Vol. 6, № 3. P. 20–28. doi: 10.7324/JABB.2018.60304
19. 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 & Biotechnology.* 2016. Vol. 14. P. 49–53. doi: 10.1016/j.jgeb.2016.03.001
20. 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.
21. Ovchinnikova V. N., Sotchenko V. S., Sotchenko Y. V. [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. doi: 10.1134/s0003683818080057
22. Хумуд Б. М. Х., Апанасова Н. В., Юдакова О. И. Введение в культуру *in vitro* партеногенетических линий кукурузы // *Известия Сарат. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Экология.* 2018. Т. 18, вып. 3. С. 320–324. doi: 10.18500/1816-9775-2018-18-3-320-324
23. Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И. Индукция прямого органогенеза в культуре зрелых зародышей кукурузы // *Известия Сарат. ун-та. Сер.: Химия. Биология. Экология.* 2019. Т. 19, вып. 3. С. 289–294. doi: 10.18500/1816-9775-2019-19-3-289-294
24. 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. doi: 10.7176/jnsr/9-6-09
25. Хумуд Б. М. Х., Юдакова О. И. Гормональная регуляция морфогенеза в культуре зрелых зародышей партеногенетических линий кукурузы // *Известия Саратовского университета. Сер.: Химия. Биология. Экология.* 2020. Т. 20, вып. 3. С. 315–323. doi: 10.18500/1816-9775-2020-20-3-315-323
26. Апанасова Н. В., Гуторова О. В., Юдакова О. И. [и др.]. Особенности строения и развития женских генеративных структур у линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза // *Известия Самарского научного центра РАН.* 2017. Т. 19, № 2-2. С. 216–219.
27. Гуторова О. В., Апанасова Н. В., Юдакова О. И. Создание генетически маркированных линий кукурузы с наследуемым и индуцированным типами партеногенеза // *Известия Самарского научного центра РАН.* 2016. Т. 18, № 2-2. С. 341–344.
28. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // *Plant Physiology.* 1962. Vol. 15. P. 473–497.

29. Юдакова О. И., Гуторова О. В., Беляченко Ю. А. Методы исследования репродуктивных структур и органов растений. Саратов : Изд-во Саратов. ун-та, 2012. 38 с.
30. Sawahel W. A., Ali A. M. Callus induction and maintenance of *Zea mays* kernels // *Biotechnology Letters*. 1994. Vol. 16, № 4. P. 397–400.
31. Кунах В. А. Геномная изменчивость соматических клеток растений. 3. Каллусообразование *in vitro* // *Биополимеры и клетка*. 1997. Т. 13, № 5. С. 362–371. doi: 10.7124/bs.000497
32. Шпаар Д. Кукуруза. Выращивание, уборка, хранение и использование. М. : Зерно, 2012. 464 с.

References

1. Armstrong C., Green C.E. Establishment and maintenance of friable, embryogenic maize callus and involvement of L-proline. *Planta*. 1985;164(2):207–214. doi: 10.1007/BF00396083
2. Armstrong C.L. Regeneration of plants from somatic cells cultures: applications for *in vitro* genetic manipulation. *The Maize*. New York: Springer Verlag, 1994:663–671.
3. 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. doi: 10.1007/s11627-007-9042-9
4. Monalisha R., Chakraborty M., Banerjee M. et al. Response of different genotypes on *in vitro* regeneration of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018;1:2422–2424. doi: 10.13140/RG.2.2.24107.34087
5. 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. doi: 10.3923/biotech.2018.12.18
6. Lutova L.A. *Biotekhnologiya vysshikh rasteniy = Biotechnology of higher plants*. Saint Petersburg: Izd-vo S.-Peterburg. un-ta, 2003:228. (In Russ.)
7. Kruglova N.N., Titova G.E., Sel'dimirova O.A. Callusogenesis as a path of *in vitro* morphogenesis in cereals. *Ontogenez = Ontogenesis*. 2018;49(5):273–288. (In Russ.). doi: 10.1134/S0475145018050038
8. Dias S., Dolgikh Yu.I., Shamina Z.B. Significance of physiological and genetic factors in the induction of embryogenic callus in various maize lines. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk = Reports of the Russian Agricultural Academy*. 1994;(2):6–8. (In Russ.)
9. Mokhtari A., Alizadeh H., Yazdi B. et al. Effect of plant growth regulators on direct shoot regeneration of wheat immature embryonic explants. *Journal of Agricultural Engineering and Biotechnology*. 2013;1(3):74–80. doi: 10.18005/JAEB0103004
10. Khumud B.M.Kh., 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
11. Springer W.D., Green C.E., Kohn K.A. Histological examination of tissue culture initiation from immature embryos of maize. *Springer Protoplasma*. 1979;101:269–281.
12. Oduor R.O., Njagi N.M., Machuka J.S. *In vitro* regeneration of Dryland Kenyan maize genotypes through somatic embryogenesis. *International Journal of Botany*. 2006;2(2):146–151. doi: 10.3923/ijb.2006.146.151
13. 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. doi: 10.1007/s11240-009-9613-z
14. Bedada L.T., Seth M., Runo S.M. et al. Regenerability of elite tropical maize (*Zea mays* L.) inbred lines using immature zygotic embryo explants. *African Journal of Biotechnology*. 2012;11(8):598–605. doi: 10.5897/AJB11.812

15. Malini N., Ananadakumar C.R., Hariramakrishnan S. Regeneration of Indian maize genotypes (*Zea mays* L.) from immature embryo culture through callus induction. *Journal of Applied and Natural Science*. 2015;7(1):131–137. doi: 10.31018/jans.v7i1.576
16. Huang X.Q., Wei Z.M. High-frequency plant regeneration through callus initiation from mature embryos of maize (*Zea mays* L.). *Plant Cell Reports*. 2004;22:793–800. doi: 10.1007/s00299-003-0748-9
17. Alatortseva T.A., Tyrnov V.S. The effect of nutrient medium and genotype on morphogenesis in the culture of mature corn germs. *Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of the Botanical Garden of Saratov State University*. 2008;(7):194–198. (In Russ.)
18. Gudlavalleti P.K., Pagidoju S., Muppala S. et al. Coleoptilar node – a season-independent explant source for in vitro culture in maize (*Zea mays* L.). *Journal of Applied Biology and Biotechnology*. 2018;6(3):20–28. doi: 10.7324/JABB.2018.60304
19. 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 & Biotechnology*. 2016;14:49–53. doi: 10.1016/j.jgeb.2016.03.001
20. 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.
21. Ovchinnikova V.N., Sotchenko V.S., Sotchenko Y.V. et al. Susceptibility of maize mesocotyl culture to *Agrobacterium* transformation and its *in vitro* regeneration. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2018;54(8):808–815. doi: 10.1134/s0003683818080057
22. Khumud B.M.Kh., Apanasova N.V., Yudakova O.I. Introduction to in vitro culture of parthenogenetic maize lines. *Izvestiya Sarat. un-ta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Ekologiya = Proceedings of Saratov University. Series: Chemistry. Biology. Ecology*. 2018;18(3):320–324. (In Russ.). doi: 10.18500/1816-9775-2018-18-3-320-324
23. Khumud B.M.Kh., Yudakova O.I. Introduction to in vitro culture of parthenogenetic maize lines. *Izvestiya Sarat. un-ta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Ekologiya = Proceedings of Saratov University. Series: Chemistry. Biology. Ecology*. 2019;19(3):289–294. (In Russ.). doi: 10.18500/1816-9775-2019-19-3-289-294
24. 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. doi: 10.7176/jnsr/9-6-09
25. Khumud B.M.Kh., Yudakova O.I. Hormonal regulation of morphogenesis in the culture of mature embryos of maize parthenogenetic lines. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Ekologiya = Proceedings of Saratov University. Series: Chemistry. Biology. Ecology*. 2020;20(3):315–323. (In Russ.). doi: 10.18500/1816-9775-2020-20-3-315-323
26. Apanasova N.V., Gutorova O.V., Yudakova O.I. et al. Features of the structure and development of female generative structures and maize lines with inherited and induced types of parthenogenesis. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(2-2):216–219. (In Russ.)
27. Gutorova O.V., Apanasova N.V., Yudakova O.I. Creation of genetically marked maize lines with inherited and induced types of parthenogenesis. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2016;18(2-2):341–344. (In Russ.)
28. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Plant Physiology*. 1962;15:473–497. (In Russ.)
29. Yudakova O.I., Gutorova O.V., Belyachenko Yu.A. *Metody issledovaniya reproductivnykh struktur i organov rasteniy = Methods for studying the reproductive structures and organs of plants*. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 2012:38. (In Russ.)
30. Sawahel W.A., Ali A.M. Callus induction and maintenance of *Zea mays* kernels. *Biotechnology Letters*. 1994;16(4):397–400.

31. Kunakh V.A. Genomic variability of plant somatic cells. 3. Callus formation in vitro. *Biopolimery i kletka = Biopolymers and the cell*. 1997;13(5):362–371. (In Russ.). doi: 10.7124/bc.000497
32. Shpaar D. *Kukuruz. Vyrashchivanie, uborka, khranenie i ispol'zovanie = Corn. Cultivation, harvesting, storage and use*. Moscow: Zer-no, 2012:464. (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)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 10.04.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 15.05.2023

Принята к публикации / Accepted 07.06.2023

УДК 581.1

doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-6

Оценка генетического полиморфизма и устойчивости к засухе и засолению мутантов *Amaranthus cruentus* L.

Р. М. Таипова¹, Х. Г. Мусин², К. П. Гайнуллина³, Б. Р. Кулуев⁴

^{1,4}Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия

^{2,3,4}Институт биохимии и генетики Уфимского федерального
исследовательского центра РАН, Уфа, Россия

¹Таипова.Ragida@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Серьезными экологическими проблемами в сельском хозяйстве являются засуха и засоление. Поэтому актуально выращивание на полях культурных растений, устойчивых к абиотическим факторам среды. Благодаря высокой питательной ценности и адаптации к разнообразным условиям среды амарант считается перспективной культурой для возделывания, в том числе в аридных зонах. В связи с современными изменениями климата повышается актуальность выведения более стрессоустойчивых сортов амаранта. Целью исследования являлась оценка генетического разнообразия и стрессоустойчивости мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L., полученных при использовании азида натрия. *Материалы и методы.* С помощью микросателлитных маркеров по трем SSR-локусам был оценен генетический полиморфизм семи мутантных линий амаранта поколения М₃. По SSR-маркерам GB-AM-132 и GB-AM-137 мутантные растения не отличались между собой и от дикого типа. По SSR-маркеру GB-AM-099 среди анализируемых мутантных растений было выявлено три аллеля в трех их сочетаниях. *Результаты.* По результатам морфофизиологического анализа в условиях абиотического стресса одна форма из мутантной линии при засухе обладала лучшим показателем относительного содержания воды, характеризовалась наиболее высокими результатами по высоте стебля и биомассе, а также у мутантов зафиксировано повышение активности аскорбатпероксидаз и глутатион-S-трансфераз по сравнению с диким типом. Полученные результаты говорят о высокой засухоустойчивости этой мутантной линии. Для другой мутантной линии была показана высокая солеустойчивость. Так, в условиях засоления данные мутанты характеризовались увеличенной высотой стебля, увеличением общей антиоксидантной способности, а также активностей аскорбатпероксидаз и глутатион-S-трансфераз по сравнению с диким типом. *Выводы.* Таким образом, в результате проведенного нами исследования были выявлены мутантные формы амаранта, устойчивые к недостатку воды и избыточному содержанию соли в почве. Эти формы амаранта могут быть использованы в качестве материала для селекционных работ при выведении стрессоустойчивых сортов.

Ключевые слова: амарант, азид натрия, микросателлитные маркеры, SSR-анализ, антиоксидантная система, засухоустойчивость, солеустойчивость

Финансирование: работа выполнена в рамках государственного задания № 122030200143-8.

Для цитирования: Таипова Р. М., Мусин Х. Г., Гайнуллина К. П., Кулуев Б. Р. Оценка генетического полиморфизма и устойчивости к засухе и засолению мутантов *Amaranthus cruentus* L. // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 77–93. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-6

Evaluation of genetic polymorphism and drought and salinity tolerance of *Amaranthus cruentus* L. mutants

R.M. Taipova¹, Kh.G. Musin², K.P. Gainullina³, B.R. Kuluev⁴

^{1,4}Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia

^{2,3,4}Institute of Biochemistry and Genetics

of the Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

¹Таипова.Ragida@yandex.ru

Abstract. *Background.* Drought and salinization are serious environmental problems in agriculture. Therefore, it is important to grow cultivated plants resistant to abiotic environmental factors in the fields. Due to its high nutritional value and adaptation to diverse environmental conditions, amaranth is considered a promising crop for cultivation, including in arid zones. In connection with modern climate change, the urgency of breeding more stress-resistant amaranth varieties is increasing. The purpose of the study is to assess the genetic diversity and stress resistance of mutant forms of red amaranth *Amaranthus cruentus* L. obtained using sodium azide. *Materials and methods.* Using microsatellite markers at three SSR loci, the molecular genetic polymorphism of seven mutant forms of amaranth generation M₃ was evaluated. According to SSR markers GB-AM-132 and GB-AM-137, mutant plants did not differ from each other and from the wild type. Using the SSR marker GB-AM-099, three alleles with three combinations of them were identified among the analyzed mutant plants. *Results.* According to the results of morphophysiological analysis under conditions of abiotic stress, one of the mutant lines during drought had the best indicator of the relative water content, was characterized by the highest results in terms of stem height and biomass, and in these mutants an increase in the activity of ascorbate peroxidases and glutathione-S-transferases was recorded, compared with wild type. The results obtained indicate a high drought resistance of this mutant line. Another mutant line showed high salt tolerance. Thus, under saline conditions, these mutants were characterized by an increased stem height, an increase in the total antioxidant capacity, as well as an increase in the activities of ascorbate peroxidases and glutathione-S-transferases compared to the wild type. *Conclusions.* Thus, as a result of our study, mutant forms of amaranth were identified that are resistant to lack of water and excessive salt content in the soil. These forms of amaranth can be used as a material for breeding of stress-resistant varieties.

Keywords: *Amaranth*, sodium azide, microsatellite markers, SSR analysis, antioxidant system, drought resistance, salt resistance

Financing: the study was performed within the state task No. 122030200143-8.

For citation: Taipova R.M., Musin Kh.G., Gainullina K.P., Kuluev B.R. Evaluation of genetic polymorphism and drought and salinity tolerance of *Amaranthus cruentus* L. mutants. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):77–93. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-6

Введение

Одними из самых серьезных экологических проблем в сельском хозяйстве считаются дефицит воды и засоление почв, которые приводят к уменьшению урожайности сельскохозяйственных культур и большим экономическим потерям [1, 2]. Исходя из этого, в селекционных программах многих культур важным пунктом является отбор стрессоустойчивых форм. Воздействие на растения экстремальных условий вызывает целый ряд морфофизиологических и биохимических ответных реакций, включающих окислительный стресс и детектируемые изменения параметров антиоксидантной системы

[3, 4]. Уменьшить уровень окислительного стресса растениям удастся благодаря повышению содержания и активности ряда антиоксидантных соединений, а также ферментов, направленных на поглощение токсичных форм кислорода [5, 6]. Имеются многочисленные сведения о позитивном эффекте антиоксидантных ферментов, влияющих на растения во время окислительного стресса, вызванного засухой и засолением [7–9]. Поэтому активность этих ферментов и состояние других компонентов антиоксидантной системы могут служить объективными биохимическими маркерами стрессоустойчивости.

Амарант (*Amaranthus L.*) вызывает интерес как овощная и зерновая культура благодаря высокому питательному качеству листьев и зерна. Эта культура отличается высоким содержанием сбалансированного по составу белка, железа, кальция и витаминов А, С и D [10]. Амарант характеризуется высокой устойчивостью к абиотическим стресс-факторам. Однако в условиях изменяющегося климата и расширения аридных зон становится актуальным получение новых сортов этой культуры с еще большей устойчивостью к засухе и засолению. Ранее при использовании азиды натрия нами были получены мутантные формы амаранта *A. cruentus*, которые характеризовались улучшенными показателями роста по сравнению с диким типом (ДТ) в нормальных условиях [11], а также были проведены исследования мутантов на содержание белка и жирнокислотного состава семян [12]. Однако оставались не оцененными генетический полиморфизм мутантных форм, а также их физиолого-биохимические показатели в условиях стресса. В настоящем исследовании представлены данные по полиморфизму мутантов *A. cruentus*, а также результаты изучения у мутантных форм ростовых показателей побега, размера листовой пластины, относительного содержания воды и изменений активности компонентов антиоксидантной системы в условиях стресса, вызванного засухой и повышенным содержанием соли в почве.

Объекты и методы

Объектом исследования служили мутантные формы амаранта *A. cruentus* сорта «Багряный» (Агросервер, Россия) третьего мутантного поколения (M₃), полученные нами ранее в ходе экспериментов по индуцированному мутагенезу азидом натрия [11]. Мутантные линии № 1–7 были получены после обработки 0,1, 0,5, 1, 2, 3, 4, 5 мМ раствором азиды натрия соответственно. SSR-анализ мутантных форм амаранта M₃ проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) по трем микросателлитным маркерам, характеристика которых представлена в табл. 1. Выбор этих трех SSR-маркеров обусловлен широким спектром аллелей, выявленным в более ранних исследованиях [13].

Для генетического анализа семена мутантных форм амаранта проращивали в вегетационных сосудах объемом 500 мл с универсальным грунтом «Терра вита» в лабораторных условиях при интенсивности света 350 мкмоль/м² с, температуре +25°C, длине дня 16 ч. Для выделения ДНК использовали по 50 мг высушенных листьев амаранта. С целью выявления возможного полиморфизма особей в мутантных популяциях анализировали по 3–5 растений каждой из исследуемых мутантных линий. ДНК выделяли стандартным ЦТАБ-методом [14]. Выявленные аллели получили условные обозначения буквами латинского алфавита. ПЦР проводили в амплификаторе «Т-100» («Bio-Rad Laboratories», США). Конечный объем реакционной смеси составлял 30 мкл и содержал 1 мкл раствора тотальной ДНК, 1 мкл раствора

DreamTaq™ PCR MasterMix («ThermoFisherScientific», Литва), по 2 мкл каждого из пары праймеров («Евроген», Россия) и 20 мкл стерильной деионизированной воды. Условия амплификации были следующими: начальная денатурация при 94°C – 3 мин; 35 циклов: денатурация при 94°C – 40 с, отжиг праймеров при 50/55°C – 50 с, элонгация при 72°C – 50 с; конечная элонгация при 72°C – 5 мин. Температуру плавления праймеров (Tm) определяли с помощью программы Primer Select (DNASar, США). Продукты амплификации разделяли методом вертикального электрофореза в камере VE-20 («Хеликон», Россия) в 10 % полиакриламидном геле в течение 4–6 ч при напряжении 400 В. Визуализацию результатов электрофореза осуществляли при помощи гель-документирующей системы GelDoc™ EZ Imager (Bio-Rad, США).

Таблица 1

SSR-маркеры, использованные для молекулярно-генетического анализа мутантных форм *Amaranthus cruentus*

SSR-маркер	Последовательность праймера	Число аллелей	Температура отжига, (°C)	Размер ампликона, пн
GB-AMM-099	F: 5'-AAATTGACAATGCGCAGC-3' R: 5'-TTCCTCACCAAATGCC-3'	18	50	125–161
GB-AMM-132	F: 5'-AACTTTGCCTCCTGCAA-3' R: 5'-TCAAATGCTGATCCCAGG-3'	21	55	102–153
GB-AMM-137	F: 5'-CGAAGATCATGGGTTTGC-3' R: 5'-TTGAGAATAAGGCGTTGACA-3'	13	55	194–227

Через один месяц выращивания у растений амаранта измеряли площадь поверхности листа по цифровым изображениям с помощью программы Easy Leaf Area [15], определяли длину стебля, сырую и сухую массу побега. Часть растений в течение 10 дней не поливали и определяли относительное содержание воды – RWC (Relative Water Content) [16]. Для создания условий засухи контрольные растения поливали каждые два дня дистиллированной водой (50 мл) в течение одного месяца, опытные – один раз в 7 дней, начиная со второй недели выращивания. В работе по засолению почв полив контрольных растений также осуществляли каждые два дня дистиллированной водой (50 мл) в течение одного месяца. Солевой стресс создавали путем полива растений 100 мМ раствором NaCl один раз через три недели выращивания. Состояние антиоксидантной системы в клетках листьев исследовали у трех мутантных линий № 4–6 через один месяц выращивания на почве.

Для определения активности супероксиддисмутазы (СОД) применяли метод, основанный на способности СОД конкурировать с нитросинимтетразолием за супероксид-анионы [17]. Активность аскорбатпероксидаз (АПО) определяли методом, связанным с определением скорости разложения перекиси водорода аскорбатпероксидазой [18]. Активность каталаз (КАТ) определяли по скорости деградации молекул перекиси водорода [19]. Количество малонового диальдегида (МДА) в навеске определяли с помощью тиобарбитуровой кислоты [20]. Метод определения пролина описан в работе Кхедрас с соавторами [21]. Общая антиоксидантная способность (ОАС) оценивалась на метанольных (80 %) экстрактах по восстановлению Mo(VI) до Mo(V) при

кислой среде [22]. Активность глутатион-S-трансфераз (GST) определяли по скорости образования конъюгатов между восстановленным глутатионом и 1-хлор-2,4-динитробензолом [23]. На рисунках и таблицах результаты представлены в виде средних значений показателей и их стандартных ошибок. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 10.0 и Microsoft Excel 2003. Достоверность различий во всех экспериментах оценивали при помощи *U*-критерия Манна – Уитни.

Результаты

Для оценки генетического полиморфизма мутантных форм амаранта M_3 был проведен анализ семи линий мутантов с помощью микросателлитных маркеров по трем SSR-локусам (см. табл. 1). Было выявлено три аллеля (А, Н, I) и три зиготических их сочетания (рис. 1, табл. 2). По SSR-маркерам GB-AM-132 и GB-AM-137 мутантные растения не отличались друг от друга и от дикого типа (ДТ). По SSR-маркеру GB-AM-099 для ДТ был выявлен только генотип АН, тогда как для мутантных линий были характерны следующие варианты: № 1 – AI, № 2 – II/AI/АН, № 3 – II, № 4 – АН, № 5 – AI/II, № 6 и № 7 – АН (табл. 2).

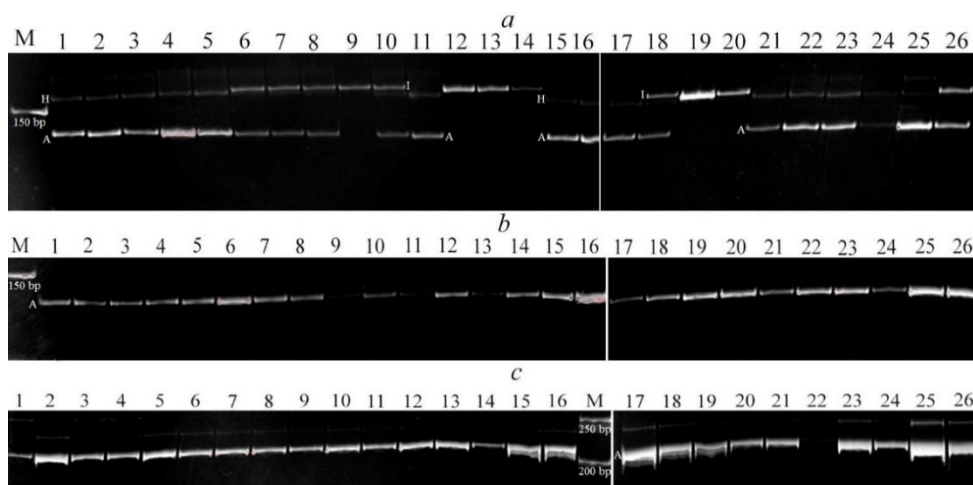


Рис. 1. Электрофоретические спектры, полученные при амплификации SSR-локусов: GB-AM-099 (а), GB-AM-132 (б), GB-AM-137 (с): 1–5 – растения дикого типа; 6–8 – мутантные растения линии № 1; 9–11 – мутантные растения линии № 2; 12–14 – мутантные растения линии № 3; 15–17 – мутантные растения линии № 4; 18–20 – мутантные растения линии № 5; 21–23 – мутантные растения линии № 6; 24–26 – мутантные растения линии № 7; М – маркер Gene Ruler 50 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, США)

Дальнейшая работа была посвящена морфофизиологическому анализу мутантов в условиях абиотического стресса. Так, растения мутантной линии № 4 при действии засухи обладали высотой стебля в 1,2 раза выше, чем у ДТ (рис. 2,а), также у них была больше сырая и сухая масса побега – на 16,9 % и 10 % соответственно (рис. 2,в,г). По сравнению с растениями ДТ у мутантов было выявлено большее относительное содержание воды – в 1,1 раза (рис. 2,д), а суммарная площадь листьев мутантов достоверно не отличалась от площади листьев у ДТ (рис. 2,б).

Таблица 2

Результаты генотипирования мутантных форм *Amaranthus cruentus*

Образец/Генотип	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
GB-AM-099	АН	АН	АН	АН	АН	АI	АI	АI	II	АI	АН	II	II
GB-AM-132	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА
GB-AM-137	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА
Образец/Генотип	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
GB-AM-099	II	АН	АН	АН	АI	II	II	АН	АН	АН	АН	АН	АН
GB-AM-132	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА
GB-AM-137	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА	АА

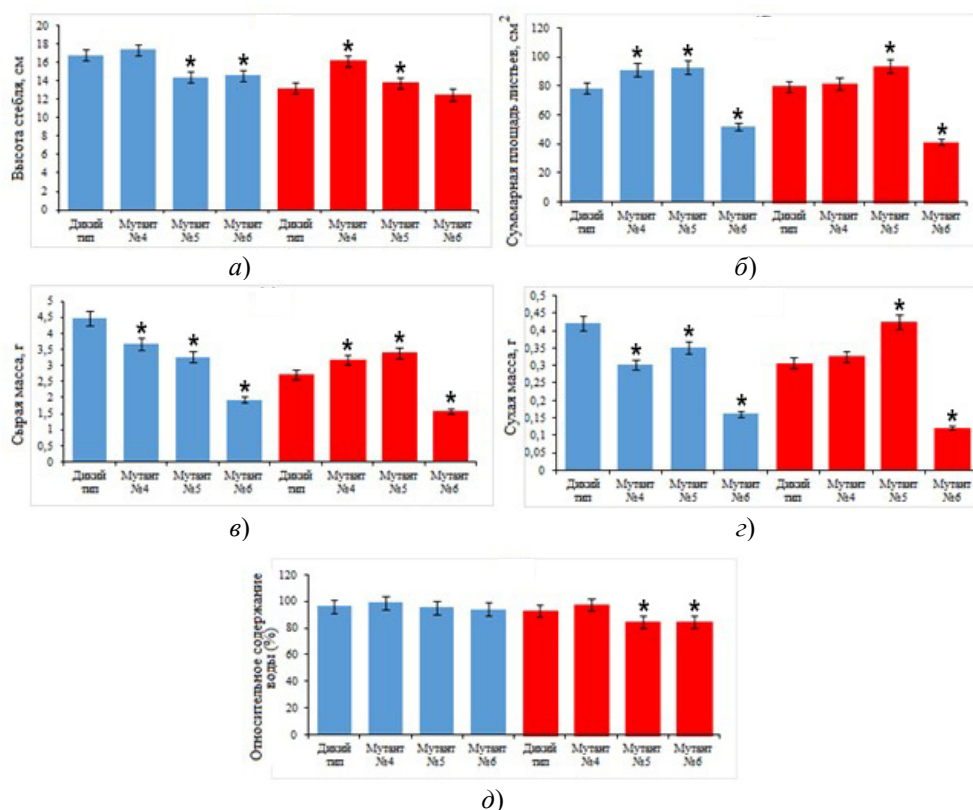


Рис. 2. Морфометрические параметры растений ($n = 5$) мутантных линий амаранта в нормальных условиях произрастания (обозначено синим) и воздействии засухи (обозначено красным): а – высота стебля; б – суммарная площадь листьев; в – сырая масса побега; г – сухая масса побега; д – относительное содержание воды (RWC) в побегах после 10-дневной засухи. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

С целью выяснения возможных механизмов осморегуляции в окислительно-восстановительной реакции, необходимой для того, чтобы переносить последствия стресса, вызванного засухой, в листьях измеряли ряд параметров антиоксидантной системы. Для мутантов линии № 4 по сравнению с растениями ДТ в условиях дефицита влаги был выявлен в 1,3 раза более низкий уровень пролина (рис. 4,в) и в 1,1 раза – СОД и КАТ (рис. 3,в,а). Содержание

МДА, активность АПО и GST у мутантов были выше в 1,3 (рис. 4,а), в 1,1 и 1,4 раза (рис. 3,б,г) соответственно. Только показатели общей антиоксидантной способности для мутантов линии № 4 соответствовали таковым у растений ДТ (рис. 4,б).

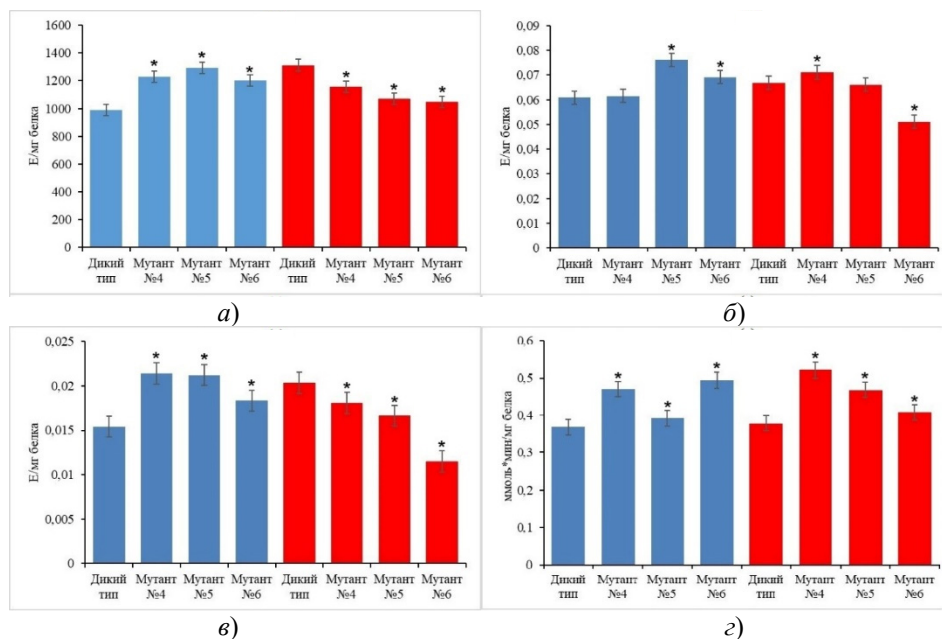


Рис. 3. Анализ активности ферментов антиоксидантной системы в листьях растений ($n = 5$) дикого типа и мутантных линий амаранта при нормальных условиях (обозначено синим) и воздействии засухи (обозначено красным): а – активность каталаз; б – активность аскорбатпероксидаз; в – активность супероксиддисмутаза; г – активность глутатион-S-трансфераз. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

У растений мутантной линии № 5 в условиях засухи высота стебля не отличалась от таковой у растений ДТ (рис. 2,а). Суммарная площадь листовой пластины была в 1,2 раза больше (рис. 2,б), сырая масса побега – на 24,7 %, а сухая масса – на 38,5 % выше. Относительное содержание воды оказалось ниже в 1,1 раза (рис. 2,д) по сравнению с растениями ДТ (рис. 2,в,г). Изучение активности ферментов у мутантной линии № 5 показало, что у мутантов активность КАТ и СОД была ниже в 1,2 раза (рис. 3,а,в), а GST и ОАС – выше в 1,2 раза (рис. 3,г; 4,б). Активность АПО и содержание МДА и пролина у мутантов не отличалась от показателей растений ДТ (рис. 3,б; 4,а,в). Растения мутантной линии № 6 в условиях засухи не отличались от растений ДТ по высоте стебля (рис. 2,а). У этих мутантов в 1,3 раза была ниже суммарная площадь листа (рис. 2,б), в 1,1 раза больше относительное содержание воды (рис. 2,д), а также ниже на 59,3 % сырая и на 32,3 % сухая масса побега по сравнению с растениями ДТ (рис. 2,в,г). Для этих мутантных растений был выявлен более низкий уровень пролина – в 2,2 раза (рис. 4,в) и более низкая активность КАТ (в 1,3 раза) и СОД (в 1,8 раза) по сравнению с растениями ДТ (рис. 3,а,в). Активность GST у мутантов была выше в 1,1 раза, чем у растений ДТ (рис. 3,г), а по ОАС и содержанию МДА и АПО мутанты № 6 достоверно не отличались от растений ДТ (рис. 3,б; 4,а,б).

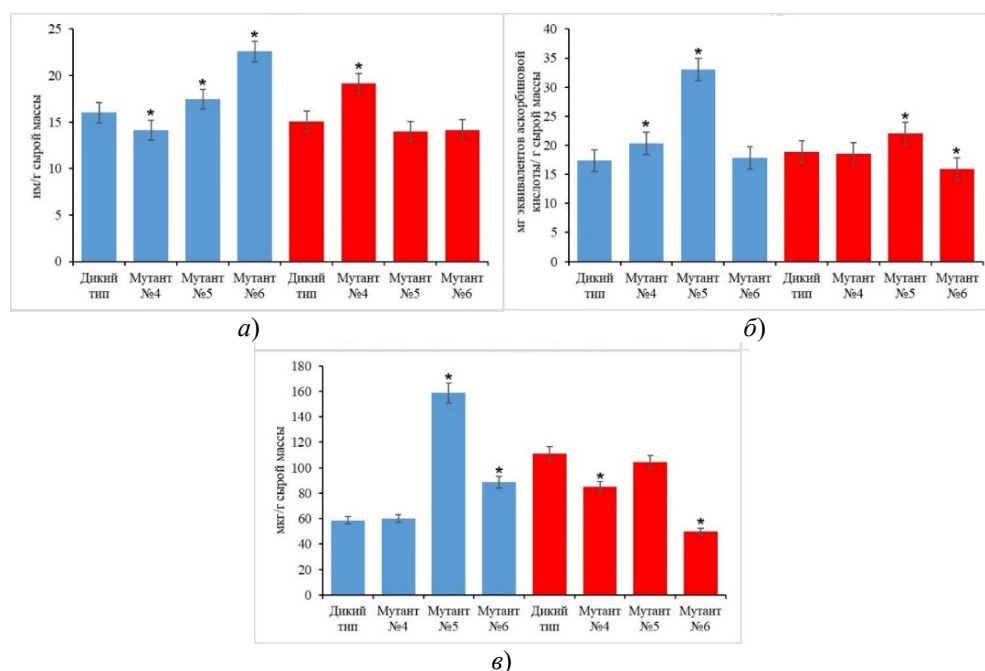


Рис. 4. Анализ компонентов антиоксидантной системы в листьях растений ($n = 5$) дикого типа и мутантных форм амаранта при нормальных условиях (обозначено синим) и воздействии засухи (обозначено красным): *a* – содержание малонового диальдегида; *б* – общая антиоксидантная способность; *в* – содержание пролина. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

Другим сильным стрессором для растений является избыточное содержание соли в почве. У мутантов линии № 4 в условиях хлоридного засоления по сравнению с растениями ДТ высота стебля была выше в 1,1 раза (рис. 5, *a*), а суммарная площадь листовой пластины – меньше в 1,3 раза (рис. 5, *б*). Анализ антиоксидантной системы показал, что при солевом стрессе у этих мутантов были также ниже активности КАТ (в 1,3 раза), СОД (в 1,2 раза), АПО (в 0,7 раза), GST (в 1,3 раза) и содержание пролина (в 1,4 раза) (рис. 6, 7, *в*). В то же время у мутантов линии № 4 по сравнению с растениями ДТ было выше содержание МДА (1,9 раза) и ОАС (в 1,1 раза) (рис. 7, *a, б*).

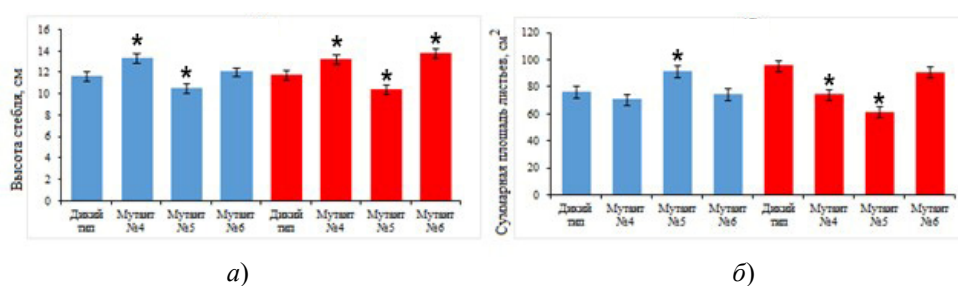


Рис. 5. Морфометрические показатели растений ($n = 5$) дикого типа и мутантных форм амаранта в нормальных условиях произрастания (обозначено синим) и при действии засоления (обозначено красным): *a* – высота стебля; *б* – суммарная площадь листьев. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

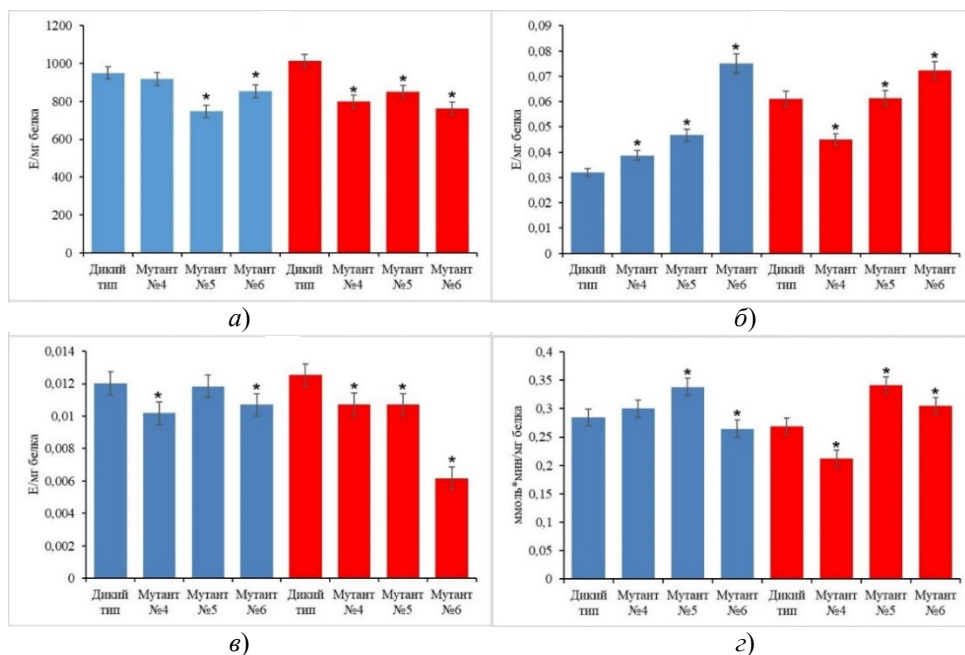


Рис. 6. Анализ активности ферментов антиоксидантной системы в листьях растений ($n = 5$) дикого типа и мутантных форм амаранта в нормальных условиях произрастания (обозначено синим) и при действии засоления (обозначено красным): а – активность каталазы; б – активность аскорбатпероксидазы; в – активность супероксиддисмутаза; г – активность глутатион-S-трансферазы. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

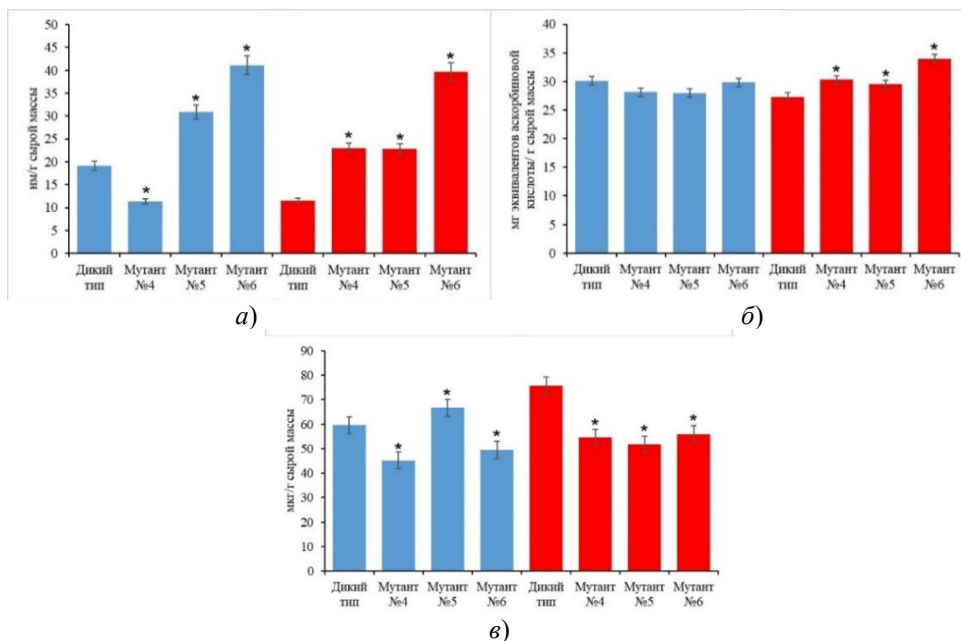


Рис. 7. Анализ компонентов антиоксидантной системы в листьях растений ($n = 5$) дикого типа и мутантных форм амаранта в нормальных условиях произрастания (обозначено синим) и при действии засоления (обозначено красным):

a – содержание малонового диальдегида; *b* – общая антиоксидантная способность; *в* – содержание пролина. Звездочкой обозначены достоверные различия ($p < 0,01$)

У мутантов линии № 5 при засолении высота стебля и суммарная площадь листьев были ниже в 1,1 и в 1,6 раза соответственно, чем у растений ДТ (рис. 5, *a, б*). В ответ на засоление почвы у этих мутантов были ниже в 1,5 раза содержание пролина (рис. 7, *в*), в 1,2 раза активности КАТ и СОД (рис. 6, *a, в*). В то же время уровень накопления МДА у мутантов был в 1,9 раза выше, а содержание АПО достоверно не отличалось от значений у растений ДТ (рис. 7, *a*; 6, *б*). В то же время у мутантов линии № 5 показатели активности GST и общей антиоксидантной способности были выше в 1,3 и 1,1 раза соответственно, по сравнению с растениями ДТ (рис. 6, *з*; 7, *б*).

По данным морфометрического анализа мутанты линии № 6 при действии стресса, вызванного солью, имели высоту стебля в 1,2 раза выше, а суммарную площадь листовой пластины – ниже (в 1,1 раза) по сравнению с растениями ДТ (рис. 5, *a, б*). В условиях засоления эти мутанты характеризовались более низким количеством пролина (в 1,4 раза) и более высоким (в 3,4 раза) содержанием МДА (рис. 7, *a, в*). Активность СОД и КАТ у мутантов по сравнению с растениями ДТ была ниже в 2 и 1,3 раза (рис. 6, *в, a*). При этом у мутантов активность GST (рис. 6, *з*), АПО и ОАС (рис. 6, *б*; 7, *б*) были выше в 1,1 и 1,2 раза по сравнению с растениями ДТ.

Обсуждение результатов

Для характеристики генома амаранта применялись различные типы молекулярных маркеров [24–26]. Широко используемыми маркерами для генотипирования культурных растений на сегодняшний день являются простые повторяющиеся последовательности (SSRs) [27]. Применение SSR-маркеров с целью выявления полиморфизма у амаранта описано в работах Ли с соавторами [28], Мэллори с соавторами [29] и Суреша с соавторами [13]. Нами впервые был применен SSR-анализ для оценки наличия генетических изменений у индуцируемых азидом натрия мутантных особей *A. cruentus*. Из трех испытанных SSR-маркеров полиморфизм удалось выявить только при анализе локуса GB-AM-099. При этом было выявлено лишь четыре варианта сочетания аллелей, что не позволяет проводить точную идентификацию всех полученных нами мутантных линий амаранта. Однако результаты проведенного нами SSR-анализа позволяют говорить о мутагенном воздействии использованного азид натрия на генетический аппарат исследуемых растений. Низкий уровень выявленного полиморфизма, очевидно, связан с тем, что воздействие азид натрия чаще всего приводит к заменам пар оснований [30], большую часть которых можно выявить методом полногеномного секвенирования. Таким образом, метод SSR-анализа может быть использован для первичного доказательства генетических изменений после химического мутагенеза. При этом метод SSR-анализа ранее уже применялся в подобных исследованиях [31, 32].

Отбор устойчивых к дефициту воды культурных растений в селекции затруднен из-за того, что в разные годы выращивания могут очень сильно различаться погодные условия. Для лабораторной экспресс-оценки засухоустойчивости и отбора наиболее засухоустойчивых генотипов можно использовать показатель относительного содержания воды (RWC). Так, Сиа с соавторами [33] показали, что устойчивые сорта лучше сохраняют RWC в усло-

виях засухи. В нашем исследовании при засухе показатель RWC у мутантов по сравнению с растениями ДТ был наиболее высоким у мутантов линии № 4. Также эта линия характеризовалась более высокими показателями по высоте стебля и биомассе при засухе по сравнению с растениями ДТ. Очевидно, что из трех исследованных мутантных линий именно линия № 4 характеризуется наибольшим уровнем засухоустойчивости. Другим важным показателем засухоустойчивости могут быть изменения в содержании и активности ферментативных и ферментативных антиоксидантов при засухе [34]. У мутантов линии № 4, к примеру, зафиксировано повышение активности АПО и GST, по сравнению с растениями ДТ. Так как увеличение активности АПО и GST обычно рассматривается как защитная реакция против стрессовых факторов [35], полученные результаты позволяют предположить, что мутанты линии № 4 более устойчивы к засухе по сравнению с мутантами линий № 5 и № 6.

При воздействии засухи у растений происходят сильные окислительные процессы, в том числе в результате интенсивного фотосинтеза и дыхания [36], что возможно является причиной выявленного нами высокого содержания МДА у мутантов линии № 4. С другой стороны, у мутантов линий № 5 и № 6 были выявлены преимущественно негативные изменения в антиоксидантной системе в условиях засухи.

В условиях засоления увеличение высоты стебля было зафиксировано у мутантов линий № 4 и № 6. Однако у мутантов линии № 4 обнаружено падение содержания и активности большинства изученных компонентов антиоксидантной системы, кроме ОАС. В то же время мутанты линии № 6 в условиях засоления демонстрировали увеличение ОАС, а также активности АПО и GST по сравнению с растениями ДТ. Похожая корреляция между повышенной антиоксидантной способностью, уровнем активности АПО, GST и устойчивостью к солевому стрессу была обнаружена у многих других растений, например, таких как сахарная свекла [37], томат [38], кунжут [39], портулак [40], табак [41]. Полученные нами данные свидетельствуют о большей солеустойчивости мутантов линии № 6 по сравнению с растениями ДТ и мутантами линий № 4 и № 5.

Заключение

Таким образом, SSR-анализ мутантных линий амаранта М₃ по локусу GB-AM-137 выявил их генетическую гетерогенность и отличие от растений ДТ, что является доказательством мутагенного действия азида натрия на их геном. Повышенная засухоустойчивость и солеустойчивость мутантных линий амаранта чаще всего была ассоциирована с такими биохимическими показателями, как увеличение относительного содержания воды, общей антиоксидантной способности, а также активности аскорбатпероксидаз и глутатион-S-трансфераз. Новый исходный материал, созданный методом химически индуцированного мутагенеза, планируется использовать в дальнейшем в селекции амаранта, направленной на закрепление ряда хозяйственно-ценных признаков, в первую очередь, засухоустойчивости и солеустойчивости.

Список литературы

1. Fuglie K. Priorities for sweet potato research in developing countries: results of a survey // Horticultural Sciences. 2007. Vol. 42. P. 1200–1206. doi: 10.21273/HORTSCI.42.5.1200

2. Hyman S., Fujisaka P., Jones S. [et al.]. Strategic approaches to targeting technology generation: assessing the coincidence of poverty and drought-prone crop production // *Agricultural Systems*. 2008. Vol. 98. P. 50–61. doi: 10.1016/j.agsy.2008.04.001
3. Gomes P., Oliva M. A., Mielke M. S. [et al.]. Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress // *Scientia Horticulture*. 2010. Vol. 126. P. 379–384. doi: 10.1016/j.scienta.2010.07.036
4. Ozkur O., Ozdemir F., Bor M., Turkan I. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought // *Environmental and Experimental Botany*. 2009. Vol. 66. P. 487–492. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.04.003
5. Liang Y., Hu F., Yang M., Yu J. Antioxidative defenses and water deficit-induced oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) growing on non-flooded paddy soils with ground mulching // *Plant and Soil*. 2003. Vol. 257. P. 407–416. doi: 10.1023/A:1027313902195
6. Sun R. L., Zhou Q. X., Sun F. H., Jin C. X. Antioxidative defense and proline phytochelatin accumulation in a newly discovered Cd-hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. // *Environmental and Experimental Botany*. 2007. Vol. 60. P. 468–476. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.01.004
7. Ahmed C. B., Rouina B. B., Sensoy S. [et al.]. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes // *Environmental and Experimental Botany*. 2009. Vol. 67. P. 345–352. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.07.006
8. Boogar A. R., Salehi H., Jowkar A. Exogenous nitric oxide alleviates oxidative damage in turfgrass under drought stress // *South African Journal of Botany*. 2014. Vol. 92. P. 78–82. doi: 10.1016/j.sajb.2014.02.005
9. Umar M., Siddiqui Z. S. Physiological performance of sunflower genotypes under combined salt and drought stress environment // *Acta Botanica Croatica*. 2018. Vol. 77, № 1. P. 36–44. doi: 10.2478/botcro-2018-0002
10. Brenner D. M., Baltensperger D. D., Kulakow P. A. [et al.]. Genetic resources and breeding of *Amaranthus* // *Plant Breeding Reviews*. 2000. Vol. 19. P. 227–285.
11. Таипова Р. М., Кулуев Б. Р. Определение оптимальной концентрации мутагена азидата натрия для обработки семян *Amaranthus cruentus* L. // Вестник Воронежского государственного университета. Сер.: Химия, биология, фармация. 2021. Т. 3. С. 34–41.
12. Таипова Р. М., Нестеров В. Н., Розенцвет О. А., Кулуев Б. Р. Изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L. // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2022. Т. 183, № 1. С. 76–85. doi: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85
13. Suresh S., Chung J. W., Cho G. T. [et al.]. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers // *Plant Biosystems—An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2014. Vol. 148, № 4. P. 635–644. doi: 10.1080/11263504.2013.788095
14. Doyle J. J., Doyle J. L., Rapid A. DNA Isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // *Phytochemical Bulletin*. 1987. Vol. 19. P. 1–11.
15. Easlon H. M., Bloom A. J. Easy Leaf area: Automated Digital Image Analysis for rapid and accurate measurement of Leaf Area // *Applications in Plant Sciences*. 2014. Vol. 2, № 7. P. 1400033. doi: 10.3732/apps.1400033
16. Choi J. Y., Seo Y. S., Kim S. J. [et al.]. Constitutive expression of CaXTH3, a hot pepper xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, enhanced tolerance to salt and drought stresses without phenotypic defects in tomato lants (*Solanum lycopersicum* cv. Dotaerang) // *Plant Cell Reports*. 2011. Vol. 30, № 5. P. 867–877. doi: 10.1007/s00299-010-0989-3
17. Чевари С., Чаба И., Секей И. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения её в биологических материалах // Лабораторное дело. 1985. № 11. С. 678–681.

18. Verma S., Dubey R. S. Lead toxicity induces lipid peroxidation and alter the activities of antioxidant enzymes in growing rice plants // *Plant Science*. 2003. Vol. 64. P. 645–655. doi: 10.1016/S0168-9452(03)00022-0
19. Panchuck I. I., Volkov R. A., Schoff F. Heat stress and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis* // *Plant Physiology*. 2002. Vol. 129. P. 838–853. doi: 10.1104/pp.001362
20. Taylor N. L., Millar A. H. Oxidative stress and plant mitochondria // *Methods in Molecular Biology*. 2007. Vol. 372. P. 389–403.
21. Khedr A. H. A., Abbas M. A., Abdel W. A. A. [et al.]. Proline induces the expression of salt stress responsive proteins and may improve the adaptation of *Pancreaticum maritimum* L. to salt stress // *Journal of Experimental Botany*. 2003. Vol. 54, № 392. P. 2553–2562. doi: 10.1093/jxb/erg277
22. Boestfleisch C., Wagenseil N. B., Buhmann A. K. [et al.]. Manipulating the antioxidant capacity of halophytes to increase their cultural and economic value through saline cultivation // *AoB Plants*. 2014. Vol. 13. P. 1–16. doi: 10.1093/aobpla/plu046
23. Habig W. H., Pabst M. S., Jakoby W. B. Glutathione-S-transferase. The first enzymatic step in mercapturic acid formation // *Journal of Biological Chemistry*. 1974. Vol. 246. P. 7130–7139. doi: 10.1016/S0021-9258(19)42083-8
24. Wassom J. J., Tranel P. J. Amplified fragment length polymorphism-based genetic relationships among weedy *Amaranthus* species // *Journal of Heredity*. 2005. Vol. 96, № 4. P. 410–416. doi: 10.1093/jhered/esi065
25. Snezana D. M., Marija K., Danijela R. [et al.]. Assessment of genetic relatedness of the two *Amaranthus retroflexus* populations by protein and random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers // *African Journal of Biotechnology*. 2012. Vol. 11, № 29. P. 7331–7337. doi: 10.5897/AJB11.1254
26. Park Y. J., Nemoto K., Nishikawa T. [et al.]. Origin and evolution of the waxy phenotype in *Amaranthus hypochondriacus*: evidence from the genetic diversity in the Waxy locus // *Molecular Breeding*. 2012. Vol. 29, № 1. P. 147–157. doi: 10.1007/s11032-010-9533-y
27. Tautz D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers // *Nucleic acids research*. 1989. Vol. 17, № 16. P. 6463–6471. doi: 10.1093/nar/17.16.6463
28. Lee J. R., Hong G. Y., Dixit A. [et al.]. Characterization of microsatellite loci developed for *Amaranthus hypochondriacus* and their cross-amplification in wild species // *Conservation Genetics*. 2008. Vol. 9. P. 243–246. doi: 10.1007/s10592-007-9323-1
29. Mallory M. A., Hall R. V., McNabb A. R. [et al.]. Development and characterization of microsatellite markers for the grain amaranths // *Crop Science*. 2008. Vol. 48, № 3. P. 1098–1106. doi: 10.2135/cropsci2007.08.0457
30. Till B. J., Cooper J., Tai T. H. [et al.]. Discovery of chemically induced mutations in rice by TILLING // *BioMed Central Plant Biology*. 2007. Vol. 7, № 1. P. 1–12. doi: 10.1186/1471-2229-7-19
31. Pilu R., Panzeri D., Gavazzi G. [et al.]. Phenotypic, genetic and molecular characterization of a maize low phytic acid mutant (lpa241) // *Theoretical and Applied Genetics*. 2003. Vol. 107. P. 980–987. doi: 10.1007/s00122-003-1316-y
32. Monteiro M. S., Lopes T., Mann R. M. [et al.]. Microsatellite instability in *Lactuca sativa* chronically exposed to cadmium // *Mutation Research – Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 2009. Vol. 672, № 2. P. 90–94. doi: 10.1016/j.mrgentox.2008.10.012
33. Cia M. C., Guimaraes A. C. R., Medici L. O. [et al.]. Antioxidant responses to water deficit by drought tolerant and sensitive sugarcane varieties // *Annals of Applied Biology*. 2012. Vol. 161, № 3. P. 313–324. doi: 10.1111/j.1744-7348.2012.00575.x
34. Dawood M. G., Taie H. A. A., Nassar M. R. A. [et al.]. The changes induced in the physiological, biochemical and anatomical characteristics of *Vicia faba* by the exoge-

- nous application of proline under seawater stress // *South African Journal of Botany*. 2014. Vol. 93. P. 54–63. doi: 10.1016/j.sajb.2014.03.002
35. Tausz M., Grill D. The role of glutathione in stress adaptation of plants // *Phyton*. 2000. Vol. 40. P. 111–118.
36. Mao G., Xu X. Screening and physiological and biochemical analysis of *Lyciumbarbarum* mutant with salt tolerance // *Journal of Northwest Botanical Research*. 2005. Vol. 25, № 2. P. 275–280.
37. Bor M., Özdemir F., Türkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L // *Plant science*. 2003. Vol. 164, № 1. P. 77–84. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00338-2
38. Koca H., Ozdemir F., Turkan I. Effect of salt stress on lipid peroxidation and superoxide dismutase and peroxidase activities of *Lycopersiconesculentum* and *L. pennellii* // *Biologia Plantarum*. 2006. Vol. 50, № 4. P. 745–748. doi: 10.1007/s10535-006-0121-2
39. Koca H., Bor M., Özdemir F., Türkan İ. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars // *Environmental and experimental Botany*. 2007. Vol. 60, № 3. P. 344–351. doi: 10.1016/j.envexpbot.2006.12.005
40. Yazici I., Türkan I., Sekmen A. H., Demiral T. Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation // *Environmental and Experimental Botany*. 2007. Vol. 61, № 1. P. 49–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.02.010
41. Ji W., Zhu Y., Li Y. [et al.]. Over-expression of a glutathione S-transferase gene, GsGST, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco // *Biotechnology letters*. 2010. Vol. 32, № 8. P. 1173–1179. doi: 10.1007/s10529-010-0269-x

References

1. Fuglie K. Priorities for sweet potato research in developing countries: results of a survey. *Horticultural Sciences*. 2007;42:1200–1206. doi: 10.21273/HORTSCI.42.5.1200
2. Hyman S., Fujisaka P., Jones S. et al. Strategic approaches to targeting technology generation: assessing the coincidence of poverty and drought-prone crop production. *Agricultural Systems*. 2008;98:50–61. doi: 10.1016/j.agsy.2008.04.001
3. Gomes P., Oliva M.A., Mielke M.S. et al. Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Scientia Horticulture*. 2010;126:379–384. doi: 10.1016/j.scienta.2010.07.036
4. Ozkur O., Ozdemir F., Bor M., Turkan I. Physiochemical and antioxidant responses of the perennial xerophyte *Capparis ovata* Desf. to drought. *Environmental and Experimental Botany*. 2009;66:487–492. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.04.003
5. Liang Y., Hu F., Yang M., Yu J. Antioxidative defenses and water deficit-induced oxidative damage in rice (*Oryza sativa* L.) growing on non-flooded paddy soils with ground mulching. *Plant and Soil*. 2003;257:407–416. doi: 10.1023/A:1027313902195
6. Sun R.L., Zhou Q.X., Sun F.H., Jin C.X. Antioxidative defense and proline phytochelatin accumulation in a newly discovered Cd-hyperaccumulator, *Solanum nigrum* L. *Environmental and Experimental Botany*. 2007;60:468–476. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.01.004
7. Ahmed C.B., Rouina B.B., Sensoy S. et al. Changes in gas exchange, proline accumulation and antioxidative enzyme activities in three olive cultivars under contrasting water availability regimes. *Environmental and Experimental Botany*. 2009;67:345–352. doi: 10.1016/j.envexpbot.2009.07.006
8. Boogar A.R., Salehi H., Jowkar A. Exogenous nitric oxide alleviates oxidative damage in turfgrass under drought stress. *South African Journal of Botany*. 2014;92:78–82. doi: 10.1016/j.sajb.2014.02.005

9. Umar M., Siddiqui Z.S. Physiological performance of sunflower genotypes under combined salt and drought stress environment. *Acta Botanica Croatica*. 2018;77(1):36–44. doi: 10.2478/botcro-2018-0002
10. Brenner D.M., Baltensperger D.D., Kulakow P.A. et al. Genetic resources and breeding of *Amaranthus*. *Plant Breeding Reviews*. 2000;19:227–285.
11. Taipova R.M., Kuluev B.R. Determination of the optimal concentration of sodium azide mutagen for *Amaranthus cruentus* L. seed treatment. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Khimiya, biologiya, farmatsiya = Bulletin of Voronezh State University. Series: Chemistry, biology, pharmacy*. 2021;3:34–41. (In Russ.)
12. Taipova R.M., Nesterov V.N., Rozentsvet O.A., Kuluev B.R. Changes in the content of proteins, lipids and the state of the antioxidant system in mutant forms of *Amaranthus cruentus* L. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii = Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2022;183(1):76–85. (In Russ.). doi: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85
13. Suresh S., Chung J.W., Cho G.T. et al. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*. 2014;148(4):635–644. doi: 10.1080/11263504.2013.788095
14. Doyle J.J., Doyle J.L., Rapid A. DNA Isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin*. 1987;19:1–11.
15. Easlson H.M., Bloom A.J. Easy Leaf area: Automated Digital Image Analysis for rapid and accurate measurement of Leaf Area. *Applications in Plant Sciences*. 2014;2(7):1400033. doi: 10.3732/apps.1400033
16. Choi J.Y., Seo Y.S., Kim S.J. et al. Constitutive expression of CaXTH3, a hot pepper xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase, enhanced tolerance to salt and drought stresses without phenotypic defects in tomato lants (*Solanum lycopersicum* cv. Dotaerang). *Plant Cell Reports*. 2011;30(5):867–877. doi: 10.1007/s00299-010-0989-3
17. Chevari S., Chaba I., Sekey I. The role of superoxide dismutase in the oxidative processes of the cell and a method for its determination in biological materials. *Laboratornoe delo*. 1985;(11):678–681. (In Russ.)
18. Verma S., Dubey R.S. Lead toxicity induces lipid peroxidation and alert the activities of antioxidant enzymes in grooving rice plants. *Plant Science*. 2003;64:645–655. doi: 10.1016/S0168-9452(03)00022-0
19. Panchuck I.I. Volkov R.A., Schoff F. Heat stress and heat shock transcription factor-depend expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*. 2002;129:838–853. doi: 10.1104/pp.001362
20. Taylor N.L., Millar A.H. Oxidative stress and plant mitochondria. *Methods in molecular Biology*. 2007;372:389–403.
21. Khedr A.H.A., Abbas M.A., Abdel W.A.A. et al. Proline induces the expression of salt stress responsive proteins and may improve the adaptation of *Panocratium maritimum* L. to salt stress. *Journal of Experimental Botany*. 2003;54(392):2553–2562. doi: 10.1093/jxb/erg277
22. Boestfleisch C., Wagenseil N.B., Buhmann A.K. et al. Manipulating the antioxidant capacity of halophytes to increase their cultural and economic value through saline cultivation. *AoB Plants*. 2014;13:1–16. doi: 10.1093/aobpla/plu046
23. Habig W.H., Pabst M.S., Jakoby W.B. Glutathione-S-transferase. The first enzymatic step in mercapturic acid formation. *Journal of Biological Chemistry*. 1974;246:7130–7139. doi: 10.1016/S0021-9258(19)42083-8
24. Wassom J.J., Tranel P.J. Amplified fragment length polymorphism-based genetic relationships among weedy *Amaranthus* species. *Journal of Heredity*. 2005;96(4):410–416. doi: 10.1093/jhered/esi065
25. Snezana D.M., Marija K., Danijela R. et al. Assessment of genetic relatedness of the two *Amaranthus retroflexus* populations by protein and random amplified polymorphic

- DNA (RAPD) markers. *African Journal of Biotechnology*. 2012;11(29):7331–7337. doi: 10.5897/AJB11.1254
26. Park Y.J., Nemoto K., Nishikawa T. et al. Origin and evolution of the waxy phenotype in *Amaranthus hypochondriacus*: evidence from the genetic diversity in the Waxy locus. *Molecular breeding*. 2012;29(1):147–157. doi: 10.1007/s11032-010-9533-y
27. Tautz D. Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic acids research*. 1989;17(16):6463–6471. doi: 10.1093/nar/17.16.6463
28. Lee J.R., Hong G.Y., Dixit A. et al. Characterization of microsatellite loci developed for *Amaranthus hypochondriacus* and their cross-amplification in wild species. *Conservation genetics*. 2008;9:243–246. doi: 10.1007/s10592-007-9323-1
29. Mallory M.A., Hall R.V., McNabb A.R. et al. Development and characterization of microsatellite markers for the grain amaranths. *Crop science*. 2008;48(3):1098–1106. doi: 10.2135/cropsci2007.08.0457
30. Till B.J., Cooper J., Tai T.H. et al. Discovery of chemically induced mutations in rice by TILLING. *BioMed Central Plant Biology*. 2007;7(1):1–12. doi: 10.1186/1471-2229-7-19
31. Pilu R., Panzeri D., Gavazzi G. et al. Phenotypic, genetic and molecular characterization of a maize low phytic acid mutant (lpa241). *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107:980–987. doi: 10.1007/s00122-003-1316-y
32. Monteiro M.S., Lopes T., Mann R.M. et al. Microsatellite instability in *Lactuca sativa* chronically exposed to cadmium. *Mutation Research – Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis*. 2009;672(2):90–94. doi: 10.1016/j.mrgentox.2008.10.012
33. Cia M.C., Guimaraes A.C.R., Medici L.O. et al. Antioxidant responses to water deficit by drought tolerant and sensitive sugarcane varieties. *Annals of Applied Biology*. 2012;161(3):313–324. doi: 10.1111/j.1744-7348.2012.00575.x
34. Dawood M.G., Taie H.A.A., Nassar M.R.A. et al. The changes induced in the physiological, biochemical and anatomical characteristics of *Vicia faba* by the exogenous application of proline under seawater stress. *South African Journal of Botany*. 2014;93:54–63. doi: 10.1016/j.sajb.2014.03.002
35. Tausz M., Grill D. The role of glutathione in stress adaptation of plants. *Phyton*. 2000;40:111–118.
36. Mao G., Xu X. Screening and physiological and biochemical analysis of *Lycium barbarum* mutant with salt tolerance. *Journal of Northwest Botanical Research*. 2005;25(2):275–280.
37. Bor M., Özdemir F., Türkan I. The effect of salt stress on lipid peroxidation and antioxidants in leaves of sugar beet *Beta vulgaris* L. and wild beet *Beta maritima* L. *Plant science*. 2003;164(1):77–84. doi: 10.1016/S0168-9452(02)00338-2
38. Koca H., Ozdemir F., Turkan I. Effect of salt stress on lipid peroxidation and superoxide dismutase and peroxidase activities of *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii*. *Biologia Plantarum*. 2006;50(4):745–748. doi: 10.1007/s10535-006-0121-2
39. Koca H., Bor M., Özdemir F., Türkan İ. The effect of salt stress on lipid peroxidation, antioxidative enzymes and proline content of sesame cultivars. *Environmental and experimental Botany*. 2007;60(3):344–351. doi: 10.1016/j.envexpbot.2006.12.005
40. Yazici I., Türkan I., Sekmen A.H., Demiral T. Salinity tolerance of purslane (*Portulaca oleracea* L.) is achieved by enhanced antioxidative system, lower level of lipid peroxidation and proline accumulation. *Environmental and Experimental Botany*. 2007;61(1):49–57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.02.010
41. Ji W., Zhu Y., Li Y. et al. Over-expression of a glutathione S-transferase gene, GsGST, from wild soybean (*Glycine soja*) enhances drought and salt tolerance in transgenic tobacco. *Biotechnology letters*. 2010;32(8):1173–1179. doi: 10.1007/s10529-010-0269-x

Информация об авторах / Information about the authors

Рагида Мухтаровна Таирова

аспирант, Уфимский университет науки и технологий (Россия, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32)

E-mail: Taipova.Ragida@yandex.ru

Ragida M. Taipova

Postgraduate student, Ufa University of Science and Technology (32 Zaki Validi street, Ufa, Russia)

Халит Галеевич Мусин

кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биохимии и генетики, Уфимский федеральный исследовательский центр РАН (Россия, г. Уфа, пр-т Октября, 71)

Khalit G. Musin

Candidate of biological sciences, researcher of the Institute of biochemistry and genetics, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (71 Oktybrya avenue, Ufa, Russia)

Карина Петровна Гайнуллина

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института биохимии и генетики, Уфимский федеральный исследовательский центр РАН (Россия, г. Уфа, пр-т Октября, 71)

Karina P. Gainullina

Candidate of biological sciences, senior researcher of the Institute of biochemistry and genetics, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (71 Oktybrya avenue, Ufa, Russia)

Буллат Разяпович Кулуев

доктор биологических наук, старший научный сотрудник Института биохимии и генетики, Уфимский федеральный исследовательский центр РАН (Россия, г. Уфа, пр-т Октября, 71); профессор кафедры биохимии и биотехнологии, Уфимский университет науки и технологий (Россия, г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32)

Bulat R. Kuluev

Doctor of biological sciences, senior researcher of the Institute of biochemistry and genetics, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences (71 Oktybrya avenue, Ufa, Russia); professor of the sub-department of biochemistry and biotechnology, Ufa University of Science and Technology (32 Zaki Validi street, Ufa, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 28.02.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 31.04.2023

Принята к публикации / Accepted 10.06.2023

УДК 581.12:633.491:631.8
doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-7

Влияние регуляторов роста с антиоксидантными свойствами на процесс дыхания у растений картофеля в оптимальных и стрессовых условиях среды

И. Г. Кириллова¹, И. Ю. Макеева², Ю. А. Кузьменко³

^{1,2,3}Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева, Орел, Россия

¹kirillovairina@gmail.com, ²makeevainna@inbox.ru, ³jul.kuzmenko2018@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Дыхание является основным энергетическим процессом растительного организма и составляющей продукционного процесса, вследствие чего представляет интерес изучение путей его регуляции. В последнее время более пристальное внимание исследователи уделяют синтетическим и природным регуляторам роста с антиоксидантными функциями: амбиолу, препарату «Энергия-М» и кофейной кислоте. Вместе с тем данных о влиянии регуляторов роста с антиоксидантными функциями на показатели процесса дыхания картофеля крайне мало. В связи с этим целью исследования было изучение влияния амбиола, препарата «Энергия-М» и кофейной кислоты на интенсивность дыхания органов картофеля как в оптимальных условиях, так и при действии гипотермии. *Материалы и методы.* Объектом исследования были растения картофеля сорта Вега и Жуковский ранний. Варианты опыта включали обработку синтетическими регуляторами путем замачивания посадочных клубней в водных растворах амбиола и препарата «Энергия-М», а также фолитарную обработку раствором кофейной кислоты. Действие регуляторов роста на процесс дыхания изучали не только в оптимальных температурных условиях, но и в условиях гипотермии, имитирующей заморозки. Интенсивность дыхания определяли методом титрования по количеству выделяющегося CO₂. По скорости выделения CO₂ после пребывания растений в темноте судили об интенсивности дыхания поддержания. Дыхание роста рассчитывали по разнице между дыханием растений на свету и после их выдерживания в темноте. Пути дыхательного обмена изучали с помощью метода специфических ингибиторов, используя раствор NaF. *Результаты.* Амбиол и кремнеауксиновый регулятор увеличивали дыхание в листьях картофеля сорта Вега на этапе бутонизации. Изучение процесса дыхания в клубнях показало несколько иную картину. Так, обработка амбиолом стимулировала процесс дыхания в клубнях, в то же время у растений, обработанных регулятором «Энергия-М», интенсивность дыхания в клубнях резко снизилась против контроля. В лабораторных условиях амбиол и кофейная кислота стимулировали процесс дыхания. В действии кремнеауксинового регулятора роста на интенсивность дыхания существенных отличий от контроля не выявлено. Мы изучали также действие регуляторов роста на качество дыхания. Показано, что в отличие от контрольного варианта, в котором фторид натрия заблокировал интенсивность дыхания листьев растения картофеля более чем на 50 %, в варианте с амбиолом интенсивность дыхания была заблокирована значительно меньше. В вариантах с обработкой растений препаратом «Энергия-М» и кофейной кислотой так же, как и в контрольном варианте, фторид натрия заблокировал интенсивность дыхания листьев на 56 и 60 % соответственно. Таким образом, при обработке этими регуляторами процесс дыхания проходил по гликолитическому пути. Показано также, что интенсивность дыхания поддержания увеличивается при действии всех изученных антиоксидантов. Интенсивность дыхания роста при обработке растений картофеля амбиолом возросла в 2 раза по сравнению с контролем, а при обработке препаратом «Энергия-М» напротив, уменьшилась в 1,7 раза. Обра-

ботка растений кофейной кислотой не оказала влияния на интенсивность дыхания роста побегов возобновления. Как показали наши исследования, в оптимальных условиях обработка картофеля регулятором роста амбиолом повысила интенсивность дыхания на 33 % по сравнению с контролем. «Энергия-М» и кофейная кислота оказали меньший эффект на увеличение интенсивности дыхания. Через 2 ч после воздействия гипотермии интенсивность дыхания резко снизилась во всех опытных вариантах по сравнению с контролем. Через 24 ч после стресса показано, что на фоне обработки амбиолом и препаратом «Энергия-М» интенсивность дыхания в побегах картофеля значительно возросла, тогда как кофейная кислота способствовала лишь незначительной интенсификации данного процесса. *Выводы.* Показано, что интенсивность процесса дыхания и его составляющие в оптимальных условиях и при действии гипотермии были чувствительны к обработке растений регуляторами роста с антиоксидантными свойствами как синтетического, так и природного происхождения. В оптимальных условиях процесс дыхания стимулировался, тогда как в условиях 2-часовой отрицательной температуры изучаемые регуляторы сдерживали его интенсификацию. Показано также, что амбиол способствовал в большей степени увеличению дыхания роста, а «Энергия-М» – дыхания поддержания. Полученный экспериментальный материал свидетельствует также об участии изучаемых антиоксидантов в регуляции соотношения составляющих процесса дыхания. У растений, обогащенных кофейной кислотой и обработанных «Энергией-М», отмечен преимущественно гликолитический путь дыхания.

Ключевые слова: регуляторы роста, антиоксиданты, амбиол, «Энергия-М», кофейная кислота, процесс дыхания, дыхание роста, дыхание поддержания, картофель

Для цитирования: Кириллова И. Г., Макеева И. Ю., Кузьменко Ю. А. Влияние регуляторов роста с антиоксидантными свойствами на процесс дыхания у растений картофеля в оптимальных и стрессовых условиях среды // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 2. С. 94–105. doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-7

The effect of growth regulators with antioxidant properties on the respiration process in potato plants under optimal and stress environmental conditions

I.G. Kirillova¹, I.Yu. Makeeva², Yu.A. Kuz'menko³

^{1,2,3}Orel State University named after I.S. Turgenev, Orel, Russia

¹kirillovairina@gmail.com, ²makeevainna@inbox.ru, ³jul.kuzmenko2018@yandex.ru

Abstract. Background. Respiration is the main energy process of the plant organism and a component of the production process, as a result of which it is of interest to study the ways of its regulation. Recently, researchers have been paying closer attention to synthetic and natural growth regulators with antioxidant functions: ambiol, Energia-M, and caffeic acid. At the same time, there are very few data on the effect of growth regulators with antioxidant functions on the parameters of the potato respiration process. In this regard, the aim of the study was to study the effect of ambiol, Energiya-M and caffeic acid on the respiration rate of the potato organs both under optimal conditions and under the action of hypothermia. *Materials and methods.* The object of the study is potato plants of the Vega and Zhukovsky early varieties. Variants of the experiment included treatment with synthetic regulators by soaking planting tubers in aqueous solutions of ambiol and Energia-M, as well as foliar treatment with a solution of caffeic acid. The effect of growth regulators on the respiration process was studied not only under optimal temperature conditions, but also under conditions of hypothermia simulating freezing. The intensity of respiration was determined by titration by the amount of released CO₂. The rate of CO₂ release after the plants were

kept in the dark was used to judge the intensity of maintenance respiration. Growth respiration was calculated from the difference between the respiration of plants in the light and after keeping them in the dark. Respiratory pathways were studied using the method of specific inhibitors using NaF solution. *Results.* Ambiol and silicoauxin regulator increased respiration in Vega potato leaves at the stage of budding. The study of the process of respiration in tubers showed a somewhat different picture. Thus, the treatment with ambiol stimulated the process of respiration in tubers, while at the same time, in plants treated with the Energia-M regulator, the intensity of respiration in tubers decreased sharply against the control. Under laboratory conditions, ambiol and caffeic acid stimulated the respiration process. There were no significant differences in the effect of silicoauxin growth regulator on respiration rate from control. We also studied the effect of growth regulators on the quality of respiration. It was shown that, in contrast to the control variant, in which sodium fluoride blocked the respiration intensity of the leaves of the potato plant by more than 50 %, in the variant with ambiol, the respiration intensity was significantly less blocked. In the variants with the treatment of plants with Energia-M and caffeic acid, as well as in the control variant, sodium fluoride blocked the intensity of leaf respiration by 56 % and 60 %, respectively. Thus, when treated with these regulators, the process of respiration proceeded along the glycolytic pathway. It was also shown that the intensity of maintenance respiration increases under the action of all the studied antioxidants. The intensity of growth respiration when potato plants were treated with ambiol increased by 2 times compared to the control, and when treated with Energia-M, on the contrary, it decreased by 1.7 times. The treatment of plants with caffeic acid had no effect on the rate of respiration of the growth of renewal shoots. As our studies have shown, under optimal conditions, the treatment of potatoes with the growth regulator ambiol increased the intensity of respiration by 33 % compared with the control. Energia-M and caffeic acid had a lesser effect on increasing the intensity of breathing. 2 hours after exposure to hypothermia, the intensity of respiration decreased sharply in all experimental variants compared to the control. 24 hours after the stress, it was shown that against the background of treatment with ambiol and the Energia-M preparation, the respiration intensity in potato shoots increased significantly, while caffeic acid contributed only a slight intensification of this process. *Conclusions.* It was shown that the intensity of the respiration process and its components under optimal conditions and under the action of hypothermia were sensitive to the treatment of plants with growth regulators with antioxidant properties of both synthetic and natural origin. Under optimal conditions, the respiration process was stimulated, while under conditions of a 2-hour negative temperature, the studied regulators restrained its intensification. It was also shown that ambiol contributed to a greater extent to an increase in growth respiration, and Energiya-M - in maintenance respiration. The obtained experimental material also indicates the participation of the studied antioxidants in the regulation of the ratio of the components of the respiration process. In plants enriched with caffeic acid and treated with Energia-M, a predominantly glycolytic respiration pathway was noted.

Keywords: growth regulators, antioxidants, ambiol, «Energia-M», caffeic acid, respiration process, growth respiration, maintenance respiration, potatoes

For citation: Kirillova I.G., Makeeva I.Yu., Kuz'menko Yu.A. The effect of growth regulators with antioxidant properties on the respiration process in potato plants under optimal and stress environmental conditions. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(2):94–105. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2023-2-7

Введение

Дыхание является основным энергетическим процессом растительного организма и составляющей продукционного процесса, вследствие чего изучение путей его регуляции представляет определенный интерес. Ведущая роль в регуляции физиологических процессов сельскохозяйственных культур

принадлежит регуляторам роста растений. Их использование дает возможность целенаправленно регулировать основные процессы в организме растений, более полно реализовать предполагаемые возможности сорта, заложенные в геноме селекцией и природой. Регуляторы роста растений увеличивают устойчивость растительных организмов к различным негативным факторам среды – высоким и низким температурам, недостатку влаги, токсичному действию пестицидов, поражению фитопатогенами и вредителями. В последнее время более пристальное внимание исследователи уделяют синтетическим и природным регуляторам роста с антиоксидантными функциями.

Одним из таких синтетических регуляторов является амбиол (дигидрохлорид-2-метил-4-диметиламинометил-5-гидроксibenзимидазол), который относится к классу синтетических имидазолов. Имеются данные, указывающие на то, что обработка раствором амбиола растений в тепличных условиях увеличивала интенсивность дыхания относительно контрольных образцов на 100 % [1, 2]. Показано также влияние антиоксиданта амбиола на биоэнергетические характеристики митохондрий путем поддержания высокой скорости окисления НАД-зависимых субстратов и эффективности окислительного фосфорилирования [3–5].

Действующей основой другого синтетического препарата – «Энергия-М» – являются биоактивный кремний и крезацин, относящийся к группе аналогов природных ауксинов, которые участвуют в обмене нуклеиновых кислот, синтезе белков и различных ферментов [6].

В последнее время появились работы, в которых показана антиоксидантная функция представителя фенилпропаноидов – кофейной кислоты [7–9]. Имеются данные по препарату Циркон, в состав которого входит кофейная кислота. Интенсивность процесса дыхания в оптимальных условиях среды вне зависимости от этапа органогенеза в варианте с Цирконом не изменялась, тогда как в условиях засухи отмечалось некоторое торможение дыхания [10]. Незначительное снижение интенсивности дыхания при действии градиента температур (10–40°C) наблюдалось и у растений тимофеевки луговой при обработке семян раствором Циркона в концентрации $1 \cdot 10^{-3}$ М [11]. Вместе с тем данных о влиянии регуляторов роста с антиоксидантными функциями на показатели процесса дыхания пасленовых растений, в частности, картофеля, крайне мало.

Целью исследования было изучение влияния амбиола, препарата «Энергия-М» и кофейной кислоты на интенсивность дыхания органов картофеля как в оптимальных условиях, так и при действии гипотермии.

Материалы и методы

Объектом исследования были растения картофеля (*Solanum tuberosum* L.) сорта Вега (Norika, Германия) и Жуковский ранний селекции ВНИИ КХ (Коренёво, Россия). Почвенную культуру закладывали в типовом вегетационном домике. Для почвенной культуры использовали серую лесную среднесуглинистую почву. В сосуде с 10 кг почвы выращивали одно растение и поддерживали влажность почвы на уровне 60 % от полной влагоемкости. В период закладки опытов в почву вносили оптимальное количество азота, фосфора и калия, соответственно 230, 70, 310 мг элемента на 1 кг почвы. Для получения 21-дневных побегов возобновления клубни картофеля, вышедшие из состоя-

ния глубокого покоя, переносили из овощехранилища, где они хранились при температуре $+4^{\circ}\text{C}$ в условиях лаборатории ($20 \pm 2^{\circ}\text{C}$), и проращивали в контейнерах с влажными опилками в начале в темноте, а после появления всходов на поверхности субстрата при комнатном освещении.

Обработку синтетическими регуляторами проводили путем замачивания посадочных клубней в водных растворах амбиола (60 мг/л), препарата «Энергия-М» (100 мг/л) в течение 2 ч. Обработку растений 0,1 мМ раствором кофейной кислоты (Sigma, США) проводили путем опрыскивания через 15 сут после появления всходов из расчета 50 мл на растение. Контрольные растения опрыскивали водой.

Действие раствора кофейной кислоты на физиолого-биохимические процессы у растений картофеля изучали не только в оптимальных температурных условиях, но и в условиях гипотермии. Известно, что для *Solanum tuberosum* губительными являются весенние заморозки (-2°C). Гипотермию создавали, помещая контейнеры с 21-дневными побегами возобновления в низкотемпературный шкаф Т 25/01 (Россия) на 2 ч при температуре -2°C , имитирующей заморозки. Контрольные растения оставались в оптимальных условиях $20 \pm 2^{\circ}\text{C}$.

Интенсивность дыхания определяли методом титрования по количеству выделяющегося CO_2 в сосудах для газообмена и выражали в мг CO_2 /(ч×г сырой массы). Дыхание поддержания определяли, помещая исследуемые растения в темноту на 48 ч. По скорости выделения CO_2 после пребывания растений в темноте судили об интенсивности дыхания поддержания [12]. Дыхание роста рассчитывали по разнице между дыханием растений на свету и после их выдерживания в темноте. Пути дыхательного обмена изучали с помощью метода специфических ингибиторов. В качестве ингибитора гликолиза использовали 0,03М раствор NaF, который вводили в листья растений методом вакуум-инfiltrации в течение 15 мин.

Анализировали средние пробы 21-дневных побегов возобновления (лабораторные опыты); листьев 7-го яруса срединной формации в фазе бутонизации, клубней – в конце вегетации растений (вегетационные опыты).

В таблицах и на рисунке представлены средние арифметические из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность – пятикратная. Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия при доверительной вероятности выше 0,95.

Результаты и обсуждение

Как показали наши исследования, амбиол в использованной концентрации увеличивал дыхание в листьях картофеля сорта Вега на этапе бутонизации на 55 % относительно контроля (табл. 1). Кремнеуксиновый регулятор роста также интенсифицировал процесс дыхания на 26 %. В последнем случае интенсификация дыхания в листьях картофеля связана с содержанием в препарате «Энергия-М» ауксина, стимулирующего работу H^+ -помпы [6].

Изучение процесса дыхания в запасающих органах (клубнях) показало несколько иную картину. Так, обработка регулятором роста амбиолом стимулировала процесс дыхания в клубнях (увеличение составило 17 %). Повидимому, клубни во время снятия опыта оставались все еще в стадии роста. В то же время у растений, обработанных регулятором «Энергия-М», интен-

сивность дыхания в клубнях нового урожая резко снизилась относительно контроля (табл. 1).

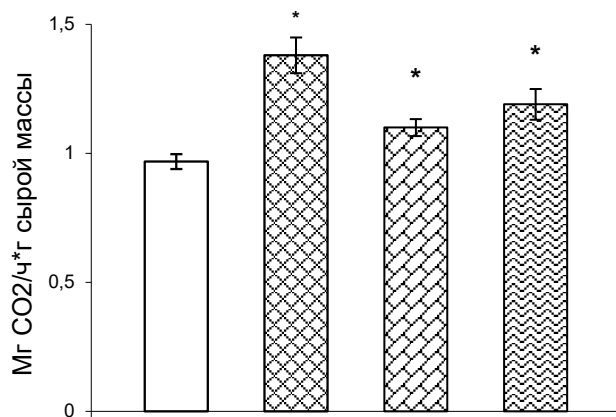
Таблица 1

Влияние синтетических регуляторов роста
на интенсивность дыхания органов картофеля
сорта Вега, мг CO₂/ч*г сырой массы (вегетационный опыт)

Вариант	Листья	Клубни
Контроль	1,08 ± 0,05	1,58 ± 0,08
Амбиол	1,67 ± 0,08*	1,85 ± 0,09*
Энергия-М	1,36 ± 0,07*	0,70 ± 0,03*

Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при 0,05 уровне значимости.

Наряду с вегетационными опытами мы проводили исследования в лабораторных условиях с побегами возобновления картофеля сорта Жуковский. На рис. 1 представлены данные по влиянию изучаемых регуляторов роста на интенсивность дыхания листьев. Как показали наши исследования, амбиол в использованной концентрации немного (в 1,4 раза) повысил интенсивность дыхания. В действии кремнеауксинового регулятора роста на интенсивность дыхания существенных отличий от контрольного варианта не выявлено. Отмечена стимуляция процесса дыхания на 23 % в побегах возобновления через 7 сут после их обработки кофейной кислотой. По-видимому, положительный эффект кофейной кислоты на процесс дыхания мог быть обусловлен повышением количества ауксинов в листьях, как было показано нами ранее [13]. Не исключено, что повышение дыхания под действием данных регуляторов может быть связано также и с увеличением субстратов дыхания, а именно, содержанием сахарозы в мезофилле листа, как было показано нами ранее [14–16].



□ - контроль, ▨ - амбиол, ▩ - «Энергия-М», ▪ - кофейная кислота

Рис. 1. Влияние регуляторов роста на интенсивность дыхания листьев картофеля сорта Жуковский ранний (лабораторный опыт)

Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при 0,05 уровне значимости.

Наряду с определением интенсивности дыхания в органах картофеля нами было изучено влияние регуляторов роста на качество дыхания, т.е. пути дыхательного обмена (табл. 2).

Таблица 2
Влияние регуляторов роста на качество дыхания побегов возобновления картофеля, мг $\text{CO}_2/\text{ч}\times\text{г}$ сырой массы (лабораторный опыт)

Вариант	Интенсивность дыхания, мг $\text{CO}_2/\text{ч}\times\text{г}$	
	Условия	
	H_2O	NaF
Контроль	$1,24 \pm 0,06$	$0,52 \pm 0,03$
Амбиол	$1,67 \pm 0,08^*$	$1,58 \pm 0,08^*$
Энергия-М	$2,02 \pm 0,10^*$	$0,88 \pm 0,04^*$
Кофейная кислота	$1,55 \pm 0,07^*$	$0,62 \pm 0,03$

Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при 0.05 уровне значимости.

Согласно полученным данным можно заключить, что в отличие от контрольного варианта, в котором фторид натрия заблокировал интенсивность дыхания листьев растения картофеля более чем на 50 %, в варианте с амбиолом не было выявлено блокировки процесса дыхания. Как известно, фторид натрия является ингибитором реакций гликолиза, ведущим к переключению метаболических путей и осуществлению дыхания преимущественно по пентозофосфатному пути. Последнее может иметь значение при адаптации растений к действию стрессоров. В вариантах с обработкой растений препаратом «Энергия-М» и кофейной кислотой так же, как и в контрольном варианте, фторид натрия заблокировал интенсивность дыхания листьев на 56 и 60 % соответственно. Таким образом, при обработке данными регуляторами роста дыхательный обмен осуществлялся по гликолитическому пути.

Наряду с исследованиями по действию регуляторов роста с антиоксидантными свойствами на общую интенсивность дыхания органов картофеля, нами было изучено их влияние на составляющие процесса дыхания, а именно: дыхание поддержания (R_m) и дыхание роста (R_g). Как известно, эти показатели характеризуют затраты энергии дыхания на поддержание имеющейся биомассы растения и на новообразование [17].

Показано, что интенсивность дыхания поддержания увеличивается при действии всех изученных антиоксидантов, что, вероятно, может иметь определенное значение в условиях стресса (табл. 3). При этом отмечено существенное повышение интенсивности дыхания поддержания под влиянием регулятора роста «Энергия-М».

Как и следовало ожидать, интенсивность дыхания роста при обработке растений картофеля амбиолом возросла в 2 раза по сравнению с контролем. Что касается препарата «Энергия-М», то, напротив, интенсивность дыхания уменьшилась в 1,7 раза. Обработка растений кофейной кислотой не оказала влияния на дыхание роста побегов возобновления, но выявила тенденцию к его увеличению.

Известно, что интенсификация процесса дыхания является неспецифическим ответом растения на действие стрессоров. Как показали наши исследова-

дования, в оптимальных условиях (нормальный вариант) обработка картофеля регулятором роста амбиолом повысила интенсивность дыхания на 33 % по сравнению с контролем. «Энергия-М» и кофейная кислота оказали меньший эффект в отношении интенсивности дыхания побегов картофеля. Полученные данные согласуются с данными, представленными в табл. 1–3.

Таблица 3

Влияние регуляторов роста на составляющие процесса дыхания побегов картофеля сорта Жуковский ранний: дыхание роста и дыхание поддержания, мг $\text{CO}_2/\text{ч}\times\text{г}$ сырой массы (лабораторный опыт)

Вариант	Интенсивность дыхания	Интенсивность дыхания поддержания	Интенсивность дыхания роста
Контроль	$0,324 \pm 0,020$	$0,132 \pm 0,007^*$	$0,192 \pm 0,033$
Амбиол	$0,572 \pm 0,030^*$	$0,198 \pm 0,010^*$	$0,374 \pm 0,019^*$
Энергия-М	$0,880 \pm 0,040^*$	$0,770 \pm 0,039^*$	$0,110 \pm 0,006^*$
Кофейная кислота	$0,379 \pm 0,040^*$	$0,177 \pm 0,013^*$	$0,202 \pm 0,021$

Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при 0,05 уровне значимости.

Через 2 ч после воздействия гипотермии интенсивность дыхания резко снизилась во всех вариантах с обработкой регуляторами роста по сравнению с контролем. Выявленный эффект действия антиоксидантов может иметь значение при адаптации растений к условиям низких температур. Через 24 ч после стресса показано, что на фоне обработки амбиолом и препаратом «Энергия-М» интенсивность дыхания в побегах картофеля значительно возросла (в 3,4 раза и 5,6 раз соответственно), тогда как кофейная кислота способствовала меньшей интенсификации процесса дыхания (на 34 %) (табл. 4).

Таблица 4

Влияние регуляторов роста на интенсивность дыхания побегов картофеля в условиях гипотермии, мг $\text{CO}_2/\text{ч}\times\text{г}$ сырой массы (сорт Жуковский, лабораторный опыт)

Вариант	Нормальный вариант дыхания	Стрессовый вариант дыхания	
		Через 2 ч после стресса	Через 24 ч после стресса
Контроль	$0,462 \pm 0,023$	$0,550 \pm 0,028$	$0,110 \pm 0,006$
Амбиол	$0,616 \pm 0,031$	$0,264 \pm 0,013$	$0,374 \pm 0,019$
Энергия-М	$0,521 \pm 0,026$	$0,268 \pm 0,013$	$0,616 \pm 0,031$
Кофейная кислота	$0,578 \pm 0,024$	$0,331 \pm 0,016$	$0,147 \pm 0,009$

Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при 0,05 уровне значимости.

Таким образом, результаты исследования показали, что интенсивность процесса дыхания и его составляющие (дыхание поддержания и дыхание роста) в оптимальных условиях и при действии гипотермии были чувствительны к обработке растений регуляторами роста с антиоксидантными свойствами.

ми как синтетического, так и природного происхождения. В оптимальных условиях процесс дыхания ими стимулировался, тогда как в условиях 2-часовой отрицательной температуры (-2°C) изучаемые регуляторы сдерживали процесс дыхания. Показано также, что антиоксидант амбиол способствовал в большей степени увеличению дыхания роста, а «Энергия-М» – дыхания поддержания. Полученный экспериментальный материал свидетельствует также об участии изученных антиоксидантов в регуляции соотношения составляющих процесса дыхания. У растений, обработанных кофейной кислотой и «Энергией-М», отмечен преимущественно гликолитический путь дыхания.

Список литературы

1. Давидчук Н. В., Гусева Н. Ю. Партенокарпические гибриды огурцов и влияние регуляторов роста нового поколения на их выращивание в защищенном грунте // Вестник Тамбовского университета. 2003. Т. 8, № 1. С. 121–122.
2. Давидчук Н. В., Пучнин А. М., Еремеева Н. В. Использование биомодуляторов различной природы при выращивании растений в защищенном грунте // Вестник Тамбовского университета. 2009. № 1. С. 121–123.
3. Жигачева И. В., Бурлакова Е. Б. Функциональное состояние митохондрий проростков гороха в условиях дефицита воды и обработки фосфорорганическим, германийорганическим соединениями и производным 5-гидроксibenзимидазола // Вестник ХНАУ. Биология. 2017. № 1. С. 16.
4. Лосева Н. Л., Кашина О. А., Трибунских В. И., Фаттахов С. Г. Влияние синтетического регулятора роста на энергетический обмен клеток *Chlorella* // Регуляторы роста и развития растений : тез. докл. М., 1999. С. 109.
5. Платонова Т. А., Евсюнина А. С., Кораблева Н. П. Влияние амбиола на ультраструктуру митохондрий в клетках апексов клубней исходных и трансгенных растений картофеля // Прикладная биохимия и микробиология. 2004. 24 с.
6. Иванченко Т. В., Резанова Г. И. Применение регулятора роста Энергия-М при возделывании озимой пшеницы и ячменя ярового в условиях Волгоградской области // Поле деятельности. 2013. № 8/9.
7. Пузина Т. И., Макеева И. Ю., Бычков И. А., Аникеева А. Э. Влияние кофейной кислоты на антиоксидантную активность растений *Solanum tuberosum* // Ученые записки Орловского государственного университета. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки. 2013. № 3. С. 178–180.
8. Пузина Т. И., Макеева И. Ю., Бычков И. А., Ануфриев А. Г. Действие кофейной кислоты на уровень перекисного окисления липидов мембран в условиях гипотермии у *Solanum tuberosum* // Ученые записки Орловского государственного университета. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки. 2014. № 6. С. 80–82.
9. Wan Y. Y., Zhang Y., Zhang L. [et al.]. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37, № 1. P. 1706.
10. Серегина И. И. Продуктивность и адаптивная способность сельскохозяйственных культур при использовании микроэлементов и регуляторов роста : автореф. дис. ... д-ра. биол. наук : 06.01.04. М., 2008. 40 с.
11. Тимейко Л. В., Холопцева Е. С. Влияние обработки цирконом на CO_2 -газообмен и ростовые показатели растений тимфеетки луговой сорта ВИК 9 // Современные проблемы и стратегия развития аграрной науки Европейского Севера России. Петрозаводск, 2015. С. 32–38.
12. Головки Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты). СПб. : Наука, 1999. 204 с.

13. Пузина Т. И., Макеева И. Ю. Участие кофейной кислоты в регуляции продукционного процесса картофеля *Solanum tuberosum* L. // *Агрохимия*. 2015. № 6. С. 53–58.
14. Макеева И. Ю., Пузина Т. И. Влияние кофейной кислоты на содержание сахарозы в пределах метамера вегетативного побега растения картофеля // *Фенольные соединения: функциональная роль в растениях* : сб. науч. ст. по материалам X Международ. симп. М. : PRESS-BOOK.RU, 2018. С. 263–267.
15. Кириллова И. Г. Действие экологически чистых регуляторов роста на продуктивность растения картофеля // *Технология и товароведение инновационных пищевых продуктов*. 2019. № 3. С. 96–99.
16. Кириллова И. Г., Макеева И. Ю. Действие регуляторов роста с антиоксидантными свойствами на биохимические показатели клубней растения картофеля // *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 2021. № 3. С. 3–12. doi: 10.21685/2307-9150-2021-3-1
17. Семихатова О. А. Дыхание поддержания и адаптации растений // *Физиология растений*. 1995. Т. 42, № 2. С. 312–319.

References

1. Davidchuk N.V., Guseva N.Yu. Parthenocarpic hybrids of cucumbers and the effect of new generation growth regulators on their cultivation in protected ground. *Vestnik Tambovskogo universiteta = Bulletin of Tambov University*. 2003;8(1):121–122. (In Russ.)
2. Davidchuk N.V., Puchnin A.M., Ereemeeva N.V. The use of biomodulators of various nature when growing plants in protected ground. *Vestnik Tambovskogo universiteta = Bulletin of Tambov University*. 2009;(1):121–123. (In Russ.)
3. Zhigacheva I.V., Burlakova E.B. The functional state of mitochondria in pea seedlings under conditions of water deficiency and treatment with organophosphorus, organogermanium compounds and 5-hydroxybenzimidazole derivatives. *Vestnik KhNAU. Biologiya = Bulletin of V. Dokuchaev Kharkiv National Agrarian University. Biology*. 2017;(1):16. (In Russ.)
4. Loseva N.L., Kashina O.A., Tribunskikh V.I., Fattakhov S.G. The effect of a synthetic growth regulator on the energy metabolism of *Chlorella* cells. *Regulatory rosta i razvitiya rasteniy: tez. dokl. = Plant growth and development regulators: reports*. Moscow, 1999:109. (In Russ.)
5. Platonova T.A., Evsyunina A.S., Korableva N.P. The effect of ambiol on the ultrastructure of mitochondria in the cells of the apexes of tubers of the original and transgenic potato plants. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied biochemistry and microbiology*. 2004;24. (In Russ.)
6. Ivanchenko T.V., Rezanova G.I. The use of growth regulator Energia-M in the cultivation of winter wheat and spring barley in the conditions of Volgograd region. *Pole deyatel'nosti*. 2013;(8/9). (In Russ.)
7. Puzina T.I., Makeeva I.Yu., Bychkov I.A., Anikeeva A.E. Influence of caffeic acid on the antioxidant activity of *Solanum tuberosum* plants. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki = Proceedings of Orel State University. Series: Natural, engineering and medical sciences*. 2013;(3):178–180. (In Russ.)
8. Puzina T.I., Makeeva I.Yu., Bychkov I.A., Anufriev A.G. The effect of caffeic acid on the level of lipid peroxidation of membranes under conditions of hypothermia in *Solanum tuberosum*. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki = Proceedings of Orel State University. Series: Natural, engineering and medical sciences*. 2014;(6):80–82. (In Russ.)
9. Wan Y.Y., Zhang Y., Zhang L. et al. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015;7(1):1706.

10. Seregina I.I. *Productivity and adaptive capacity of agricultural crops using microelements and growth regulators*. DSc abstract: 06.01.04. Moscow, 2008:40. (In Russ.)
11. Timeyko L.V., Kholoptseva E.S. The effect of zircon treatment on SO₂-gas exchange and growth parameters of timothy grass meadow variety plants VIK 9. *Sovremennye problemy i strategiya razvitiya agrarnoy nauki Evropeyskogo Severa Rossii = Modern problems and strategy for the development of agricultural science in the European North of Russia*. Petrozavodsk, 2015:32–38. (In Russ.)
12. Golovko T.K. *Dykhaniye rasteniy (fiziologicheskie aspekty) = Plant respiration (physiological aspects)*. Saint Petersburg: Nauka, 1999:204. (In Russ.)
13. Puzina T.I., Makeeva I.Yu. Participation of caffeic acid in the regulation of the process *Solanum tuberosum* L. potato production. *Agrokimiya = Agrochemistry*. 2015;(6):53–58. (In Russ.)
14. Makeeva I.Yu., Puzina T.I. The effect of caffeic acid on the content of sucrose within the metamer of a vegetative shoot of a potato plant. *Fenol'nye so-edineniya: funktsional'naya rol' v rasteniyakh: sb. nauch. st. po materialam X Mezhdunar. simp. = Phenolic compounds: functional role in plants: proceedings of the 10th International symposium*. Moscow: PRESS-BOOK.RU, 2018:263–267. (In Russ.)
15. Kirillova I.G. The effect of environmentally friendly growth regulators on the productivity of potato plants. *Tekhnologiya i tovarovedenie innovatsionnykh pishchevykh produktov = Technology and merchandising of innovative food products*. 2019;(3):96–99. (In Russ.)
16. Kirillova I.G., Makeeva I.Yu. The effect of growth regulators with antioxidant properties on the biochemical parameters of potato plant tubers. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2021;(3):3–12. (In Russ.). doi: 10.21685/2307-9150-2021-3-1
17. Semikhatova O.A. Respiration maintenance and adaptation of plants. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 1995;42(2):312–319. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Ирина Григорьевна Кириллова

кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, физиологии и биохимии растений, Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева (Россия, г. Орел, ул. Комсомольская, 95)

E-mail: kirillovairinai@gmail.com

Irina G. Kirillova

Candidate of biological sciences, associate professor of the sub-department of botany, physiology and biochemistry of plants, Orel State University named after I.S. Turgenev (95 Komsomolskaya street, Orel, Russia)

Инна Юрьевна Макеева

кандидат биологических наук, и.о. заведующего кафедрой ботаники, физиологии и биохимии растений, Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева (Россия, г. Орел, ул. Комсомольская, 95)

E-mail: makeevainna@inbox.ru

Inna Yu. Makeeva

Candidate of biological sciences, acting head of the sub-department of botany, physiology and biochemistry of plants, Orel State University named after I.S. Turgenev (95 Komsomolskaya street, Orel, Russia)

Юлия Александровна Кузьменко

магистрант, Орловский государственный университет имени И. С. Тургенева (Россия, г. Орел, ул. Комсомольская, 95)

E-mail: jul.kuzmenko2018@yandex.ru

Yuliya A. Kuz'menko

Master's degree student, Orel State University named after I.S. Turgenev (95 Komsomolskaya street, Orel, Russia)

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 28.03.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 26.05.2023

Принята к публикации / Accepted 19.06.2023

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. Научные направления (отрасли науки и группы специальностей):

- 1.5.9. Ботаника (биологические науки)
- 1.5.12. Зоология (биологические науки)
- 1.5.15. Экология (биологические науки)
- 1.5.21. Физиология и биохимия растений (биологические науки)

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел. +7 (8412) 64-32-89; E-mail: volgavuz@pnzgu.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.