

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Московский педагогический государственный университет»



МАТЕРИАЛЫ X МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
ПО ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ,
ПОСВЯЩЕННОЙ ПАМЯТИ ИВАНА ГРИГОРЬЕВИЧА
И ТАТЬЯНЫ ИВАНОВНЫ СЕРЕБРЯКОВЫХ

г. Москва 27–30 ноября 2019 г.



ТОМ 2

М П Г У
Москва 2019

УДК
ББК
С

Редакционная коллегия: д.б.н., проф. В.П. Викторов (отв. редактор),
д.б.н., проф. В.Н. Годин, к.б.н., доц. Н.Г. Куранова,
к.б.н., доц. С.К. Пятунина.

С Материалы X Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых, г.Москва, 27–30 ноября 2019 г. Том 2 / под общ. ред. В. П. Викторова. – Москва : МПГУ, 2019. – 258 с.

ISBN

Большая часть статей написана в рамках основных направлений школы Серебряковых. Кроме этого, отдельные материалы отражают новые тенденции в развитии анатомии и морфологии растений, применение биоморфологических признаков в систематике, популяционной биологии, а также посвящены вопросам школьного и вузовского ботанического образования.

УДК

ББК

ISBN

© МПГУ, 2019

© Коллектив авторов, 2019

УДК 581.412

**ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФОЛОГИИ
EREMOSTACHYS LACINIATA (L.) BUNGE (LABIATAE)**

А.С. Зернов¹, И.Э. Абилова²

¹ *Московский государственный университет, г. Москва, Россия,
e-mail: zernov72@yandex.ru*

² *Азербайджанский государственный аграрный университет,
г. Гянджа, Азербайджан, e-mail: inqaabilova@mail.ru*

Аннотация: В ходе онтогенеза *Eremostachys laciniata* на основе одноосного резиды формируется моноподиальная розеточная модель побегообразования. В дальнейшем развивается комплекс, состоящий из комбинации двух-трёх одноосных резидов, причем резид предыдущего порядка надстраивает ось за счёт реализации одной почки возобновления, а модель побегообразования сменяется на симподиальную полурозеточную, сохраняющуюся до конца онтогенеза.

Ключевые слова: биоморфология, жизненная форма, архитектурная модель, каудекс, корневой клубень, Малый Кавказ, Азербайджан.

**FEATURES OF THE BIOMORPHOLOGY OF *EREMOSTACHYS
LACINIATA* (L.) BUNGE (LABIATAE)**

A.S. Zernov¹, I.E. Abilova²

¹ *Moscow State University, Moscow, Russia, e-mail: zernov72@yandex.ru*

² *Azerbaijan State Agrarian University, Ganja, Azerbaijan,
e-mail: inqaabilova@mail.ru*

Summary: In the ontogenesis of *Eremostachys laciniata*, a uniaxial reside is formed and a monopodial rosette shoot model is formed. Then a complex develops which consists of a combination of two to three uniaxial resides. Then the resident of the previous order builds an axis from one kidney. The model of the shoot system is replaced by a sympodial half-rosette, such a model is preserved until the end of ontogenesis.

Keywords: biomorphology, life form, architectural model, caudex, tuberous root, Lesser Caucasus, Azerbaijan.

Структурный анализ архитектурной модели в онтогенезе растений позволяет проследить перестройки и выявить тенденции изменения побеговой системы и всего онтоморфогенеза особи. Архитектурный подход позволяет не только оценить морфологическое разнообразие и описать

адаптационные механизмы устойчивости особей видов к конкретным условиям обитания, но и используется для решения вопросов эволюции, морфо- и филогенеза таксонов разного ранга (Серебрякова, 1977; Барыкина, 1999). В середине XX века началось изучение структурной организации растений с позиции модульной структуры организма (Harper, Bell, 1979; Tonlinson, 1982). На сегодняшний день в мире используют различные подходы к анализу структуры растений. Они основаны на исследовании характера нарастания и ветвления основных структурных единиц побеговой системы и характера сочленения и пространственного расположения модулей разного ранга.

Материалы и методы

Eremostachys laciniata (L.) Bunge – многолетний каудексообразующий клубнекорневой поликарпический травянистый многолетник. Ксеромезофит. Восточнокавказско-малоазиатский эндем. Распространён на хребтах Малого Кавказа, Эльбурса и Тавра, на территории Азербайджана, Армении, Ирана и Турции. В условиях Восточного Закавказья встречается на высотах 500–1500 м над ур. моря, где приурочен к арчевникам, дубовым редколесьям (из *Quercus macranthera*), шиблякам с доминированием *Paliurus spina-christi*, а также к сухим вариантам степей. Встречается на сильно скелетированных почвах и каменистых осыпях. Наши исследования проводились в предгорья Малого Кавказа на территории Кедабекского и Тоузского районов Азербайджанской Республики. Растения проанализированы с позиции моделей побегообразования (Серебрякова, 1977, 1981, 1987) и модульной организации (Шафранова, 1980, 1981, 1993; Шафранова, Гатцук, 1994; Гатцук, 1994, 1995).

Результаты

Прорастание семян надземное и приходится на начало весны. С развитием первой пары номофиллов растения переходят в ювенильное состояние, в котором находятся в течение первого года жизни. Главный побег на этой стадии нарастает моноподиально, образуя 1–3 метамера с короткими междоузлиями и настоящими зелёными листьями (Рис. 1А). Растение имеет хорошо развитую систему главного корня. За счет контрактильной деятельности главного корня осевые части первичного побега втягиваются в почву. Погружённый в субстрат резид формирует каудекс. Главный корень увеличивается в длину до 1,5–2 см и ветвится до 2-го порядка, ближе к верхушке он метаморфозируется в веретёновидный корневой клубень.

На второй год жизни особи она переходит в имматурное состояние. В этом возрасте растение характеризуется увеличением числа пар листьев: на

побеге образуется 3–5 метамеров с короткими междоузлиями и номофиллами, на его базальной части сохраняются остатки отмерших листьев предыдущего сезона, каудекс представляет собой моноподий (Рис. 1В). На главном корне от одного до трёх боковых корней первого порядка утолщаются в средней части и становятся корневыми клубнями. Клубень главного корня при этом ещё утолщается, а сам корень продолжает рост. В случае, если главный корень повреждается или упирается в преграду, близ его верхушки происходит образование до 4 клубней из ближайших к апексу боковых корней, замещающих клубень главного корня. В имматурном состоянии растение пребывает 3–5 лет в форме одноосного моноподиального резиды, ежегодно увеличивая биомассу листьев и корневых клубней. Модель побегообразования ювенильных и имматурных растений – моноподиальная розеточная.

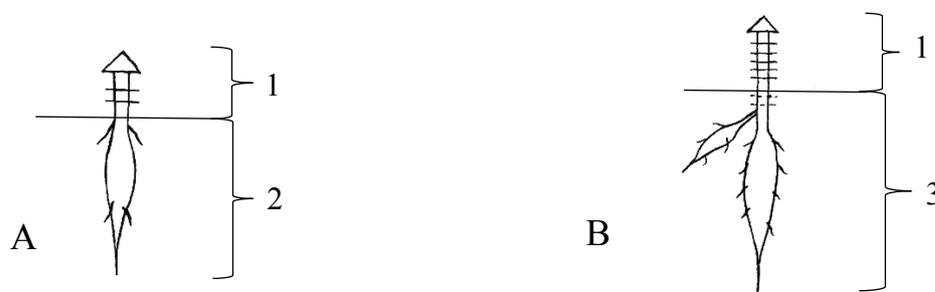


Рис. 1. Схема строения ювенильного (А) и имматурного растений (В): 1 – моноподиальный вегетативный розеточный побег, 2 – система главного корня, утолщённого в клубень, 3 – каудекс с корневыми клубнями.

На 4–6 год жизни растение переходит в генеративное состояние. Из верхушечной почки первичного побега формируется полурозеточный вегетативно-генеративный монокарпический побег. Он обладает типичными для монокарпического побега структурно-функциональными зонами (Рис. 2А). Зона возобновления представлена базальным участком монокарпического полициклического побега с короткими междоузлиями и отмершими листьями прежних лет, а также почками возобновления, из которых будут формироваться побеги замещения на следующий год. Зона торможения представлена верхним участком розеточного побега с вышерасположенными участками стебля с длинными междоузлиями. Зона соцветия представляет собой тирс, содержащий 5–8 пар пятицветковых дихазиев, сидящих в пазухах переходных листьев. К концу вегетационного сезона главный побег отмирает до базальной части, несущей почки возобновления. В следующем году лишь одна из почек возобновления формирует полурозеточный монокарпический дициклический побег, повторяющий структуру отмершего главного побега. Таким образом, в

молодом генеративном состоянии цветение происходит раз в два года. Модель побегообразования в генеративном состоянии – симподиальная полурозеточная. Базальные части отмирающих генеративных побегов формируют симподиальную ось, втягивающуюся за счет контрактильной функции корней и входящих в состав каудекса (Рис. 2В). Со временем происходит развитие не одного, а двух-трех полурозеточных монокарпических дициклических побегов, строение которых или повторяет описанное выше, либо у них можно выделить ещё и зону обогащения, в которой располагается от одной до трёх пар паракладиев. Растения такой морфологии принадлежат к зрелому генеративному состоянию. Каудекс у них состоит из 2–3 компактных каудикул длиной до 10 см, образованных ежегодным приростом укороченных резидов, на которых из придаточных корней происходит образование корневых клубней такого же облика, как и на каудексе. Частичное разрушение каудекса и главного корня сопровождается образованием полостей и дупел. В связи с этим определить календарный возраст особей не представляется возможным. Старое генеративное состояние характеризуется партикуляцией растения, сопровождающейся разрушением корневого клубня главного корня. Распад куста происходит по линии обособленных каудикул. В результате полного распада образуется компактный клон, состоящий из 2–4 немоложденных дочерних партикул (Рис. 2С). Сенильное состояние нам описать не удалось.

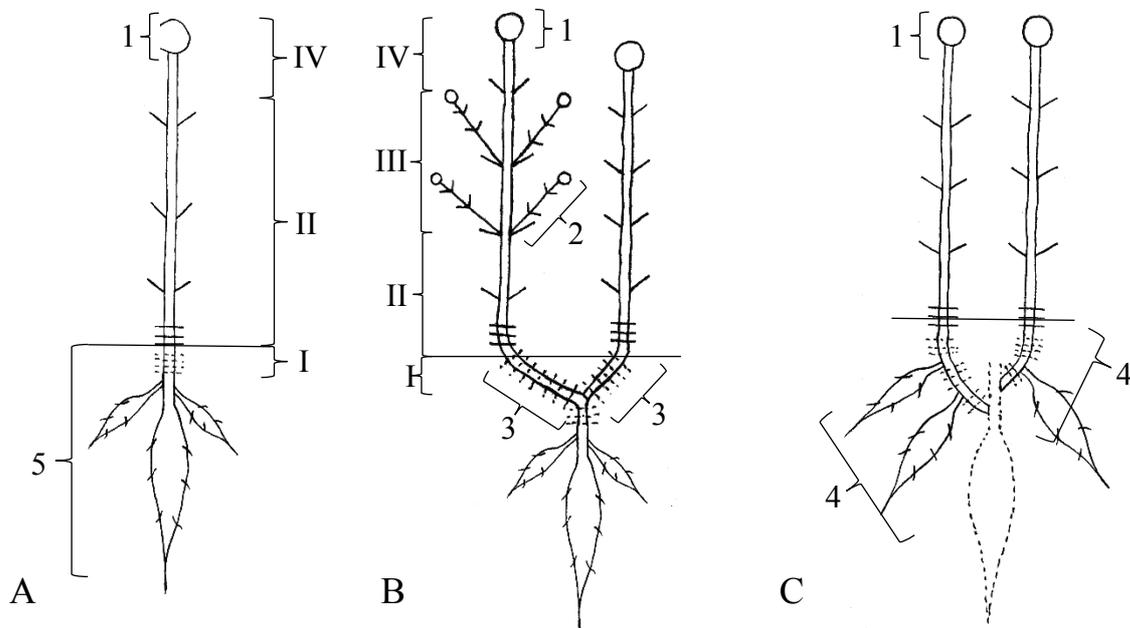


Рис. 2. Схема строения молодого (А), зрелого (В) и старого генеративного растений (С): I – зона возобновления, II – зона торможения, III – зона обогащения, IV – зона соцветия; 1 – терминальное соцветие, 2 – паракладий, 3 – симподиальный каудикул, 4 – партикула, 5 – моноподиальный каудекс).

Заключение

Таким образом, в начале онтогенеза *E. laciniata* на основе одноосного резиды формируется моноподиальная розеточная модель побегообразования. В дальнейшем развивается комплекс, состоящий из комбинации двух–трёх одноосных резидов, причем резид предыдущего порядка надстраивает ось за счёт реализации одной почки возобновления, а модель побегообразования сменяется на симподиальную полурозеточную, сохраняющуюся до конца онтогенеза.

Работа выполнена в рамках темы «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития» (ЦИТИС: АААА-А16-116021660045-2). Работа была поддержана грантом МГУ имени М.В.Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ "Депозитарий живых систем Московского университета" в рамках Программы развития МГУ.

Литература

Барыкина Р.П. О некоторых модусах преобразований онто-, органо- и гистогенеза в соматической эволюции сем. Ranunculaceae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 1. С. 49–52.

Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне. // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18–19.

Гатцук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 1–4.

Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.

Серебрякова Т.И. О вариантах моделей побегообразования у многолетних трав // Морфогенез и ритмы развития высших растений: Межвузовский сборник научных трудов. М., 1987. С. 1–19.

Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 3. С. 437–447.

Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 179–212.

Шафранова Л.М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и архитектура. М., 1993. С. 219–222.

Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6–7.

Harper J.L., Bell A.D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Population Dynamics, the 20th Symposium of the British Ecological Society. Oxford, 1979. P. 29–52.

Navaei M.N., Mirza M. Chemical composition of the oil of *Eremostachys laciniata* (L.) Bunge from Iran // Flavour and Fragrance Journal. 2006. 21(4), 645–646.

Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. Hague, 1982. P. 162–183.

УДК 574.472

**ФИТОРАЗНООБРАЗИЕ НЕКОТОРЫХ СООБЩЕСТВ АШИНСКОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО
БИОЛОГИЧЕСКОГО ЗАКАЗНИКА**

А.В. Зиновьева, Ю.А. Серебренникова

Челябинский государственный университет, г. Челябинск, Россия,

e-mail: serebrennikovay@mail.ru

Аннотация: В статье представлены результаты обследования некоторых растительных сообществ особо охраняемой природной территории Челябинской области – Ашинского государственного природного биологического заказника. Выявлен видовой состав растений обследованных фитоценозов, выделены эколого-ценотические группы, отмечены находки редких и исчезающих видов растений.

Ключевые слова: фиторазнообразие, видовой состав, эколого-ценотические группы.

**PHYTODIVERSITY OF SOME COMMUNITIES OF ASHINSKY STATE
NATURAL BIOLOGICAL RESERVE**

A.V. Zinovieva, Yu.A. Serebrennikova

Chelyabinsk State University, Chelyabinsk, Russia,

e-mail: serebrennikovay@mail.ru

Summary: The article presents the results of a survey of some plant communities of the specially protected natural territory of the Chelyabinsk region – the Ashinsky

state natural biological reserve. The species composition of plants of the surveyed phytocenoses is revealed, ecological-cenotic groups are allocated, finds of rare and endangered species of plants are noted.

Keywords: biodiversity, species composition, ecological-cenotic groups.

Биоразнообразие и стабильность лесных сообществ определяется различными факторами, в первую очередь, экологическими и биологическими особенностями видов и их взаимоотношениями. Особое место среди задач, связанных с поддержанием стабильности природных экосистем, занимает проблема сохранения биоразнообразия.

Для оценки и анализа биоразнообразия сообществ используются различные подходы. При проведении обследования территории Ашинского государственного природного биологического заказника проводилась оценка таксономического и экологического разнообразия некоторых типов сообществ. В ходе обследования заложены двенадцать пробных площадок, выполнены их геоботанические описания.

Ашинский заказник основан в 1988 году, его площадь составляет 44348,17 га (Ашинский госзаказник..., 2019). Основываясь на схеме ботанико-географического районирования Челябинской области, можно сделать вывод, что территория Ашинского заказника расположена в лесной зоне, подзоне хвойно-широколиственных и южнотаежных хвойных лесов западного склона Урала, Миньярском подрайоне широколиственно-темнохвойных лесов (Колесников, 1961, Куликов, 2006). Территория заказника отличается разнообразием условий, что обуславливает мозаичность растительного покрова и большое количество микросайтов со специфическим видовым составом растений. Выделены следующие растительные ассоциации: ельник-кисличник, березово-сосновая разнотравная, березово-еловая кислично-разнотравная, березово-липовая разнотравная, осинник разнотравный, сосняк землянично-разнотравный, пихтово-еловая кисличная.

В ходе проведенного исследования было определено 127 видов высших сосудистых растений, относящихся к четырём отделам (Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta, Magnoliophyta), 44 семействам, 93 родам. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются семейства Rosaceae (Розоцветные) – 11 (8,6%), Fabaceae (Бобовые) – 10 (7,9%), Ranunculaceae и Lamiaceae – 9 (7%) видов. Занимающее первое место в области по видовому разнообразию семейство Астровые на момент обследования территории представлено всего 8 видами. Кроме этого, можно отметить, что половина от общего количества семейств представлены всего одним видом. Выявлено

новое местонахождение на территории заказника ятрышника мужского (*Orchis mascula* (L.) L.), находящегося в Красной книге Челябинской области (II категория, вид с сокращающейся численностью) (Красная книга ..., 2017).

Анализ эколого-ценотических групп позволил распределить растения в девять групп. Наибольшее количество растений относится к луговой и лугово-опушечной группе (31%), типичная для зоны широколиственных лесов неморальная группа составляет 25% от общего количества видов. Эколого-ценотическая группа высокотравных растений включает 15%. Расчлененность, наличие понижений рельефа и обширная гидрологическая сеть территории обуславливает наличие гигрофильной группы (11%). Почти 10% видов составляют бореальную группу. Кроме этого, есть виды, относящиеся к боровой, степной, арктоальпийской и нитрофильной эколого-ценотическим группам. Выявленное распределение эколого-ценотических групп обусловлено дифференциацией условий и разнообразием местообитаний растений.

По ценотической приуроченности видов отмечено следующее соотношение. Определенные в ходе исследования виды можно отнести к одиннадцати группам. Наиболее многочисленными являются опушечно-луговая, опушечно-лесная и лесная группы 23,5%, 20% и 18,5%, соответственно. Следует также отметить наличие сорно-рудеральной группы (13,7%), свидетельствующей, как правило, о наличии нарушенных местообитаний. На каждую из оставшихся групп (болотно-лесная, лугово-болотная, луговая, опушечная, прибрежно-лесная, лугово-степная) приходится менее 5% растений.

Таким образом, растительный покров заказника представлен разнообразными растительными сообществами, в формировании которых принимают участие хвойные (ель сибирская, пихта сибирская, сосна обыкновенная), широколиственные (клен платанолистный, дуб черешчатый, липа сердцелистная, вяз шершавый) и мелколиственные (береза повислая, тополь дрожащий, ольха серая и др.) виды деревьев. Отмечено разнообразие экологических, эколого-ценотических групп растений, демонстрирующих мозаичность лесных ассоциаций исследуемой территории заказника.

Литература

Ашинский госзаказник. URL: http://www.oopt174.ru/htmlpages/Show/asha_zak (дата обращения: 19.09.2019)

Колесников Б.П. Очерк растительности Челябинской области в связи с ее геоботаническим районированием // Флора и лесная растительность Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. Тр. Ильменск.

гос. заповед. им. В.И. Ленина. Свердловск: УФАН СССР, 1961. Вып. 8. С. 105–129.

Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург; Миасс: Геотур, 2005. 537 с.

Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы // Министерство экологии Челябинской области, ОГУ «ООПТ Челябинской области». М., 2017. 504 с.

УДК 58.02

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СОВМЕСТНЫЙ РОСТ КУСТАРНИЧКОВ В СОСНОВОМ ЛЕСУ

Е.В. Зубкова

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
- обособленное подразделение Федерального исследовательского центра
«Пушкинский научный центр биологических исследований», г. Пушкино,
Россия, e-mail: elenazubkova2011@yandex.ru*

Аннотация: Рассмотрены биологические и экологические условия роста *Vaccinium myrtillus* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. в сосняках.

Ключевые слова: сосновый лес, черника, брусника, освещенность под пологом, влажность почвы, математическое моделирование.

BIOLOGICAL PROPERTIES THAT DETERMINE THE JOINT GROWTH OF DWARF SHRUBS IN THE PINE FOREST

E.V. Zubkova

*Institute of physicochemical and biological problems in soil science of the
Russian Academy of Sciences, Puschino, Russia,
e-mail: elenazubkova2011@yandex.ru*

Summary: Biological features and ecological conditions of growth of *Vaccinium myrtillus* L. and *Vaccinium vitis-idaea* L. in pine forests are considered.

Keywords: pine forest, blueberries, lingonberry, light under the canopy, soil moisture, mathematical modeling.

Черника (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника (*Vaccinium vitis-idaea* L.) доминанты хвойных и смешанных лесов относятся к хозяйственно полезным видам (получение ягод и лекарственных препаратов) и имеют большое рекреационное значение, как создающие защитный напочвенный покров и

обладающие умиротворяющим и эстетическим воздействием на посетителей леса.

Исследования ценопопуляций кустарничков проводились для параметризации модели CAMPUS (Cellular Automata Model of Plant's United Spread) (Комаров и др., 2015; Свидетельство, 2016) с целью расчета вклада кустарничков в продуктивность лесных сообществ и прогноза динамики биогенных элементов (азот, углерод) в системе растение-почва (Frolov et al., 2019). Модель напочвенного покрова CAMPUS – индивидуально-ориентированная решетчатая имитационная модель с дискретным пространством, представленным в явном виде. Счетной единицей модели является парциальное образование (ПО) для клональных растений и особь для растений, не способных к вегетативному размножению. Минимальный пространственный шаг модели составляет 1 кв. см, размер решетки лимитирован только характеристиками компьютера. Моделирование почвенных условий и освещенности осуществляется во взаимодействии с комплексом программ EFIMOD лаборатории моделирования экосистем (<http://ecomodelling.ru/>). Для параметризации модели были обобщены опубликованные данные об онтогенезах (Полянская и др., 2000; Прокопьева и др., 2000; Мазная, Лянгузова, 2010) и проведены дополнительные исследования.

Методика исследований. Исследования ценопопуляций кустарничков выполнялись в сосняках кустарничковых на территории Московской области (Опытное лесное хозяйство «Русский лес» Данковское участковое лесничество, Отрадинское лесничество, Приокско-Тerrasный заповедник); данные по морфологии и особенностям роста проверялись в сосняках на территории южной Финляндии (окрестности г. Хельсинки).

Были заложены пробные площади, картографированы участки подземных побегов (ризомов, корневищ) и парциальные кусты разных онтогенетических состояний черники и брусники. Проведены ежемесячные наблюдения за развитием подземных побегов и ПО: а) определены диаметры ПО, б) возможные схемы ветвления ризомов, в) скорости роста ризомов черники.

Выполнены исследования экологических условий роста кустарничков при разной освещенности под пологом леса и влажности почв; исследованы условия богатства почв азотом (в лесной подстилке и минеральном горизонте); выполнена работа по оценке биомассы органов кустарничков в разных экологических условиях (Надпорожская и др., 2018).

Результаты и обсуждение.

Оценка диаметров парциальных образований кустарничков в разных онтогенетических состояниях показала, что ПО черники более компактные и плотные по сложению, их диаметр в виргинильном и генеративном состоянии в среднем составляет 5x10 на вершине песчаных дюн, 10x15 см в средних частях склонов и 20x25 см на нижних участках склонов. ПО брусники менее чувствительны к сухости почвы, более ажурные, 5x7 см (5x15), располагаются между ПО черники, чему способствуют особенности роста ризомов брусники, годовые приросты которых больше, чем у черники и составляют 13-20 см в год (Серебряков, 1962, с. 302). Проведенное нами исследования черники показали, что скорость роста подземных побегов от 1 до 6 см в месяц и может составить до 17 см за сезон; в среднем около 10 см. Рост ризомов наблюдался с мая по сентябрь, причем в сентябре часть побегов изменила направление роста и углубилась в минеральные слои почвы, что можно объяснить сезонным понижением температур и/или негативным влиянием нарушений мохового покрова и верхних слоев лесной подстилки при наблюдениях.

Проведены исследования экологических ниш кустарничков с определением границ их толерантности к освещенности, влажности почв; оценены условия почвенного богатства азотом их местообитаний (Надпорожская и др., 2018). В результате исследований было выявлено, что границы толерантности по свету у черники и брусники близки. Исследование почвенных условий для трех участков: доминирование брусники, содоминирование брусники и черники и монодоминирование черники показало, что мощность подстилки больше (достоверное различие) в условиях с монодоминированием черники. Определение зольности лесных подстилок всех трех местообитаний не показало статистически значимого различия условий (Надпорожская и др., 2018). По нашим наблюдениям, влажность почв является наиболее явным фактором различия экологических ниш кустарничков, что можно объяснить особенностями расположения их подземных побегов – у черники ризомы находятся преимущественно в ферментативном и гумусовом слое подстилки, с редкими заглублениями в минеральную, у брусники ризомы также частично залегают в лесной подстилке, однако, преимущественно расположены в минеральной почве. Такое положение вызывает гибель побегов в понижениях рельефа при высоком стоянии грунтовых вод в периоды дождей, и при весеннем таянии снега.

Таким образом, со-доминирование черники и брусники в лесных сообществах определяется их биологическими свойствами: 1) близостью

экологических потребностей и, одновременно, разделением пространства использования условий. Так, по использованию почвенного ресурса, корневища и корни этих двух кустарничков залегают на разной глубине, что позволяет им получать необходимую воду и минеральные соединения из разных слоев подстилки и почвы. Аналогично происходит по фактору светового довольствия: ажурные парциальные кусты брусники образуют мозаику с более плотными и большего диаметра кустами черники; а листопадность черники (опадение листьев происходит с середины августа до конца сентября) позволяет «добирать» вечнозеленой бруснике (длительность жизни листьев брусники 3-4 года) необходимые органические соединения при фотосинтезе в период ранней весны и осени. Проведенное исследование позволило получить данные для параметризации модели и раскрыть биологические основы содоминирования ценопопуляций кустарничков в исследованных лесных сообществах.

Исследования морфологического строения и динамики роста проводились в рамках проекта РФФИ 15-04-08712; методические рекомендации по сбору данных для параметризации системы составлены в рамках темы гос. задания ИФХиБПП РАН № АААА-А18-118013190176-2 и применяются при выполнении проекта РНФ № 18-14-00362.

Литература

Комаров А.С., Зубкова Е.В., Фролов В.П. Клеточно-автоматная модель динамики популяций и сообществ кустарничков // Сибирский лесной журнал. 2015. Вып. 3. С. 57–69.

Мазная Е.А., Лянгузова И.В. Эколого-популяционный мониторинг ягодных кустарничков при аэротехногенном загрязнении. СПб.: «ВВМ», 2010. 195 с.

Надпорожская М.А., Зубкова Е.В., П.В, Фролов П.В, Быховец С.С., Чертов О.Г. Соподчиненность почвенных условий и растительных сообществ в сосняках как следствие действия комплекса факторов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 2. С. 122–138.

Полянская Т.А., Жукова Л.А., Шестакова Э.В. Онтогенез черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 2000. Т. II. С. 51–59.

Прокопьева Л.В., Глотов Н.В., Жукова Л.А. Онтогенез брусники обыкновенной // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Учебное пособие / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола, 2000. С. 39–46.

Прокопьева Л.В. Экологические особенности популяций брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях подтаежных лесов Марийской низменности. Дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, 2006. 196 с.

Свидетельство № 2016614973 о государственной регистрации программы для ЭВМ: CAMPUS – клеточно-автоматная модель-конструктор различных жизненных форм растений (Cellular Automata Model of Plant's United Spread). Дата государственной регистрации в Реестре программ для ЭВМ: 12.05.2016. Авторы: Фролов П.В., Комаров А.С., Зубкова Е.В.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Шутов В.В. Структура, динамика и плодоношение популяций кустарничковых растений. Дис. ... докт. биол. наук. Кострома, 2001. 322 с.

Frolov P., Shanin V., Zubkova E., Frolova G. CAMPUS-S – the model of ground layer vegetation populations in forest ecosystems and their contribution to the dynamics of carbon and nitrogen // Conference “Information Technologies in the Research of Biodiversity” (BIT - 2018). P. 37.

УДК 513.234

КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РОСТА КОРНЯ

В.Б. Иванов, Н.В. Жуковская, Е.И. Быстрова, Н.Ф. Лунькова

*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва,
Россия, e-mail: ivanov_vb@mail.ru*

Аннотация: Скорость роста корня, растущего с постоянной скоростью, зависит от скорости образования новых клеток и длины, при которой клетки заканчивают рост. Продолжительность митотических циклов примерно одинакова у большого числа видов, у которых голоплоидное содержание ДНК не превышает 6 пг и заметно увеличивается с повышением содержания ДНК. Длина меристемы равна двум диаметрам корня, что позволяет предположить, что длина меристемы зависит от притока метаболитов сверху, который тем больше, чем больше диаметр корня. Скорость перехода клеток к растяжению не зависит от градиента возрастания относительных скоростей роста клеток при переходе к растяжению.

Ключевые слова: корень, рост, растяжение, скорость роста, пролиферация, клеточный цикл, переход к растяжению.

CELLULAR MECHANISMS OF ROOT GROWTH

V.B. Ivanov, N.V. Zhukovskaya, E.I. Bystrova, N.F. Lunkova

K.A. Timiryazev Institute of Plant Physiology RAS, Moscow, Russia,

e-mail: ivanov_vb@mail.ru

Summary: The growth rate of roots growing at a constant rate, depends on the rate of formation of new cells and the length at which cells complete growth. The duration of mitotic cycles is approximately the same in a large number of species in which the holoploid DNA content does not exceed 6 pg and significantly increases with increasing DNA content. The length of the meristem is equal to two root diameters, which suggests that the length of the meristem depends on the influx of metabolites from above, which is greater, the larger the diameter of the root. The rate of transition of cells to elongation is independent of gradients of relative growth rate between the meristem and the elongation zone.

Keywords: root, growth, elongation, growth rate, proliferation, cell cycle, transition to elongation.

Корень – классический объект для изучения клеточных механизмов роста. Однако, количественных данных о росте и делениях клеток в корнях очень мало. Нами за последние 4 года измерены продолжительности митотических циклов (Т) и различные параметры роста клеток в корнях 170 видов из более чем 20 семейств. Главным образом изучались корни проростков во время стационарного роста и в меньшей степени придаточные корни лилиоидов, полученные при проращивании луковиц и корневищ.

Во всех корнях, исключая воздушные и специализированные корни, растущая часть устроена сходным образом. Она состоит из меристемы и зоны растяжения и не превышает в длину 1 см. В стационарно растущем корне скорость роста (V) зависит от скорости образования новых клеток и длины заканчивающих рост клеток и не зависит от скорости роста клеток растяжением. Это подтверждает сравнение вычисленных значений скорости роста исходя из измеренных нами длин закончивших рост клеток, подсчета числа меристематических клеток в ряду и опубликованных данных о Т в корнях этого вида, определенных тимидиновым методом. Как видно на рис. 1, вычисленные и измеренные значения скоростей роста совпадают, что свидетельствует об устойчивости Т для корней данного вида и правильности формулы.

Этот результат позволяет рассчитать значения Т для корней разных видов на основании данных о числе меристематических клеток в ряду, длине закончивших рост клеток и скорости роста корней. Анализ данных для

корней 73 видов дал результаты, совпадающие с опубликованными, за исключением нескольких видов (Zhukovskaya et al., 2018). Анализ показал, что при 22 – 24° длительность циклов близка у проростков однодольных и двудольных и существенно выше в корнях лилиоидов, у которых голоплоидное содержание ДНК (C_{val}) больше (табл.).

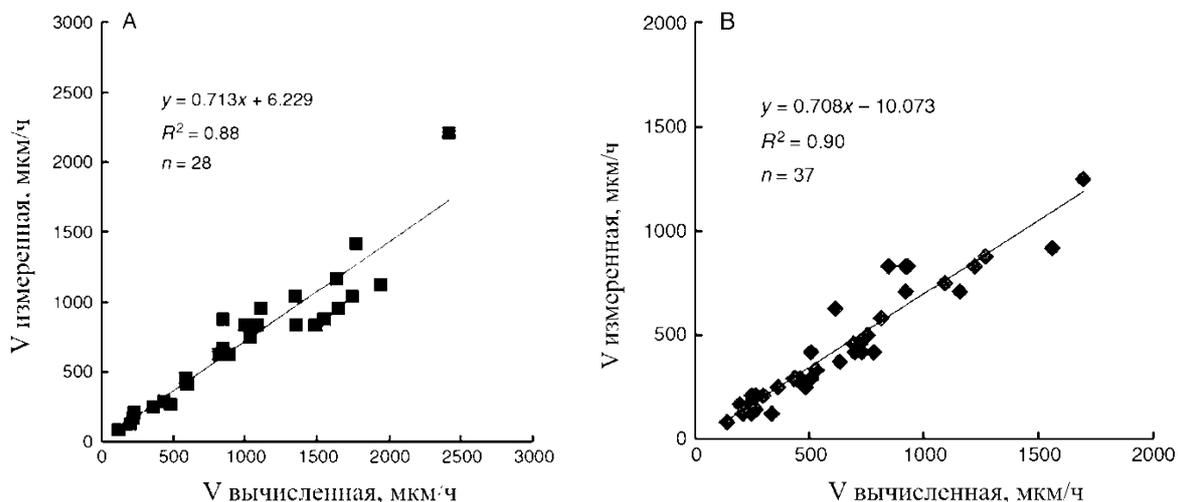


Рис. 1. Сравнение вычисленных значений скорости роста корня (V) ($V=(\ln 2Nm/T)*le$) и измеренных. Nm – число меристематических клеток в ряду, T – длительность цикла (тимидиновый метод), le – длина закончивших рост клеток; А – однодольные проростки, В – двудольные проростки (Zhukovskaya et al., 2018).

Таблица

Средняя продолжительность митотических циклов (T) ($m \pm s.e$) и число видов (n) с разными значениями C_{val}

C_{val} , пг	Лилиоиды однодольные		Другие однодольные		Двудольные	
	T , ч	n	T , ч	n	T , ч	n
0-3	25.7	1	12.2±1.0	9	11.9±0.5	43
3-6	34.2±6.0	5	12.6±0.7	20	11.3±0.6	13
6-12	27.3±4.2	6	12.8±0.8	9	16.9±1.1	17
12-18	22.8±2.4	9	13.6±1.0	11	14.4±1.1	4
18-24	43.1±12.8	7	18.5±0.8	3		
>24	69.7±7.3	17				

Этот факт лежит в основе гипотезы о том, что длительность цикла прямо пропорциональна голоплоидному содержанию ДНК (Francis et al., 2008). Интересно, что T не зависит от полиплоидии. Однако представление о линейной зависимости длительности цикла от содержания ДНК были сделаны на небольшом материале. Наши данные для существенно большего

числа видов показывают, что для двудольных и однодольных без лилиоидов длительность цикла постоянна до 6 пг. Примерно 80% двудольных и 50% однодольных от общего числа изученных видов (Leitch et al., 2019) имеет такое содержание ДНК. У лилиоидов даже при таком же содержании ДНК цикл длиннее, чем у других растений. На первый взгляд, чем быстрее делятся клетки, тем быстрее растет корень. Однако на самом деле скорость роста корня зависит от числа меристематических и длины заканчивающих рост клеток и в меньшей степени от T. Это свидетельствует о том, что регуляция скорости пролиферации происходит главным образом не за счет ускорения делений, а за счет увеличения числа делящихся клеток.

Число делящихся клеток линейно зависит от диаметра корня (рис. 2) (Быстрова и др., 2018). Полученные данные позволяют предположить, что именно закладка рядов и деления в поперечных направлениях определяют диаметр корня и размер меристемы. Он регулируется именно в начале меристемы, а не на границе с зоной растяжения. Возможно, это объясняется простым механизмом – от диаметра корня квадратично зависит скорость притока необходимых соединений в меристему.

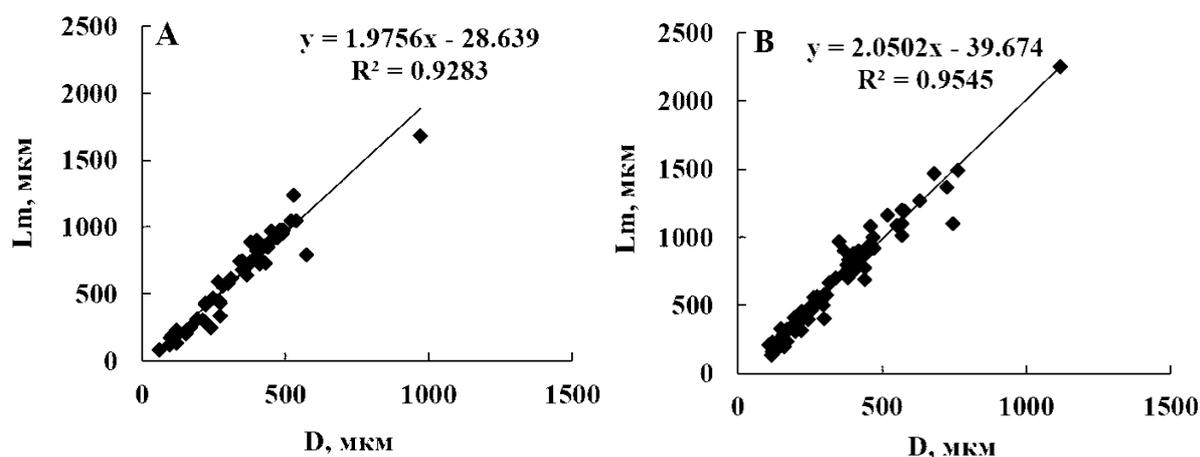


Рис. 2. Зависимость длины меристемы (Lm) от диаметра корня (D);
 А – однодольные проростки, число изученных видов – 54; В – двудольные проростки, число изученных видов – 78.

Действительно, функционирование меристемы зависит от притока и имеются данные о ее сокращении при ограничении притока, например, за счет ограничения фотосинтеза.

На границе меристемы относительная скорость роста резко возрастает. Скорость выхода клеток из меристемы не зависит от градиента возрастания относительных скоростей (рис. 3). В корнях разных видов относительная скорость растяжения существенно различается. Однако существенной зависимости скорости роста корня от относительной скорости роста

растягивающихся клеток (K_e) нет, так как это компенсируется разной длиной зоны растяжения. Таким образом, скорость растяжения определяется главным образом числом растягивающихся клеток, а не величиной K_e .

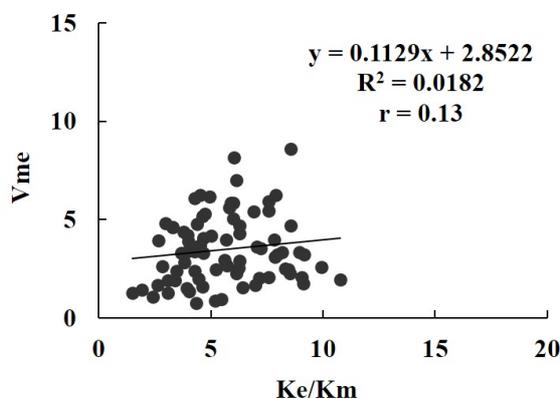


Рис. 3. Зависимость скорости перехода к растяжению (V_{me} , кл/час) от K_e/K_m для двудольных проростков.

Время растяжения коррелирует с длительностью цикла, но механизм этой связи неясен. Клетка за время растяжения увеличивается в разной степени у разных видов. Чем определяется конечная длина пока неясно и нет даже четких гипотез. Длина меристематических клеток тесно коррелирует с голоплоидным содержанием ДНК, но для размеров закончивших рост клеток такая связь практически отсутствует.

В докладе мы не разбираем механизмы изменения скорости роста при разных воздействиях и не обсуждаем роль различных механизмов регуляции, включая фитогормоны, пептиды и другие. Наша задача представить картину роста клеток, охарактеризовать, как скорость роста корня определяется сочетанием различных процессов.

Работа частично поддержана Грантом РФФИ № 18-04-00918а.

Литература

Быстрова, Е.И., Жуковская Н.В., Иванов В.Б. Зависимость процессов роста и деления клеток в корне от его диаметра // *Онтогенез*. 2018. Т. 49. №2. С. 91–100.

Francis D., Davies M.S., Barlow P.W. A strong nucleotypic effect on the cell cycle regardless of ploidy level // *Annals of Botany*. 2008. V. 101. P. 747–757.

Leitch I.J., Johnston E., Pellicer J., Hidalgo O., Bennett M.D. Plant DNA C-values Database (Release 7.1). 2019. <https://cvalues.science.kew.org/>. (Apr. 2019)

Ivanov V.B., Dubrovsky J.G. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth // *International Journal of Plant Sciences*. 1997. V. 158. P. 757–763.

Zhukovskaya N.V., Bystrova E.I., Dubrovsky J.G., Ivanov V.B. Global analysis of an exponential model of cell proliferation for estimation of cell cycle duration in the root apical meristem of angiosperms // *Annals of Botany*. 2018. V. 122. № 5. P. 811–822.

УДК 378.1

ЭЛЕКТРОННЫЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ КАК СРЕДСТВО ПОВЫШЕНИЯ ЭФФЕКТИВНОСТИ УЧЕБНОГО ПРОЦЕССА

**С.А. Иванова, Е.Н. Степанова, А.Ф. Мейсурова, Л.В. Петухова,
Е.А. Андреева**

*Тверской государственной университет, г. Тверь, Россия,
e-mail: Ivanova.SA@tversu.ru, Stepanova.EN@tversu.ru,
Meysurova.AF@tversu.ru, Petukhova.LV@tversu.ru, Andreeva.EA@tversu.ru*

Аннотация: Рассмотрено значение электронных образовательных ресурсов для современного учебного процесса и их роли в повышении эффективности обучения.

Ключевые слова: образовательный процесс, электронные образовательные ресурсы, обучение, эффективность.

ELECTRONIC EDUCATIONAL RESOURCES AS A MEANS TO IMPROVE THE EFFECTIVENESS OF THE EDUCATIONAL PROCESS

**S.A. Ivanova, E.N. Stepanova, A.F. Meysurova, L.V. Petukhova,
E.A. Andreeva**

*Tver State University, Tver, Russia, e-mail: Ivanova.SA@tversu.ru,
Stepanova.EN@tversu.ru, Meysurova.AF, Petukhova.LV@tversu.ru,
Andreeva.EA@tversu.ru*

Summary: The importance of electronic educational resources for the modern educational process and their role in improving the effectiveness of training is considered.

Keywords: educational process, electronic educational resources, training, efficiency.

Современные федеральные государственные образовательные стандарты высшего образования (ФГОС ВО), ориентированные на повышение качества образования, определяют одним из приоритетов обучения формирование компетенции по саморазвитию и самореализации личности.

В настоящее время учебный процесс претерпевает постоянную модернизацию, основываясь как на всеобъемлющей информатизации, так и на скорости и успешности усвоения полученных данных. Разработка и использование электронных образовательных ресурсов (ЭОР) может способствовать не только созданию и реализации новых форм и методов обучения, обеспечению своевременного получения учебно-методической информации, но и развитию самоорганизации студента, включая его самостоятельную работу, а, если потребуется, и индивидуальную траекторию обучения (Ходакова, 2009; Виштак, 2013; Мейсурова и др., 2019). На сегодняшний момент, создание ЭОР является обязательным требованием системы образования. Основными целями их формирования являются быстрое и качественное взаимодействие преподавателя и студента, экономия времени, повышение доступности информации, развитие активности и самостоятельности обучающихся, ускорение усвоения материала за счет наглядности, своевременности, систематичности и последовательности (Корень, 2013). Свободный доступ студентов к ЭОР обеспечивает индивидуализацию обучения, основанную на самостоятельном выборе места, времени и скорости получения материала, возможности многократного обращения к визуальному сопровождению образовательного процесса и автоматизированного поиска информации, индивидуальной отработке конкретных умений. Важным аспектом является существенная экономия времени, которое расходуется на контроль знаний, умений и навыков.

ГОСТ Р 53620-2009 определяет ЭОР как образовательный ресурс, представленный в электронно-цифровой форме и включающий в себя структуру, предметное содержание и метаданные о них (данные, информацию, программное обеспечение, необходимые для его использования в процессе обучения).

Структура, предметное содержание, методы и средства разработки и применения электронного образовательного ресурса определяются его функциональным назначением и спецификой применения в конкретных информационно-образовательных системах (Авдеева, 2011).

ЭОР как средство обучения обладают рядом характеристик, обуславливающих их преимущества по сравнению с традиционными средствами обучения:

- мультимедийность – одновременное использование нескольких средств представления информации (графика, текст, видео, фотографии, анимация, звуковые эффекты, высококачественное звуковое сопровождение и т.п.;

- интерактивность, обеспечиваемая множественным выбором из элементов множества; вводом текста с клавиатуры с последующим анализом и систематизацией ошибок; активизацией элементов интерактивной мультимедиа композиции с аудиовизуальным представлением новых информационных объектов; перемещением объектов для составления определенных композиций; совмещением объектов для изменения их свойств или получения новых объектов; объединением объектов связями с целью организации определенной системы;
- доступность – обеспечивается свободным размещением ОЭР в сети Интернет, позволяя работать с ними любым пользователем бесплатно в любое удобное время (Современные требования..., 2008).

Мультимедийность и интерактивность направлены на учёт индивидуальных особенностей восприятия и стиля познавательной деятельности разных обучающихся (Андерсен, Бринк, 2007). Доступность же способствует повышению эффективности обучения, особенно в случае обучения дома, а также для обучающихся с ограниченными возможностями здоровья и студентов, которые не могут временно, по причине болезни, посещать ВУЗ.

Различают следующие типы ЭОР:

- Информационные. Использование этих ЭОР в процессе обучения предполагает организацию деятельности учащихся с: текстами, иллюстрациями, анимациями, видеофрагментами, аудио-фрагментами, схемами и моделями.
- Практические. Использование практических ЭОР предполагает организацию деятельности студентов по конструированию, выполнению заданий и решению задач с подсказками и без, наблюдение за объектами, явлениями, процессами, выполнение практических и лабораторных работ, проведение учебного мини-исследования, выполнение тренажёров с подсказками и без них, с проверкой ответа.
- Контрольные. Использование контрольных ЭОР предполагает организацию деятельности студентов по решению задач и выполнению упражнений с возможностью самопроверки, конструированию различных объектов преимущественно на основе репродуктивной деятельности.
- Комплексные. К ним относятся тематические подборки, различные ЭОР по дисциплинам.

В соответствии с требованиями ФГОС ВО на биологическом факультете Тверского государственного университета активно используется

электронно-образовательная среда, создаются электронные учебные курсы на платформе LMS Canvas в формате смешанного обучения. Структура их во многом определяется самой учебной дисциплиной, ее практико-ориентированностью, индивидуальным подходом преподавателя (Мейсурова и др., 2019). Как было указано выше, формат заданий, основного и дополнительного материалов, индивидуальных и групповых заданий весьма разнообразен и позволяют реализовывать разные формы и методы обучения, в том числе с учетом личности обучающегося и необходимости формирования у него конкретных компетенций.

Каждый студент и преподаватель регистрируются во внутренней электронно-образовательной среде университета и получают возможность создать индивидуальный профиль в системе личного кабинета. Материалы, формируемые преподавателем, могут постепенно и систематически обновляться, и не являются статичными. Задания, материалы для подготовки и проведения контрольных работ, теоретические выкладки по отдельным темам и разделам становятся доступны студентам с той скоростью и в том порядке, который соответствует оптимальному решению задач курса и формированию структурированной системы знаний. Как показывает современный опыт, студенты лучше усваивают материал, связанный с информационными технологиями. Такой способ подачи информации, совместно с традиционными технологиями, повышает интерес к учебе, является более наглядным, позволяет учитывать разный уровень способностей обучающихся, развивает синхронное и асинхронное взаимодействие всех участников образовательного процесса, позволяет более эффективно использовать время аудиторных занятий. Использование ЭОР оказывается удобным и выгодным при проведении текущего контроля, подготовке к итоговой аттестации, проверки сформированности компетенций, так как позволяет снизить трудоемкость процесса контроля и консультирования студентов (в том числе и снизить расход бумаги, что соответствует концепциям рационального природопользования и современного экологического образования и воспитания). Например, тестовый конструктор позволяет сочетать разные типы заданий, в том числе и по степени сложности, дает возможность студенту после выполнения работы оценить правильность данных ответов и провести работу над ошибками, а преподавателю – увидеть результат и определить темы, по которым усвоение материала оказалось менее эффективным или недостаточным. Кроме того, ЭОР помогают снизить затраты времени на ликвидацию пробелов в знаниях студентов, возникших из-за пропуска занятий.

Система личного кабинета позволяет быстро и своевременно проводить оповещение студентов о вновь сформированных теоретических выкладках, предстоящих практических и лабораторных работах, графиках проведения контрольных работ и иных важных учебных событиях. Студенты имеют быстрый доступ к электронно-библиотечным системам, доступным вузу, что позволяет им своевременно обращаться к современной учебной и научной литературе, получая сведения о всех новых данных и исследованиях.

Таким образом, использование ЭОР повышает эффективность образовательного процесса. Именно взаимодействие традиционных и современных информационно-коммуникативных методов и форм обучения способствует развитию цельной, способной к самоорганизации и саморазвитию личности студента, формированию у него необходимых профессиональных компетенций.

Литература

Авдеева С.М. Электронные образовательные ресурсы, разработанные в рамках федеральных программ и проектов. Казань, 2011. [Электрон. ресурс]. URL: http://эл-школа-тат.рф/pdf/Avdeeva_ru.pdf

Андерсен Б., Бринк К. Мультимедиа в образовании. М.: Дрофа, 2007.

Виштак Н.М. Об оценке эффективности использования электронных образовательных ресурсов // Гаудеамус: Психолого-педагогический журнал. 2013. № 2 (22). С. 97–100.

ГОСТ Р 53620-2009 Информационно-коммуникационные технологии в образовании. Электронные образовательные ресурсы. Общие положения. [Электрон. ресурс]. URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200082196>

Корень А.В. Повышение эффективности практико-ориентированного обучения студентов магистратуры на основе использования электронных образовательных ресурсов // Науковедение: интернет-журнал. 2013. №5. [Электрон. ресурс]. URL: mbf.vvsu.ru

Мейсунова А.Ф., Кратович П.В., Нотов А.А. Применение технологий электронного обучения для повышения качества университетского образования // Вестник ТвГУ. Серия Педагогика и психология. 2019. Вып. 3(48). С. 175–186.

Современные требования к электронным изданиям образовательного характера: Коллективная монография / Л.Г. Гордон, Т.З. Логинова, С.А. Христочевский, Т.Ю. Шпакова. М.: ИПИ РАН, 2008. 73 с.

Ходакова Н.П. Актуальные вопросы обучения в вузе // Фундаментальные исследования. 2009. № 5. С. 115–116.

УДК 378

МНОГОГРАННАЯ ДИСТАНЦИОННАЯ СРЕДА MOODLE

В.В. Каблова

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: viola-kot2013@yandex.ru*

Анотация: Данная статья посвящена анализу научно-теоретических возможностей среды Moodle в повышении эффективности образовательного процесса. Система Moodle рассматривается как специально организованная учебная деятельность, реализующая основные цели информационно-коммуникативных технологий. Использование системы Moodle в образовательном процессе позволяет сформировать у обучающихся способность к самостоятельному поиску и непрерывному самообразованию.

Ключевые слова: информационно-коммуникативные технологии, система дистанционного обучения, система Moodle, дистанционное обучение, самообучение.

MULTI-FACETED REMOTE ENVIRONMENT MOODLE

V.V. Kablova

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: viola-kot2013@yandex.ru*

Summary: This article is devoted to the analysis of scientific and theoretical possibilities of the Moodle environment in increasing the efficiency of the educational process. The Moodle system is considered as a specially organized educational activity that implements the main goals of information and communication technologies. The use of the Moodle system in the educational process allows students to form the ability to self-search and continuous self-education.

Keywords: information and communication technologies, distance learning system, Moodle system, distance learning, self-education.

Рост научной информации в современном мире повышает актуальность поиска новых и более эффективных средств обучения. Все чаще применяются информационно-коммуникативные технологии, которые позволяют повысить интенсивность и качество учебного процесса, а также предоставлять информацию более ярко и доступно за ту же единицу времени.

В сети довольно много сервисов для создания программ и связи преподавателей и студентов, для упрощения изучения информации в

дистанционной форме. Все это возможно осуществлять как дополнение к традиционному обучению, повышая его эффективность.

Совокупностью таких сервисов обладает электронная система дистанционного обучения (СДО) Moodle. Это открытое веб-приложение, на базе которого можно создать специализированную платформу для развития студентов или сотрудников. Оно позволяет создавать учебно-информационное пространство, сочетая в себе традиционные ценности очного обучения с информационно-коммуникативными технологиями.

Moodle (модульная объектно-ориентированная динамическая учебная среда) — это свободная система управления обучением, ориентированная прежде всего на организацию взаимодействия между преподавателем и студентом, хотя подходит и для организации традиционных дистанционных курсов, а также поддержки очного обучения.

Дистанционное обучение – довольно интересный процесс, особенно для тех, кто не представляет своей жизни без всевозможных гаджетов. Учебный материал представлен в виде модулей, включающих методические рекомендации по изучению темы, наглядные и теоретические ресурсы и пояснения к практическим заданиям, ссылки на необходимую литературу (Бородина, Бородин, 2018).

Анализ Moodle показал, что основными ее достоинствами являются возможность бесплатного применения, широкий спектр возможностей, наличие русскоязычного интерфейса. Благодаря открытому исходному коду она может быть адаптирована под специфику той организации, которая ее применяет (Белозёрова, Чуйко, 2019).

СДО Moodle является современной, прогрессивной, постоянно развивающейся средой. Она имеет богатый набор модулей – составляющих для курсов: Чат, Опрос, Форум, Глоссарий, Рабочая тетрадь, База данных, задание, Тест, Wiki, Семинар, Лекция с элементами деятельности (Кравченко, 2012).

Программа дает возможность проектировать, создавать и управлять ресурсами информационно-образовательной среды и имеет несложный интерфейс, что отличает ее от многих других платформ. Сочетание различных элементов курса, преподаватель организует изучение материала таким образом, чтобы формы обучения соответствовали целям и задачам конкретных занятий.

Обучение с использованием дистанционных технологий может быть осуществлено лишь при личной инициативе студента и только в форме самостоятельно работы по индивидуальной программе (Лаврентьев, 2012). Удобство такой системы заключается в доступности методического

обеспечения (тестовые задания, курс лекций, практических и др.) круглосуточно. В любое время и в удобном месте можно приступить к самостоятельному изучению материала. По ФГОС третьего поколения самостоятельное изучение составляет 75% от общего количества часов, отводимых на изучение курса. Самостоятельная работа – основа высшего образования.

В целях выявления эффективности использования дистанционных технологий в системе Moodle, установленной на сервере Московского педагогического государственного университета разработан курс «Внутривидовая изменчивость растений» для магистрантов.

Для того что бы самостоятельная работа студента была эффективной, необходимо выполнить ряд условий, таких как (Берденникова и др., 2006):

- обеспечение правильного сочетания объемов аудиторной и самостоятельной работы;
- методически правильная организация работы студента в аудитории и вне ее, правильное понимание студентами необходимости самостоятельной работы;
- обеспечение студента необходимыми методическими материалами с целью превращения процесса самостоятельной работы в процесс творческий;
- контроль за ходом самостоятельной работы и мер, поощряющих студента за ее качественное выполнение.

Учебный материал электронного курса может сопровождаться мультимедией, что позволяет сделать изложение наглядным и привлекательным. Следует отметить и возможность получения дополнительной информации. Этой цели служат гиперссылки, разъясняющие важные термины, а также глоссарий, войти в который можно по гиперссылке из текста лекции либо с начальной страницы курса. Лекция завершается выводами, позволяющими обобщить материал и выделить из него главное. Существенно, что все учебные материалы, находящиеся в СДО Moodle, можно распечатать и использовать, например, как раздаточный материал на аудиторных занятиях. На аудиторных занятиях преподаватель лишь консультирует студентов по тем вопросам, с которыми они не могли справиться самостоятельно, и принимает выполненные работы. В процессе выполнения заданий студенты могут общаться между собой на форумах, в чатах и обмениваться личными сообщениями или вложенными файлами.

Как отмечают сами студенты, сочетание аудиторных занятий с дистанционными в системе Moodle позволяет им более ответственно относиться к выполнению учебной работы, проявлять активность в

приобретении новых знаний, испытывать успех и удовольствие от работы и общения с сокурсниками.

В связи с вышеизложенным, следует отметить, что учебная среда Moodle обеспечивает важнейшие условия самореализации личности студентов, которые обучаются в удобном для себя темпе и в удобное время, имея необходимые и достаточные средства обучения (Бичева, 2015).

Система Moodle может быть использована не только для организации дистанционного обучения, но, безусловно, будет полезна и в учебном процессе традиционной школы и вуза. Такая интеграция технологий в организации учебного процесса позволяет сделать более эффективным качество всего учебного процесса в целом.

Литература

Берденникова Н.Г., Меденцев В.И., Панов Н.И. Организационное и методическое обеспечение учебного процесса в вузе: учебно-методическое пособие. СПб.: Д.А.Р.К., 2006. 208 с.

Белозёрова С.И., Чуйко О.И. Опыт применения LMS Moodle для создания и сопровождения учебных курсов URL. Режим доступа: <https://science-education.ru/> (дата обращения: 09.10.2019).

Бичева И.Б. Использование системы Moodle как средства повышения эффективности образовательной деятельности // Современные научные исследования и инновации. 2015. № 5. С. 108–112.

Бородина К.С., Бородин Д.И. Эффективное использование среды дистанционного обучения URL: <http://www.ecvdo.ru/>

Кравченко Г.В. Работа в системе Moodle: руководство пользователя: учебное пособие. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2012. 116 с.

Лаврентьев Г.В. Дистанционное обучение: теоретико-методологические основы // Вестник Алтайской академии экономики и права. 2012. Вып. 2. С. 133–134.

УДК 372.857

ВКЛАД ЖУРНАЛА «ЮННАТСКИЙ ВЕСТНИК» В РАЗВИТИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ ДЕТЕЙ ПО БОТАНИЧЕСКОЙ ТЕМАТИКЕ

Б.М. Каплан

*Федеральный детский эколого-биологический центр, г. Москва, Россия,
e-mail: kaplan@ecobiocentre.ru*

Аннотация: Информационно-методический журнал Федерального детского эколого-биологического центра «Юннатский вестник» сейчас издаётся в

электронном формате на сетевом ресурсе (сайт в Интернете – <https://юннатский-вестник.рф>. Во многих рубриках журнала отражена ситуация с развитием дополнительного образования детей по ботанике в России. Авторами публикаций являются как педагоги, так и ученики. Приведены примеры соответствующих публикаций из различных рубрик журнала.

Ключевые слова: Дополнительное образование детей, Ботаническое образование, Юные натуралисты, Журнал, Российская Федерация.

**THE CONTRIBUTION OF THE JOURNAL «YUNNATSKY VESTNIK»
(THE YOUNG NATURALISTS' BULLETIN) IN DEVELOPMENT
OF ADDITIONAL EDUCATION OF CHILDREN
ON BOTANICAL SUBJECTS**

B.M. Kaplan

*Federal children's ecological and biological centre, Moscow, Russia,
e-mail: kaplan@ecobiocentre.ru*

Summary: The informational and methodical journal «Yunnatsky vestnik» (the young naturalists' bulletin) of Federal children's ecological and biological center now is published in electronic format on the network resource <https://юннатский-вестник.рф>. In many sections of the journal, the situation of development of additional education of children on botanical subjects in Russia is represented. Authors of the articles are educators and pupils. The examples of such articles from different sections of the journal are given.

Keywords: Additional education of children, Botanical education, Young naturalists, Journal, Russian Federation.

Журнал «Юннатский вестник» начал издаваться в 1997 году – изначально Центральной станцией юных натуралистов, а с 2003 года это информационно-методический журнал Федерального детского эколого-биологического центра (ФДЭБЦ). Основная категория читателей журнала – педагоги-практики и их ученики. Со второй половины 2017 года «Юннатский вестник» выходит только в электронном виде в статусе сетевого издания, зарегистрирован Роскомнадзором в качестве средства массовой информации. Интернет-сайт «Юннатского вестника»: <https://юннатский-вестник.рф>.

С апреля 2018 г. реализуется новая концепция журнала, призванная сконцентрировать в издании встречные потоки информации от федерального центра в регионы и от региональных и муниципальных образовательных

организаций в центр. А также развивается научно-методическая составляющая журнала.

В задачи журнала «Юннатский вестник» в его новом формате входят информационно-методическое обеспечение сферы дополнительного образования детей естественнонаучной направленности, освещение значимых событий по экологическому образованию в регионах России, обмен опытом работы, популяризация биологических и экологических знаний, развитие юннатского движения, поддержка обучающихся и педагогов, развитие творческих способностей юных натуралистов, представление современных достижений науки и существующих проблем, ждущих своего решения.

Это журнал не только Федерального детского эколого-биологического центра, в котором публикуются материалы наших сотрудников и экспертов. Мы стремимся к тому, чтобы он стал общим ресурсом, где будет представлено всё юннатское движение России.

Ботаническая тематика в дополнительном образовании детей в Российской Федерации в настоящее время развивается в рамках реализации дополнительных общеобразовательных программ естественнонаучной направленности. По этим программам дети занимаются как на базе организаций дополнительного образования (в том числе на станциях юных натуралистов и в детских эколого-биологических центрах), так и на базе школ. По итогам своей учебно-исследовательской деятельности юные натуралисты участвуют в конкурсных мероприятиях, в том числе всероссийского и международного уровней, где представлены и ботанические номинации.

В различных рубриках журнала «Юннатский вестник» отражаются проблемы и достижения в области преподавания ботаники в системе дополнительного образования детей.

В рубрике «**На всероссийском уровне**» представляется анонсная и итоговая информация по всероссийским мероприятиям для юннатов, в том числе по Всероссийскому конкурсу юных исследователей окружающей среды, где есть две ботанические номинации и несколько смежных по тематике номинаций, и по Всероссийскому юниорскому лесному конкурсу «Подрост», где есть номинация «Экология лесных растений» и близкая по тематике номинация «Лесоведение и лесоводство».

В рубрике «**В регионах России**» представлены наиболее интересные и значимые события за прошедшие 3 месяца в работе региональных и муниципальных образовательных организаций в субъектах РФ, в том числе итоги ботанических экспедиций учащих.

В рубрике **«Юные исследователи»** публикуются статьи учащихся по итогам исследований, посвящённые сохранению природного и культурного наследия, сбережению природных ресурсов. В качестве примера приведём статью Е. Ермаковой (2018), посвящённую изучению различий в морфологии, типах вегетативного размножения, экологии и распространении двух форм тюльпана Биберштейна на Юго-Востоке России: в статье обосновывается существование двух различных таксонов видового ранга. В других статьях представлены результаты исследований охраняемых растений Изборско-Мальской долины (Псковская область) и влияния травяных палов на биоразнообразие. А также представлены смежные с ботаникой направления исследований школьников: в области растениеводства, озеленения и этноботаники.

В рубрике **«Научные и методические аспекты»** публикуются методические рекомендации экспертов по совершенствованию качества образовательной, исследовательской и учебной работы, в том числе в области экологического просвещения. По общим вопросам исследовательской деятельности школьников весьма актуальной является статья Ю.И. Дробышева (2018). Проанализирован тематический спектр и сделан разбор типичных недостатков ботанических исследований учащихся (Каплан, Касаткина, 2019). Опубликованы статьи по вопросам проведения исследований флоры, в том числе с учётом учебно-методических аспектов (Каплан, 2019а, 2019б). А также публикуются итоги научных семинаров и конференций, имеющих отношение к развитию естественнонаучного образования и экологического просвещения, например, по итогам II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии», посвящённой памяти А.Г. Еленевского (Биологическое разнообразие..., 2019).

В рубрике **«Новости из мира природы и науки»** публикуются свежие новости с информагентств и научных ресурсов, относящиеся к интересным событиям в природе и к научным открытиям в области биологии, в том числе относящиеся к растительному миру.

Рубрика **«Обмен опытом и мнениями»** представляет собой «трибуну» для специалистов в области дополнительного естественнонаучного образования детей, где они могут представить свой опыт работы, осветить актуальные проблемы и предложить пути их решения. Здесь выделяется статья И.А. Савинова (2019) о традициях и современных проблемах школьного и внешкольного ботанического образования, представлен опыт автора по работе с юными ботаниками.

В рубрике **«Из истории юннатского движения»** представлены соответствующие исторические материалы и воспоминания, в том числе относящиеся к выдающимся популяризаторам биологических, экологических знаний из числа бывших юннатов и их руководителей. Например, опубликована подборка воспоминаний современников об А.В. Кожевникове (Вспоминая Александра Кожевникова, 2018). В очерке редактора, предваряющем воспоминания, обращено внимание читателей на то, что ученицей А.В. Кожевникова была Татьяна Ивановна Серебрякова, и показана преемственность поколений в ботаническом образовании от А.В. Кожевникова до современных ботаников.

С этой же рубрикой перекликается рубрика **«Из сокровищницы научно-популярной литературы»**, в которой приводятся фрагменты из произведений классиков научно-популярной литературы о природе. Эти публикации, как правило, соответствуют сезону, соответствующему выпуску в свет очередного номера журнала (выходит 4 раза в год). В этой связи упомянем очерк из книги А.В. Кожевникова «Весна и осень в жизни растений» – «В хвойном лесу весной: травянистые и кустарничковые растения». Такие публикации имеют не только историческое значение, но могут использоваться сегодня в образовательной и просветительской работе, для этого внесены необходимые примечания и правки в соответствии с современной номенклатурой растений и сегодняшними географическими названиями.

В рубрике **«Поэтические биоэтюды»** была задумана публикация познавательной информации в стихотворной форме о представителях растительного и животного мира, с кратким, ёмким и занимательным раскрытием морфологических, экологических и биологических особенностей представляемых природных объектов. В соответствии с этим с апреля 2018 г. по апрель 2019 г. была опубликована часть цикла авторских стихотворений, посвящённых самым обычным растениям (одуванчик, герань, лопух, кислица), а также представляющих признаки, которые позволяют распознавать деревья зимой (Каплан, 2019в).

Редакция журнала приглашает к сотрудничеству (в том числе в качестве авторов) всех, кто заинтересован в распространении ботанических знаний и развитии дополнительного образования детей.

Литература

Биологическое разнообразие: что сохранять и что изучать? (по итогам II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии») // Юннатский вестник. 2019. № 1 (69). С. 56–60.

Вспоминая Александра Кожевникова // Юннатский вестник. 2018. № 2 (66). С. 56–62.

Дробышев Ю.И. Какой должна быть исследовательская работа: мнение эксперта // Юннатский вестник. 2018. № 2 (66). С. 43–46.

Ермакова Е. Изучение экологических форм тюльпана Биберштейна на Юго-Востоке России // Юннатский вестник. 2018. № 3 (67). С. 27–29.

Каплан Б.М. Об учёте видового состава растений на природно-исторических территориях // Юннатский вестник. 2019а. № 1 (69). С. 61–64.

Каплан Б.М. Об учёте встречаемости и обилия видов при флористических исследованиях // Юннатский вестник. 2019б. № 2 (70). С. 54–57.

Каплан Б. В природе царствует зима // Юннатский вестник. 2019в. № 1 (69). С. 102–103.

Каплан Б.М., Касаткина Л.А. Учебно-исследовательские ботанические работы: тематический спектр и разбор типичных недостатков // Юннатский вестник. 2019. № 3 (71). С. 74–75.

Кожевников А.В. В хвойном лесу весной: травянистые и кустарничковые растения (из книги «Весна и осень в жизни растений») // Юннатский вестник. 2019. № 2 (70). С. 100–106.

Савинов И.А. Традиции и современные проблемы ботанического образования в стенах российской школы и вне их (из опыта работы) // Юннатский вестник. 2019. № 3 (71). С. 88–93.

УДК 581.524.33

**ДИНАМИКА ТРАВЯНО-КУСТАРНИЧКОВОГО ЯРУСА
В ТЕЧЕНИЕ ПЯТИ ЛЕТ ПОСЛЕ ГИБЕЛИ ДРЕВОСТОЯ ЕЛИ
В ОЧАГЕ ПОРАЖЕНИЯ КОРОЕДОМ-ТИПОГРАФОМ**

А.А. Каплевский, Н.Г. Уланова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
г. Москва, Россия, e-mail: Dron_of_geobot@list.ru, NUlanova@mail.ru*

Аннотация: Изучена динамика травяно-кустарничкового яруса в ельнике с сохранившимся погибшим древостоем в результате вспышки численности короеда-типографа и на вырубке после вырубке сухостоя в сравнении с исходным ельником зеленчуковым за три года. Исследования встречаемости и ординация растительности показали сходство ельника с погибшим древостоем и исходного леса и отличие этих фитоценозов от вырубки.

Ключевые слова: ельник с погибшим древостоем ели, короедник, динамика фитоценозов, мониторинг, короед-типограф.

DYNAMICS OF HERB LAYER OF SPRUCE FOREST IN FIVE YEARS AFTER BARK-BEETLE OUTBREAK

A.A. Kaplevsky, N.G. Ulanova

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia,

e-mail: Dron_of_geobot@list.ru, NUlanova@mail.ru

Summary: We studied dynamics of herb and moss layer in dead unharvested spruce forest and in clear cutting after bark-beetle outbreak compared with same undamaged spruce forest during five years. The study of frequency of herb and moss species showed the similarity of the undamaged forest to the unharvested stand, and the difference of these phytocenoses from clear cutting.

Keywords: dead unharvested spruce forest, dynamics of phytocenosis, long term monitoring, bark beetle.

Изменение лесной растительности в очагах усыхания ели после вспышек численности короеда типографа (*Ips typographus*) до сих остается неизученным явлением, так как в европейской части России с конца XIX столетия не наблюдалось таких масштабных вспышек (Малахова, Лямцев, 2014; Маслов и др., 2014). В Московской области неожиданная вспышка массового размножения короеда типографа началась в 1999 г. и продолжалась до 2002 г. Вторая вспышка началась в 2009 г. после засушливого лета и достигла максимума в 2012 г. (Маслов и др., 2011; Уланова и др., 2011; Ермаков, Маслов, 2012). Массовое назначение сплошных санитарных рубок погибшего древостоя ели за несколько лет привело к увеличению площади сплошных вырубок, на которых произошло образование луговых сообществ. Альтернативный способ ведения лесного хозяйства (сохранение погибшего древостоя и естественное возобновление леса) возможен лишь в лесах, имеющих статус заповедности.

Выдвинута гипотеза: сохранение сухостоя ели в очагах усыхания древостоя ели после вспышки численности короеда-типографа позволяет сохранить лесное сообщество, близкое к исходному. В образовавшемся сообществе динамика фитоценоза будет направлена на восстановление лесного сообщества уже в первые годы после гибели древостоя.

Цель проведенных исследований – выявление особенностей изменения структуры травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ) и мохового покрова ельника после гибели древостоя в сравнении с фитоценозами после вырубки сухостоя и исходным лесом.

На территории Звенигородской биостанции МГУ (Московская область) в 2013 г. рядом заложены три постоянные пробные площади (ППП)

одинакового размера (800 м²) в ельнике зеленчуковом: с погибшим в 2012 году древостоем ели (короедник), на сплошной вырубке сухостоя ели зимой 2012-13 гг. и с живым древостоем ели (контроль). Исследования проведены в августе 2014, 2015, 2016, 2017 и 2018 гг. по единой методике. На ППП заложены по три трансекты длиной 40 м и шириной 40 см. На каждом метре трансект изучена корневая встречаемость видов травяно-кустарничкового яруса (ТКЯ). Для её определения использована жесткая рамка размером 40x100 см, разделённая съёмными нитями на квадраты 20x20 см.

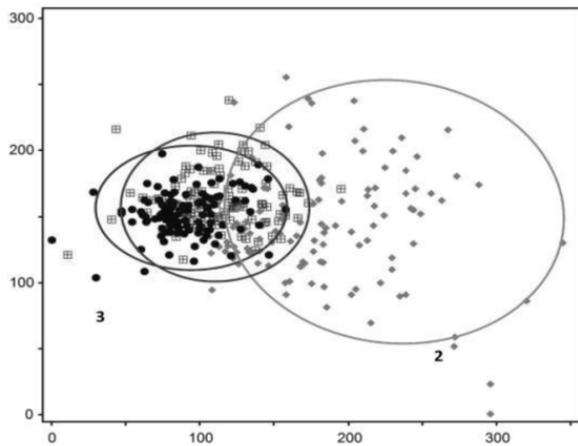
Проведена ординация описаний (встречаемости всех видов ТКЯ и мхов) площадок размером 0,4 м² методом ДСА по трем ППП для трех трансект с 2014 по 2018 г. Ординация проведена с помощью программы PCord. Сравнительный анализ ТКЯ и мхов с контролем и между площадями двух технологий уборки сухостоя проведен с использованием статистических методов.

Гибель древостоя не привела к существенным изменениям мохового покрова короедника. Уменьшение встречаемости большинства видов мхов в короеднике связано с уменьшением освещённости за счёт зарастания окон лещиной и зарастания ТКЯ. В ельниках Чехии в короедниках не происходит вселения новых видов (Jonášová, Prach, 2008).

При сравнении ординационных диаграмм за пять последовательных лет исследований можно отметить, что зона наибольшей плотности площадок ельника с погибшим древостоем ели в 2016-17 гг. размывается, но не совпадает ни вырубкой, ни с контрольной площадью (рис. 1). Такое изменение положения площадок говорит о самобытности развития фитоценоза ельника после гибели ели.

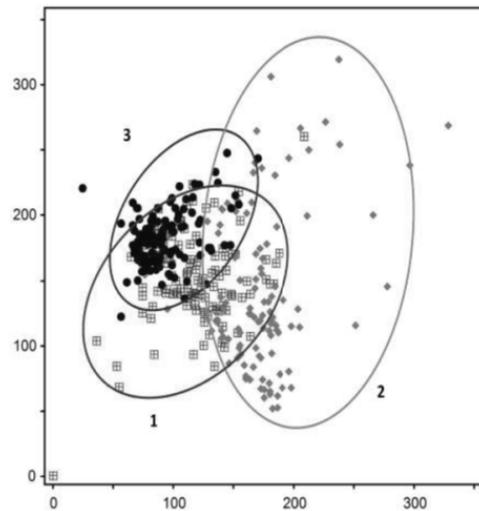
Площадки короедника в 2014 году образуют компактное скопление (рис. 1), с ходом развития фитоценоза разброс площадок на ординационной диаграмме увеличивается, что говорит о повышении гетерогенности микроусловий. Это повышение связано с ветроломом уничтоженных короедом елей, приводящим к повреждению подлеска и образованием микросайтов, расположенных под нависающими на небольшой высоте над землёй упавшими стволами и местам опадения ветвей, образующих в некоторых местах сплошной покров. После зарастания образовавшихся при повреждении подлеска окон образуется новая мозаика освещенности, связанная с разрастанием кустов лещины.

2014 г.

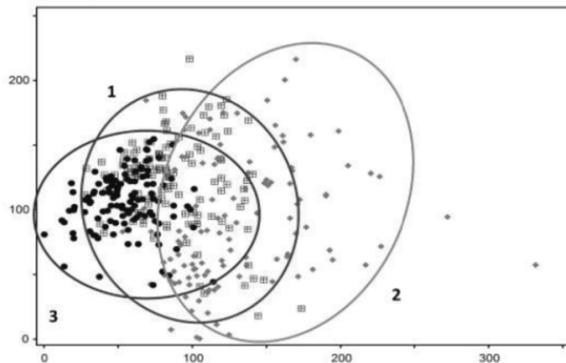


▣ 1 Короедник
◆ 2 Вырубка
● 3 Контроль

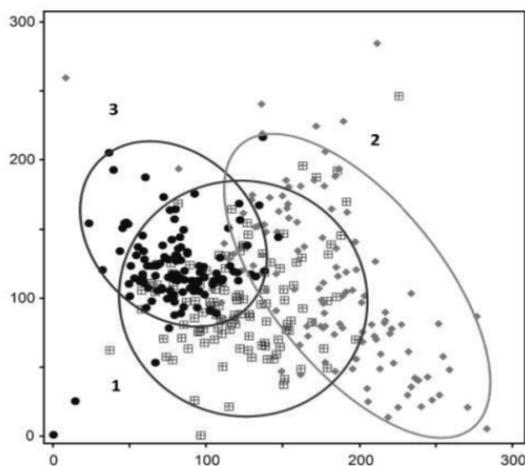
2016 г.



2015 г.



2017 г.



2018 г.

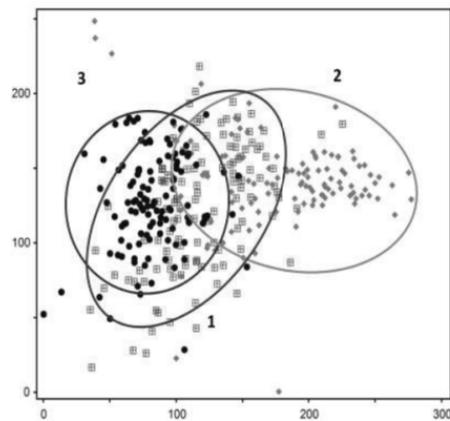


Рис. 1. Ординационные диаграммы травяно-кустарничкового яруса и мохового покрова на трех постоянных пробных площадях в ельнике зеленчуковом в 2014-2018 годах.

Площадки вырубki в 2014 году образуют на ординационной плоскости отдельное крупное скопление, не пересекаются со скоплениями ельника с погибшим древостоем ели и нетронутого леса. Растительность вырубki более разнообразна, образует широкую область с большим числом отдельно расположенных участков. На вырубке выражена мозаичность ТКЯ, связанная с гетерогенностью экологических условий и разной степенью нарушенности почвы. Сходные исследования динамики ТКЯ и мохового покрова в лесах Чехии также выявили различия в динамике фитоценозов вырубki и короедника (Jonášová, Prach, 2008).

В ходе развития сообщества вырубki в 2014-2018 году разнообразие микросайтов сохраняется и увеличивается. При этом, частично происходит смена доминирующих видов (место *Impatiens parviflora* занимает *Rubus idaeus* и *Aegopodium podagraria*, место *Stellaria nemorum* - густой подрост берёзы и осины), образующих пятна мозаики, но их разнообразие сохраняется.

Зона локализации площадок контроля на протяжении пяти лет исследования сохраняется стабильной и не размывается. Стабильность положения площадок на ординационной диаграмме свидетельствует об отсутствии динамических процессов в фитоценозе ельника зеленчукового.

В ТКЯ короедника виды сохранили свое доминирование после гибели древостоя ели. Появились новые светолюбивые виды с небольшой встречаемостью. На вырубке сухостоя ели произошли кардинальные изменения ТКЯ, количество видов увеличилось в 2 раза. Доминирование перешло к другим видам. Значительные нарушения напочвенного покрова привели к высокой мозаичности ТКЯ.

Ординация всех описаний площадок методом ДСА выявила близость растительности короедника и ненарушенного ельника. Площадки вырубok удалены от скоплений площадок короедника и контроля. За пять лет после вырубki леса возник другой луговой фитоценоз с выраженной мозаичностью, постепенно переходящий в мелколиственный лес.

Общая динамика развития фитоценоза короедника направлена на восстановление сообщества, близкого к исходному. Большинство происходящих изменений в фитоценозе с сохранённым сухостоем ели носят количественный, а не качественный характер. Естественный ход восстановления сообщества ведет к формированию устойчивого широколиственного леса уже в первые годы после гибели елей. Зарастание вырубki приводит к образованию мозаичного сообщества, значительно отличающегося от исходного.

Литература

Ермаков А.Л., Маслов А.А. Породный состав естественного возобновления в очагах усыхания ели от короеда типографа в Московской области // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1(5). С. 1236–1238.

Малахова Е.Г., Лямцев Н.И. Распространение и структура очагов усыхания еловых лесов Подмосковья в 2010-2012 годах // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2014. Т. 207. С. 193–201.

Маслов А.Д., Комарова, И.А., Котов А.С. Динамика размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010–2013 гг. и прогноз на 2014 г. // Лесохоз. информация. 2014. Т. 1. С. 38–46.

Маслов А.Д., Комарова И.А., Котов А.С. Состояние и динамика очагов размножения короеда-типографа в Центральной России в 2010 и первой половине 2011 г. // Лесохоз. информация. 2011. Т. 1. С. 39–46.

Уланова Н.Г., Маслов А.А., Синичкина Д.С. Лесовосстановление на шестой год после усыхания ели в ельнике-кисличнике // Тр. Звенигор. биол. станции. 2011. Т. 5. С. 152–157.

Jonášová M., Prach K. The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests // Biological conservation. 2008. Vol. 141. P. 1525–1535.

УДК 630*181.62:630*811.4

ВЗАИМОСВЯЗЬ РАЗВИТИЯ КРОНЫ С РАДИАЛЬНЫМ ПРИРОСТОМ РАННЕЙ И ПОЗДНЕЙ ДРЕВЕСИНЫ НА ГЕНЕРАТИВНОМ ЭТАПЕ ОНТОГЕНЕЗА ДУБА ЧЕРЕШЧАТОГО В ЮЖНОЙ ЛЕСОСТЕПИ

Н.Ф. Каплина

*Институт лесоведения РАН, Успенское Московской обл., Россия,
e-mail: kaplina@inbox.ru*

Аннотация: Деревья с раскидистым типом развития кроны (по оригинальной классификации) формируют преимущественно 3 и более ряда сосудов ранней древесины ствола, зонтиковидного типа – 2 ряда, узкокронного типа – 1 ряд. Ширина ранней древесины в нагорной дубраве составляет по типам развития кроны соответственно: более 0,75 мм, 0,4–0,75 мм, менее 0,4 мм.

Ключевые слова: Дуб черешчатый, Развитие кроны, Прирост ранней и поздней древесины ствола, Число рядов сосудов ранней древесины.

THE RELATIONSHIP OF CROWN DEVELOPMENT WITH RADIAL INCREMENT OF EARLY AND LATE WOOD AT THE GENERATIVE STAGE OF ONTOGENESIS OF ENGLISH OAK IN THE SOUTHERN FOREST-STEPPE

N.F. Kaplina

*Institute of Forest Science RAS, Uspenskoe, Moscow region, Russia,
e-mail: kaplina@inbox.ru*

Summary: For the trees with spreading crown development (original classification) – three rows of vessels of early stem wood, for the umbrella-like crown type – two rows, and for the narrow-crowned type – one row is typical. Early wood increment is respectively: more than 0,75 mm, 0,4–0,75 mm, less than 0,4 mm.

Keywords: *Quercus robur*, Crown development, Increment of early and late stem wood, Number of early wood vessel row.

Радиальный прирост ствола зависит от социального статуса и состояния дерева. Развитие кроны отражает жизненность (Злобин, 1989) и долговременное состояние дерева (Каплина, Селочник, 2015). Основное внимание уделяется влиянию на прирост ранней (РД) и поздней (ПД) древесины ствола дуба метеофакторов и дефолиации насекомыми (Рубцов, Уткина, 2008; Nechita, Chiriloaei, 2018). Взаимосвязь величины радиального прироста и его макроанатомической структуры с развитием кроны дуба изучена в гораздо меньшей степени (Вихров, 1954; Савина, Журавлёва, 1978; Рубцов, Уткина, 2008; Helińska-Raczkowska, 1994). Между тем, система сосудов РД взаимосвязана с развитием кроны и обеспечивает последнюю восходящим током воды, минеральных и органических веществ.

Цель работы – выявление и обоснование показателей радиального прироста ствола, позволяющих идентифицировать тип развития кроны дуба черешчатого.

Объект исследования – нагорная искусственная 80-летняя снытево-осоковая дубрава, сформированная дубом поздней фенологической формы на южной границе лесостепной зоны (Теллермановское опытное лесничество ИЛАН РАН).

Методика. Классификация крон дуба по типам развития (Каплина, Селочник, 2009, 2015) используется в объекте исследования с 1985 г. по настоящее время: 1) раскидистый тип (Р-тип, в сомкнутых насаждениях – обычно I и частично II классов роста и развития по Крафту) – с развитой кроной, мощными нижними ветвями, сформированными в период быстрого

роста дерева; 2) зонтиковидный тип (З-тип, обычно III и частично II классов по Крафту) – без нижних крупных ветвей, утраченных в процессе адаптации к неблагоприятным факторам; 3) узкокронный тип (У-тип, обычно IV и V классов по Крафту) – с кроной в основном утратившей первичные ветви, часто с заменившими их неразвитыми вторичными ветвями. Предложенная классификация (в отличие от основанных на социальном статусе) может применяться как в сомкнутых насаждениях, так и для отдельно стоящих деревьев.

В 2013–2014 гг. взяты керны ствола на высоте 1,3 м с юго-восточной стороны. Подготовленные керны сканировали при разрешении 1200 dpi. Ширину прироста РД и ПД измеряли в компьютерной программе GetData Graph Digitizer 2.24 с точностью $\pm 0,02$ мм. Также на изображениях подсчитывали число рядов сосудов РД. Последний ряд учитывался в случае заполнения его сосудами более чем на 20%.

Значимость различий между группами деревьев и периодами роста оценивали с помощью дисперсионного анализа на уровне $\alpha=0,05$.

Результаты и обсуждение. Приросты анализировали с 36-летнего возраста деревьев, когда дуб начинает формировать зрелую древесину (Helińska-Raczkowska, 1994). Сравнивали два временных отрезка: 1968–1995 гг. – относительно благоприятный и 1996–2014 гг. – неблагоприятный. Переход от благоприятного к неблагоприятному периоду был резким из-за ряда засушливых лет, начиная с 1994 г. Он сопровождался как снижением радиальных приростов стволов, так и усыханием ветвей с изменением типа развития кроны у большей части деревьев. В 1-й период дерева Р-типа в основном поддерживали свой статус, а во 2-й период почти половина их перешла в З-тип. Деревья З-типа активно переходили в У-тип как в 1-й период, так и во 2-й период (Каплина, Селочник, 2015).

Исследовали три группы деревьев дуба, различающихся по развитию кроны (по 10 деревьев в каждой): 1) деревья с Р-типом развития кроны как в 1-й, так и во 2-й периоды роста (группа Р-Р); 2) деревья с Р-типом в 1-й период и перешедшие в З-тип – во 2-й период (группа Р-З); 3) деревья с З-типом в 1-й период и с У-типом во 2-й период (группа З-У). Группы значительно различаются по диаметру ствола (по учету в 1976 г. и 2006 г.), а также по диаметру кроны (по учету в 2006 г.).

Известно, что прирост РД (рис. 1, А) зависит от запаса пластических веществ, накопленных в предыдущие годы. Это обеспечивает его стабильность по годам, как более важного для выживания дерева, чем прирост ПД. Прирост ПД (рис. 1, Б) обеспечивается ассимилятами текущего года, что объясняет его высокую изменчивость.

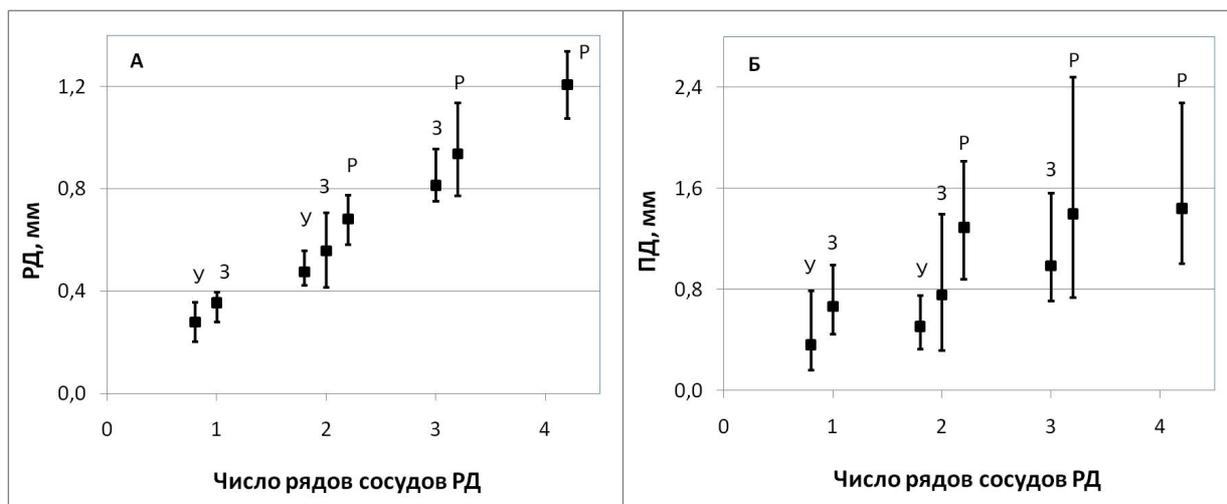


Рис. 1. Радиальный прирост РД (А) и ПД (Б) в зависимости от числа рядов сосудов РД, по типам развития кроны: Р – раскидистый тип, З – зонтиковидный, У – узкокронный. Планками указаны среднеминимальные и среднемаксимальные значения в группах.

Так, коэффициент вариации (*CV*) прироста РД по годам составил 12–13% в благоприятный период и 14–16% в неблагоприятный. *CV* прироста ПД оказался более чем в 2 раза выше – соответственно 30–32% и 32–40% с тенденцией увеличения с ухудшением развития кроны. В неблагоприятный период прирост РД уменьшился в группах Р-Р, Р-З и З-У соответственно в 1,2, 1,4 и 1,4 раза. Прирост ПД в тех же группах уменьшился гораздо больше, соответственно в 1,5, 1,9 и 2,3 раза.

У деревьев Р-типа не менее 60% годовичных слоев содержит 3 ряда и более сосудов РД, З-типа – не менее 68% годовичных слоев содержит 2 ряда сосудов РД, У-типа – 74% годовичных слоев содержит 1 ряд сосудов. Прирост РД значительно возрастает с числом рядов сосудов. При одинаковом числе сосудов прирост РД сходен по величине у деревьев всех типов развития кроны и вместе с тем значительно снижается от деревьев Р-типа развития к У-типу. Таким образом, характерное число рядов сосудов определяет интервалы, в которых изменяется прирост РД у деревьев с различным типом развития кроны: Р-типа – более 0,75 мм, З-типа – 0,4–0,75 мм, У-типа – менее 0,4 мм (Каплина, 2019). Эти результаты согласуются с зависимостью ширины РД в большей степени не от числа сосудов, а от числа их рядов (González-González, Rozas, García-González, 2014). В отдельные годы обычен выход прироста РД за указанные границы с увеличением или уменьшением числа рядов сосудов. Это можно рассматривать, как потенциальную способность дуба адаптироваться к изменению условий роста посредством

развития или сокращения кроны. Сглаживание временного ряда прироста РД 3-летним скользящим средним устраняет указанные экстремумы.

Возрастание прироста ПД с увеличением числа рядов сосудов РД, как и корреляция между приростами РД и ПД, значимы только в неблагоприятный период у средне и слабо развитых деревьев (З-типа и У-типа). Указанные корреляции могут объясняться ограничением водообеспеченности этих деревьев шириной РД. При одинаковом числе рядов сосудов РД значимые различия прироста ПД по типам развития кроны и периодам роста обнаружены только для 2-рядной РД.

Выводы. 1. Число рядов сосудов РД – наиболее простой и объективный признак развития кроны: для деревьев Р-типа развития кроны наиболее характерны 3 ряда сосудов, З-типа – 2 ряда, У-типа – 1 ряд. 2. Для идентификации типа развития кроны в нагорных дубравах можно использовать соответствующие указанному числу рядов сосудов РД интервалы ширины приростов: Р-типа – более 0,75 мм, З-типа – 0,4–0,75 мм, У-типа – менее 0,4 мм при сглаживании 3-летним скользящим средним. 3. Теснота корреляционной связи прироста ранней и поздней древесины повышается с ухудшением развития кроны.

Литература

Вихров В.Е. Строение и физико-механические свойства древесины дуба. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 265 с.

Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Казань: Изд-во КГУ, 1989. 147 с.

Каплина Н.Ф. Влияние развития кроны на радиальный прирост ранней и поздней древесины ствола дуба черешчатого // Вестник Поволжского государственного технологического университета. Серия: Лес. Экология. Природопользование. 2019. № 2(42). С. 17–25.

Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Морфология крон и состояние дуба черешчатого в средневозрастных насаждениях лесостепи // Лесоведение. 2009. № 3. С. 32–42.

Каплина Н.Ф., Селочник Н.Н. Текущее и долговременное состояние дуба черешчатого в трех контрастных типах леса южной лесостепи // Лесоведение. 2015. № 3. С. 191–201.

Рубцов В.В., Уткина И.А. Адаптационные реакции дуба на дефолиацию. М.: Институт лесоведения, 2008. 302 с.

Савина А. В., Журавлёва М.В. Физиологическое обоснование рубок ухода. 3-е изд. М: Лесная пром-ть, 1978. 104 с.

González-González B. D., Rozas V., García-González I. Earlywood vessels of the sub-Mediterranean oak *Quercus pyrenaica* have greater plasticity and

sensitivity than those of the temperate *Q. petraea* at the Atlantic-Mediterranean boundary // *Trees – Structure and Function*. 2014. V. 28. I. 1. P. 237–252.

Helińska-Raczkowska L. Variation of vessel lumen diameter in radial direction as an indication of the juvenile wood growth in oak (*Quercus petraea* Liebl) // *Annals of Forest Science*. 1994. V. 51. P. 283–290.

Nechita C., Chiriloaei F. Interpreting the effect of regional climate fluctuations on *Quercus robur* L. trees under a temperate continental climate (southern Romania) // *Dendrobiology*. 2018. V. 79. P. 77–89.

УДК 581.4

**ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И ДИНАМИКИ РАЗВИТИЯ
НЕКОТОРЫХ ЭЛЕМЕНТОВ ИНВАЗИВНОЙ ФЛОРЫ
ПРИМОРСКОГО КРАЯ**

М.В. Касинцева¹, А.Н. Белов²

Дальневосточный федеральный университет, Россия,

¹e-mail: kasintseva.mv@dvfu.ru, ²e-mail: belov.an@dvfu.ru

Аннотация: В статье рассматриваются особенности развития инвазивной флоры в Приморском крае. Авторы уделяют внимание проблемам, возникающим в результате инвазии сорных видов растений, их воздействия на экологию, сельское хозяйство и экономическое состояние региона в целом. Указаны факторы, способствующие натурализации инвазивных растений. В качестве примера приводятся результаты наблюдений за развитием вида коммелина обыкновенная (*Commelina communis* L.). В работе описано ее влияние на занимаемую территорию, рассматриваются причины и условия появления вида и размножения, проводится сравнение с другими видами сорных растений. Основной фокус сделан на подробном изучении морфологии семян растения (их качества, способности к прорастанию и хранению), а также на особенностях прорастания побегов и формирования неоднородной по строению популяции.

Ключевые слова: Инвазия, Природные изменения, Чужеродные виды, Заносные виды, Натурализованные виды.

FEATURES OF ECOLOGY AND DYNAMICS OF THE DEVELOPMENT OF THE PRIMORSKIY REGION'S INVASIVE FLORA

M.V. Kasintseva¹, A.N. Belov²

Far Eastern Federal University, Russia,

¹e-mail: kasintseva.mv@dyfu.ru, ²e-mail: belov.an@dyfu.ru

Summary: The article discusses the main features of the development of invasive flora in the Primorsky Territory. The authors pay attention to the main problems that arise because of the spread of weed plant species in nature, ecology, agriculture and the economic condition of the region as a whole. Factors contributing to the naturalization of invasive plants in the ecosystem are also indicated. To illustrate the study, the results of observations of the development of *Commelina communis* L. are presented. The work describes its influence on the occupied territory, considers the causes and conditions of its appearance and reproduction, and compares it with other types of weeds. The focus is on a detailed study of the morphology of plant seeds (their quality, ability to germinate and store), as well as on the characteristics of shoot germination and the formation of a heterogeneous population structure.

Keywords: Invasion, Natural change, Alien species, introduced plant species, Naturalized species.

Внедрение (инвазия) агрессивных чужеродных видов является в настоящее время значительной частью глобальных природных изменений и часто ведет к существенным потерям биологического разнообразия и экономической значимости экосистем. Иногда это внедрение может наносить значительный экономический ущерб и даже представлять опасность для здоровья людей. Число крупных экологических катастроф, вызванных инвазиями, постоянно растет. Достаточно назвать лишь несколько примеров: амброзия, мелколепестник, борщевик Сосновского. Пока еще не существует универсальных способов остановить агрессивные виды.

Многочисленные чужеродные виды, большинство из которых занесены всего лишь 200 лет назад, успешно обосновались на новой родине и сформировали широкие ареалы. Ученые предполагают, что уже в ближайшем будущем произойдет еще более драматическое увеличение биологических инвазий (Sala et al., 2000; Hulme, 2007, 2011). Глобальное потепление, повышение концентрации атмосферного углекислого газа и понижение содержания азота существенно изменяют природные условия и

увеличивают фрагментарность местообитаний, что облегчает дальнейшие инвазии.

Экономический ущерб от биологических инвазий колоссален. Наиболее заметен ущерб, который причиняют чужеродные сорняки сельскому хозяйству, лесоводству и водным ресурсам. Имеются данные, что урожай сои снижается на 83%, если на 1 м² произрастает 150 особей мелколепестника канадского. Серьезное засорение полей мелколепестником уменьшает урожай сахарной свеклы на 64%. При уборке урожая зрелые стебли мелколепестника забивают механические комбайны, даже при низкой (1 растение/м²) плотности популяции.

Воздействие каждого заносного вида трудно предсказуемо ввиду множества связанных с ним параметров. Чужеродные виды конкурируют с аборигенными видами, упрощают структуру фитоценозов, выполняют роль новых растений-хозяев для различных паразитов и возбудителей заболеваний, гибридизируют с аборигенными видами, вытесняют аборигенные виды из естественных фитоценозов.

Факторы, способствующие натурализации, связаны с адаптивными стратегиями вида, к которым относятся морфологические и биологические особенности растения. Кроме того, на способность к колонизации влияет естественный ареал вида. Как правило, если ареал рода охватывает оба полушария, то его виды имеют большую способность к колонизации, чем представители рода с ограниченным распространением.

При изучении натурализовавшихся растений Новой Зеландии были сформулированы (Esler, 1988) параметры «идеального сорняка», которые включают: экологическую многосторонность, быстрое созревание, плодовитость, эффективность диссеминации, вегетативное размножение и конкурентоспособность.

Одним из элементов инвазивной флоры Приморского края можно считать Коммелину обыкновенную (*Commelina communis* L.). Растение известно также под названиями *синеглазка* или *лазорник*. Согласно В.Л.Некрасовой (1932), *C. communis* по своему географическому распространению принадлежит к восточноазиатскому ареалу рода, но в качестве заносного растения может встречаться в южных районах умеренно-теплой зоны. Это обычное растение лугов, полей, огородов и различных сельскохозяйственных плантаций Приморского края (Касинцева, 2014). Внедрение коммелины во флору Приморского края произошло довольно давно, поэтому в некоторых литературных источниках этот вид относят к природным компонентам юга Дальнего Востока. Коммелина часто образует сплошные заросли на полях, заполняя не только культуры, но и создавая

конкуренцию другим сорнякам. Давление, оказываемое на аборигенные растения, подтверждает инвазивный характер коммелины.

Морфологические и биологические особенности этого вида являются чертами «идеального сорняка». Изучение морфологии семян *коммелины* показало, что для этого вида характерна гетерогенность семян, сформированных на одной особи, или гетероспермия. В ее коробочках, размеры и форма которых постоянны, формируется два типа семян: трехгранные, на вершине тупо суженные (рис. 1, а) и овальные, слегка приплюснутые, симметрично суженные (рис. 1, б).

Разнокачественность семян часто оборачивается разным временем и энергией прорастания, что гарантирует гетерогенность, а через нее – и дифференциальную выживаемость проростков, их когорт, это нередко сказывается на темпах морфогенеза. Таким образом, наличие морфологически различных семян способствует устойчивости популяции в целом.

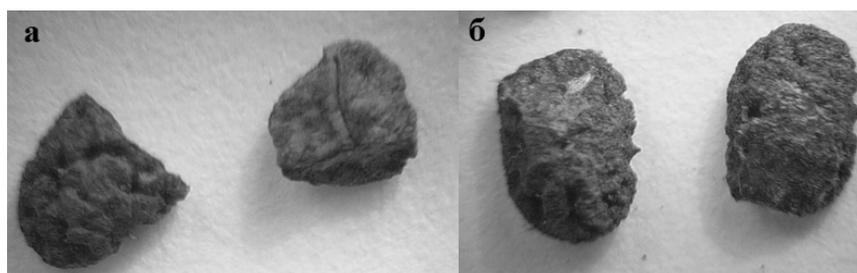


Рис. 1. Гетероспермия коммелины обыкновенной.

Основу резервной и активной части семенного фонда популяций коммелины, несомненно, составляют трехгранные семена, численность их, может варьировать от 77% до 86%. Около 30% трехгранных семян способны в первый же год давать всходы, остальная часть переходит в покоящееся состояние, формируя семенной банк.

Свежеосыпавшиеся овальные семена, доля которых составляет около 20% всего семенного фонда, в силу физиологических причин, не образуют всходов и сразу же пополняют покоящуюся часть семенного фонда. Дозревая и накапливаясь в почве, они, вероятно, служат тем стратегическим запасом, который будет использован популяцией в случае крайней необходимости. Морфологическая и физиологическая разнородность семян характерна вообще для многих сорно-полевых растений, в качестве стратегии выживания.

Еще одним «стратегическим решением» коммелины является поливариантность развития побегов. Оно способствует формированию

морфологической неоднородности популяции, что в конечном итоге, является основой ее устойчивости.

В результате сравнительно–морфологического анализа были выявлены прямостоячая и раскидистая формы развития надземных побегов *C. communis*.

Около 35% особей популяции к моменту цветения имеют четко выраженный главный побег с ортотропным ростом, 5–6 побегов II порядка уступают размерам главной оси, возникает прямостоячая форма растения, в которой хорошо видна соподчиненность побегов.

У 65% особей коммелины наблюдается раскидистая форма побеговой структуры, для которой характерны развитые, распростертые побеги, ветвящиеся до III–IV порядков. Ветвление главного побега происходит снизу-вверх во всех узлах, находящихся на уровне почвы. В результате интенсивного развития, побеги разных порядков часто обгоняют в росте главную ось или достигают ее размеров. Образуется структура, где не прослеживается доминирование основной оси. Возникшая побеговая система неустойчива, нижние междоузлия главного и боковых побегов полегают, образуются плагиотропная форма растения.

Описанные жизненные стратегии коммелины обыкновенной, дают возможность процветать популяциям на занятых территориях и осваивать новые, проявляя агрессивность.

Еще одним примером биологической инвазии может служить распространение в Приморском крае амброзии полыннолистной (*Ambrosia artemisiifolia* L.). В 70-е годы XX века отмечались лишь отдельные экземпляры, но уже к 80-м годам она широко расселилась по берегам рек и на рудеральных местообитаниях, а еще через 10 лет этот вид был на пике популяционной волны, сельскохозяйственная уборочная техника приобретала ярко желтый цвет от обилия пыльцы амброзии.

Литература

Касинцева М.В. Стадии распускания цветка коммелины обыкновенной (*Commelina communis* L.) // Труды IX Межд. конф. по экологической морфологии растений, посв. памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых / Под общ. ред. В.П. Викторова. М.: МПГУ, 2014. С. 228–230.

Некрасова В.Л. *Commelina communis* L., ее географическое распространение и использование // Изв. Ботан. сада АН СССР. 1932. Т. 30. №5–6. С. 659–668.

Цвелев Н.Н. Семейство Коммелиновые // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1996. С. 339–342.

Esler A.E. The naturalisation of plants in urban Auckland, New Zealand. The nature of the naturalised species // N. Z. J. B. 1988. 26(3). P. 345–385.

Hulme P.E. Biological Invasions in Europe: Drivers, Pressures, States, Impacts and Responses // Issues in Environmental Science and Technology. Biodiversity under Threat (Eds R. Hester, R.M. Harrison). Royal Society of Chemistry, Cambridge. 2007. № 25. P. 56–80.

Hulme P.E. Biosecurity: the changing face of invasion biology // Fifty Years of Invasion Ecology – The Legacy of Charles Elton. 2011. P. 301–314.

Sala O.E., Chapin III F.S., Armesto J.J. et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // Science. 2000. № 287. P. 1770–1774.

УДК 581.522

СТАНОВЛЕНИЕ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ КУСТАРНИКА У *JASMINUM FRUTICANS* L.

Е.И. Киричок

Центр «На Донской» ГБПОУ «Воробьевы горы», г. Москва, Россия,
e-mail: kirichok@mail.ru

Аннотация: Описан процесс становления жизненной формы кустарника у *Jasminum fruticans*, отмечено сходство морфогенеза с *Vaccinium myrtillus* и *Andromeda polifolia*.

Ключевые слова: *Jasminum fruticans*, жизненная форма, кустарник.

FORMATION OF SHRUB LIFE FORM IN *JASMINUM FRUTICANS* L.

E.I. Kirichok

State Budgetary Professional Educational Institution of Moscow “Vorobyovy Gory”, Centre “Na Donskoy”, Moscow, Russia, e-mail: kirichok@mail.ru

Summary: The process of formation of the shrub life form in *Jasminum fruticans* is described, the similarity of morphogenesis with *Vaccinium myrtillus* and *Andromeda polifolia* is noted.

Keywords: *Jasminum fruticans*, life form, shrub.

Jasminum fruticans L. (жасмин кустарниковый) – кустарник семейства *Oleaceae* с европейско-средиземноморско-переднеазиатским ареалом (Крайнюк, 2012). По отечественным данным достигает 1,5 м в высоту, а по зарубежным – 2-3 м (Флора..., 1952; Grey-Wilson, Blamey, 1993); может быть как вечнозеленым, в южных частях ареала, так листопадным – в северной части, где отмечается холодная зима (Dadpour et al., 2011). *J. fruticans* растет

плотными куртинами в ксерофитных хвойных и дубовых лесах, в составе шибляка на известковых почвах до высоты 1650 метров над уровнем моря; пионер заселения осыпей, нарушенных и эродированных склонов (Красная..., 2009). Биология *J. fruticans* малоизучена. Среди публикаций можно найти описание формирования соцветий и цветков (Dadroug, Naghiloo, Neucharan, 2011), описание явления гетеростилии в связи с биологией опыления (Guitian et al., 1998), упоминается факт обычного для этого вида вегетативного размножения наряду с генеративным (Мазуренко, Хохряков, 1977; Guitian et al., 1998). Также в публикациях рассматриваются вопросы проращивания семян и их всхожести при разных способах обработки (Olmez, Gokturk, Temel, 2007), ритмы сезонного развития в условиях Юго-Восточного Крыма (Лялин, 2009) и особенности формирования системы побегов у взрослых растений (Мазуренко, Хохряков, 1977). Онтогенез и морфогенез жасмина кустарникового описан не был, поэтому цель данной работы – изучение становления жизненной формы кустарника у *J. fruticans*.

Сбор материала проводился на Черноморском побережье Кавказа в Анапском и Новороссийском районах, а также на южном берегу Крыма на территории заповедника «Мыс Мартьян». Наблюдения за проращением семян, собранных в окрестностях Кабардинки, и развитием кустарника на ранних этапах онтогенеза проводились в лабораторных условиях. При описании побегов использованы классификации побегов И.Г. Серебрякова (1962) и М.Т. Мазуренко и А.Т. Хохрякова (1977).

Результаты. Проращение надземное. Корневая система проростков стержневая, система главного корня. Семядоли супротивные, обратнойцевидные, почти округлые, цельнокрайние, стебель ортотропный. Первые настоящие листья расположены супротивно, листорасположение следующих листьев – очередное. Уже у проростков в первые месяцы жизни в пазухах семядолей и первых настоящих листьев закладываются пазушные почки. На второй год семядоли усыхают, у растений нормальной жизненности главный побег продолжает нарастать моноподиально, а из почек первого семядольного узла возникают боковые побеги. Так может возникнуть 1-2 боковых побега, которые интенсивно развиваются и быстро достигают размеров главного побега. Растение в такой ситуации становится многоосным (Рис. 1).

У угнетенных особей верхушечная почка главного побега на второй год обычно отмирает и происходит перевершинивание, при котором главный побег сменяется на пазушный (побег замещения), а моноподиальное нарастание сменяется на симподиальное. Процесс перевершинивания

происходит регулярно, как правило, ежегодно, формируется симподий. В таком состоянии растение может существовать несколько лет, затем возможны варианты: 1. растение отмирает; 2. симподий начинает ветвиться (образуются боковые побеги из боковых (пазушных) почек, которые закладываются в пазухах листьев по одной в предшествующий год); 3. в базальной части симподия из спящих почек образуются побеги формирования (ПФ), а основная часть симподия отмирает, сохраняется лишь его базальная часть. В последнем случае ПФ живут 1-3 года и сменяются следующими. Поэтому на ранних этапах онтогенеза *J. fruticans* может выглядеть как условно одноосное растение (в виде симподия) или стать многоосным.

Уже в первые годы жизни *J. fruticans* гипокотиль изгибается, позднее он погружается в подстилку, а затем и в почву. Погруженная часть побега постепенно утолщается, на ней образуются придаточные почки. Из придаточных почек развиваются новые ПФ.

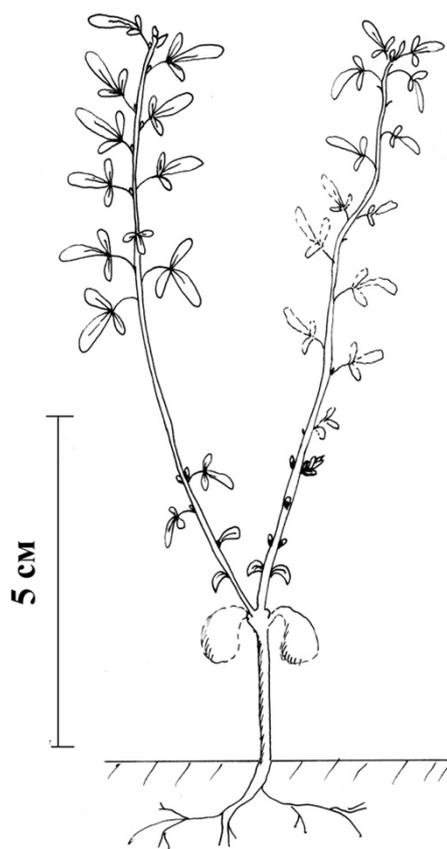


Рис. 1. Молодая особь *J. fruticans* с усохшими семядолями и сформировавшимся пазушным побегом из пазушной почки семядольного узла. Обозначения: ГП – главный побег, ПП – пазушный (боковой) побег.
(Рисунок Н.Т. Кожедуб (Дарбинян)).

Обычно у молодых кустарников 1-2 оси являются ведущими – они более крупные, затем у генеративных особей такая особенность исчезает и значительная часть осей (ПФ) у них представлена генеративными побегами. ПФ живут от 2-3 лет у молодых растений до 11 лет у зрелых. Оси старше 11 лет во время работы обнаружены не были. Такого возраста побеги могут достигать только у взрослых генеративных растений в благоприятных условиях. Максимальный порядок ветвления осей – 10, поскольку ветвление начинается на второй год жизни побега.

У растений, которые можно отнести к виргинильным и молодым генеративным стадиям онтогенеза, можно наблюдать, как из придаточных почек погруженной в почву базальной части главного побега формируются не только надземные побеги, но длинные подземные – гипогеогенные корневища – многолетние ксилоризомы. Уже в первый год образования они растут в стороны от ксилоподия на расстояние от 20 см до 1 м, загибаются кверху и образуют активно растущий надземный побег. Такие побеги в дальнейшем формируют парциальные кусты или отмирают. Ксилоризомы ветвятся, утолщаются, покрываются перидермой и ритидомом, на них образуются придаточные корни. При повреждении ксилоризома происходит отделение его от материнского растения, но побеги (сами ксилоризомы и надземные побеги, которые формируются на ксилоризомах) не отмирают, поскольку имеют собственные придаточные корни. Отделившиеся части растения обычно продолжают развиваться самостоятельно как отдельные особи.

С появлением ксилоризомов *J. fruticans* становится вегетативно подвижным кустарником. Благодаря тому, что ксилоризомы сильно удлиняются и способны ветвиться, кустарник занимает довольно большое пространство – образованная им куртина может охватывать несколько кв. метров. Часто на одной территории развиваются несколько особей (генет), они занимают значительную площадь и удерживают занятый участок в течение длительного времени.

В целом, становление жизненной формы кустарника у *J. fruticans* происходит подобно тому, как это было описано И.Г. Серебряковым (1962) у *Vaccinium myrtillus* и *Andromeda polifolia*.

Литература

Крайнюк Е.С. Аннотированный список высших сосудистых растений Природного заповедника «Мыс Мартьян» // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». 2012. Вып. 3. С. 83–105.

Красная книга Республики Дагестан. Махачкала, 2009. 552 с.

Лялин Г.С. Биоморфологические особенности и ритм сезонного развития растений шибляковых сообществ юго-восточного Крыма. Чебоксары: Чуваш. гос. пед. ун-т, 2009. 229 с.

Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Наука, 1962. 391 с.

Флора СССР / Гл. ред. В.Л. Комаров. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т.18. 802 с.

Dadpou MR, Naghiloo S., Neycharan S. F. Inflorescence and floral ontogeny in *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // Australian Journal of Botany. 2011. Vol. 59. P. 498–506.

Grey-Wilson Ch., Blamey M. Mediterranean Wild Flowers. London: Harper Collins, 1993. 560 p.

Gutián J., Gutián P., Medrano M. Floral biology of the distylous Mediteranean shrub *Jasminum fruticans* (Oleaceae) // Nordic Journal of Botany. 1998. Vol. 18. P. 195–201.

Olmez Z., Gokturk A., Temel F. Effects of some pretreatments on seed germination of nine different droughttolerant shrubs // Seed Science and Technology. 2007. Vol. 35. P. 75–87.

УДК 581.144.2

ИЗУЧЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ И СТЕБЛЕЙ *VISCUM ALBUM* L. МЕТОДОМ ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

О.А. Киселева¹, И. В. Зубарев², Л.П. Трофимова²

¹Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия,
e-mail: kiselevaolga@inbox.ru

²Уральский федеральный университет, г. Екатеринбург, Россия,
e-mail: ilyamitozubarev@gmail.com, wosabi_1995@mail.ru

Аннотация: Проведено анатомическое исследование побегов омелы белой (*Viscum album* L.) методом сканирующей электронной микроскопии. Выявлены признаки, способствующие диагностике сырья Visci Albi Cormi. Установлены анатомические черты сходства вегетативных органов омелы белой с другими гемипаразитическими растениями.

Ключевые слова: омела белая, анатомия вегетативных органов, электронная микроскопия.

ANATOMICAL STUDY OF LEAVES AND STEMS FROM *VISCUM ALBUM* L. BY ELECTRON MICROSCOPY

O.A. Kiseleva¹, I.V. Zubarev², L.P. Trofimova²

¹Russian Academy of Sciences, Ural Branch: Institute Botanic Garden,
Ekaterinburg, Russia, e-mail: kiselevaolga@inbox.ru

²Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia,
e-mail: ilyamitozubarev@gmail.com, wosabi_1995@mail.ru

Summary: Anatomical study of white mistletoe shoots (*Viscum album* L.) by scanning electron microscopy was carried out. The signs contributing to the diagnosis of raw materials Visci Albi Cormi are revealed. Anatomical features of vegetative organs and similarity of mistletoe with other hemiparasitic plants are established.

Keywords: White mistletoe, anatomical study of vegetative organs, electron microscopy.

Изучение анатомии паразитических растений, которые используются в медицине актуально с позиции экологической анатомии растений и диагностики их лекарственного сырья. Омела белая (*Viscum album* L.) многолетний зеленый гемипаразитический кустарник семейства Santalaceae (The Plant List, 2013), который паразитирует на лиственных деревьях (тополя, клены, липы, березы, вязы, груши, яблони, дубы), реже на хвойных (сосны), принося иногда значительный вред, в особенности плодовым деревьям (Добрыня, 2013). Омела белая широко распространена в европейской части России, в Крыму и на Кавказе (Бобров, 1936). Вид имеет лекарственное значение, так как является источником БАВ (флавоноиды и фенилпропаноиды) и считается перспективным источником гепатопротекторных, антиоксидантных, иммуномодулирующих, адаптогенных, антидепрессантных, анксиолитических и ноотропных лекарственных средств (Куркин, 2010).

Цель работы – изучение анатомических особенностей сырья побегов омелы (*Visci Albi Cormi*) методом сканирующей электронной микроскопии. Материалом исследования послужило сырье – побеги омелы белой, собранное в Республике Дагестан (г. Махачкала 07.07.2018). Материал для электронной микроскопии был первоначально фиксирован в смеси спирт–глицерин (1:1), а в дальнейшем фиксировался в 2% параформальдегиде и 2,5% глутаральдегиде на какодилатном буфере (по Карновскому) с 5% сахарозой, затем фиксировали в 2% тетраоксиде осмия. Материал был обезвожен в спирте и ацетоне и высушен в сушильном шкафу в критической точке K850 (Quorum

Technologies). На поверхность образцов с помощью Q150T и устройства для напыления металла (Quorum Technologies) напыляли золото слоем 15 нм. Сетки изучали в сканирующем электронном микроскопе AURIGA FIB-SEM workstation («Carl Zeiss & MT», Германия) с STEM детектором в диапазоне увеличения 50-50000.

Анатомический анализ сырья омелы белой позволил диагностировать и получить изображения ряда ключевых признаков строения листа. Лист с двух сторон покрыт однослойным эпидермисом с кутикулой. Тип устьичного аппарата – аномоцитный. Длина замыкающих клеток 70 ± 2 мкм, ширина устьиц около 40 ± 1 мкм. Под первичной покровной тканью располагается мезофилл, клетки округлой и овальной формы. В клетках мезофилла листа обнаруживаются кристаллы и друзы оксалата кальция. Листовая пластинка пронизана сосудистыми пучками. Пучки открытого типа, состоящие из флоэмы, камбия и ксилемы. Склеренхима в проводящем пучке развита полярно - со стороны ксилемы и со стороны флоэмы.

Полученные нами данные согласуются с более ранними описаниями строения листьев родственных омел: дорзовентральный лист, аномоцитное строение, однослойный эпидермис с толстой кутикулой, кристаллы и друзы оксалата кальция в мезофилле листа, склеренхима имеет вид «пучковых колпачков» (развита в проводящем пучке со стороны ксилемы и флоэмы) (Щекина, 2011).

Побег омелы белой в поперечном разрезе имеет округлую форму. Полости внутри нет, она заполнена паренхимой сердцевин. На поверхности однослойной эпидермы имеется толстая кутикула (9 ± 2 мкм). Под ней залегает ассимиляционная ткань – хлоренхима. Проводящие ткани центрального цилиндра представлены в виде отдельных близко прилегающих друг к другу проводящих пучков, расположенных по кругу на одном уровне. Пучки открытого типа, состоят из флоэмы, камбия и ксилемы. Каждый пучок имеет 2 островка клеток склеренхимной обкладки, которые занимают полярное положение. Между проводящими пучками проходят узкие сердцевинные лучи.

Изучение строения побегов с позиции экологической анатомии с использованием типологического метода (Серебряков, 1964; Серебрякова, 1977; Терехин, 1977), который доказал свою результативность в отношении изучения анатомии других видов паразитических растений (Киселева, 2013), позволило построить структурную модель строения побега *Viscum album* (рис. 1).

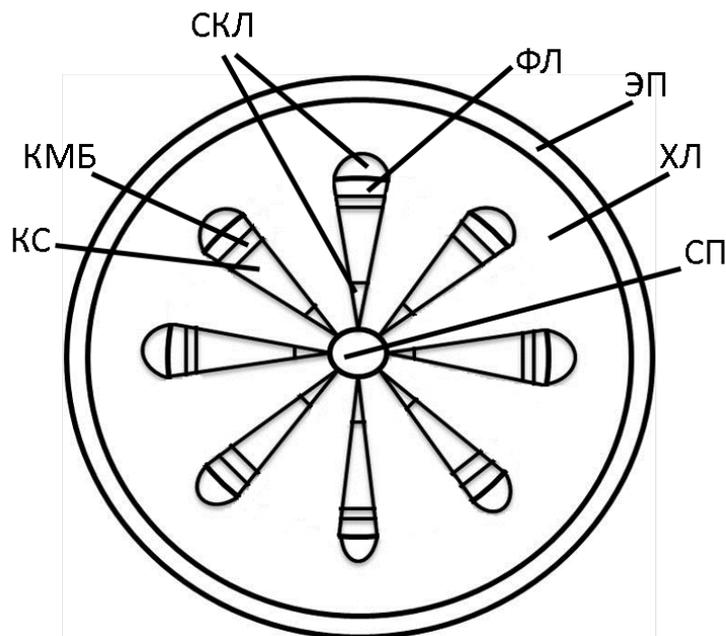


Рис. 1. Обобщенная схема строения побега *Viscum album*: ЭП – эпидерма (с толстой кутикулой); СКЛ – склеренхима; ХЛ – хлоренхима; ФЛ – флоэма; КМБ – камбий; КС – ксилема; СП – сердцевинная паренхима.

Согласно полученным данным, у гемипаразита *Viscum album* на уровне вегетативной сферы проявляются модусы: амплификация ксилемы, редукция флоэмы и оккупация за счет одревеснения. Эти модусы проявляются и у других гемипаразитических представителей семейства Santalaceae, а также у однолетних гемипаразитов семейства Orobanchaceae (Киселева, 2013; Kiseleva, 2018). Данный факт служит дополнительным аргументом в пользу конвергенции эволюционных морфогенетических преобразований вегетативной сферы у паразитических растений из разных филогенетических ветвей.

Литература

Добрыня Ю.М. Исследование географического распространения, анатомического строения и зольных элементов омелы белой (*Viscum album* L.) на территории города Ставрополя // Концепт. 2013. Т. 3. С. 1361–1365.

Киселева О.А. Вопросы использования паразитических растений в современной медицине // Теоретическое и прикладные аспекты современной науки. 2015. № 9-3. С. 36–39.

Киселева О.А. Гемипаразитические растения семейства Scrophulariaceae Juss: специализация вегетативных органов в связи с паразитизмом: дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2013. 140 с.

Куркин В.А. Флавоноиды и фенилпропаноиды лекарственных растений в современной фармации и медицине // Медико-социальная экология

личности: состояние и перспективы: Материалы VII международной конференции / Редкол.: В.А. Прокашева (отв. ред.). В 2 Ч. Ч. 2. Минск, 2010. С. 149–151.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.

Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, Вып. 5. С. 112–128.

Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 220 с.

Щекина В.В. Эколого – анатомические адаптации в строении листа омелы окрашенной *Viscum coloratum* (Ком.) Nakai // Дальневосточный аграрный вестник. 2011. № 3 (19). С. 36–40.

Kiseleva O.A. Anatomical structure of leaves, stems and roots of hemiparasitic plants *Thesium ebracteatum* Hayne (Santalaceae R. Br.) from the Urals // Prospects of Development and Challenges of Modern Botany IV(VI)All-Russia Scientific-Practical Conference: BIO Web Conf. 2018. Vol. 11.

The Plant List (2013). Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1 January). URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 28.02.2018)

УДК 581.41

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ЛУГОВЫХ ТРАВ

**И.А. Коновалова, М.С. Благодатских, Ю.В. Маслова, Е.А. Минина,
В.С. Мухарова, Д.Л. Семенова**

*Вятский государственный университет, г. Киров, Россия,
e-mail: S-dulcamara@yandex.ru*

Аннотация: рассмотрена структурная организация и особенности развития побеговых систем отдельных видов малолетних (*Campanula patula*, *Leucanthemum vulgare*) и многолетних (*Centaurea scabiosa*, *Geranium pratense*, *Lychnis flos-cuculi*) луговых трав с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования.

Ключевые слова: *Campanula patula* L., *Centaurea scabiosa* L., *Geranium pratense* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lychnis flos-cuculi* L., структурная организация, побегообразование, симподиальная полурозеточная модель побегообразования, морфогенез побега, модульная организация, структурно-функциональная зональность.

SHOOT FORMATION SOME MEADOW GRASSES

I.A. Konovalova, M.S. Blagodatskikh, Yu.V. Maslova, Ye.A. Minina,
V.S. Mukharova, D.L. Semenova

Vyatka State University, Kirov, Russia, e-mail: S-dulcamara@yandex.ru

Summary: The structural organization and developmental features of the shoot systems of individual species of short-lived plants (*Campanula patula*, *Leucanthemum vulgare*) and perennial (*Centaurea scabiosa*, *Geranium pratense*, *Lychnis flos cuculi*) meadow grasses with a sympodial semi-rosette shoot formation model are considered.

Keywords: *Campanula patula* L., *Centaurea scabiosa* L., *Geranium pratense* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lychnis flos-cuculi* L., structural organization, shoot formation, sympodial semi-rosette shoot formation model, shoot morphogenesis, modular organization, structural and functional zoning.

Современная организация биоморф семенных растений – результат их борьбы за пространство на протяжении длительного исторического периода. Высокая степень межвидовой и внутривидовой конкуренции прослеживается в структуре многих фитоценозов, в том числе луговых. Растения этих сообществ обладают разными стратегиями жизни: одни закрепляются и многократно осваивают занятое пространство (*Centaurea jacea* L., *Trifolium pratense* L., *Pimpinella saxifrage* L., *Medicago lupulina* L. и др.), другие обладают вегетативной подвижностью и способны ежегодно осваивать новые территории (*Trifolium repens* L., *Bromus inermis* Leys., *Potentilla anserina* L., *Glechoma hederacea* L. и др.). При всем разнообразии жизненных форм у отдельных видов луговых трав есть общие черты. Многим свойственно образование с конца лета укороченных побегов, зимующих с зелеными листьями. Побеговые системы таких растений развиваются по симподиальной полурозеточной модели побегообразования.

Цель исследования – изучить структурную организацию и особенности развития некоторых видов луговых трав с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования для выявления общих особенностей их биологии. За вегетационный сезон 2019 г. изучено пять видов растений пойменного луга правого берега р. Вятка: колокольчик раскидистый (*Campanula patula* L.), василек шероховатый (*Centaurea scabiosa* L.), герань луговая (*Geranium pratense* L.), нивяник обыкновенный (*Leucanthemum vulgare* Lam.) и кукушкин цвет обыкновенный (*Lychnis flos-cuculi* L.).

За основу исследования принят разработанный И.Г. Серебряковым (1954) на базе сравнительно-морфологического метода способ описания

конкретных структур; использованы представления о модульной организации растений Н.П. Савиных (2002). Структурно-функциональные зоны побегов определены согласно представлениям W. Troll (1964) с последующими дополнениями (Борисова, Попова, 1990). Модель побегообразования описана по Т.И. Серебряковой (1981).

C. patula – мало- или двулетнее монокарпическое травянистое растение со стержневой корневой системой и монокарпическим поли- или дициклическим полурозеточным побегом (Симонова и др., 2001). Развитие особи начинается с семени (рис. 1а). Весной первого года формируется розеточный побег; фаза вегетативного ассимилирующего побега длится 1 год (рис. 1б). В эту фазу *C. patula* проходит 4 онтогенетических состояния: от проростка до виргинильного растения. Молодые особи зимуют с розеткой зеленых листьев (рис. 1в). На втором году жизни они зацветают (фаза бутонизации, цветения и плодоношения длится до 6 месяцев): из почки образуется один цветоносный побег или система из главного и нескольких побегов второго порядка, развивающихся в пазухах розеточных листьев (рис. 1г). При неблагоприятных условиях *C. patula* в стадии розетки существует несколько лет, затем зацветает. В этом случае развивается полициклический полурозеточный побег. Во время цветения розеточные листья отмирают. После созревания семян особи гибнут, фаза вторичной деятельности отсутствует. Таким образом, у *C. patula* в течение трех фаз морфогенеза развивается ди- или полициклический полурозеточный побег.

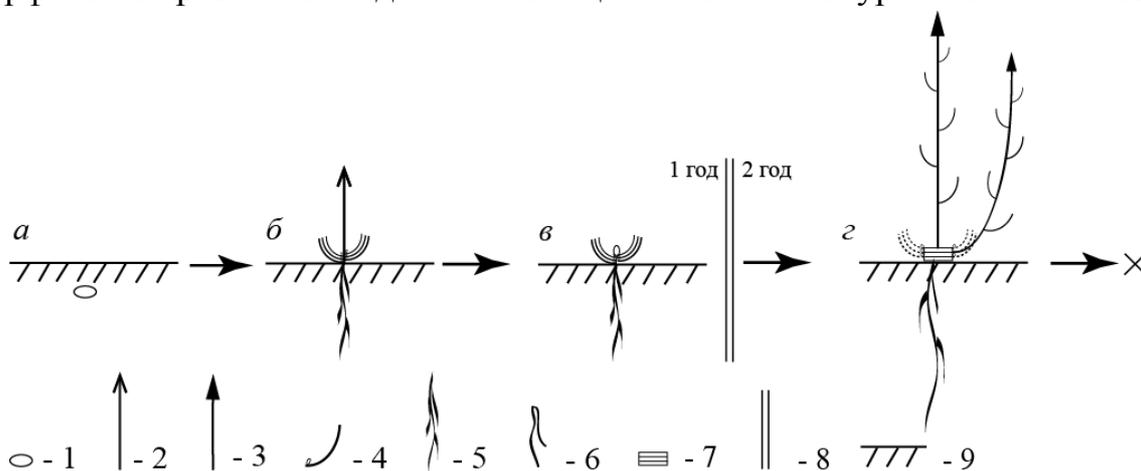


Рис. 1. Побегообразование *Campanula patula*: 1 – семя, 2 – побег текущего года, 3 – цветущий побег текущего года, 4 – лист с почкой, 5 – стержневая корневая система, 6 – стеблеродные придаточные корни, 7 – резид, 8 – граница вегетационных сезонов, 9 – уровень почвы. Пунктирной линией отмечены отмершие органы растений.

C. scabiosa и *L. flos-cuculi* – многолетние поликарпические стержнекорневые / каудексовые травянистые растения с системой симподиально нарастающих дициклических полурозеточных монокарпических побегов. Развитие этих растений на первых этапах онтогенеза напоминает побегообразование *C. patula*: из семени формируется вегетативный розеточный побег, который на третий (пятый–шестой) год переходит к цветению. В результате развивается исходный полициклический полурозеточный монокарпический побег (рис. 2а).

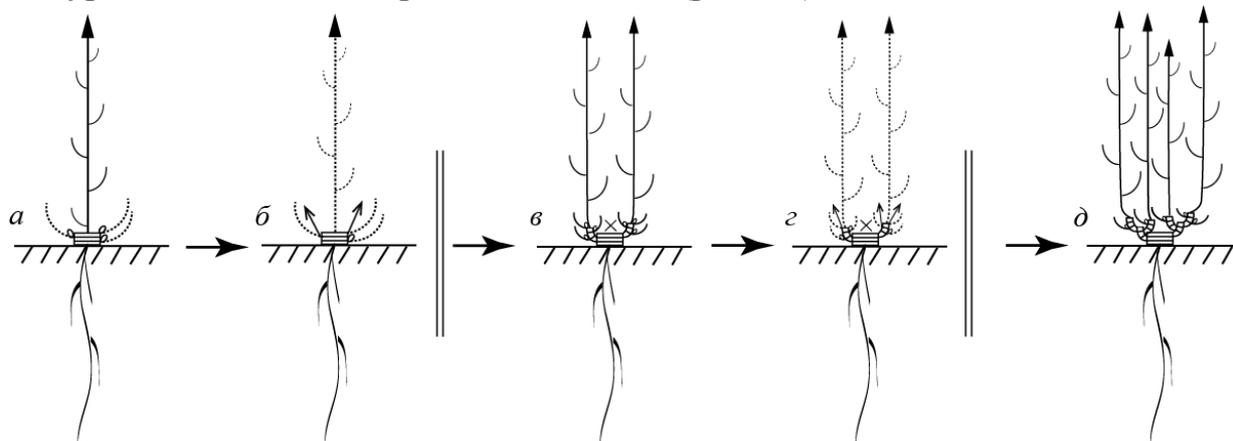


Рис. 2. Побегообразование *Centaurea scabiosa* и *Lychnis flos-cuculi*.
Условные обозначение те же, что на рис. 1.

В конце вегетационного сезона большая его часть отмирает, сохраняется базальный участок с короткими междоузлиями и образовавшимся с конца лета из почек возобновления вегетативными розеточными побегами (рис. 2б). Весной следующего года они зацветают, развиваются дициклические монокарпические полурозеточные побеги (рис. 2в). В их морфогенезе, в отличие от *C. patula*, присутствует фаза вторичной деятельности: в конце каждого вегетационного сезона базальные участки побегов текущего года сохраняются в составе многолетней надземной части побеговой системы. Так формируется многоглавый компактный каудекс из резидов симподиально нарастающих полурозеточных побегов (рис. 2д). В средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии у растений происходит морфологическая дезинтеграция: каудекс разрушается с образованием партикул. Омоложения дочерних особей не происходит.

L. vulgare и *G. pratense* – мало- / многолетние поликарпические короткокорневищно-кистекокорневые травянистые растения с системой симподиально нарастающих дициклических полурозеточных монокарпических побегов. Они начинают свое развитие как стержнекорневые, но уже в виргинильном (*G. pratense*) или имматурном (*L. vulgare*) онтогенетических состояниях их корневая система становится

кистекарневой. В год цветения развивается поли- или дициклический полурозеточный монокарпический побег (рис. 3а). Из одной-двух верхних почек возобновления, заложенных в пазухах розеточных листьев, к осени развиваются вегетативные розеточные побеги замещения (рис. 3б, в). Из базальных участков этих побегов в дальнейшем формируются симподии из резидов (эпигеогенные с короткими междуузлиями корневища) (рис. 3д). В средневозрастном генеративном онтогенетическом состоянии у растений происходит морфологическая дезинтеграция.

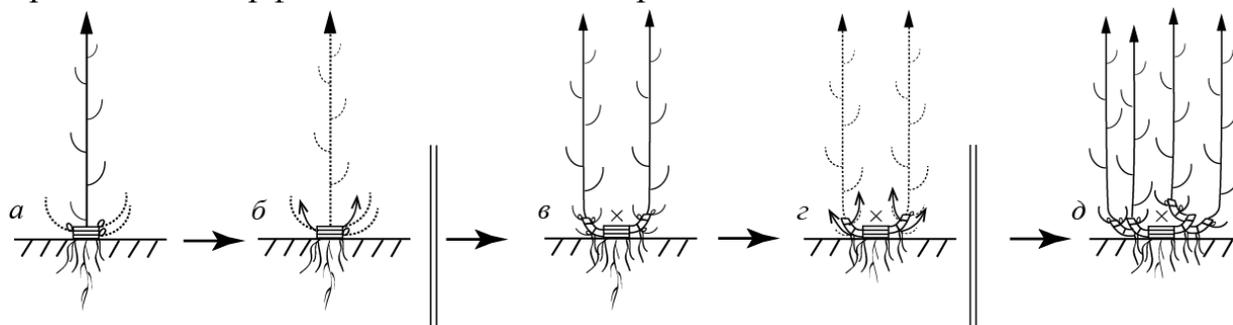


Рис. 3. Побегообразование *Geranium pratense* и *Leucanthemum vulgare*.

Условные обозначение те же, что на рис. 1.

Универсальный модуль побеговых систем рассмотренных луговых трав – дициклический монокарпический полурозеточный побег. Основной модуль совпадает с универсальным (*C. patula*) или представлен симподиями из резидов полурозеточных побегов в составе каудекса (*C. scabiosa* и *L. flos-cusculi*) или эпигеогенного корневища (*G. pratense* и *L. vulgare*).

В строении дициклического монокарпического полурозеточного побега выделено четыре структурно-функциональные зоны: нижняя зона торможения (первые один-два метамера базальной части побега), зона возобновления (следующие три-пять метамеров с короткими междуузлиями), средняя зона торможения (метамеры ортотропной части побега), главное соцветие. Часто в ортотропной части побега развиваются силлептические побеги, при этом зона торможения выполняет дополнительно функции зоны обогащения.

Таким образом, рассмотренные луговые травы – моноцентрические растения. Однолетники и малолетники существуют в стратегии семенного воспроизведения и короткоживущей жизненной форме. Многолетние растения осваивают занятую территорию в течение длительного времени путем формирования многоглавого каудекса или эпигеогенного корневища с короткими междуузлиями. Луговые травы с полурозеточными монокарпическими побегами имеют один центр воздействия на среду и долгое время существуют в пределах занятого пространства. Формирование

розеток листьев к осени и летне-зимне-зеленость обеспечивают им удлинение времени фотосинтеза, увеличение ассимилирующей поверхности, запас питательных веществ и ускоренное развитие в весенний период.

Литература

Борисова И.В., Попова Т.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. 75(10). С. 1420–1425.

Савиных Н.П. Модули у растений // Тезисы докл. II Междун. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 95–96.

Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Докл. совещ. по стационарным геобот. исслед. Л., 1954. С. 145–159.

Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.

Симонова С.Г., Викторов В.П., Халипова Г.И. Онторморфогенез *Campanula patula* L. // Труды Межд. конф. по фитоценологии и систематике высших растений, посвящ. 100-летию со дня рожд. А.А. Уранова / Под общ. ред. А.Г. Еленевского. М.: МПГУ, 2001. С. 155–157.

Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. 615 p.

УДК 581.522.4:581.442

ЗИМОСТОЙКОСТЬ И МОРФОГЕНЕЗ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК АБОРИГЕННЫХ И ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Т.С. Коробкова

*Ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны
СО РАН, г. Якутск, Россия, e-mail: korobkova_t@list.ru*

Аннотация: Представлены 9-летние данные об органогенезе генеративных почек на период завершения годичного цикла 43 видообразцов инорайонной, 32 видообразцов местной дендрофлоры, их зимостойкость. Установлено, что почки аборигенных древесных видов в состоянии покоя находятся в VI, Va, б, в этапах морфогенеза, зимостойкость растений - I балл. Интродукция живыми растениями не снижает их зимостойкости, хотя первый год после переноса формирование генеративных почек в годичном цикле заканчивается на III этапе. Зимостойкость экзотов от IV до I баллов, дифференциация органов цветка заканчивается на III, IVв, Va этапах морфогенеза.

Ключевые слова: годичный цикл, морфогенез, этап, зимостойкость, экзоты, аборигенная дендрофлора.

WINTER HARDINESS AND MORPHOGENESIS OF THE GENERATIVE BUDS OF NATIVE AND INTRODUCED WOODY SPECIES IN CENTRAL YAKUTIA

T.S. Korobkova

Institute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Yakutsk, Russia, e-mail: korobkova_t@list.ru

Summary: The article presents results of 9-years (2006–2014) generative buds morphogenesis observations. The winter hardiness of 43 introduced species and 32 native species were studied. The native woody species buds were at *VI, Va,b,c* morphogenesis stages. Their winter hardiness was I score. The winter hardiness of introduced woody species was IV - I scores. The year cycle of bud differentiation was finished at *III, IVc, Va* morphogenesis stages.

Keywords: year cycle, morphogenesis, stage, winter hardiness, native and introduced species.

Успешность интродукции древесных растений определяется соответствием годичного ритма новых условий с внутренним ритмом (Михалевская, 2008). Растения реагируют на новые условия изменением роста и развития, морфологии отдельных органов, особенно генеративных, сдвигами фаз морфогенеза. От степени завершенности ростовых процессов, как видимого, так скрытого роста зависит устойчивость к низким температурам. Зимостойкость в условиях резко-континентального климата Якутии является определяющей при интродукции новых видов.

Целью нашей работы было изучение морфогенеза почек древесно-кустарниковых видов растений во время вынужденного покоя. Объекты исследования: почки 43 видообразцов инорайонной, 32 видообразцов местной дендрофлоры 1, 2-х летних побегов. Пробы брали в первой декаде ноября в течении 2006-2014 гг., не менее 30 шт. с верхних ярусов растений. Этапы морфогенеза определяли в соответствии с морфофизиологическим методом (Куперман, 1973), зимостойкость по шкале ГБС АН СССР (Лапин, Сиднева, 1973).

Данные наблюдений показывают, что не всегда переход от вегетативного к генеративному развитию совпадает с завершением стадий и наступлением фазы цветения (табл.). Генеративные почки кустарниковых растений вступают в фазу цветения на второй-третий год жизни, деревья – на

третий - пятый. Ростовые почки находятся на I-II этапах морфогенеза. Почки нижних ярусов были на I-II этапах морфогенеза.

Таблица

Состояние почек и зимостойкость древесных видов в период вынужденного покоя в ЯБС*

Вид, пункт и год интродукции	Периоды наблюдений, год	Этап морфогенеза	Зимостойкость баллы
<i>Acer ginnala</i> 1978 г. Хабаровск	2006-2007	-	III
	2008	IV	II
	2009-2012	V а,б	I
<i>Berberis amurensis</i> 1973 г. Новосибирск	2006- 2012	Va	I
	2010	Va	II
<i>Berberis crataegina</i> 1973 г. Ташкент	2006-2012	Va	I
	2010	Va	II
<i>Berberis sibirica</i> 1973 г. Новосибирск	2006-2012	Va	I
	2010	Va	II
<i>Betula exilis</i> **, Якутия. 1978 г. хр. Западные Янги, гора Эвота	2006-2012	VI	I
<i>B. fruticosa</i> , 1980 г. Якутия п. Томмот	2006-2012	VI	I
<i>B. platyphylla</i> Якутия.1984г. Алдан	2006-2012	VI	I
<i>Lonicera altaica</i> . 1984 г. Якутия Алдан	2006-2014	VI	I
<i>Lonicera edulis</i> 1983 г. Якутия Олекм.р-н. окр. п. Кочегарово 1989 г. Якутия Алдан. р-н. 1983 г. Якутия Кобяйский р-н. п. Китчан 2006 г. Якутия Горный р-н. окр. с. Бердигестях, уч. Маай (живые раст.) 2007 г. Алдан. р-н. (живые раст.) 2007г. Якутия Хангал. р-н уч. Корей (живые раст.)	2006-2014	VI	I
	2006-2014	VI	I
	2006-2014	VI	I
	2006-2007	III	I
	2008-2014	VI	I
	2007	III	I
	2008-2014	VI	I
	2008	III	I
2009-2014	VI	I	
<i>Lonicera gibbiflora</i> 1992 г. Румыния	2008-2012	Vб	II
	2010	Vб	III
<i>Lonicera pallasi</i> 1983г.Якутия Олекм. р- н. окр. пос. Кочегарово	2007-2012	VI	I
<i>Lonicera maximowiczii</i> 1973 г. Алтай	2006-2009	Vб	II
	2010-2012	Va	III
<i>L. tatarica</i> var. Alba 1976 г. Ростов на Дону	2006-2014	Vв	II
	2010	Vв	III
<i>L. tatarica</i> L. var. rosea 1976 г. Эстония	2006-2014	Vв	II
	2010	Vв	III
<i>Cornus alba</i> 1969 гЯкутия, Алдан	2006-2012	IVв	I

<i>Hippophae rhamnoides</i> 1974 г. Алтай	2006-2012 2010	Va,б Va,б	II III
<i>H. cv.</i> Чуйская 1987 г. Иркутск	2006 -2012 2010	Va,б Va,б	II III
<i>Rhododendron parvifolium</i> 2009 г. Якутия Хр. скалистый 608 км	2006- 2012	VI	I
<i>Juniperus sibirica</i> 2007 г. Якутия Горный р-н. (живые раст.)	2008-2012	III - IXa	I
<i>Caragana arborescens</i> 1958 г. Екатеренбург	2006-2012 2010	III IV	I II
<i>Caragana spinosa</i> 1974 г. Иркутск	2006 2007- 2012 2010	III IV IV	II II III
<i>Ribes alpinum</i> 1978 г. Санкт-Петербург	2006 2007- 2014 2010	Vб,в Vб,в Vб,в	I-II I III
<i>Ribes aureum</i> 1983 г. Вашингтон	2006 2007-2009 2010-2012	III IVв IVв	IV IV III
<i>Ribes dikuscha</i> , Алдан	2006-2012	Vб,в	I
<i>Ribes glabellum</i> 1986 г. Алдан	2006-2007 2008-2012	Va Va,б	I I
<i>R. hudsonianum</i> 1986 г. Кировск	2006-2012	Va	I
<i>R. nigrum cv.</i> Якутская 1970 г. Якутия Покровск	2006-2012	Vв	I
<i>Ribes pauciflorum</i> 1984 г. Якутия. Алдан.	2006-2012	Vв	I
<i>R. procumbens</i> 1990 г. Ленские столбы руч. Киньчан	2007-2012	Va,б	I
<i>R. petraeum (Ribes saxatile)</i> 1978 г. Ташкент	2006-2014	Va	I
<i>R. triste</i> 1984 г. ЯБС < Кобяйский р-н.	2006- 2012	Va,б	I
<i>Ribes uva-crispa</i> 2006 г. Гренобль	2008-2009 2010	III III	II III
<i>Syringa emodi</i> 2006 г. Венгрия	2008-2014 2010	IVв IVв	I II
<i>S. x henryi</i> 2005 г. Архангельск	2008-2014 2010	IVв IVв	I II
<i>S. josikaea</i> 1974 г. Новосибирск	2006-2014	IVв	I
<i>S. komarowii</i> 2007 г. Харьков	2009-2014 2010	IVв IVв	I II
<i>S. oblata</i> 2006 г. Минск	2008-2014 2010	IVв IVв	I II

<i>S. vulgaris</i> cv. President 2006 г. Минск	2008-2009 2010-2014	- IV _B	I II
<i>Larix sibirica</i> 1974 г. Иваново	2006-2012	V ₆ -IX	I
<i>L. cajanderi</i> Центральная Якутия	2006 -2012	III-XII	I
<i>Piceae ajanensis</i> Алдан	2008-2012	-	I
<i>Pinus sibirica</i> 1978 г. Олекм. р-н. окр. пос. Кочегарово	2006-2012	IX _b - XII	I
<i>Pinus sylvestris</i> окр. ЯБС**	2006-2012	V ₆ -IX	I
<i>Cerasus besseyi</i> 1970 Владивосток	2007-2013	V _a	II
<i>Cotoneaster lusidus</i> 1975 г. Москва	2006-2012	III	I
<i>Crataegus almaatensis</i> 1980 г. Амур	2009-2012	V ₆ , _B	I
<i>C. nigra</i> 1975 г. Новосибирск	2006-2012	V ₆ , _B	I
<i>C. sanguinea</i> 1976 г. Волгоград	2006-2012	V ₆ , _B	I
<i>C. chlorosarca</i> 1983 г. Москва	2006-2012	V _a	I
<i>Malus baccata</i> 1964 г. Рязань	2006-2012	V _a	I
<i>Padus avium</i> 1978 г. Новосибирск	2006 2007-2012	III-V _a V _a	I I
<i>Physocarpus ribesifolia</i> 2007 г. Архангельск	2008-2009 2010-2011	V _a V _a , _б	III IV
<i>Pyrus ussuriensis</i> 1979 г Хабаровск	2006-2009	-	IV
<i>Rosa beggeriana</i> 1964 г. Хорог	2006 2007-2009	III V _a	I I
<i>R. jacutica</i> 1980 г. Якутия Олекм. р-н. пос. Кочегарово	2006-2009	V _a	I
<i>R. rugosa</i> 1977 г. Архангельск	2006 2007 2008-2011	V _a V _a V _a	IV III II
<i>Rosa sp. f. vitalba</i> 2004 г. Якутия Усть- Мая (живые раст.)	2008-2011	V _a	I
<i>Rosa sp.f. nigra</i> 2004 г. Якутия Усть-Мая (живые раст.)	2008 -2011	V _a	I
<i>Rubus</i> cv. Новость Кузмина 1972 г.	2008-2011	V _a	I
<i>Sorbaria sorbifolia</i> 1976 г. Йошкар-Ола	2006 -2012	V _a , _б	I
<i>Sorbocotoneaster pozdnjakowii</i> 1980 г. Алдан	2006 -2012	V _a , _б	I
<i>Sorbus sambucifolia</i> 1975 г. Кировск	2007- 2011	V _a	I
<i>Sorbus sibirica</i> 1980 г. Алд. р-н.	2007- 2011	V _a , _б	I
<i>Populus berolinensis</i> 1973 г. Новосибирск	2006 2007 -2009	III IV ₆	I I

<i>Populus suaveolens</i> Якутия, 1952 г. пос. Китчан Кобяйский р-н.	2006-2009	IV _в	I
<i>Sambucus racemosa</i> 1981 г. Москва	2006-2009	V _{а,б}	II
<i>Sambucus sibirica</i> , окр. ЯБС	2006	V _а	I
	2007 - 2009	V _{а,б}	I
<i>Viburnum opulus</i> cv. Ульгень 2004 г. Новосибирск	2007 -2009	V _а	III
<i>Atragene sibirica</i> Якутск окр. ЯБС	2006 -2012	V _а	I

* Якутский ботанический сад, ** выделены виды якутской флоры

Местные виды и успешно акклиматизированные экзоты заканчивают осенью формирование почек на V_а, V_б, V_в и VI подэтапах и зимуют в этом состоянии. Дальнейшее развитие генеративных почек, цветение и плодоношение происходит весной следующего года. Виды, находящиеся на более поздних этапах развитие почек, отличаются более высокой зимостойкостью. Хотя, в ряде случаев, например, *Caragana arborescens* завершала годичный цикл в течение 6 лет наблюдений на III этапе, зимостойкость оценивалась 1 балл, в 2010 г. морфогенез почек завершился на IV этапе, зимостойкость составила 2 балла. *Ribes uva-crispa* завершала годичный цикл на III этапе морфогенеза, зимостойкость была 1–2 балла. Местные виды характеризуются многослойностью почечных чешуй, опущениями, волосяным покровом, с железками в зависимости от семейства и рода растения. Развитие почек аборигенных видов не зависело от места их мобилизации для интродукции в Центральную Якутию. Так, например, почки *Lonicera edulis* находились на VI этапе морфогенеза независимо от места их мобилизации. Однако, при переносе живыми растениями, морфогенез генеративных почек в следующем годичном цикле завершался на III этапе.

Генеративные почки у раноцветущих видов находились на VI подэтапах морфогенеза: *Betula exilis*, *Lonicera pallasi*, *Lonicera altaica*, *Lonicera edulis*, *Rhododendron parvifolium*. Почки на 2-х летних побегах находятся на более продвинутых V-VI этапах морфогенеза: *Atragene sibirica*, *Sorbus sibirica*, *Sorbus sambucifolia*, *Sorbocotoneaster pozdnjakowii*, *Sorbaria sorbifolia*, *Rubus* cv. Новость Кузмина, *Rosa* sp.f. *nigra*, *Rosa* sp. f. *vitalba*, *Rosa rugosa*, *Rosa jacutica*, *Rosa beggeriana*, *Physocarpus intermedi*, *Padus avium*, *Malus baccata*, *Crataegus chlorosarca*. На 3-х летней древесине отмечали IX этапе морфогенеза почек: *Larix sibirica*, *Pinus sylvestris*. У *Larix cajanderi* – на XII этапе морфогенеза.

Литература

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1973. 254 с.

Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–67.

Михалевская О.Б. Ритм роста на разных этапах морфогенеза побега // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 2. С. 85–93.

УДК 582.747.1:712.4(470-25)

О СПЯЩИХ ПОЧКАХ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ И ЛИСТВЕННЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

М.В. Костина, Н.С. Барабанщикова, О.И. Ясинская

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: mkostina@list.ru, baraba@list.ru, ksen.yasinka@mail.ru*

Аннотация: Изучение крон деревьев предполагает выявление как особенностей организации их архитектурной модели, так и структурной и динамической специфики присущих им реитерационных комплексов, в том числе возникающих из спящих почек. Исследование посвящено проблемам, связанным с ролью спящих почек в формировании вторичной кроны хвойных и лиственных деревьев в сравнительном аспекте на примере *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Malus domestica* Borkh. Эти проблемы касаются локализации спящих почек, структурной организации реитерационных комплексов и динамики их развития, специфики встраивания в систему первичной кроны.

Ключевые слова: деревья, крона, архитектурная модель, спящие почки, реитерационные комплексы.

ON THE DORMANT BUDS OF SOME CONIFEROUS AND DECIDUOUS SPECIES OF TREES OF THE TEMPERATE ZONE

M.V. Kostina, N.S. Barabanshchikova, O.I. Yasinskaya

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: mkostina@list.ru, baraba@list.ru, ksen.yasinka@mail.ru*

Summary: The study of tree crowns involves identification of both features of organization of their architectural model, and structural and dynamic specificity of their inherent reiterational complexes, including those arising from dormant buds.

The study is devoted to the issues associated with the role of dormant buds in formation of secondary crown of coniferous and deciduous trees in a comparative aspect on example of *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Malus domestica* Borkh. The issues concern the localization of dormant buds, the structural organization of reiterational complexes and the dynamics of their development, the specifics of integration into the primary crown system.

Keywords: trees, crown, architectural model, dormant buds, reiteration complexes.

Специфика конструктивной организации деревьев рассматривается в концепции архитектурных моделей (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978). Архитектура большинства деревьев высоких широт соответствует моделям Massart, Rauh или Troll, которые характеризуются ортотропным стволом, нарастающим моноподиально или симподиально и регулярно образующим ярусы ветвей.

В течение жизни дерево подвергается различным травматическим воздействиям, а также возрастным трансформациям, обусловленным естественным старением скелетных осей архитектурной модели. У деревьев выработались многочисленные способы, позволяющие им восстанавливать и воспроизводить свою собственную архитектурную модель. Эти аспекты жизнедеятельности деревьев рассматриваются концепцией реитерации (Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978; Barthélémy, Caraglio, 2007). Реитерационные комплексы возникают разными способами, в том числе и из спящих почек. Их объединяет то, что они, накладываясь на присущую той или иной древесной породе архитектурную конструкцию, увеличивают ее долговечность и экологическую пластичность. В результате реализации архитектурной модели формируется первичная крона дерева. Процесс образования вторичной кроны обычно связывают со спящими почками.

Широко распространено мнение, что у хвойных деревьев способность к образованию спящих почек выражена гораздо слабее и длительность их жизни меньше, чем у лиственных (Серебряков, 1962). Целью настоящего исследования являлся обзор литературы по вопросу о роли спящих почек в жизни некоторых хвойных и лиственных деревьев умеренной зоны на примере *Picea abies* (L.) Karst., *Pinus sylvestris* L., *Larix sibirica* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Betula pendula* Roth, *Quercus robur* L., *Tilia cordata* Mill., *Malus domestica* Borkh.

В отношении существования вторичной кроны у *Picea abies* (L.) Karst. существуют весьма противоречивые данные. И.Г. Серебряков (1962) считал,

что для *P. abies* вторичная крона не характерна, поскольку спящие почки функционируют на стволе и ветвях не более 10 лет, и поэтому нижняя, еще живая часть ствола ко времени отмирания верхушки дерева бывает уже лишена жизнеспособных резервных точек роста. Однако, исследования F.Gruber (1988) и А.М. Романовского (2006) показали, что у этого вида у средневозрастных и старых генеративных растений на нижних ветвях большая часть хвои располагается на побегах, образующихся из спящих почек, причем побеги из спящих почек начинают формироваться уже у имматурных растений.

И.Г. Серебряков (1962), изучавший формирование кроны *Pinus sylvestris*, отмечал, что спящие почки у этой древесной породы сохраняют жизнеспособность непродолжительный период времени, поэтому о наличии вторичной кроны он не упоминает. Однако по данным Ф.А. Чепика (1969), у этого вида нередко повреждается верхушка ствола и восстановление способности ствола к нарастанию может осуществляться за счет спящих почек.

Сведения о наличии вторичной кроны у *Abies sibirica* также весьма противоречивы. В работах И.Д. Махаткова (1991) нет упоминания о спящих почках этого вида. Однако по данным О.В. Смирновой и М.В. Бобровского (2000) у *A. sibirica* спящие почки пробуждаются по всей длине скелетных ветвей, образуя много охвоенных побегов.

В литературе присутствуют многочисленные упоминания о водяных (волчковых) побегах, образующихся у *Larix sibirica* из спящих почек, как, например, у Н.В. Паутовой (2002). Однако возникает много вопросов касающихся брахибластов, которые также могут выполнять функции спящих почек.

Весьма противоречивы данные по формированию вторичной кроны у лиственных деревьев. Так, например, по данным О.В. Смирновой и М.В.Бобровского (2000) у *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Tilia cordata* спящие почки пробуждаются у старых генеративных деревьев (g3) и только на стволе или в основании скелетных ветвей. У темнохвойных же видов (ели, пихты) спящие почки иницируются по всей длине скелетных ветвей. Однако исследования П.Г. Шитта (1958) показали, что отмирание скелетных ветвей у многих лиственных видов, в том числе *Malus domestica*, вызывает формирование побегов из спящих почек по всей длине ветви, но сначала они появляются в ее дистальной части, а затем начинают возникать все ближе к основанию. По данным И.Г. Серебрякова (1962) скелетные ветви в верхней части кроны у дуба могут сменяться не менее двух раз в онтогенезе дерева.

Существует еще и много других аспектов, связанных со спящими почками хвойных и лиственных деревьев: с их локализацией в системе годичного побега, ролью в формировании вторичной кроны, динамикой формирования реитерационных комплексов и их строением. Изучение этих вопросов позволит лучше понять жизненную стратегию лиственных и хвойных деревьев по удержанию воздушного пространства и поддержанию долговечности скелетной основы дерева.

Литература

Махатков И.Д. Поливариантность онтогенеза пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1991. Т. 96. Вып. 4. С. 79–88.

Паутова Н.В. Структура кроны лиственницы сибирской // Лесоведение. 2002. №4. С. 3–13.

Романовский А.М. Поливариантность онтогенеза *Picea abies* (Pinaceae) в Брянском полесье // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 72–85.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.

Смирнова О.В., Бобровский М. В. Онтогенез дерева и его отражение в структуре и динамике растительного и почвенного покрова // Экология. 2001. №3. С. 177–181.

Чепик Ф.А. Особенности формирования и строения замещающих побегов у *Pinus sylvestris* L. // Бот. журн. 1974. № 3. С. 321–433.

Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.

Barthélémy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.

Gruber F. Die Anpassung der Fichtencrone (*Picea abies* (L.) Karst.) über die Trieb-bildungs arten // Schwiez. Z. Forstwesen. 1988. Jg. 139. № 3. S. 173–201.

Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

УДК 581.446 + 581.456 : 582. 573.16

ФИЛЛОКЛАДИИ И ЛИСТОВЫЕ ЛУКОВИЧКИ У *ALLIUM NIGRUM*

Л.С. Красовская, И.Г. Левичев

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской Академии Наук,
г. Санкт-Петербург, Россия, e-mail: ilevichev@yandex.ru*

Аннотация: Представлены особенности образования луковичек на конце листа (филлокладия) в онтогенезе и уникальная разнонаправленность

нарастания семенных проростков у *Allium magicum* L. По совокупности с другими данными, обосновано заключение о необходимости пересмотра консервации названия *A. nigrum* L.

Ключевые слова: *Allium nigrum* (nom. cons.), *A. magicum* (nom. rej.), филлокладий, луковичконосный лист.

PHYLLOCLADES AND LEAF BULBILS FROM *ALLIUM NIGRUM*

L.S. Krasovskaya, I.G. Levichev

*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,
Saint Petersburg, Russia, e-mail: ilevichev@yandex.ru*

Summary: The features of the formation of bulbs at the end of the leaf (phyllocladia) in ontogenesis and the unique heterotropy of seedling growth in *Allium magicum* L. are presented. Cumulative with other data, the conclusion about the need to revise the conservation of the name *A. nigrum* L. is substantiated.

Keywords: *Allium nigrum* (nom. cons.), *A. magicum* (nom. rej.), phylloclade, gemmiferous leaf.

Образование вегетативной луковички на конце листа – уникальная биологическая особенность, указанная Карлом Линнеем для *A. magicum* L. и многократно изображенная М. Лобелем (Lobel, 1576 и в др. публ.).

Необычность такой локализации объясняет представление древних о магических свойствах этого лука, что нашло отражение в «Одиссее» Гомера, где описано применение растения «moly».

Луковичка на конце последнего в розетке листа образуется ежегодно, начиная со второго года жизни семенной особи и с первого года при вегетативном воспроизводстве (Krasovskaja, Levichev, 2017). Около 10 первых лет онтогенеза такой gemmiferous leaf скрыт в почве. Над поверхностью почвы (у основания цветоноса) луковичка появляется только в зрелом возрасте. У старых растений длина листа с луковичкой над почвой достигает 20-40 см, а концы его пластинки по бокам от луковички с каждым годом удлиняются, напоминая хвост ласточки. Увеличивается также ширина базальных листьев, достигая у очень старых растений 10-11 см.

Завязи и коробочки этого таксона всегда сохраняют зеленую окраску, что контрастирует с временным почернением завязи у многих других видов подрода *Melanocrommyum* (Webb & Berthel.) Rouy. Этот прижизненный глянцевочерный окрас способствует быстрому прогреванию развивающейся завязи после ночных холодов и его не следует путать с почернением участков образцов любых таксонов при неправильной сушке гербария.

Часто, на листе *A. magicum* образуется не одна луковичка, а 2 и даже 3-4. Сдвоенные луковички обладают общим, узким донцем и прорастают двумя побегами горгоноидного типа. Такие парные проростки, формируя луковицы замещения, разделяются на самостоятельные индивидуумы, из которых только один, конечный побег, способен реализовать свою боковую (симподиальную) почку в виде вегетативной луковички.

Сдвоенные луковички – частный случай итеративного развития (iterative innovation, Troll, 1964: 325), как и особый тип ветвления соцветия у ароидных, удачно и образно названный горгоноидом (gorgonoid, Ray, 1987: 1374, Fig. 4-6), когда ось завершающего побег метамера превращается в плагиоподий (plagiopodium, Troll, 1964: 327), одновременно нарастающий моноподиально (агеотропно) и симподиально (геотропно), а симподий, в свою очередь, последовательно образует новые симподиальные метамеры (предыдущий воспроизводит следующий). Такие горгоноидные структуры ориентированы к материнской оси и друг к другу дорзальной поверхностью своего профилла (адоссиально) и их количество может быть видоспецифически разным. Например: единственный у *Calla palustris* L., в виде 2-цветкового соцветия у *Dieffenbachia maculata* (G.Lodd.) Sweet, 2-3 симподиев (второй несет боковую почку) у *Philodendron hastatum* K. Koch & Sello, 3-цветкового у *Aglaonema commutatum* s.l. или 5-цветкового у *Homalomena rubescens* (Roxb.) Kunth (Ray, 1987: 1379) и т. д., вплоть до итеративного соцветия квазигоргоноидного типа, когда регулярно чередуются моноподии и симподии, например, как в соцветии *Freesia*.

В более расширенном понимании, несущий луковичку лист, или стolon с 1 или с группой луковичек на конце, как и цветонос с луковичками в основании цветоножек, или многоэтажное соцветие не гомологичны классическому членистому стеблю однодольных, так как по своей природе являются филлокладами (Левичев, 2013).

Луковичка на конце листа (рис. 1) появляется (и не только в этом роде) в результате конгенитального объединения листа и гипоподия, которые заканчиваются верховым донцем, по сути – стартовой структурой особи нового поколения. Из агеотропного (верхнего) конца такого донца моноподиально развивается лист, выполняющий также некую кроющую функцию. Из нижнего (геотропного) конца оси первого метамера, симподиально, на плагиоподиуме развивается боковая почка, ориентированная к материнской оси и к кроющему листу адоссиально (спинной стороной). Одновременно, этот профилл – первый лист боковой почки, служит запасующим органом – однотуникатной чешуей новой особи. Такая запасующая чешуя примордиевидная, кольцевой формы, с

центральным каналом над апексом побега, открывающимся на вентральной стороне луковички щелевым выходом.

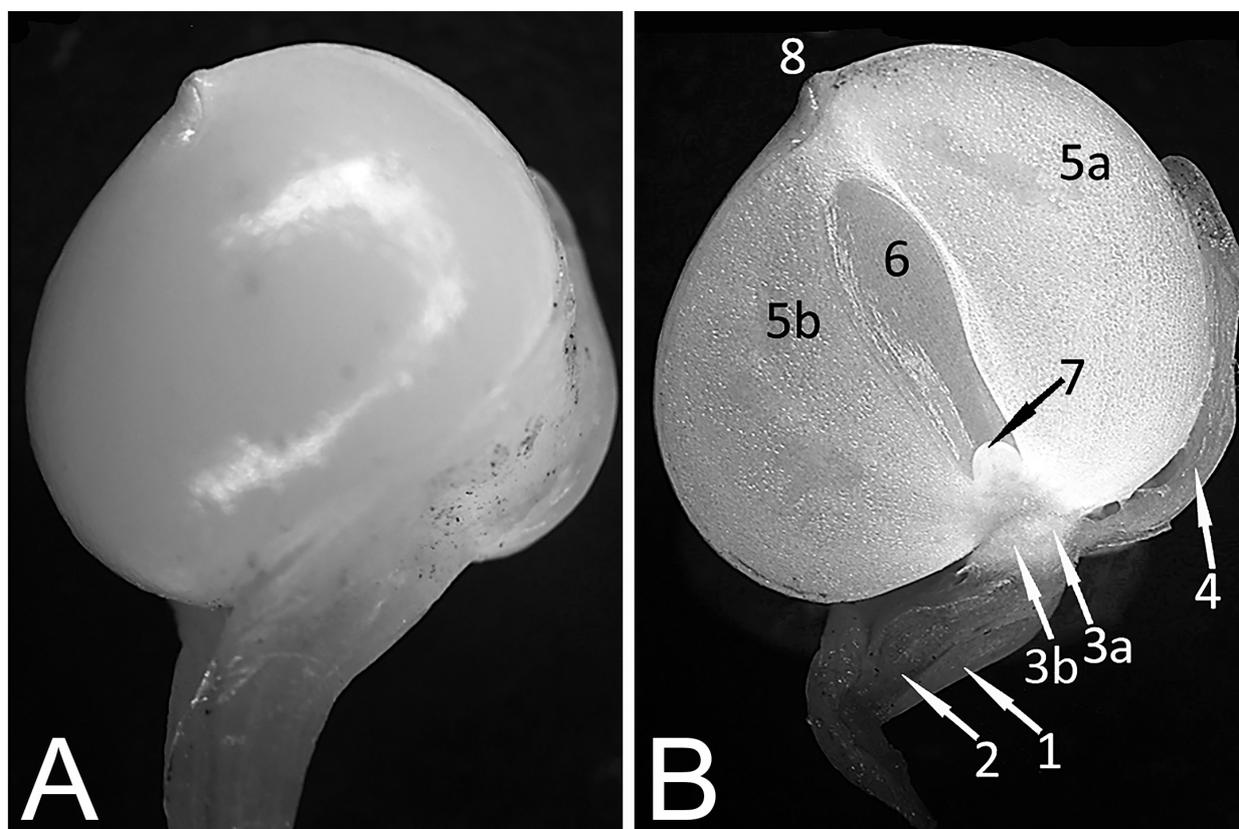


Рис. 1. Вегетативная луковичка на конце листа *A. nigrum* L. nom. cons. (= *A. magicum* L.). А – внешний вид, В – вертикальное сечение. Филлокладий, как объединение тканей листа (1) и гипоподия (2). Верховое донце (3а+3b): 3а – моноподиальный участок донца, 3b – симподиальный плагиоподиум. 4 – моноподиальный (кроющий) лист. Боковая почка (5а+5b+7). 5а – дорзальная и 5b – вентральная стороны одноуникатной вегетативной луковички. 6 – центральный канал. 7 – апекс побега новой особи. 8 – щелевой выход.

Другой парадоксальной особенностью у *A. magicum* является разнонаправленное перемещение дистальных концов семядоли. Семя, после прорастания на поверхности почвы, постоянно нарастая из гипокотилия фактически вверх, проталкивает прикорневой узел с эпикотилем вниз, на большую глубину – до 10-20 см., ниже пахотного горизонта и только после этого начинают свое увеличение первичные корень и луковича. Изгибы подземной части семядоли и колебания её диаметра упираются в почвенный субстрат, что и обеспечивает такой способ заглубления гипокотилия. У поверхности почвы, диаметр семядоли увеличен в виде уступа, обозначая границу надземного, с участием интеркалярного, вероятно, нарастания семядоли и ее связника вверх.

В работе Лобеля (Lobel, 1591: 161) с ручной раскраской, изображены белые цветки и бурые оболочки луковиц. Так описано растение в поэме Гомера «Одиссея» (на др.-греч. Ὀμηρος. «Ὀδύσσεια», ≈ VIII век до н.э.), названное «μῶλυ» – moly – моли: «μῶλυ δέ μιν καλέουσι θεοί» – «моли зовут его боги» в переводе В.В. Вересаева (1953), что идентично с переводами В.А.Жуковского (1849): «моли его называют бессмертные» и А.Т. Murrey (1945): «Moly the gods call it» (Моли боги называют это).

По сюжету гомеровской «Одиссеи», волшебница Цирцея опоила спутников Одиссея галлюциногенным напитком, от которого им казалась, что все они превратились в свиней. Одиссей поспешил на выручку товарищей. По дороге пред ним предстал его небесный покровитель и прадед – Гермес, который предостерег и научил правнука как надо вести себя с царицей-волшебницей и дал ему траву «моли». Растение «моли» уберегло Одиссея от напитка Цирцеи и спасло остальных троянцев.

Следуя А. Галлеру (A. Gallery) К. Линней объединил роды *Moly*, *Sera*, *Porrum* под названием *Allium* и в бинарной номенклатуре это растение было обозначено как *Allium magicum* (Linnaeus. 1753: 296). Среди прочих полиноминалов, упоминающих луковичку на листе, указана книга Pinax Каспара Баугина (Бюэна) (Bauhin, 1571: 75) с полиноминалом P. Pena et M. de Lobel (1570: 60), что, косвенно, выводит на изображения этого полиноминала у Лобеля (l.c., 1576).

Не мог Линней употребить эпитет «черный» случайно. Несомненно, он знал о специфике временного почернения молодых завязей у некоторых *Melanocrommyum*. Краткосрочная глянцевочерная окраска не фигурирует в протологе *A. nigrum*, но нашла отражение в видовом эпитете.

Длительное (1998-2018) обсуждение проблемы консервации *A. nigrum* закончилось выбором в качестве типа для этого названия гербарного образца *A. magicum* из окрестностей Lysos на Кипре.

На обочинах полей в 1,5-2 км к СВ от центра Lysos в 2019 году нами обнаружено 5 цветущих экземпляров *A. magicum* в 2-х разобщенных популяциях с 1 и с 3 «семьями». Одна из «семей» была повреждена вспашкой. Она состояла из 4 крупных луковиц, 3 формирующихся и 25 покоящихся луковичек. Целенаправленные поиски этого вида близ Lysos и до города Polis у моря, как и ранее, в 2012 году, на маршрутах по южной половине Кипра (более 2200 км) не дали результатов.

В целях сохранения этого уникального таксона в его, вероятно, последнем на острове местообитании, луковицы поврежденной семьи были рассажены в 11 удаленных друг от друга мест, по 2-3 луковички в гнездо.

Заключение. Растение, названное *A. magicum* в исходную дату, исторически (28 столетий) известное как «*Moly*», начиная с 1576 года хорошо узнаваемое, благодаря изображениям и уникальной способности образовывать луковичку на листе, лишенное черных элементов побега и не имеющее общих характеристик с протологом *A. nigrum*, не корректно превращать в отвергаемое название ради легализации последнего биннома (и типа подрода), о признаках которого мало что известно.

В этой связи, учитывая изложенное выше, мы предлагаем пересмотреть итоги консервации, чтобы определить действительно пригодный для названия *A. nigrum* таксон, снять санкционированный запрет на использование названия *A. magicum* и включить этот оригинальный вид в списки охраняемых объектов регионального и мирового уровней.

Литература

Левичев И.Г. Структурные отличия побегов *Lloydia*, *Gagea*, *Kharkevichia* (*Liliaceae*) как эволюционная изменчивость модулей мезомной природы у однодольных // Бот. журн. 2013. Т. 98. 4. С. 409–452.

Krasovskaja L.S., Levichev I.G. Morphobiological features of the nomenclatural type *Allium nigrum* L. nom. cons. IBC2017. Abstract book II. Posters and Abstracts. 2017. T-2. P0465. P. 166, and A113. P. 536.

Lobel M. de. Plantarum seu stirpium historia. Antverpiae, 1576. 671 p.

Lobel M. de. Icones stirpium. Antverpiae, 1591. 280 p.

Ray T.S. Diversity of shoot organization in the Araceae // Amer. J. Bot. 1987. 74(9). P. 1373–1387.

Troll W. Die Infloreszenzen. Stuttgart. 1964. Bd.1. 615 S.

УДК 581.444

К ВОПРОСУ О ПЕРИОДИЗАЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

QUERCUS MYRSINIFOLIA BLUME

М.В. Кременецкая¹, И.С. Антонова²

Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург,
Россия, ¹e-mail: kremenmasha@gmail.com, ²e-mail: ulmceae@mail.ru

Аннотация: рассмотрен онтогенез, особенности роста и формирования кроны *Q. myrsinifolia*, а также детали строения побеговых систем в разных возрастных состояниях. В условиях интродукции на юг Черноморского побережья Кавказа этот вечнозеленый вид успешно размножается семенным путем и может быть использован в озеленении. Особенно подробно описаны ранние возрастные состояния.

Ключевые слова: дерево, крона, побег, биологический возраст, онтогенетическое состояние, онтогенез, старение деревьев.

**ABOUT THE PERIODIZATION OF ONTOGENESIS OF
QUERCUS MYRSINIFOLIA BLUME**

M.V. Kremenetskaia¹, I.S. Antonova²

Saint Petersburg University, Saint Petersburg, Russia,

¹e-mail: kremenmasha@gmail.com, ²e-mail: ulmceae@mail.ru

Summary: We consider ontogenesis, growth features and formation of the crown of *Q. myrsinifolia*, as well as structural details of shoot systems in different age states. Under the conditions of introduction to the south of the Black Sea coast of the Caucasus, this evergreen species successfully propagates by seed and can be used in landscaping. Especially early age states are detailed.

Keywords: tree, crown, shoot, biological age, ontogenetic stage, ontogeny.

Quercus myrsinifolia произрастает в Восточной (Китай, Япония, Корея) и Юго-Восточной Азии (Меницкий, 1983). Успешно проходит интродукцию в регионах с достаточным количеством тепла и влаги, определенной продолжительностью вегетационного сезона и отсутствием холодного зимнего периода. Одним из таких регионов является респ. Абхазия, где на Черноморском побережье вид активно размножается и имеет достаточно высокую скорость роста.

Вечнозеленость вида повышает его ценность в качестве производителя кислорода по сравнению как с хвойными, так и с листопадными видами.

С эстетической точки зрения *Q. myrsinifolia* – это удачный выбор, так как с возрастом его крона приобретает аккуратную шаровидную форму, и дерево практически не нуждается в обрезке, а густая темная листва позволяет любоваться зелеными насаждениями круглый год.

Наблюдения за растениями г. Сухума показывает, что он устойчив к городскому загрязнению и может быть использован не только в парковом, но и в уличном озеленении. Введение новых видов в городские зеленые насаждения повышает их видовое разнообразие и делает более устойчивыми к вредителям и патогенным организмам.

Исходя из этих соображений, исследование онтогенеза *Q. myrsinifolia* представляет как научную, так и практическую ценность (Восточноевропейские..., 1994; Evstigneev, Korotkov, 2016).

Исследованы насаждения *Q. myrsinifolia* в Сухумском ботаническом саду, Дендрарии им. Н. Н. Смецкого, АБНИЛОС и в условиях уличного

озеленения, а также в садах и скверах г. Сухума респ. Абхазия и г. Адлера Российской Федерации. Всего было обследовано более 300 деревьев в генеративном состоянии и около 1580 растений более ранних возрастных состояний. Объем просмотренного материала позволил сформировать представление о жизненном цикле этого вида в условиях интродукции на Черноморском побережье.

В исследованных районах *Q. myrsinifolia* успешно возобновляется семенным путем во влажных дренированных местообитаниях. Судя по сплошной "щетке" проростков, возникающей практически ежегодно, семенная продуктивность в условиях Абхазии высокая.

Измерялись длины приростов растений, на каждом годичном приросте подсчитывалось количество зеленых листьев и боковых побегов, определялась длительность жизни каждого побега. У проростков дополнительно учитывалось количество чешуй, предшествующих настоящим листьям. Растения фотографировались, зарисовывались схемы, отмечался год образования прироста, положение в системе кроны, ветви и оси.

Побеговые системы *Q. myrsinifolia* трехмерные. Боковые побеги загибаются вверх, достигая почти той же длины, что и главная ось, поэтому верхушка дерева всегда спрятана в кроне. Силлептический рост – явление редкое, он присутствует на верхушке главной оси у виргинильных особей, где образуются мелкие в 1-3 листа боковые побеги.

Прорастание идет по подземному типу. Густые кроны материнских растений создают сильное затенение, что снижает возможность развития других видов, обладающих меньшей теневыносливостью. Проросток имеет надсемядольное колено с чешуевидными листьями, которое составляет основную высоту растения и находится в очень толстом слое медленно разлагающейся подстилки (Соколова, Антонова, 2016). Высота проростков составляет от 95 до 176 мм. Подавляющее большинство особей отмирает в течение первого года, исчерпав запас питательных веществ, находящихся в желуде.

Первые листья проростков вечнозеленые, почти супротивно расположенные. Чаще их два, гораздо реже 3-4 (Соколова, Антонова, 2014). Эти листья мало отличаются от взрослых, но имеют более вытянутую верхушку и меньшую ширину.

Ювенильное возрастное состояние представлено неветвящимся побегом с моноподиальным нарастанием. Высота особи в среднем составляет 500±50 мм. Годичные приросты в начале периода имеют длину около 30 мм, в конце — 60-80 мм. Каждый годичный прирост маркируется образованием розетки

листьев, которые сохраняются до 8 лет. Листья сосредоточены в верхней части годовичного прироста. Под ними располагается участок стебля, несущий чешуевидные нефотосинтезирующие листовые органы. Пазушные почки зеленых листьев очень мелкие. Нередко наблюдается перевершинивание при отмирании верхушечного побега, который замещается боковым, образующимся из пазушной почки последнего листа. Продолжительность ювенильной стадии 10-12 лет.

Переход к имматурному возрастному состоянию характеризуется ускорением роста и появлением 1-4 боковых побегов, развивающихся из венца сближенных почек, образовавшихся в пазухах верхних листьев. Постепенно количество боковых побегов в верхушечных "розетках" начинает возрастать. Размер пазушных почек увеличивается. Листья по форме и размеру здесь уже не отличаются от листьев взрослых растений. Высота дерева составляет 1,5-2 м. Длительность стадии 8-10 лет. Длина годовичных приростов 150-300 мм.

Условия освещения играют важную роль в выживании имматурных растений, и только по периферии проекции кроны материнского дерева наблюдаются особи, способные перейти в виргинильное состояние, что обусловлено эффектами затенения и корневой конкуренции.

После появления на стволе крупных "розеток" побегов (5 и более шт.) форма кроны меняется от цилиндрической до слабо расширяющейся наверху. Когда боковые побеги "розетки" достигают от 1/3 до 2/3 длины осевого побега, растение переходит к виргинильной стадии.

У виргинильных особей отчетливо проявляется отмирание нижних боковых ветвей от ствола и формируется правильная крона каплевидной формы без выраженной острой верхушки. Число порядков ветвления достигает четырех-пяти. За счет четкого спирального расположения листьев и боковых побегов на оси листовая масса каждой крупной ветви образует шаровидную "шапочку". Боковые ветви разных "розеток" различаются как длиной, так и диаметром. Крона постепенно приобретает ярусное строение.

Длина прироста главной оси составляет 350-450 мм. На виргинильной стадии верхушка визуальнo исчезает вследствие того, что в верхушечных "розетках" приросты боковых побегов становятся равными приростам оси. Это касается как лидирующей оси, так и верхушек самых мощных боковых ветвей. Крона дерева визуальнo выглядит состоящей из округлых "шапочек". Сохранность листовых пластинок измеряется на осевых побегах 7-ю годами, на мелких боковых — 4-мя. Длины приростов годовичных побегов последнего порядка в среднем составляют 100-200 мм, побеги несут от 5 до 8 листьев.

Молодые виргинильные особи имеют в среднем по 4-5 побегов в "розетках" на стволе. Ветви большего диаметра развиваются из одного или двух верхних побегов розетки, рост остальных останавливается на 2-3 год жизни. Они несут небольшие побеговые системы и нередко быстро отмирают.

По мере роста и усиления дерева число боковых побегов в "розетках" увеличивается (более 10 в особо крупных системах). Из них развивается несколько близких по размерам ветвей, хотя одна из них все же остается доминирующей.

С увеличением порядка ветвления и удалением годичного прироста от ствола уменьшается число боковых побегов в двулетней побеговой системе. Кроме того, нижние ветви в розетке несут меньше боковых, чем верхние. То же самое справедливо и для длин годичных приростов.

При переходе из виргинильной в генеративную стадию форма кроны за счет обильного ветвления приближается к шаровидной. Среди общей листовой массы контуры отдельных ветвей становятся неразличимы.

У средневозрастных генеративных особей, растущих в благоприятных условиях, ширина кроны может превышать высоту. Иначе выглядят деревья в условиях конкуренции с соседями, особенно в сомкнутых одновозрастных искусственных посадках. Здесь наблюдается отчетливая разница между срединным и крайними деревьями. У последних диаметр стволов значительно больше, чем у их соседей, и меньше высота прикрепления кроны, так как на стволе дольше сохраняются нижние ветви. Это отражает тот факт, что особи имеют разную степень жизненности (Гулянян и др., 1989).

У средневозрастных растений листья на коротких побегах живут 2-3 года, на длинных — до 5 лет. Короткие побеги схожи с побегами последнего порядка ветвления у виргинильных деревьев и в среднем имеют длину 50-100 мм, 5-8 листьев.

По мере старения крона дерева претерпевает изреживание, облиственными остаются участки, расположенные на периферии. Контуры кроны становятся неровными, в нижней ее части появляются отмершие сучья. Возраст самых старых исследованных деревьев составляет около 130 лет.

Литература

Evstigneev O.I., Korotkov V.N. Ontogenetic stages of trees: an overview // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2016. Vol. 1(2). P. 1–31.

Восточноевропейские широколиственные леса / Р.В. Попадюк и др. М., Наука, 1994. 364 с.

Гуланян Т.А., Григолая Д.И., Лукава Н.А., Заславская И.С. Интродуцированные дубы Сухумского субтропического дендропарка // Интродукция и акклиматизация субтропических растений в Абхазии / Под ред. Т.А. Гуланян и др. Сухуми, 1989. Т. XXXIII. С. 24–48.

Меницкий Ю.Л. Дубы Азии. Л.: Наука, 1984. 315 с.

Соколова О.С., Антонова И.С., Казакова Н.Л. Некоторые морфологические особенности строения проростков 9 видов рода *Quercus* // Труды IX международной конференции по экологической морфологии растений, посвящённой памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И. Г. Серебрякова) / Под ред. В.П. Викторова. М., 2014. Т. 2. С. 419–422.

Соколова О.С., Антонова И.С., Казакова Н.Л. О морфо-биологических особенностях проростков некоторых видов рода *Quercus* L., возобновляющихся в предгорьях Абхазии // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия Кавказа (материалы Международной научной конференции, посвящённой 175-летию Сухумского ботанического сада, 120-летию Сухумского субтропического дендропарка, 85-летию профессора Г. Г. Айба и 110-летию профессора А. А. Колаковского / Отв. ред. Э.Ш. Губаз. Сухум, 2016. С. 424–428.

УДК 502/504:630*9

**АНАЛИЗ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ
МЕСТООБИТАНИЙ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *PICEA ABIES* L. И *TILIA
CORDATA* L. НА ТЕРРИТОРИИ ГПЗ «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»**

И.Г. Криницын^{1,2}, А.В. Лебедев^{2,3}, С.А. Чистяков²

¹ *Институт ботаники, физиологии и генетики растений Академии Наук
Республики Таджикистан, г. Душанбе, Таджикистан,
e-mail: hek@rambler.ru*

² *Государственный природный заповедник «Кологривский лес» имени
М.Г. Синицына, Кологрив, Россия, e-mail: hek@rambler.ru*

³ *Российский государственный аграрный университет – МСХА имени
К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия, e-mail: avl1993@mail.ru*

Аннотация: исследование проводилось с целью изучения эколого-ценотических условий местообитаний ценопопуляций *Tilia cordata* L. и *Picea abies* L. на территории ГПЗ «Кологривский лес». В фитоценозах выполнены геоботанические описания, которые обрабатывались по 10 амплитудным экологическим шкалам Д.Н. Цыганова. Определена возрастная структура популяций обоих видов (j:im:v:g). Определен преобладающий элемент леса,

его возраст и запас древесины. На изучаемых пробных площадях определен флористический состав и составлен таксономический спектр травянистого яруса. Анализ циклограмм, характеризующих экологические условия местообитаний, позволяет сделать вывод, что условия являются оптимальными для произрастания обоих видов.

Ключевые слова: экологическая характеристика, фитоиндикация, липа сердцевидная, ель обыкновенная, *Tilia cordata* L., *Picea abies* L. Кологривский лес.

THE ANALYSIS OF ECOLOGICAL AND COENOTIC CONDITIONS OF HABITAT OF CENOPOPULATIONS

PICEA ABIES L. AND *TILIA CORDATA* L.

ON THE TERRITORY OF GPP "KOLOGRIVSKY FOREST»

I. G. Krinitsyn^{1,2}, A.V. Lebedev^{2,3}, S.A. Chistjakov²

¹*Institute of botany, physiology and genetics of plants of the Academy of Sciences of the Republic of Tajikistan, Dushanbe, Tajikistan, e-mail: hek@rambler.ru*

²*M. G. Sinitsyn Kologrivsky forest State nature reserve, Kologriv, Russia, e-mail: hek@rambler.ru*

³*Russian state agrarian University – Moscow Timiryazev agricultural Academy, Moscow, Russia, e-mail: avl1993@mail.ru*

Summary: The study was carried out in order to study the ecological and cenotic conditions of the habitats of *Tilia cordata* L. and *Picea abies* L. in the territory of the reserve "Kologrivsky forest". In phytocenoses, geobotanical descriptions were performed, which 10 amplitude ecological scales of D.N. Tsyganov processed. The age structure of the populations of both species (j:im:v:g) was determined. The predominant element of the forest, its age and wood supply were determined. The floral composition and taxonomic spectrum of the herbaceous tier were determined on the studied trial areas. The analysis of the cyclograms characterizing ecological conditions of habitats allows drawing a conclusion that conditions are optimum for growth of both kinds.

Keywords: Ecological characteristic, phytoindication, little-leaved linden, Norway spruce, Kologrivsky forest.

Объектом исследования являются ценопопуляции *Tilia cordata* L. (*T. cordata*) и *Picea abies* L. (*P. abies*). на территории заповедника «Кологривский лес» (далее – Заповедник), где в условиях мезофильных и мезо-гигрофильных сложных суборей распространены еловые древостои со вторым ярусом из липы.

Последние исследования (Лебедев, 2018) показывают, что в коренных ельниках протекает процесс вытеснения ели липой, что может привести к формированию липняков с незначительным участием ели в первом ярусе и клена остролистного во втором ярусе и подросте.

Заповедник расположен в Костромской области и был создан 21 января 2006 года с целью сохранения южно-таежных природных комплексов Русской равнины. Согласно лесорастительному районированию СССР по С.Ф. Курнаеву (Курнаев, 1973), исследуемая территория относится к провинции востока Русской равнины Евроазиатской области лесов умеренного пояса с господством субнеморальных ельников из ели сибирской с участием ели европейской и пихты сибирской.

В ходе полевых работ заложены 16 временных пробных площадей и выполнены геоботанические описания с использованием шкалы Брауна-Бланке, которые затем обрабатывались по 10 амплитудным экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (Цыганов, 1983): термоклиматической (Тм), континентальности климата (Кп), аридности/гумидности климата (Ом), криоклиматической (Сг), увлажнения почв (Нд), трофности почв (Тг), богатства почв азотом (Nt), кислотности почв (Rc), освещенности/затенения (Lc) и переменности увлажнения почв (Fh). Баллы рассчитывались для каждого геоботанического описания методом средневзвешенной середины интервала, в качестве весов использовались данные о проективном покрытии видов. Эколого-ценотическую структуру сообществ определяли по принадлежности видов к определенной эколого-ценотической группе (ЭЦГ) (Смирнов, Ханина, Бобровский, 2006). При определении возрастного состава популяций выделялись онтогенетические состояния особей: ювенильное (j), имматурное (im), виргинильное (v) и генеративное (g).

Преобладающим элементом леса в изучаемых фитоценозах является еловый. Его возраст составляет 80-150 лет, а запас достигает $200 \text{ м}^3 \cdot \text{га}^{-1}$. Кроме того, в составе древостоев на пробных площадях встречаются *T. cordata* L., *Betula pendula* Roth., *Populus tremula* L., *Alnus incana* (L.) Moench., *Salix caprea* L. Подрост представлен *Picea abies* L., *Populus tremula* L., *Tilia cordata* L., *Betula pendula* Roth. Подлесок представлен в основном *Sorbus aucuparia* L., в незначительном количестве встречаются *Rosa majalis* Herrm), *R. villosa* L., *R. canina* L., *Ribes nigrum* L., *R. spicatum* E. Robson.

В травянистом ярусе выявлен 61 вид растений, относящихся к 37 семействам. Наиболее представленными семействами являются *Rosaceae* – 7%, *Ericaceae* – 11%, *Poaceae* – 7%, *Fabaceae* – 5%, *Ranunculaceae* – 5% и *Juncaceae* – 5% видов. В травянистом покрове максимальной встречаемостью (более 80%) на изученных пробных площадях

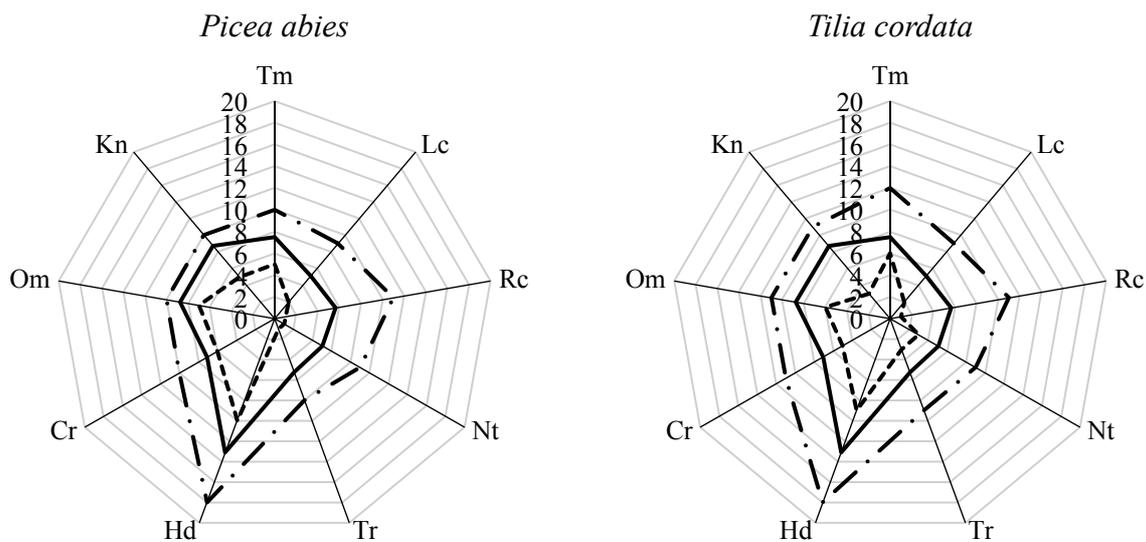
характеризуются *Vaccinium myrtillus* L., *Trientalis europaea* L., *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Oxalis acetosella* L., *Solidago virgaurea* L.

По экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) в исследованном районе получены усредненные экологические оценки местообитаний ценопопуляций *P. abies* и *T. cordata* (рис. 1). Климатические условия переходные от суббореальных к неморальным; климат материковый; по омброклиматической шкале – субгумидный; по криоклиматической – территория относится к зоне умеренных зим (средняя температура самого холодного месяца -8 – -16 °С). Почвенные условия – увлажнение влажно-лесолуговое, слабо переменное, почвы небогатые (гликомезотрофная группа), бедные азотом, переходные от кислых к слабокислым. По уровню освещенности - светлые леса. Анализ возрастных спектров позволяет сделать вывод, что условия изученных местообитаний являются оптимальными для произрастания обоих видов.

Между значениями балловых оценок некоторых факторов выявлены сильные корреляционные зависимости (табл. 1), что указывает на их совместное изменение. Анализ корреляций позволяет выявить следующие зависимости: 1) при увеличении богатства почв происходит снижение кислотности ($r=0,931$) и увеличение содержания азота ($r=0,572$); 2) при увеличении кислотности почв повышается содержание в них азота ($r=0,544$) и снижается увлажнение ($r=-0,717$).

Возрастная структура популяций древесных растений имеет ряд особенностей, что связано с длительностью их онтогенеза. Онтогенетическая структура популяций (j:im:v:g) следующая: *P. abies* – 13:70:5:12%, *T. cordata* – 31:59:4:6 %. В популяциях *T. cordata* значительное количество ювенильных особей – 31%, генеративных – 6%, в популяциях *P. abies* эти показатели 13 и 12% соответственно. В обоих случаях максимум онтогенетического спектра приходится на группу имматурных растений.

Соотношение групп растений в эколого-ценотическом спектре растительных сообществ представлено на рис. 2. Анализ соотношения ЭЦГ показывает, что процесс формирования елово-липовых лесов в настоящее время успешно протекает в ельниках бореально-неморальных, часто встречающихся на территории изучаемого участка заповедника на суглинистых почвах. Данные сообщества характеризуются горизонтальной неоднородностью, разновозрастной структурой, что приводит к формированию в границах фитоценоза парцелл разного состава.



----- минимум, ————— максимум, - · - · - усредненная оценка местообитаний.

Рис. 1. Экологическая характеристика местообитаний.

Впервые для территории Заповедника были изучены экологические особенности местообитаний популяций видов средообразователей, а также проанализирован их возрастной состав. Экологические условия изученных местообитаний являются оптимальными для произрастания и возобновления обеих древесных пород. Результаты исследования позволяют рассматривать ельники бореально-неморальные как основной тип растительных сообществ на северо-востоке Костромской области, наиболее подверженных смене еловых древостоев на липовые с незначительным участием ели в первом ярусе и клена остролистного во втором ярусе.

Таблица 1

Коэффициенты корреляции Пирсона между значениями факторов среды

Шкала	ТМ	КН	ОМ	СР	НД	ТР	НТ	СР	ЛС	ФН
ТМ	1,000	-	-	-	-	-	-	-	-	-
КН	-0,877	1,000	-	-	-	-	-	-	-	-
ОМ	-0,841	0,648	1,000	-	-	-	-	-	-	-
СР	0,910	-0,815	-0,827	1,000	-	-	-	-	-	-
НД	-0,498	0,219	0,544	-0,367	1,000	-	-	-	-	-
ТР	0,516	-0,290	-0,843	0,534	-0,630	1,000	-	-	-	-
НТ	0,885	-0,801	-0,876	0,839	-0,370	0,572	1,000	-	-	-
СР	0,510	-0,285	-0,797	0,472	-0,717	0,931	0,544	1,000	-	-
ЛС	0,337	-0,523	-0,155	0,408	0,518	-0,228	0,442	-0,322	1,000	-
ФН	0,685	-0,475	-0,818	0,533	-0,715	0,793	0,656	0,848	-0,062	1,000

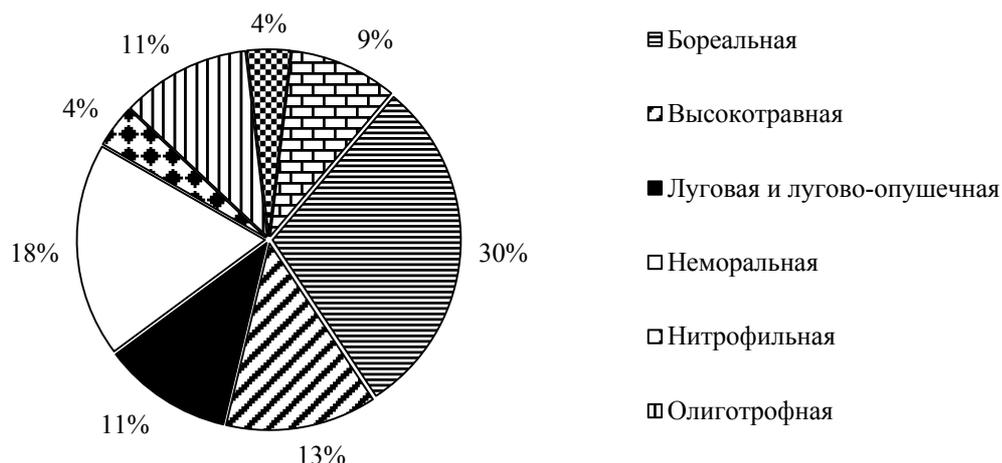


Рис. 2. Эколого-ценотическая структура местообитаний.

Литература

Курнаев С.Ф. Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 201 с.

Лебедев А.В. Ход естественных процессов в древостоях ядра заповедника «Кологривский лес» // Вклад особо охраняемых природных территорий в экологическую устойчивость регионов: Современное состояние и перспективы: материалы всероссийской (с международным участием) конференции. Кологрив, 2018. С. 6–14.

Смирнов В.Э., Ханина Л.Г., Бобровский М.В. Обоснование системы эколого-ценотических групп видов растений лесной зоны европейской России на основе экологических шкал, геоботанических описаний и статистического анализа // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 2006. Т. 111. С. 36-47.

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

УДК:58.009

ДИНАМИКА ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *SALORHACA WOLGARICA* (L. FL.) DC. В САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.В. Куликова, А.С. Кашин, И.В. Шилова, А.С. Пархоменко,
М.В. Лаврентьев

*Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского,
г. Саратов, Россия, e-mail: kulikovaluda064@mail.ru*

Аннотация: В работе приводятся данные о динамике возрастной структуры охраняемого вида – майкарагана волжского – в искусственных популяциях

Саратовской области. Приведены результаты четырех лет наблюдений. Выявлено, что наиболее устойчива популяция произрастает в Пугачевском районе.

Ключевые слова: *Calophaca wolgarica* (L. fl.) DC., реинтродукция, возрастная структура, онтогенетические спектры.

**DYNAMICS OF THE AGE STRUCTURE IN THE UNNATURAL
POPULATIONS *CALOPHACA WOLGARICA* (L. FL.) DC.
OF SARATOV REGION**

**L.V. Kulikova, A.S. Kashin, I.V. Shilova, A.S. Parhomenko,
M.V. Lavrentyev**

Saratov State University, Saratov, Russia, e-mail: kulikovaluda064@mail.ru

Summary: The data on the dynamics of the age structure of the protected species – *Calophaca wolgarica* (L. fl.) DC. – in the unnatural populations of Saratov region in the article. The results of four years of research are given. It was revealed that the most stable population grows in the Pugachev region.

Keywords: *Calophaca wolgarica* (L. fl.) DC., reintroduction, age structure, ontogenetic spectrums.

Майкараган волжский (*Calophaca wolgarica* (L. fl.) DC.) – высокодекоративный засухоустойчивый кустарник семейства Fabaceae Lindl., нуждающийся в охране эндемик Юго-Восточной Европы (Редкие ..., 1981). Предпочитает ковыльные степные сообщества на черноземах, глинистых и каменистых почвах. Реже встречается по опушкам горных сосняков или в зарослях кустарников по склонам степных балок (Редкие ..., 1981; Камелин, Федяева, 2008). Цветет в мае – июне, плодоносит в июле (Маевский, 2006).

Этот вид распространен на южной части Приволжской возвышенности до Волгограда, а также на правобережье Дона (восток Ростовской области) и в центральной части Манычско-Сальского водораздела. За пределами России известны находки в степях северо-западной части Казахстана и Украины. Произрастает в Донецком ботаническом саду в составе натурной модели степи (Поляков и др., 2010). Факторами, лимитирующими распространение майкарагана волжского, являются низкая реальная семенная продуктивность вида, а также немногочисленный самосев и медленное развитие (Красная ..., 2008; Красная ..., 2006; Серeda и др., 2015; Шилова и др., 2014).

Вид занесен в Красную книгу Российской Федерации со статусом 2а – вид, сокращающийся в численности. Указывается для территории

Ставропольского края, Республики Калмыкия, Астраханской, Волгоградской, Оренбургской, Ростовской, Самарской областей (Камелин, Федяева, 2008). Единственное указание на сборы *C. wolgarica* на территории Саратовской области – к югу от верховьев р. Иловля – датируется 1869–1870 гг. (Баум, 1870; Борисова, 1931). В научной литературе отсутствуют сведения о находках майкарагана волжского в более поздний период и современными сборами произрастание вида в регионе не подтверждается (SARAT, SARBG). Среди редких и исчезающих растений области (Красная ..., 2006) вид не указан.

В связи с этим представляется актуальным изучение возможности реинтродукции *Calophaca wolgarica* на оптимальных территориях Саратовской области (Куликова и др., 2018а).

Целью работы было изучение динамики возрастной структуры искусственных популяций майкарагана волжского в Саратовской области.

С целью реинтродукции семена майкарагана были собраны в природных популяциях Волгоградской области. С 2013 по 2015 год семена майкарагана высевались в грунт поздней осенью в количестве 100 шт. на одну площадку. В каждом месте посева закладывали пять площадок. В ноябре 2013 г. семена высевались в Красноармейском и Пугачёвском р-нах, в октябре 2015 г. – в Воскресенском, Красноармейском, Перелюбском, Пугачёвском и Фёдоровском р-нах. Рассадным способом растения были высажены весной 2014 года в Красноармейском районе.

При инспекции посевов и посадок в 2015 г. были обнаружены только растения, взошедшие из семян (Красноармейский и Пугачёвский р-ны). В апреле 2016 г. растения майкарагана в Красноармейском и Пугачёвском р-нах развивались нормально с незначительным выпадом. В июле 2016 – 2019 гг. проведено исследование возрастной структуры искусственных популяций семенного происхождения в Пугачёвском, Красноармейском и Фёдоровском р-нах (таблица).

При оценивании возрастных состояний молодых растений майкарагана опирались на следующие морфологические признаки (Куликова и др., 2018):

j – (2)3–5 листочков в листе; побег одиночный (главный побег, побег первого порядка), стебель светлый, гладкий, не полностью одревесневший;

im – 5–7(11) листочков в листе; побег одиночный или кустящийся у земли (побеги второго порядка), стебель светло-коричневый, одревесневший с более или менее густо сидящими сухими остатками прилистников;

v – 5–11 листочков в листе; (изредка побег одиночный) у побегов второго порядка в верхнем ярусе имеются побеги третьего порядка;

Таблица

Реинтродукция майкарагана волжского в степные местообитания Саратовской области.

Место посадки	Год посадки	Происхождение семян	Результат реинтродукции
Пугачевский район, окр. с. Максютово	2013	Волгоградская обл., Палласовский район, оз. Булухта; Светлоярский р-н, окр. с. Прудовый; Быковский р-н, полигон	2016 г. – 41 шт. 2017 г. – 115 шт. 2018 г. – 96 шт. 2019 г. – 92 шт.
	2014	Волгоградская обл., Городищенский р-н, Октябрьский р-н	
Красноармейский район, окр с. Мордово	2013	Волгоградская обл., Городищенский р-н	Всходы не обнаружены
Красноармейский район, склон холма между с. Ваулино и с. Рогаткино	2013	Волгоградская обл., Быковский р- н, полигон, Городищенский р-н, Октябрьский р-н	Всходы не обнаружены
Красноармейский район, окр. с. Каменка	2013	Волгоградская обл., Быковский р- н, полигон	Всходы не обнаружены
Красноармейский район, урочище Лесная ширь	2013	Волгоградская обл., Палласовский район, окр. Булухты; Светлоярский р-н, окр. пос. Прудовый	Всходы не обнаружены
Красноармейский район, Данилов овраг	2013	Волгоградская обл., Палласовский район, оз. Булухта; Светлоярский р-н, окр. с. Прудовый; Быковский р-н, полигон	2017 г. – 5 шт. 2018 г. – растения погибли
Красноармейский район, утес Степана Разина	2013	Волгоградская обл., Городищенский р-н	2017 г. – 18 шт. 2018 г. – 8 шт. 2019 г. – 7 шт.
Перелюбский район, окр. хут. Куцеба	2014	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, окр. с. Прудовый.	Всходы не обнаружены
Воскресенский район, окр. д. Ершовка.	2014	Волгоградская обл., Палласовский район, окр. Булухты; Светлоярский р-н, окр. пос. Прудовый	Всходы не обнаружены
Федоровский район, Иваново поле.	2015	Волгоградская обл., Городищенский р-н	2017 г. – 59 шт. 2018 г. – 60 шт. 2019 г. – 54 шт.

g_1 – 10–17 листочков в листе, мощный куст с хорошо развитым ветвлением из полностью одревесневших побегов. Наличие генеративных побегов.

Онтогенетические спектры (рис.) популяций в 2016 г. были левосторонние с пиком на ювенильных особях в популяции Пугачевского района и с пиком на имматурных особях в популяциях Федоровского и Красноармейского районов. Всплеск и увеличение ювенильных особей в Пугачевском районе в 2017 году связан с досеванием семян в данную популяцию. Наличие во всех исследованных популяциях группы виргинильных растений доказывает, что популяции достигают более устойчивого положения. В 2017 году отмечается преобладание имматурных растений в искусственных популяциях Федоровского и Красноармейского района и возрастание доли участия виргинильных растений, однако в 2018 г. наблюдается увеличение количества растений в популяциях Федоровского района (в 2017 году обнаружено 59; в 2018 – 60 особей). Возможно, это связано с длительным периодом покоя семян, которые способны сохранять свою всхожесть. Однако в популяции Красноармейского района, которая была самая малочисленной из всех наблюдаемых нами реинтродуцированных популяций майкарагана, отмечается резкое сокращение численности с 18 до 8 особей. В 2017 году данная популяция состояла полностью из имматурных растений, а в 2018 году имело место наличие виргинильной группы растений в онтогенетическом спектре. В 2019 году изменений в возрастной структуре не обнаружено, что объясняется длительным периодом нахождения растения в определенном возрастном состоянии.

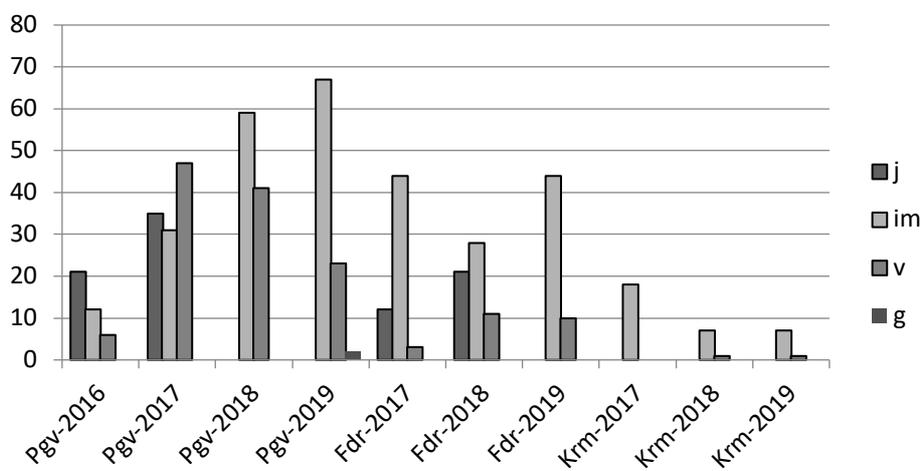


Рис. Онтогенетические спектры *Calophaca wolgarica*.

В популяции Пугачевского района отмечается незначительное уменьшение численности после всплеска в 2017 году (2017 г – 113 особей, 2018 г. – 100, 2019 г. – 92). В 2019 году в данной популяции отмечено два цветущих молодых генеративных растения (g_1). Однако процент содержания имматурных особей на протяжении четырех лет наблюдения остается по-прежнему высоким.

Таким образом, показана возможность создания искусственных популяций *C. wolgarica* в степных сообществах Саратовской области. При этом рассадный способ для данного растения не пригоден, более перспективным является посев семян под зиму. Устойчивость созданных популяций доказывает произрастание в них растений разных возрастных состояний. Наиболее перспективная популяция произрастает в Пугачевском районе. Она самая многочисленная, выпад растений в ней незначителен, часть растений перешла в генеративное состояние.

Литература

Баум О.О. Отчёт о ботанических исследованиях на правом берегу Волги между Казанью и Сарептой // Протоколы заседаний общества естествоиспытателей при Императорском Казанском университете. 1869 – 1870 гг. Казань, 1870. С. 65–73.

Борисова А.Г. Род *Calophaca* Fisch. – Майкараган // Флора Юго-Востока европейской части СССР. Вып. 5. М.; Л.: Гос. изд-во с.-х. и колх.-коопер. лит-ры, 1931. С. 585.

Камелин Р.В., Федяева В.В. Майкараган волжский – *Calophaca wolgarica* (L. fil.) Fisch. ex DC. // Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. С. 225–226.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М.В. Ломоносова; гл. ред. колл.: Ю.П. Трутнев и др.; сост. Р.В. Камелин и др. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

Красная книга Саратовской области: Грибы, лишайники, растения, животные. Саратов: Изд-во Торг.-пром. палаты Саратов. обл., 2006. 528 с.

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

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране / под ред. акад. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 264 с.

Середа М.М., Карасаева Т.А., Луценко Е.В. Микрклональное размножение майкарагана волжского // Вестник Удмуртского университета. Серия Биология, Науки о Земле. 2015. Т. 25. № 3. С. 35–40.

Шилова И.В., Демочко Ю.А., Петрова Н.А., Пастухова А.И. К семенному возобновлению *Calophaca wolgarica* (L. Fil.) DC. в естественных ценопопуляциях Волгоградской области // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2014. № 13. С. 266–269.

Поляков А.К., Сулова Е.П., Нецветов М.В., Дацько А.М., Козленко Д.А., Лихацкая Е.Н. Биоэкологические особенности редких видов древесно-кустарниковых растений *ex situ* // Промышленная ботаника. 2010. Вып. 10. С. 71–76.

Куликова Л.В., Кашин А.С., Шилова И.В., Петрова Н.А. Первые результаты реинтродукции *Calophaca wolgarica* (L. FL.) DC в Саратовскую область // Научные труды Национального парка «Хвалынский». Саратов-Хвалынский: ООО «Амирт», 2018. Вып. 10. С. 62–72.

Куликова Л.В., Кашин А.С., Петрова Н.А., Шилова И.В. Реинтродукция майкарагана волжского в Саратовскую область с учетом модели потенциального биоклиматического ареала вида // Вавиловские чтения – 2018: Сборник статей Междунар. научно-практ. конф., посвящ. 131 годовщине со дня рождения Н.И. Вавилова. Саратов: ФГБОУ ВО Саратовский ГАУ, 2018. С. 259–363.

УДК 069.15

**БОТАНИКЕ ВСЕ ВОЗРАСТЫ ПОКОРНЫ.
БОТАНИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ
М.В. Куликова**

*Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева, г. Москва,
Россия, e-mail: koulikova70@mail.ru*

Аннотация: В Государственном биологическом музее им. К. А. Тимирязева представлены основные разделы биологических знаний, в том числе систематика, морфология и экология растений. Музей создает программы, выставки, музейные занятия, лекционные курсы для посетителей различного возраста, образования и интересов. Биологический музей предлагает около 30 ботанических экскурсий различного формата для организованных школьных групп и семейной аудитории, активно использует прилегающую территорию усадьбы для экспозиционно-выставочной и просветительской работы. Разнообразна выставочная деятельность организации: за последние годы проведено более 10 выставок ботанической направленности с культурологической составляющей, что привлекает различную по интересам и возрасту аудиторию.

Ключевые слова: Биологический музей, ботаника, выставки, Красная книга, лекции, музейные занятия, оранжерея, посетители, экскурсии.

**ALL AGE OBEDIENT TO BOTANY.
BOTANICAL EDUCATION IN BIOLOGY MUSEUM**

M.V. Kulikova

*The State Biology Museum named after K. A. Timiryazev, Moscow, Russia,
e-mail: koulikova70@mail.ru*

Summary: The State Biological Museum named after K. A. Timiryazev presents the main fields of biology: taxonomy, morphology and plant ecology. The museum creates programs, exhibitions, museum workshops, and lecture courses for visitors of various ages, education and interests. The Biology Museum offers about 30 botanical excursions of various formats for organized school groups and family audiences, actively uses the adjoining territory of the estate for exhibitions and educational purposes. The Museum exhibition activities are diverse: in recent years, more than 10 botanical exhibitions with a cultural component have been held, which attracts an audience of different interests and age.

Keywords: Biological Museum, botany, exhibitions, Red Book, lectures, museum classes, greenhouse, visitors, excursions.

Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева представляет основные разделы биологических знаний, в том числе систематику, морфологию и экологию растений. Высокая востребованность этих тем поставила проблему качественно нового освоения музейного пространства и расширения экспозиционных площадей. Музей создает программы, выставки, музейные занятия, лекционные курсы для посетителей различного возраста, уровня образования и интересов.

Основная экспозиция современного музея развернута в 16 залах, из которых два отведены под ботаническую тематику. В зале «Мир растений» представлена систематика царства растений, построенная по эволюционному принципу. Экспозиция зала «Жизнь растений» посвящена морфологии, анатомии и физиологии растений. К сожалению, имеющиеся экспозиции чрезмерно академичны и требуют обновления, так как были созданы в 1978 и 1997 гг. соответственно. В 2012 г. была открыта музейная лаборатория «Прозрачная наука», оборудованная для проведения практических занятий. В этих залах проводятся занятия по 30 темам, ориентированных под запросы школьных групп: классические экскурсии, интерактивные занятия, экскурсии с демонстрацией опытов, практические

занятия с индивидуальным рабочим местом (в том числе с микроскопами). Все занятия сопровождаются демонстрацией опытов, живых объектов, мультимедийных презентаций, материалами из интерактивного фонда (муляжи плодов, объемная сушка, натуральные объекты и др.). Таким образом, экспонаты как бы покидают пространство витрин, способствуя адаптации занятий с учетом потребностей современных школьников. Ботаническая тематика поддерживается экспонатурой и в других залах музея. Палеомакеты в экспозиции «Развитие органического мира», демонстрируют развитие флоры на нашей планете, широко представлен палеоботанический материал. В диорамах и биогруппах, демонстрирующих различные экологические сообщества и взаимосвязь организмов, особое место уделено растениям.

Музей активно работает с посетителями с ограниченными возможностями здоровья, не только разрабатывая специальные занятия, но и адаптируя уже имеющиеся программы под экскурсантов с различными категориями инвалидности. В последнее десятилетие катастрофически сократилось количество экскурсионных групп из техникумов, педагогических и медицинских училищ, университетов. Однако в последние годы возобновилось посещение музея группами студентов Института биологии и химии Московского педагогического государственного университета. Помимо этого, возрос спрос на экскурсионные программы среди семейных посетителей. Поддерживая этот интерес, музей адаптировал часть занятий, которые проводятся в выходные, праздничные дни и в период школьных каникул, для сборных групп родителей с детьми. Трудность в проведении таких программ заключается в различной подготовке участников, сказывается и возрастная дифференциация.

При музее работает оранжерея, площадью 110 м². В настоящее время коллекция оранжереи составляет 250 видов, которые представлены 350 экземплярами растений (в ассортименте видовые растения, а также сорта и культивары). В основу тематического комплектования коллекции положен биогеографический метод с показом растений из различных биотопов: тропический и субтропический лес, околородные пространства и субтропические пустыни. В оранжерее выращивают растения для живой экспозиции в залах и постановки ботанических опытов; в экспозиционной части проводятся экскурсии по различным темам: «Путешествие с комнатными растениями», «Полезные растения», «Опасные растения». Несмотря на камерность экспозиции, она привлекает как организованные школьные группы, так и разновозрастных одиночных посетителей.

В начале 2000-х гг. в связи с введением в школьную программу таких предметов, как экология и москвоведение, возник спрос на экскурсии по разнообразию природы города, сезонным явлениям в природе. Проводя экскурсии со школьниками, сотрудники столкнулись с проблемой незнания учащимися не только закономерностей развития природы, причин возникновения экологических проблем, но зачастую и названий растений, широко распространенных в Москве. В 2004 г. при поддержке Департамента природопользования на одном из участков открытого грунта усадьбы музея была создана экспозиция «Естественные растительные сообщества, редкие и исчезающие виды лесных, луговых и околоводных растений природного комплекса Москвы». В экспозиции была собрана уникальная коллекция растений Красной книги города Москвы, насчитывающая в настоящее время 48 видов. Экспозиция построена по биотопическому принципу, когда охраняемые виды предстают перед нами в родных природных сообществах. Для этого на участке было высажено около 200 видов дикорастущих растений природного комплекса Москвы, перенесенных из природных биотопов. Эта коллекция дикорастущих растений дает возможность на небольшой территории воссоздать фрагменты растительных ассоциаций следующих типов растительности: хвойный лес, смешанный лес, широколиственный лес, опушка и луговые растения, болото и околоводные растения. Экспозиция соответствует всем требованиям для проведения по ней экскурсионных групп: размечены дорожки, предусмотрены площадки для остановки экскурсантов, проведен полный этикетаж всех растений. С апреля по сентябрь по экспозиции проводятся экскурсии для школьных групп. Это единственная площадка (включая оранжерею) в музее, адаптированная для проведения экскурсий для посетителей на инвалидных колясках. Для свободного посещения экспозиция открыта во время семейных праздников, общегородской акции «Ночь в музее».

В августе 2019 г. Биологический музей и Русское общество любителей ботанической иллюстрации при поддержке Департамента транспорта и развития дорожно-транспортной инфраструктуры города Москвы создали экспозицию «Растения Красной книги города Москвы» в поезде «Акварель» Московского метрополитена. Каждый вагон посвящен определенной группе растений: «Луговые растения», «Растения водных и околоводных сообществ», «Колокольчики», «„Ягодные“ растения», «Первоцветы». В поезде «Акварель» представлены 35 акварельных рисунков растений, численность которых сокращается из-за антропогенной трансформации природных мест их обитания и вследствие избирательного сбора. Таким образом, эколого-ботаническая просветительская деятельность музея вышла

на городской уровень и охватила новые группы жителей и гостей столицы, которые, возможно, никогда не станут посетителями Биологического музея.

С 1998 г. в Биологическом музее проводится программа «От науки до школы через музей», состоящая из лекционных занятий по наиболее актуальным проблемам современной науки. Для этого мы приглашаем ведущих специалистов из научно-исследовательских институтов РАН, среди которых академики, члены-корреспонденты, доктора и кандидаты наук. Изначально эта программа была нацелена на учителей биологии, экологии и географии. Постепенно аудиторный состав программы расширился, ее стали посещать школьники старших классов, студенты профильных университетов, сотрудники научных и природоохранных учреждений, а также публика, не имеющая профессиональных базовых знаний, но интересующаяся научным знанием как таковым. Большое внимание уделяется ботанической, экологической и образовательной тематике: «Гинкго – встреча с живым ископаемым» (С. В. Наугольных, д.г.-м.н., профессор РАН, главный научный сотрудник Геологического института РАН); «Цветок и гены» (И. А. Шанцер д.б.н., снс Гербария ГБС им. Н. В. Цицина РАН); «Как меняется мир растений за десятилетия» (Н. М. Решетникова, д.б.н., с.н.с. ГБС им. Н. В. Цицина РАН и Е. В. Тихонова, к.б.н., в.н.с. ЦЭПЛ РАН); «Виды – „вселенцы“ и их влияние на экосистемы» (Ю. К. Виноградова, д.б.н. и Н. М. Решетникова, к.б.н., ГБС им. Н. В. Цицина РАН; Н. Ю. Феоктистова, д.б.н. и А. В. Суров, д.б.н., ИПЭЭ им. А. Н. Северцова); «Лишайники: биология, экология, роль в природе и возможности практического использования» (Е. Э. Мучник, д.б.н., доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии широколиственных лесов Института лесоведения РАН); «Взаимоотношения растений и опылителей» (С. Н. Лысенков, к.б.н., научный сотрудник кафедры биологической эволюции МГУ им. М. В. Ломоносова).

Летом залы музея обычно пустели в связи с отсутствием школьных групп. Так было до 2004 г., пока музей не пригласил в свои залы клубные объединения любителей садовых растений: Российское общество ириса, клуб «Цветоводы Москвы», Международное общество сирени, Московский клуб гладиолусоводов. В настоящее время с апреля по сентябрь в залах музея проходит серия выставок «Цветы наших садов» (более 50 выставок). На выставках (по секциям) демонстрируются лучшие сорта различных видов садовых растений отечественной и зарубежной селекции. Все растения, представленные на выставках, этикетированы; оформлены информационные стенды; садоводы-любители проводят консультации посетителей по вопросам выращивания, ухода, размножения конкретных растений. В

зимний период времени члены клубов в рамках программы «В четверг вечером» читают лекции в залах музея. Целевая аудитория этого выставочного проекта – любители садовых растений в возрасте 45+. В рамках проекта музей получает нового посетителя, который многократно приходит музей на отдельные выставки. При этом он попутно знакомится с экспозицией музея, видит анонсы выставок, мероприятий – это побуждает его прийти еще раз. Многие члены клубов и публика стали нашими постоянными посетителями на мероприятиях программы «Семья в музее», экологических праздниках и пр., приводя в музей детей и внуков.

Ежегодно в залах музея проходит 10–15 фондовых выставок, в том числе ботанической направленности. За последние 5 лет было проведено более 10 выставок: выставочный проект «Ода дереву» (2015–2016), включивший в себя 3 выставки – «Тайны скрипичного леса», выставку дизайнерских елок, выставку анималистической деревянной скульптуры Д. Б. Воронина «Годичные кольца»; выставку «Гости званые и незваные. Адвентивные виды» (2015); «Сад жизни» (к юбилею И. В. Мичурина, 2015); «Когда ты ростом с муравья» (по книге Я. Ларри «Необыкновенные приключения Карика и Вали», 2016); «Важная шишка» (2016); «Остатки былой роскоши» (2017); «Необычные „семечки“» (в рамках проекта «Топ-20. Самое-самое из фондов музея», 2017); «Герой зеленой революции» (посвященная 175-летию К. А. Тимирязева, 2018); «Пастыри лесов» (уникальные деревья планеты в фотопроекте Шигеру Есиды, 2019). Опыт Биологического музея показывает, что выставочные проекты с междисциплинарной составляющей пользуются большой популярностью. Практически все выставки имеют культурологический аспект, рассчитаны на различные интересы и возрасты аудитории.

УДК 581.44

ПОЛИМОРФИЗМ ПОБЕГОВ *AGRIMONIA EUPATORIA* L.

М.В. Куликова

*Государственный биологический музей им. К. А. Тимирязева, г. Москва,
Россия, e-mail: koulikova70@mail.ru*

Аннотация: *Agrimonia eupatoria* L. – многолетник, по всей Московской области встречается диффузно, характеризуется широким спектром экологических и эдафических условий произрастания. Репешок обыкновенный – перспективный вид для получения лекарственного сырья. Выделено несколько форм растений, имеющих ряд морфологических отличий, обусловленных экологическими причинами. Изучение морфологии

побега репешка обыкновенного актуально в связи с использованием в медицинской практике надземной части растения.

Ключевые слова: *Agrimonia eupatoria* L., генеративный побег, лекарственное сырье, параклады, полиморфизм, синфлоресценция.

SHOOT POLYMORPHISM OF *AGRIMONIA EUPATORIA* L.

M.V. Kulikova

The State Biology Museum named after K. A. Timiryazev, Moscow, Russia, e-mail: koulikova70@mail.ru

Summary: *Agrimonia eupatoria* L. is a perennial plant that occurs diffusely throughout the Moscow region and is characterized by a wide range of ecological and edaphic growing conditions. *A. eupatoria* – a perspective form for obtaining pharmaceutical raw materials. Several plant forms have been distinguished due to having several morphological differences caused by environmental reasons. The study of the morphology of shoot of the *A. eupatoria* is important because of the plant aerial parts use in medical practice.

Keywords: *Agrimonia eupatoria* L., generative shoot, pharmaceutical raw materials, paraclade, polymorphism, synflorescence.

Agrimonia eupatoria L. – перспективный вид для получения лекарственного сырья, не включенный на данный момент в Государственную фармакопею РФ (2018). Изучение морфологии побега репешка обыкновенного актуально в связи с использованием в медицинской практике надземной части растения. В траве содержатся флавоноиды, дубильные вещества, гликозиды, горечи, следы алкалоидов (Губанов и др., 1992).

A. eupatoria относится к группе короткорневищных травянистых поликарпиков, а по способу формирования побегов – к «архитектурной модели» многолетних трав с однотипными полурозеточными (или удлиненными) закрытыми побегами. Короткое, гомогенное корневище растения ветвится с 3-го года жизни. Почки возобновления закладываются на вершине корневища, в результате чего последнее формируется в восходящем направлении. Растение имеет прямостоящие, слабоветвистые побеги, достигающие в высоту 30–100 см. Нижние листья розеткообразно сближены, верхние быстро уменьшающиеся в размерах, сильно расставленные. Стебель густо опушен простыми волосками двух типов: длинными и короткими. Листья прерывисто-перистые, с войлочным опушением с нижней стороны. Листочки сидячие эллиптической или ромбической формы, крупно- или островато-зубчатые. Прилистники мелкие,

листовидные. Цветки желто-золотистые, собраны в соцветие – густую узкую простую колосовидную кисть. В большинстве случаев растения имеют разветвленное соцветие, которое можно рассматривать по типологии В. Тролля как объединенное соцветие (синфлоресценцию) (Кузнецова и др., 1992). Главная ось годовичного побега заканчивается флоральной единицей (далее ФЕ): открытая кисть в верхней части брактеозная, в нижней – фрондозная. Ниже главной оси развиваются боковые оси – паракладии первого порядка. Паракладии первого порядка могут разветвляться, образуя паракладии второго порядка. Все разветвления-паракладии несут на концах ФЕ и являются открытыми кистями. У растений *A. eupatoria* синфлоресценция – закрытая кисть из кистей. Соцветие полителическое, так как конечный участок главной оси представлен открытым соцветием (Куликова, 2018). Плоды – двурешки, поникающие. Гипантий твердый, темно-бурого цвета, колоколообразный, несколько расширенный под основанием шипиков; наружные шипики прямостоячие или горизонтально оттопыренные. Относится к числу довольно полиморфных видов (Румянцев, 1989).

При изучении полиморфизма растений *A. eupatoria* были использованы гербарные материалы ГБС РАН, МГУ, БИН РАН и данные, полученные при изучении растений в природных биотопах Московской области.

Репешок обыкновенный по всей Московской области произрастает диффузно, не образуя сплошных зарослей, по разреженным сухим лесам, кустарникам, лугам и пастбищам (Губанов и др., 1992). Этот вид характеризуется широким спектром экологических и эдафических условий произрастания. В ходе исследования были обнаружены популяции репешка обыкновенного в сосновом, широколиственно-еловом (смешанном) и широколиственном лесах, на суходольных и пойменных лугах, по берегам рек и на полосе отвода вдоль железных дорог.

Репешок обыкновенный – светолюбивое растение, и большая часть его популяций приурочена к открытым пространствам: суходольным лугам, березнякам, опушкам смешанного леса. При этом растения не являются угнетенным и под пологом леса. По шкале обилия растений по Друде: встречается единично (Sol.) под пологом леса при сомкнутости крон 70–90% и рассеянно (Sp.) на хорошо освещенных участках. При этом растение может образовывать небольшие пятна, представленные куртиной надземных побегов, принадлежащих одной особи.

У *A. eupatoria* было выделено несколько форм растений, имеющих ряд морфологических отличий, обусловленных экологическими причинами:

Форма I. Длина побега 20–40 см. Листья собраны в прикорневую розетку. Длина рахиса листа срединной формации 7–10 см. Лист 7–9-членный, листочки продолговатые, мелкозубчатые. Обильное опушение стебля и листьев с обеих сторон. Соцветие составляет 70 % от высоты генеративного побега, не ветвится. Плоды мелкие (до 3 мм) располагаются по всему соцветию расставлены на расстояние 5–6 мм друг от друга.

Форма II. В отличие от растений формы I, побег полурозеточный. Синфлоресценция составляет 50–60 % от высоты генеративного побега. Наблюдается образование 1–2 паракладиев первого порядка. Плоды размером 2–4 мм собраны в верхней части флоральных единиц.

Растения, относящиеся к рассмотренным выше формам, произрастают на песчаных и известняковых почвах на сухих склонах оврагов, суходольных низкотравных лугах. Для них характерны признаки ксероморфности: низкорослость, сученность листьев в нижней части побега, сильное опушение побегов, мелколистность и мелкоплодность, отсутствие или низкая степень ветвления побега.

Форма III. Длина побега 40–60 см. Листья в нижней части побега отсутствуют (рано отмирают). Длина рахиса листа срединной формации 10–20 см, лист 11–15-членный. Листочки на листе располагаются с большим интервалом друг от друга. Наблюдается сильное опушение стебля и нижней стороны листа. Длина соцветия составляет 30–40 % от высоты стебля, паракладии не образуются. Плоды мелкие (2–3 мм), сучены в верхней половине соцветия. Представители данной формы произрастают в смешанных лесах, где сомкнутость крон достигает 90–100 %. Крупнолистность, темно-зеленую окраску листьев, короткое соцветие, отсутствие паракладиев можно объяснить чрезмерным затенением растений.

Форма IV. Длина побега 50–60 см. Листья сгруппированы в середине генеративного побега или равномерно распределены по всей его длине. Длина рахиса листа срединной формации 10–12 см, лист 7–9-членный. Синфлоресценция составляет 30 % от длины побега, образуются 1–2 паракладия первого порядка. Плоды мелкие (до 3 мм), распределены равномерно по всему соцветию.

Форма V. Длина побега 60–90 см. Листья равномерно распределены по всей длине побега. Длина рахиса листа срединной формации 10–15 см, лист 7–11-членный. Опушение стебля и листьев незначительно. Синфлоресценция составляет 70 % от высоты растения, образуется 3–4 паракладия первого порядка, каждый из которых почти достигает длины флоральной единицы центральной оси. На некоторых паракладиях первого

порядка образуется по 2–3 паракладия второго порядка. Плоды крупные (до 7 мм), скучены в верхней половине флоральной единицы.

Форма VI. Длина побега 80–120 см. Листья равномерно распределены по всей длине побега. Длина рахиса листа срединной формации до 25 см длиной. На листе 9–11 удлинённых листочков с крупными зубцами по краю. Опушение стебля и листьев незначительно. Длина синфлоресценции составляет 60 % от длины побега. Плоды на главной оси крупные (до 6 мм), скучены в верхней трети соцветия. На соцветии сформированы 3–4 укороченных паракладия первого порядка, несущие на себе единичные паракладии второго порядка.

Представители форм IV–VI произрастают на заливных лугах с высоким травостоем, в редколесьях, светлых березовых и сосновых лесах, по опушкам смешанного леса. Высокий стебель, крупнолистность, отсутствие листовой розетки, незначительное опушение, обильное ветвление генеративного побега, крупноплодность – признаки растений, произрастающих в условиях легкого затенения, на плодородных почвах.

Полиморфизм рассмотренного вида (даже на ограниченной территории Московской области) связан с его распространением в широком спектре экологических условий. Полученные данные дополняют внутривидовую характеристику *Agrimonia eupatoria*, а также позволяют учитывать особенности морфологии побега вида, перспективного для получения лекарственного сырья. Знания о длине и степени ветвления генеративного побега необходимы для вида, у которого в медицинских целях используется надземная часть.

Литература

Государственная фармакопея Российской Федерации. XIV издание. 2018. Том IV. URL: <http://femb.ru/femb/pharmacopea.php> (дата обращения 15.08.2019).

Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений. М.: Изд-во МГУ, 1992. 400 с.

Кузнецова Т. В., Пряхина Н. И., Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб.: Химико-фармацевтический институт, 1992. 128 с.

Куликова М. В. Морфология соцветия *Agrimonia eupatoria* L. // Материалы II Международной конференции «Систематические и флористические исследования Северной Евразии» (к 90-летию со дня рождения профессора А. Г. Еленевского). Т. 2 / Под общ. ред. В. П. Викторова. М.: МПГУ, 2018. С. 79–82.

Румянцев С. Д. Систематика, распространение и внутривидовая изменчивость видов рода *Agrimonia*: Дис. на соис. уч. степ. канд. биол. наук. М., 1989. 160 с.

УДК 580:502.7: 582.31/9 (574.54)

ВОЗРАСТНЫЕ СОСТОЯНИЯ *SPIRAEANTHUS SCHRENKIANUS* MAXIM. В БОРОЛДАЙСКИХ ГОРАХ (КАЗАХСТАН)

А.Н. Куприянов¹, О.А. Куприянов¹, Б.М. Мошкалов², А.Абдуова³

¹Кузбасский ботанический сад, Кемерово, Россия,

e-mail: kupr-42@yandex.ru

²Шымкентский государственный дендрологический парк, Шымкент, Казахстан, e-mail: Dendro_park@mail.ru

³Южно-Казахстанский Государственный университет им. М.Ауэзова, Шымкент, Казахстан, e-mail: aisulu.abduova@mail.ru

Аннотация: Основными признаками, характеризующими возрастные состояния *Spiraeanthus schrenkianus* в прегенеративном периоде, является усложнения морфологии листовой пластинки и особенности формирования первичного побега. В генеративном периоде происходит усложнение структуры побегов, количество цветущих побегов, усложнение корневой системы.

Ключевые слова: *Spiraeanthus schrenkianus*, Боролдайские горы, возрастные состояния.

AGE STATE *SPIRAEANTHUS SCHRENKIANUS* MAXIM. IN THE MOUNTAINS BORALDAYTAU (KAZAKHSTAN)

A.N. Kupriyanov¹, O.A. Kupriyanov¹, B. M. Moschkalov², A. Abduova³

¹ Kuzbass Botanical Garden, Kemerovo, Russia, e-mail: kupr-42@yandex.ru

²Shymkent State Dendrological Park, Shymkent, Kazakhstan, e-mail: Dendro_park@mail.ru

³South Kazakhstan State University named after M. Auezov, Shymkent, Kazakhstan, e-mail: aisulu.abduova@mail.ru

Summary: The stages of ontogenesis of *Spiraeanthus schrenkianus* were studied. The pregenerative period is characterized by the complication of the morphology of the leaf blade and the formation of the primary shoot. In the generative period, there is a complication of the structure of shoots, the number of flowering shoots, complication of the root system.

Keywords: *Spiraeanthus schrenkianus*, Boraldaytau, age state.

Spiraeanthus schrenkianus Maxim. – эндемичный для Казахстана род и вид с сокращающимся ареалом, включенный в Красную книгу Казахстана. Ареал *S. schrenkianus* ограничен пустыней Бетпақдала, Чу-Иллийскими горами, Сырдарьинским Каратау.

Горы Боралдайтау относится к Боралдайскому округу Южно-Каратауской подпровинции, Каратаусской провинции (Рачковская, Садвакасов, 2003), в котором *S. schrenkianus* обитает по горным склонам, крутизной склонов 12-18° и высотными пределами 600 – 850 м над ур. м., а также по длинным пологим с крутизной 2-5° шлейфам горных склонов, покрытым сплошным слоем лесса, и высотными пределами 500–600 м над ур. м. (Куприянов и др., 2017).

Узколокальный эндемизм *S. schrenkianus*, включение его в Красную книгу Казахстана, обособленное положение таксона в системе рода, отсутствие сведений по биологии и экологии, послужили основой для изучения возрастных состояний *S. schrenkianus* в естественных местах произрастания.

Исследования проводились в долинах рек Боралдай, Аяк-Сунга, Орта-Сунга, Кошкарата с 2015 по 2018 гг. на 9 пробных площадях. У проростков, ювенильных, имматурных, молодых виргинильных особей измерялась высота, длина, ширина семядолей и листьев в 8-кратной повторности. У виргинильных, генеративных, субсенильных и сенильных особей измерялась высота, диаметр побегов, характеристика вегетативных и плодущих побегов. Для изучения начальных возрастных состояний в октябре 2016 года сделан искусственный посев семян в естественных насаждениях *S. schrenkianus*. Выделение возрастных состояний проводилось согласно методическим указаниям Т.А. Работнова (1950), А.А. Уранова (1975), О.В. Смирновой и др. (1976) с позиций двух подходов – с учетом календарного и биологического возраста.

Латентный период. Семена созревают в августе. На средневозрастной особи образуется 2–2,5 тыс. семян. Завязываемость семян низкая, большинство семян остаются недоразвитыми. Период опадания семян *S. schrenkianus* растянут с августа до середины октября.

Виргинильный период. Проростки (р). Опавшие семена практически не имеют периода покоя и часть их прорастает поздно осенью, другая часть – рано весной, концентрируясь под кронами родительских растений. Прорастание осуществляется по надземному типу. Над поверхностью почвы появляется крючковидно изогнутый гипокотиль (длина его 1–3 см), затем он

выпрямляется, вынося на поверхность околоплодник. Семядоли мелкие овальные, 0,5–1 см дл., сохраняются длительное время (рис. 2).

Первый настоящий лист простой тройчато-перистый (рис. 1), следующие листья перистолопастные, просто перистые (0,5–1 см дл.), в фазе проростков они образуют небольшую розетку. Проростки массово гибнут в зимний период и во время весенней засухи. Сохранность проростков наблюдается очень редко.



Рис. 1. Возрастные состояния *Spiraeanthus schrenkianus*: p – проросток; j – ювенильная, im – иматурная, v – виргинильная особи.

У ювенильных особей (j) формируется розетка из 9–11 листьев: нижние – тройчатые, затем перистолопастные, верхние перисто-раздельные с одной-двумя парами листочков и тройчатой конечной долей. Корень стержневой слабо ветвистый 5–6 см (рис. 2).

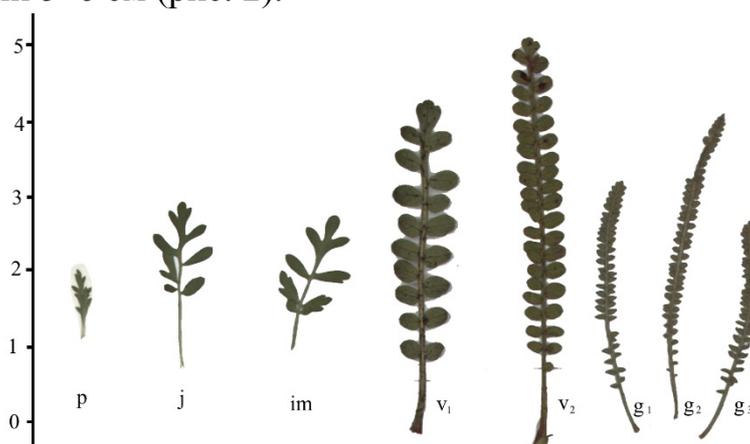


Рис. 2. Морфологические особенности листьев *S. schrenkianus*: p – проросток, j – ювенильная, im – иматурная особи, v₁ – виргинильная особь первого года; v₂ – виргинильная особь второго года; g₁, g₂, g₃ – листья генеративных особей.

В имматурном состоянии (im) отмечен слабый рост главного побега (1–2 см), в пазухах нижних листьев закладываются почки. Образуется розетка листьев с многочисленными листьями (10–14 шт.) переходного типа от перисто-рассеченных с 2–3 парами листочков к более сложным с 6–10 парами листочков 2–3 (4) мм дл. Корневая система представлена главным корнем.

В виргинильном возрастном состоянии (v) начинается рост побегов и в ноябре побеги достигают $3,5 \pm 0,17$ см дл. За счет контрактильности главного корня, часть побега втягивается в почву на глубину (1) 2–3 см. Нижние листья засыхают, в их пазухах хорошо различимы почки возобновления, которые начинают прорастать в октябре-ноябре, их количество составляет от 3 до 7 на побег (среднее 3,3 шт./побег). Количество листьев у молодых виргинильных особей составляет $25,4 \pm 3,7$ шт./растение, их длина 4–5 см, количество пар листочков от 9 до 19. У некоторых экземплярах почки, расположенные на подземной части побегов, прорастают, образуя немногочисленные боковые побеги. В зависимости от погодных условий прорастание почек может продолжаться до декабря.

На второй год растения остаются в виргинильном состоянии. Высота растений 15–20 см. Растения в этом возрастном состоянии состоят из одного главного побега и 3–5 вспомогательных, отходящих от главного побега. Высота растений обычно не превышает 50 см. В этом возрастном состоянии у растений сохраняется главный стержневой корень.

Генеративный период. Молодое генеративное состояние (G_1) наступает на 4–5 год, а в благоприятных условиях – на третий год. Первое соцветие формируется на главном побеге; в последующие годы соцветия формируются на всех побегах. У молодых генеративных особей обычно формируется от 1 до 15 цветущих побегов. Количество ежегодно отмирающих побегов менее 10%. Стержневая корневая система сменяется на ветвистую. Листья приобретают присущую форму взрослого растения их длина 3,5–4 см, количество пар листочков достигает 30–40 шт. (рис. 1).

Среднее генеративное состояние (G_2) характеризуется формированием ветвистой корневой системы, главный корень не выражен, появляются побеги из подземной части корневищ, напоминающие ксилоризомы. Увеличивается количество генеративных побегов до 10–30 (40) на растение, количество отмирающих побегов достигает 20–30%.

Для старого генеративного состояния (G_3) характерно появления 3–5 толстых побегов 4–9 см в диам., высота кустов достигает 2–2,5 м. Происходит постепенное отмирание нижних скелетных ветвей, их доля

составляет более 30%. Соцветия многочисленные, они формируются на верхушках побегов.

Постгенеративный период. Субсенильное состояние (SS) характеризуется практически полным отмиранием главных побегов, незначительное количество живых побегов появляется в основании куста. Листья сохраняют морфологические признаки генеративных растений (3–4 см дл. и 20–35 пар листочков). Доля отмерших побегов достигает 80%. Переход в сенильное состояние (S) характеризуется практически полным отмиранием побегов. В зависимости от экологических условий это происходит через 40–60 лет.

Основными признаками, характеризующими возрастные состояния в прегенеративном периоде, является усложнения морфологии листовой пластинки и особенности формирования первичного побега. В генеративном периоде происходит усложнение структуры побегов, количество цветущих побегов, усложнение корневой системы.

Благодарности. Работа выполнялась в рамках госзадания № 0352-2016-0002; УНУ Гербарий Кузбасского ботанического сада (KUZ); гранта Министерства образования и науки Республики Казахстан на 2018-2020 гг. № AP0513246 «Исследование и охрана декоративных и редких растений Сырдарья-Туркестанского природного парка».

Литература

Куприянов А.Н., Эбель А.Л., Лашинский Н.Н., Мошкалов Б.М. Флористическое разнообразие Боролдая. Шымкент, 2017. 237 с.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в лесных ценозах // Тр. БИНа АН СССР. М.-Л., 1950. Сер. 3. Вып. 6. С. 7–204.

Рачковская Е.И., Садвакасов Р.Е. О Каратавской ботанико-географической провинции // Ботанические исследования в Казахстане. Алматы, 2003. С. 108–112.

Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений разных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. С. 14–44.

Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.

УДК 582.542.1, 581.444

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ПОЛЕВИЦ (*AGROSTIS* L., POACEAE)

Е.И. Курченко

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: kurchenko@inbox.ru*

Аннотация: Представлена классификация жизненных форм видов *Agrostis* на основе способа возобновления побегов и типа побегов – розеточных и безрозеточных. Установлено 12 вариантов жизненных форм. Описаны результаты воздействия умеренных и экстремальных условий обитания на размерные морфологические признаки и жизненные формы

Ключевые слова: жизненные формы, полевица, *Agrostis*, Poaceae, классификация жизненных форм.

LIFE FORMS OF BENT- GRASS (*AGROSTIS* L., POACEAE)

E.I. Kurchenko

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: kurchenko@inbox.ru*

Summary: The classification of life forms of *Agrostis* species based on method of way to resume of shoots and type of shoots – rosette and rosette-free is presented. Set 12 options for life forms. The results of the influence of moderate and extreme living conditions on dimensional morphological characters and life forms are described.

Keywords: life forms, bent-grass, *Agrostis*, Poaceae, classification of life forms.

Род *Agrostis* L. широко распространен во внетропических странах обоих полушарий и насчитывает ~250 видов. На каждом континенте выделяются центры разнообразия видов, приуроченные к горным районам: в Европе Пиренейский полуостров, в Азии - Индия, Китай, Притихоокеанские районы; восточная часть Австралии; в Северной Америке – Мексика, в Южной – Анды; в Африке – восточная часть с Эфиопским нагорьем. На территории России и сопредельных стран выявлено 44 вида, что составляет ~1/5 часть мирового объема рода (Курченко, 2010). Полевицы характеризуются большим разнообразием жизненных форм, и примечательно, что жизненные формы видов на территории России и сопредельных стран охватывают почти все их разнообразие в мировом масштабе.

И.Г.Серебряков в монографии «Экологическая морфология растений» дал подробный обзор истории изучения, терминологии и классификации

жизненных форм высших растений и свое их определение. Под жизненной формой растений с эколого-морфологической точки зрения следует понимать «своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды. Исторически габитус складывается в данных почвенно-климатических и ценологических условиях как выражение приспособленности растений к этим условиям» (Серебряков, 1962, с. 69). Внешние условия, согласно Серебрякову, воздействуют на процессы роста растения, поэтому решающую роль в архитектонике жизненных форм играют вегетативные органы и, в первую очередь – структура побегов.

Т.И.Серебрякова (1971) в монографии «Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков», на основании анализа литературных данных и собственных исследований морфогенеза побегов и побегообразования у злаков разных систематических и экологических групп, разработала новую классификацию жизненных форм злаков. В основе классификации лежит наиболее существенный с точки зрения **эволюции** признак – наличие или отсутствие розеточной фазы в развитии побегов. Этот признак использован ею для двух подразделений высокого ранга, а в их пределах деление на древесные формы, травянистые многолетники и однолетники и далее на группы, различные по способу кущения и форме роста. Самые общие эволюционные тенденции в семействе злаков заключаются в переходе от безрозеточных форм к розеткообразующим, от многолетних к однолетним, от мезофильных предков к плотнокустовым. Возможные направления преобразований могут быть различными в конкретных небольших таксонах.

В нашей работе «Род полевица (*Agrostis* L.) России и сопредельных стран» (Курченко, 2010) за основу классификации полевиц принят наиболее существенный с точки зрения **систематики** злаков признак – способ возникновения побегов, на важность которого впервые указал Э. Хаккель (Nackel, 1882). Способ возникновения побегов использован для выделения двух классов, в каждом из них подклассы различаются по типам побегов Т.И.Серебряковой – розеточные или безрозеточные. В целом классификация с дополнениями, учитывающими жизненные формы мирового состава рода полевиц, имеет следующий вид.

Класс А. Дерновинные с интравагинальными побегами (истинно дерновинные по П.А. Смирнову, 1958)

Подкласс 1. Безрозеточные рыхлодерновинные – *A. grandis*

Подкласс 2. Розеткообразующие

Группа 1) плотнодерновинные многолетники – *A. salsa*,
A. maeotica

Группа 2) плотнодерновинные малолетники – *A. alpina*,
A. rupestris

Группа 3) плотнодерновинные однолетники – *A. geminata*

Группа 4) дерновинно-столонообразующие – *A. canina*, *A. albida*

Группа 5) дерновинно-ложнокорневищные надземно кустящиеся –
A. maeotica, *A. alascana*.

Группа 6) дерновинно-ложнокорневищные подземно кустящиеся

Класс Б. Рыхлокустовые с экстравагинальными побегами

Подкласс 1. Безрозеточные рыхлокустовые – *A. hissarica*, *A. transcaspica*

Подкласс 2. Розеткообразующие.

Группа 1) типичные рыхлокустовые (ложно дерновинные по П.А.Смирнову, 1958) – *A. tenuis*, *A. pseudoalba*, *A. gigantea* в сомкнутых ценозах, *A. jacutica*, *A. stolonifera* в западинах с большим числом ортотропных побегов.

Группа 2) корневищно - рыхлокустовые - *A. gigantea*, *A. sabulicola*,

Группа 3) рыхлокустово-столонообразующие надземно кустящиеся
- *A. stolonifera*, *A. straminea*, *A. jacutica*

Группа 4) рыхлокустово-столонообразующие подводно кустящиеся
- *A. stolonifera*, *A. straminea*

Для полевиц в границах России и сопредельных стран наиболее характерна плотнодерновинная жизненная форма - 20 видов, из них 5 многолетних и 15 малолетних. Для зарубежных полевиц плотнодерновинная жизненная форма занимает ~40%, рыхлокустовая – 30%, однолетники ~ 5%. Некоторые виды российских полевиц имеют две жизненные формы, например, *A. syreistschikowii*, *A. stolonifera*, *A. straminea*, *A. canina*. В приведенной классификации не учтены размерные признаки - высота растений (выделена группа карликов или миниатюрных), ширина листовой пластинки – выделена группа узколистных видов и видов с диморфизмом листьев.

По высоте (генеративных побегов) полевицы можно разделить на высокорослые, средней высоты, низкорослые и миниатюрные. Высокорослые достигают до 120-150 см выс., листья 10-20 (30) см дл. и 3-5 (10) см шир, соцв. 20-40 см дл. Средняя высота большинства полевиц 30-60

см, хотя выс. и шир. листовых пластинок значительно варьируют, Низкорослые 10-20 см выс. Миниатюрные виды характеризуются крайне низкими побегами, узкими листьями и короткими соцветиями, часто скрытыми в дерновинах. Например, выс. новозеландского высокогорного *A. muscosa* T. Kirk. 0,6-2(6) см, листья волосовидные 1-1,2 (4) см дл. и 0,2-0,4 мм шир., соцвет. 3,5-7 мм дл. Под миниатюрными растениями мы понимаем особые генетически закрепленные жизненные формы, в отличие от искусственных, (например, бонсаи) или мелких угнетенных растений в густых зарослях сорных видов из сем. Chenopodiaceae. В эволюционном становлении миниатюрной жизненной формы большую роль играют неблагоприятные условия жизни: дефицит влаги как результат высоких температур или сильных ветров, или уплотнения почвы при пастьбе.

Кроме морфологических адаптивных особенностей миниатюрных растений, выявлены анатомические адаптивные особенности листьев вегетативных побегов: шир. насчитывает всего 3 ребра, мощное развитие сосудисто-проводящих пучков, составляющих 2/3- 5/6 площади срединного ребра, и многочисленные клетки склеренхимы, окружающие срединные сосудисто-проводящие пучки (выполняют роль жесткого каркаса для поддержки весьма тонкого листа), а также крупные клетки паренхимной обкладки (обеспечивают запас воды). Поверхность клеток наружного эпидермиса утолщена или покрыта слоем кутина.

Сходство в размерных и структурных признаках у миниатюрных растений свидетельствует о возможном пределе размера органов – так для полевиц ширина пластинки листа не может быть менее 0.2-0.4 мм, дл. (0.1)-0.4-1.2 см., соцев. 1.5-1.8 см дл. с 9-10 колосками и зрелыми зерновками.

К жизненной форме узколистных полевиц относим растения, у которых ширина листовых пластинок вег. и ген. побегов не превышает 2 (0.2) 0.5-1.5 (2) мм. Они составляют ~1/5 таксономического состава рода и относятся к разным жизненным формам. Сокращение ширины листовой пластинки (узколистность) – результат воздействия неблагоприятных условий обитания на исходные виды. Так условия северных широт привели к сокращению ширины пластинки листа без существенного изменения ее анатомического строения (напр., *A. straminea*, *A. jacutica*) от исходных популяций *A. stolonifera* с более широкими пластинками листьев.

Жесткие условия обитания (высокие температуры термальных полей Камчатки, большая степень засоления субстрата) приводят к изменению не только ширины листа, но и внутреннего его строения, и жизненной формы. Напр., *A. geminata* – эндемичное растение термальных полей и горячих ключей Камчатки, с которой связано ее становление. Это одно-двулетнее

растение с вег. побегами 2-4 см выс. и ген. побегами 10 (20) см выс. родственно исходному виду *A. scabra*, достигающего большого обилия на Камчатке. В условиях высоких температур и ртутно-мышьяково-сурьмяная фракции вод, которые известны как активные вещества, вызывающие изменения в структуре генома в процессе мейоза, сократилась продолжительность жизни *A. geminata* по сравнению с малолетней жизненной формой *A. scabra*, снизилась высота побегов и соцветий, число узлов и боковых веточек в соцветиях, уменьшилась длина и ширина листовых пластинок.

Плотнoderновинная жизненная форма другого эндемичного вида Оренбургской области, растущего на солончаках с магниевосульфатным засолением - *A. salsa* Korsh. сформировалась под воздействием засоления от исходного *A. breviramea* рыхлокустовой *жизненной* формы.

Весьма редко встречающийся в семействе злаков диморфизм листьев характерен для *A. canina* и *A. scabra*: у вег. побегов листья щетиновидные 0.3-1.0 мм шир., у ген. побегов плоские 1.5-3 мм шир. Оба вида плотнoderновинные малолетники со сходными особенностями онтогенеза и анатомического строения листьев. Отличия их – в развитии дерновинно-столоновидной жизненной формы в условиях повышенной влажности у *A. canina*, отсутствующей у *A. scabra*. Виды относятся к разным секциям, далеки в географическом и эволюционном отношении: *A. scabra* из секции *Trichodium* азиатско юго-восточного центра происхождения, *A. canina* из секции *Agrostis* - западноевропейского центра происхождения. Виды имеют разные числа хромосом и приурочены к разным местообитаниям: *A. canina* $2n=14$ – европейский вид, приуроченный к влажным болотно-торфянистым местообитаниям, *A. scabra* $2n=42$ – дальневосточный вид, встречающийся у горячих источников, на песках и галечниках. Сходство признаков вегетативной зоны у этих видов имеет конвергентный характер.

Следует отметить новую жизненную форму полевиц – дерновинно-ложнокорневищную подземную, у которой «ложноползучие корневища» ветвятся подземно. Верхушечная почка кустится на поверхности почвы.

Наши исследования показали, что постепенная смена неблагоприятных условий обитания в широтном направлении воздействует на ширину пластинки листа без существенных изменений его внутреннего строения и жизненной формы. Резкие условия (большая степень засоления субстрата, высокие температуры термальных полей и др.) приводят к изменению жизненной формы и связанных с ней, ширины листа и внутреннего его строения по сравнению с исходным видом.

УДК 602.6:58

КЛЕТОЧНАЯ ИНЖЕНЕРИЯ РАСТЕНИЙ: ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ

**Н.М. Кутузова, Н.В. Семина, А.А. Вергун, А.Н. Ершов,
Н.А. Сироткина**

*Московский педагогический государственный университет,
г. Москва, Россия, e-mail: biochem@mpgu.su*

Аннотация: В культуре клеток, выращиваемых в сосудах на искусственной питательной среде, можно получить значительное количество биомассы, из которой удастся выделить необходимые вещества. Процесс искусственного выращивания клеток – клеточная технология – представляет собой не только чисто научный интерес (изучение процессов жизнедеятельности отдельно взятой клетки), но и имеет большое практическое значение. В результате возникают клетки (или особи) одного типа, произошедшие от одного общего предка путем бесполого размножения – клоны. Таким образом, клеточная инженерия – это совокупность приемов, методов и технологий получения рекомбинантных ДНК и РНК выделения генов из организмов (клеток) осуществления манипуляций с генами.

Ключевые слова: клеточная инженерия, конструирование, гибридизация, геном, рекомбинантные ДНК и РНК, биотехнология, клонирование, гетерозис, полиплоидия, клеточная селекция, клеточная технология, культура клеток.

PLANT CELL ENGINEERING: ACHIEVEMENTS AND PROSPECTS

**N.M. Kutuzova, N.V. Semina, A.A. Vergun, A.N. Ershov,
N.A. Sirotkina**

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: biochem@mpgu.su*

Summary: Cell technologies. In the culture of cells grown in vessels on an artificial nutrient medium, it is possible to obtain a significant amount of biomass, from which it is possible to allocate the necessary substances. The process of artificial cell growth-cell technology-is not only a purely scientific interest (the study of the processes of life of a single cell), but also has great practical importance. As a result, there are cells (or individuals) of the same type, descended from a common ancestor by asexual reproduction-clones. Thus, cell engineering is a set of techniques, methods and technologies for obtaining recombinant DNA and RNA gene isolation from organisms (cells) and gene manipulation.

Keywords: cell engineering, construction, hybridization, genome, recombinant DNA and RNA, biotechnology, cloning, heterosis, polyploidy, cell selection, cell technology, cell culture.

Клеточная инженерия – это отрасль науки, задачей которой является создание новых клеток и получение тканей, органов и организмов из клеточного материала. В ее основе лежат манипуляции, осуществляющиеся с отдельными клетками.

Клеточная инженерия – метод конструирования клеток нового типа на основе их гибридизации и реконструирования. При гибридизации искусственно объединяют целые клетки с образованием гибридного генома. Образуются клетки с новыми свойствами.

Именно клеточная инженерия растений позволила вывести знаменитые квадратные арбузы и лимоны без косточек.

Таким образом, клеточная инженерия – это совокупность приемов, методов и технологий получения рекомбинантных ДНК и РНК выделения генов из организмов (клеток) осуществления манипуляций с генами: генная и хромосомная инженерия, аутбридинг, селекция, биотехнология, клонирование, полиплоидия и гибридизация. Интересен метод пересадки ядер соматических клеток в яйцеклетки. Таким образом, можно и клонировать животных.

Клеточная инженерия у растений заключается в получении особей из одной клетки, а также в генетических манипуляциях с изолированными клетками, направленные на преобразование их генотипов. Метод получения растений из одной клетки основан на способности тканей растений ряда видов к неограниченному росту на специальных искусственных средах, содержащих питательные вещества и регуляторы роста. Важной особенностью культуры клеток растений является то, что одна соматическая клетка, последовательно делясь, может дать начало целому растению.

Существует целый ряд экзотических растений, очень редких или с трудом поддающихся культивированию – женьшень, раувольфия, диоскорея. Сырье этих растений очень дорого, из него изготавливают ценные лекарственные препараты. Женьшень растет медленно и только в определенных условиях. Масса корня у него увеличивается всего на несколько грамм в год. Клеточные технологии в этих случаях решают проблему промышленного выращивания редких лекарственных растений.

Клеточная селекция – эффективное направление в создании и поиске хозяйственно ценных форм растений. В период вегетации растениям нередко приходится испытывать воздействие различных неблагоприятных условий

внешней среды – засухи, холода, недостатка или избытка влаги, засоленность почвы. Эти факторы часто приводят к снижению урожая. Одним из важнейших путей увеличения генетической изменчивости растений и получения новых ценных форм является использование искусственного мутагенеза. Однако ценные в хозяйственном плане мутации возникают достаточно редко, и ученым приходится высевать десятки и сотни тысяч растений на больших площадях, а затем среди них отыскивать экземпляры с полезными мутациями (Ермишин, 2004).

Переход с организменного уровня на клеточный значительно упрощает задачу селекционера, так как дает возможность работать с миллионами клеток в пробирке вместо миллионов растений в поле. Преимущество такой работы по сравнению с выращиванием целых растений состоит еще и в возможности легко подвергнуть клетки контролируемому воздействию мутагенов. Обработанные клетки высаживают на селективные среды, а затем отбирают появившиеся мутантные клетки. Из них обычно удается вывести растения. Если полученные растения обладают хозяйственно полезными признаками, они могут в дальнейшем служить материалом для селекции и создания новых сортов. Таким путем были получены линии табака, томатов и перца, устойчивые к пониженным температурам. Выделены также клеточные линии растений, устойчивые к высоким концентрациям солей, металлов и др. (Левенко, 2010).

С помощью гибридизации соматических клеток культурного картофеля и его дикой формы выведены сорта, устойчивые к ряду заболеваний. Таким же способом получены устойчивые к болезням гибриды культурного и дикого видов табака (Кащьян, 1998).

Интересны работы по гибридизации растительных клеток с микроорганизмами, особенно с азотфиксирующими бактериями. Проблема придания растениям свойства азотфиксации имеет большое значение, поскольку производство азотных удобрений требует существенных материальных затрат, а их использование ведет к загрязнению окружающей среды (Глазко, 2002).

Литература

Глазко В.И. Генетически модифицированные организмы: от бактерий до человека. Киев: "КВІЦ", 2002. 210 с.

Ермишин А.П. Генетически модифицированные организмы: мифы и реальность. Минск: Тэхналогія, 2004. 118 с.

Кащьян В. Пестициды и трансгенные растения как международная агроэкологическая проблема XIX века. М.: РУДН, 1998. 167 с.

Левенко Б.А. Генетически модифицированные (трансгенные) растения. Киев: Наукова думка, 2010. 429 с.

УДК 632.51

АЛЛЕЛОПАТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ДЕРЕВЬЕВ В ГОРОДСКИХ НАСАЖДЕНИЯХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ СООБЩЕСТВАХ

П.В. Левченко¹, И.А. Гетманец²

¹Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия, e-mail: leopacha@mail.ru

²Челябинский государственный университет, г. Челябинск, Россия, e-mail: igetmanec@mail.ru

Аннотация: В статье представлены результаты исследования аллелопатической активности видов *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Quercus robur* L. методом биотестирования. Выявлены различия в действии аллелохимикатов деревьев городских и естественных сообществ.

Ключевые слова: аллелопатия, урбоэкосистемы, естественные сообщества.

ALLELOPATHIC ACTIVITY OF CERTAIN TREE SPECIES IN URBAN ECOSYSTEMS AND NATURAL COMMUNITIES

P.V. Levchenko¹, I.A. Getmanec²

¹Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia, e-mail: leopacha@mail.ru

²Chelyabinsk state university, Chelyabinsk, Russia, e-mail: igetmanec@mail.ru

Summary: The article presents the results of a study of the allelopathic activity of species of *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Quercus robur* L. by biotesting. Differences in the effect of allelochemicals of trees of urban and natural communities were revealed.

Keywords: allelopathy, urboecosystems, natural community.

В условиях городской среды деревья испытывают повышенный экологический стресс, что приводит к изменению физиологических процессов растений, к числу которых можно отнести аллелопатическую активность. Данное исследование и посвящено изучению аллелопатической активности деревьев в урбоэкосистемах и в природных условиях.

Объектами явились насаждения *Acer platanoides* L., *Ulmus glabra* Huds., *Quercus robur* L., со средним возрастом 50-60 лет и сомкнутостью крон 0,8.

Отбор проб проведен в июле 2019 года в городских экосистемах г. Челябинска и в «условно эталонной» экосистеме – Ашинском государственном природном биологическом заказнике.

В соответствии со стандартной методикой геоботанических исследований были заложены стационарные площадки, в каждой из которой отбирался материал из 5 точек. Используя методику биологических проб А.М. Гродзинского, нами проведено изучение аллелопатических свойств растворов вытяжек листового опада, листьев и прикорневого слоя почвы выбранных видов деревьев двух концентраций (1% и 10%)

В качестве тест-объекта выбран кресс-салат (*Lepidium sativum* L.), отличающийся быстрым прорастанием семян и 100%-ой всхожестью. Семена тест-объекта были взяты из одной партии.

Для лабораторного эксперимента чашки Петри на фильтры, смоченные растворами соответствующих вытяжек, равномерно укладывали по 10 семян для минимизации влияния конкуренции на длину корней. В качестве контроля семена тест-объекта проращивались в дистиллированной воде. Эксперимент проводился при нормальных условиях ($t=25^{\circ}\text{C}$, атмосферное давление) и заложен в трехкратной повторности для каждой концентрации.

Через трое суток измерялась длина корней. Биометрические показатели, согласно Гродзинскому, выразились в процентах к приросту контрольных проростков, принятых за 100%. Результаты исследований представлены в табл. 1.

Анализ влияния выделений листьев, подстилки и почвы исследуемых видов на рост корней тест-объекта показал, что наибольшая длина корней проростков биотеста отмечена в 1-% растворах вытяжки из подстилки клена платанолистного и дуба черешчатого и составили соответственно 134% и 128%. Что касается 10-% растворов вытяжки из подстилки и почвы дуба, то отмечается увеличение роста по сравнению с контролем до 105% и 104% соответственно. Следовательно, аллелопатически активные вещества вытяжек из подстилки дуба, клена, а также почвы дуба оказывают стимулирующее воздействие на прорастание семян. Наименьшая длина корней отмечена нами в результате воздействия 10% раствора вытяжки листьев дуба, клена и вяза из эталонного сообщества и в сравнении с контролем составляют 0%, 50%, 53%.

Анализ результатов исследования выявил различия воздействий вытяжек на прорастающие органы растений в двух выбранных концентрациях. В целом, концентрация, как и ожидалось, повлияла на степень эффекта, но не на направление действия. Исключение составляют растворы из подстилки *Acer platanoides*, которые в концентрации 10%

демонстрировали явно ингибирующий эффект, а в концентрации 1% - стимулирующий.

Таблица 1

Средние значения длины корней *Lepidium sativum* L.

Раствор	Длина корня, в % от контроля в городских насаждениях		Длина корня, в % от контроля в эталонном сообществе	
	10-% р-р	1-% р-р	10-% р-р	1-% р-р
Контроль (дистиллированная вода)	100			
Листья <i>Quercus robur</i>	0	78	0	56
Подстилка <i>Quercus robur</i>	105	128	90	105
Почва корневой зоны <i>Quercus robur</i>	104	80	83	90
Листья <i>Ulmus glabra</i>	53	90	38	82
Подстилка <i>Ulmus glabra</i>	70	87	66	90
Почва корневой зоны <i>Ulmus glabra</i>	86	101	58	88
Листья <i>Acer platanoides</i>	50	98	35	73
Подстилка <i>Acer platanoides</i>	73	134	57	130
Почва корневой зоны <i>Acer platanoides</i>	89	92	78	100

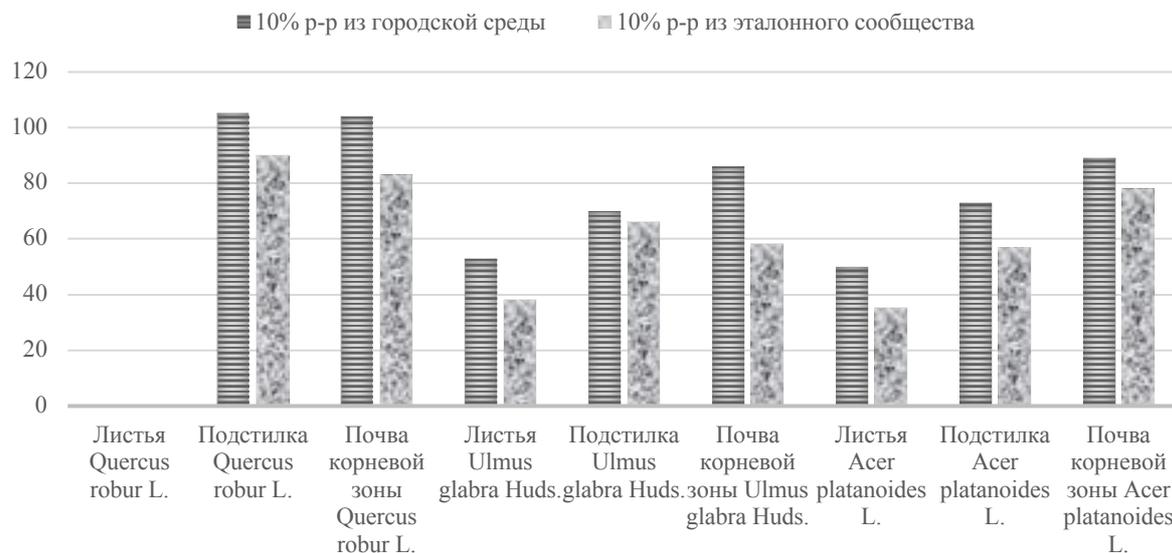


Рис 1. Отношение длин корней *Lepidium sativum* L. к контролю под воздействием 10% растворов.

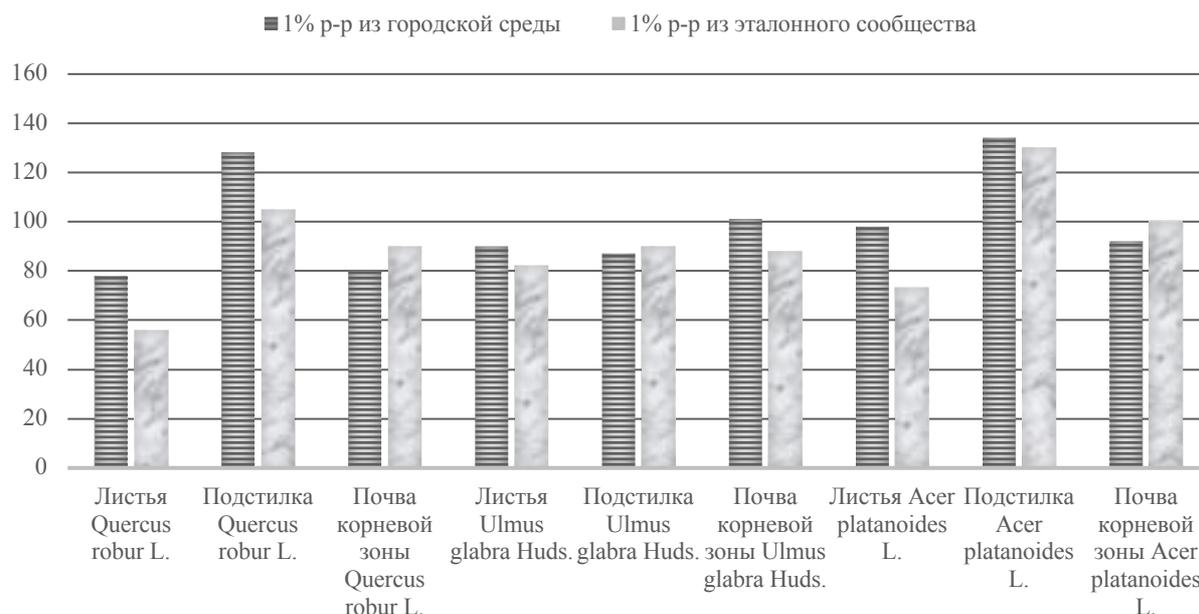


Рис 2. Отношение длин корней *Lepidium sativum* L. к контролю под воздействием 1% растворов.

Выявленные различия аллелопатической активности исследуемых видов деревьев в урбанизированной среде и естественных насаждений представлены на графике (рис. 1 и 2).

Кроме того, следует отметить отличия влияния растворов деревьев эталонных и городских сообществ. Выявлено, что ингибирующий эффект на прорастание корней тест-объекта выше у растворов вытяжек, взятых из листьев, опада и почвы в естественных сообществах. Это можно объяснить тем, что в городских насаждениях деревья сильно ослаблены, и, как следствие, их физиологические функции направлены на толерантности. Можно сделать вывод о повышенной активности изучаемых видов в естественных условиях по сравнению с искусственными сообществами городской среды.

Литература

Воскресенская О.Л., Сарбаева Е.В., Старикова Е.А. Изменение активности антиоксидантных ферментов у интродуцированных хвойных растений в условиях городской среды // Вестник Ульяновской ГСХА. 2015. №2 (30).

Гродзинский А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ: основы химического взаимодействия растений. Киев: Наукова Думка, 1965. 200 с.

УДК 581.4 (470.1/.2)

**БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ СПЕКТРЫ ГИДРОФИЛЬНОЙ ФЛОРЫ
ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

П.А. Ловин-Лович¹, Л.М. Поздеева², Ю.А. Бобров³

*Сыктывкарский государственный университет
имени Питирима Сорокина, г. Сыктывкар, Россия,*

¹*e-mail: polina.lovinlovich21@gmail.com*

²*e-mail: pozdeevaliubovm@yandex.ru*

³*e-mail: Jueri_A.B@dokkalfar.ru*

Аннотация: В работе рассмотрено распределение жизненных форм по водоёмам и прибрежным экотопам на северо-востоке европейской части России. Показано, что в настоящее время наиболее биоморфологически разнообразными сообществами являются мелководья, берега ручьёв и озёр. Наиболее часто встречаются четыре жизненные формы: надземностолонные, подземностолонные недерновые, стержнекорневые и плавающие длиннопобеговые поликарпические травы.

Ключевые слова: экологическая морфология растений, спектры жизненных форм, гидрофильная флора, северо-восток Европейской России.

**BIOMORPHOLOGICAL SPECTRA OF THE HYDROPHILIC FLORA
OF THE EUROPEAN NORTHEAST OF RUSSIA**

P.A. Lovin-Lovich¹, L.M. Pozdeeva², Yu.A. Bobroff³

Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia,

¹*e-mail: polina.lovinlovich21@gmail.com*

²*e-mail: pozdeevaliubovm@yandex.ru*

³*e-mail: Jueri_A.B@dokkalfar.ru*

Summary: The paper considers the distribution of grows forms by natural reservoirs and coastal ecotopes in the northeast of the European part of Russia. Authors show that currently the most biomorphologically diverse communities are shallow water, the banks of streams and lakes. The most common are four grows forms: aboveground-stolons, underground-stolons non-turfy, rooted and errant long-shoot polycarpic herbs.

Keywords: ecological morphology of plants, spectra of growth forms, hydrophilic flora, Northeast of European Russia.

Одним из важных направлений экологической морфологии растений со времён её зарождения в недрах ботаники является изучение соотношения

жизненных форм в пределах флор регионов или экотопов. Такие исследования позволяют выделить характерные рисунки спектров биоморф, через которые можно понять пути адаптации сосудистых растений в составе целостных флористических комплексов к конкретным условиям среды. Целью настоящей работы является первичный анализ особенностей распределения жизненных форм в основных естественных водных и прибрежных экотопах Европейского Северо-Востока России.

Материал и методика. Территорией исследования является Европейский Северо-Восток России, который мы понимаем как правобережье Северной Двины и долина Печоры с Тиманским кряжем между ними, а также северным макросклоном Северных Увалов и западным макросклоном Урала.

Основным источником материала при работе стали результаты собственных наблюдений и фонды гербариев Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, SYKO), СГУ имени Питирима Сорокина (SYKT) и МГУ им. М.В. Ломоносова (MW, <https://plant.depo.msu.ru/>). Кроме того, были использованы научные данные, опубликованные ранее в региональных флористических сводках.

Выделение биоморф проведено по методологии И.Г. Серебрякова (1962, 1964) с учётом последующих дополнений; основной метод исследования – сравнительно-морфологический.

Результаты и их обсуждение. Всего на территории Европейского Северо-Востока России выделено 38 жизненных форм растений, которые встречаются в водных и околоводных экотопах.

В настоящем сообщении речь идёт о 32 экотопах, где встречено 25 биоморф (в скобках приведены обозначения для таблиц 1–3): **кустарник:** листопадный прямостоячий геоксильный (b1); **травянистые поликарпики:** стержнекорневые с прямостоячими (b2) и стелющимися (b3) побегами; кистекорневой (b4); недерновые первичнокорневищные (b5) и вторичнокорневищные (b6); корневищный с итеративным нарастанием побеговой оси (b7); дерновые плотнокустовые (b8) и рыхлокустовые (b9); подземностолонные недерновые (b10), плотнокустовые (b11) и рыхлокустовые (b12); надземностолонные длиннопобеговые (b13) и кистекорневые (b14); стеблеклубневой замещающий с клубневидно утолщённым основанием главной оси (b15); лианоидный с цепляющимися побегами (b16); ползучий (b17); суккулентно-листовой (b18); **монокарпики:** яровые прямостоячие (b19) и стелющийся (b20); многолетний прямостоячий (b21); **плавающие поликарпические травы:** с однолетней побеговой системой длиннопобеговые (b22), столонно-длиннопобеговые (b23) и

столонно-кистекокорневая (b24); столонно-кистекокорневая с многолетней побеговой системой (b25).

Спектры жизненных форм основных водоёмов и водотоков Европейского Северо-Востока России приведены в табл. 1, их береговой части – в табл. 2 и 3.

Таблица 1

Биоморфологические спектры водоёмов и водотоков
Европейского Северо-Востока России

Жизненная форма	Экотоп*									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>B4</i>	.**	5	.	.
<i>B5</i>	14.3	.	33.3	13.3
<i>B6</i>	7.1	.	8.3	5	.	.
<i>B7</i>	5	.	.
<i>B8</i>	5	.	.
<i>B9</i>
<i>B10</i>	7.1	.	8.3	6.7	.	18.75	.	25	50	.
<i>B11</i>	10	.	.
<i>B12</i>	12.5	.	20	.	.
<i>B13</i>	7.1	50	25	6.7	25	25	2	10	.	.
<i>B14</i>	7.1	.	8.3	.	.	6.25	.	5	.	.
<i>B15</i>	6.25
<i>B17</i>	6.25	.	5	.	.
<i>B20</i>	5	50	.
<i>B22</i>	50	.	8.3	67	75	25	1	.	.	100
<i>B23</i>	.	50
<i>B24</i>	.	.	8.3	6.7
<i>B25</i>	7.1
Всего биоморф:	7	2	7	5	2	7	2	11	2	1

Примечания: *экотопы: 1 – реки, 2 – ручьи, 3 – озёра, 4 – старицы, 5 – пруды, 6 – каналы, 7 – лужи, 8 – мелководья, 9 – отмели, 10 – заводы; **«.»: здесь и далее точка означает отсутствие признака; данные в таблице даны в процентах.

Как видно из табл. 1, спектр жизненных форм водоёмов (в широком смысле) незначителен. Наиболее богато жизненными формами мелководье, что хорошо объяснимо: здесь находят себе место и собственно водные биоморфы, и биоморфы наземных (прибрежных) растений. Из жизненных форм наиболее часто встречаются надземностолонные поликарпики, длинопобеговые плавающие травы и подземностолонные недерновые поликарпики, сама конструкция которых, с одной стороны, позволяет им быстро передвигаться в таких подвижных, нестабильных экотопах, а, с другой стороны, – обусловлена высокой влажностью среды.

Таблица 2

Биоморфологические спектры берегов водоёмов и водотоков
Европейского Северо-Востока России (первая часть)

Жизненная форма	Экотоп*									
	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>B1</i>	16.7	25	.
<i>B2</i>	.	25	25	100	25	100
<i>B4</i>	.	.	50
<i>B7</i>	.	25	.	11.1
<i>B9</i>	.	25
<i>B10</i>	.	.	50	55.5	66.7	100
<i>B11</i>	33.3
<i>B12</i>	.	.	.	11.1
<i>B13</i>	16.7
<i>B14</i>	33.3	.	.	22.2	25	.
<i>B16</i>	.	25	.	.	33.3	.	50	.	.	.
<i>B19</i>	25	.	25	.
Всего биоморф:	4	4	2	4	2	1	3	1	4	1

Примечание: *экотопы: берега водоёмов: 11 – сырые (мшистые), 12 – песчаные, 13 – каменистые, 14 – илистые, 15 – галечные, 16 – болотистые; берега рек: 17 – песчаные, 18 – галечные; 19 – приречные пески, 20 – прирусловые пески; данные в таблице даны в процентах.

Из табл. 2 и 3 видно, что, как и ожидалось, наиболее богаты жизненными формами берега ручьёв и озёр; при этом интересно, что берега рек относительно мало разнообразны. Вероятно, последнее связано с тем, что берега крупных водотоков при исследовании расчленяют на большее число экотопов и при этом «теряют» сам берег. Среди жизненных форм на берегах наиболее часто встречаются стержнекорневые поликарпики с прямостоячими побегами и подземностолонные недерновые травы; если присутствие вторых объясняется влажностью субстратов, то первых – по видимому, их сыпучестью (что особенно хорошо видно в табл. 2).

Заключение. Таким образом, распределение жизненных форм по водоёмам и водотокам с их берегами на Европейском Северо-Востоке России требует дальнейшего изучения. Сейчас наиболее разнообразными с биоморфологической точки зрения сообщества представляются мелководья, берега ручьёв и озёр, а наиболее часто встречающимися формами – поликарпики надземностолонные, подземностолонные недерновые, стержнекорневые и плавающие длиннопобеговые.

Таблица 3

Биоморфологические спектры берегов водоёмов и водотоков
Европейского Северо-Востока России (вторая часть)

Жизненная форма	Экотоп*											
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>B1</i>	9.1	11.1	16.7	25	.	.	.
<i>B2</i>	.	11.1	.	50	16.7	.	.	.	25	100	.	.
<i>B3</i>	33.3
<i>B4</i>	9.1	5.5	25	.	.	.
<i>B6</i>	9.1	.	16.7	100	.
<i>B8</i>	.	5.5	16.7	.	16.7
<i>B9</i>	13.6	11.1	50
Жизненная форма	Экотоп*											
	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>B10</i>	13.6	22.2	33.3	.	16.7
<i>B11</i>	4.6	100
<i>B12</i>	18.2	16.7	.	.	16.7	.	50	33.3
<i>B13</i>	.	.	.	50	.	.	.	33.3
<i>B14</i>	.	5.5
<i>B16</i>	100
<i>B17</i>	.	5.5	16.7
<i>B18</i>	4.6	25	.	.	.
<i>B19</i>	9.1	5.5	.	.	33.3
<i>B21</i>	9.1
Всего биоморф:	10	10	5	2	5	1	2	3	4	1	1	1

Примечание: *экотопы: остальные берега: 21 – ручьёв, 22 – озёр, 23 – стариц, 24 – прудов, 25 – канав, 26 – луж; 27 – сырые места, 28 – сырые обочины дорог, 29 – бечевники, 30 – береговые осыпи, 31 – береговые склоны, 32 – прибрежные заводи; данные в таблице даны в процентах.

Литература

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. М., 1964. С. 146–205.

УДК 513.234

ЗАДАЧИ ПО МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В НАЧАЛЬНОЙ ШКОЛЕ

С.Н. Ловягин

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: sn.slovyagin@mpgu.su*

Аннотация: Обсуждение задач по морфологии растений, основанных на документальном материале, по силам ученикам начальной школы. В статье приведены примеры задач на самостоятельное открытие нового знания из интерактивных цифровых учебных материалов, разработанных автором.

Ключевые слова: Начальная школа, Морфология растений, Окружающий мир, Задачи, Интерактивные цифровые учебные пособия.

PROBLEM SOLVING IN PLANT MORPHOLOGY FOR ELEMENTARY SCHOOL GRADES 1-4

S.N. Lovyagin

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: sn.slovyagin@mpgu.su*

Summary: Plant morphology problem solving is an effective practice in elementary school. A set of examples of meaningful problems on plant morphology to solve by means of e-learning is listed below.

Keywords: Primary school, Plant morphology, Science curriculum for grades 1-4, Problem solving, E-learning.

Пороком некоторых школьных учебников ботаники можно считать недостаточное представление многообразия форм растений. Немногочисленные рисунки и не всегда морфологически читаемые фотографии не могут подготовить детей к анализу формы многих из растений, которые они встретят в повседневной жизни.

Мы предприняли попытку создания учебных материалов доступных учащимся начальной школы и содержащих познавательную интригу, предполагающую самостоятельное открытие новых знаний (разгадывание значения термина в ходе анализа фотографий растений, сопоставление одних и тех же форм на разных этапах развития растения, поиска оснований для классификации представленных образцов и т.д.).

Представление изображений в цифровой форме не сопряжено с ограничениями обычными для книгоиздания – размещение необходимого количества изображений не требует дополнительных затрат. Качество

цифровых фотографий на экране превосходит полиграфическое. Интерактивность в виде немедленной оценки ответа занимает детей как при индивидуальной работе, так и при совместном обсуждении в классе.

Ниже приведены примеры задач из мультимедийных уроков и обучающей игры по ботанике «Оматакалинггар» (Ловягин, 2009). Они испытывались в школах и группах дополнительного образования с 2010 по 2019 год. В каждом мультимедийном уроке содержится 20 задач (решение задач предшествует объяснению), игра на закрепление знаний и умений, приобретенных при решении задач, и описание проектной или исследовательской работы для самостоятельного исполнения. Игра «Оматакалинггар», созданная в форме исследовательского квеста, содержит миссии, посвященные строению цветка, опылению растений, ранним этапам развития (от семязачатка до плода), строению и функции соцветий, классификации и функции плодов. Игра рассчитана на учеников 5-6 класса, но её фрагменты пригодны для использования в 4 классе.

1. В мультимедийном уроке «Сравни листья» (Ловягин, 2010а) в задачах приводится изображение листа какого-либо растения и изображения частей листьев четырех растений. В разных задачах частями оказываются верхушки, основания, не захватывающей край внутренней части или края листьев. Для усложнения заданий сочетаются изображения верхней и нижней поверхностей листа.

2. После задач детям предлагаются образцы листьев с названиями форм верхушек, оснований (клиновидное, оттянутое и т.д.). Далее детям предлагаются пары листьев с предложением рассказать о различиях. В завершение урока дети сопоставляют снимки листьев со схемами.

3. Работая с мультимедийными уроками для 1 или 2 класса «Строение плодов» (Ловягин, 2010б) и «Плоды съедобные и несъедобные» (Ловягин, 2010в), второклассники самостоятельно приходят к идее классификации плодов по признакам односемянности-многосемянности, сухости-сочности, способности раскрываться. Они выбирают снимок разреза, соответствующего данному плоду, знакомятся с представлением о продольных и поперечных разрезах, подбирают к снимку зрелого плода соответствующий ему снимок незрелого. На снимках цветков крыжовника, череды, огурца им предлагается определить, из какой части цветка образовались отмеченные стрелками части плодов. Глядя на снимок цветка ландыша и его плода с остатками околоцветника, дети должны решить, что на снимке плода образовалось из околоцветника. На снимках продольного и поперечного срезов цветка крыжовника с различными семязачатками предлагается указать, из каких частей образуются семена. Во второй части

урока детям предлагается сравнивать снимки поперечных срезов различных плодов.

4. Работая с уроком «Семена» (Ловягин, 2011) дети знакомятся на примере десятков образцов с описательной морфологией семян – сравнивают их очертания, объёмную форму, скульптуру поверхности, блеск. Выполняют лабораторную работу по сортировке смеси семян, проращиванию семян.

В 4 классе мы испытывали части игры «Оматакалингар», посвященные описательной и экологической морфологии цветков, соцветий и плодов. Особенностью этой игры является череда познавательных интриг, связанных с документальным материалом (макро- и микроснимками растений и их препаратов, описаниями экспериментов). В первой миссии, например, ребенку предлагаются десятки фотографий тычинок, и он самостоятельно находит общее в их строении (тогда как в обычных учебниках он видит одно-два изображения и готовую схему). У ребёнка таким образом формируется стереотип действий исследователя (ознакомившись с многообразием фактов, перейти к обобщению) вместо обычного в учебниках пути от словесного определения к поиску возможности применить абстрактные схемы.

Особое внимание уделено метапредметному содержанию заданий. Так в посвященной плодам шестой миссии игры ученик осваивает процедуры классификации и поиска следов прошлых состояний в форме вещей.

Как и другие миссии, шестая начинается с вызывающе простых вопросов о связи формы и консистенции плодов с возможностями их перевозки и хранения. Эти вопросы создают иллюзию простоты и очевидности (сложность заданий по ходу миссии то возрастает, то убывает).

Ученика ненавязчиво знакомят с предметной терминологией – названиями разных плодов (костянок, ягод, зерновок и т.д.), характеристиками плодов (сухие-сочные) и их оболочек (деревянистая, кожистая, пленчатая и т.д.). При этом он узнает названия плодов лишь совершив умственное усилие в ходе анализа группы фотоснимков.

В структуре игры нам удалось найти способ избежать ситуации «выбор из нескольких готовых ответов». Ученику, например, предлагается самостоятельно обнаружить общие признаки плодов, решая задачи типа "Что общего у всех четырех объектов одной группы, отличающего их от любого плода из другой группы". Ученику не предлагается формулировки ответа на выбор, а для проверки правильности решения на следующем экране ему будет предложено решить "Какому из объектов одной группы место среди объектов другой группы".

В этой миссии ученики встречаются с графическими подсказками, представляющими собой метафоры или метапредметные обобщения.

Некоторые задачи являются своего рода тренажерами, обучающими находить тонкие различия между видами, то есть формирующими биологическую интуицию и наблюдательность. Группа заданий знакомит детей со способами переноса плодов в контексте важности переноса и расселения для благополучного существования видов. Вообще в этой игре экологический и природоохранный аспект биологических знаний ненавязчиво доносится до сознания учеников. Для этого в целом ряде задач обсуждаются экологические условия в разных биогеоценозах, шансы семян на прорастание и достижение зрелости.

Использование в начальной школе задач по морфологии растений, предполагающих работу не со схемами, а с документальным материалом, позволяет не только подготовить детей к изучению биологии в основной школе, но и способствует достижению ряда метапредметных результатов и освоению универсальных учебных действий.

Литература

Ловягин С.Н. Оматакалингар. Обучающая игра по биологии. М.: 2009. URL: <https://yadi.sk/d/7uml3QjqQv5CD> (дата обращения: 30.09.2019)

Ловягин С.Н. Сравни листья. Мультимедийный урок. ИЛАЕТ. М.: 2010. URL: https://yadi.sk/d/XuAqKreXR_yIFQ (дата обращения: 30.09.2019)

Ловягин С.Н. Строение плодов. Мультимедийный урок. ИЛАЕТ. М.: 2010. URL: https://yadi.sk/d/r_ra_y-7FWjGLA (дата обращения: 30.09.2019)

Ловягин С.Н. Плоды съедобные и несъедобные. Мультимедийный урок. ИЛАЕТ. М.: 2010. URL: <https://yadi.sk/d/2lnGdHZDGyXJIA> (дата обращения: 30.09.2019)

Ловягин С.Н. Семена. Мультимедийный урок. ИЛАЕТ. М.: 2011. URL: <https://yadi.sk/d/gxHsc-CRcA39Q> (дата обращения: 30.09.2019)

УДК 582.675.1

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ, АНАТОМИЯ И СЕЗОННЫЙ РИТМ РАЗВИТИЯ *RANUNCULUS ABCHASICUS* FREYN.

Н.В. Любезнова

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
г. Москва, Россия, e-mail: lyubeznova@msu-botany.ru*

Аннотация: *Ranunculus abchasicus* узколокальный эндемик субнивального пояса. В работе приведены морфологическое строение всех фаз онтогенеза, анатомическое строение взрослых генеративных особей.

Ключевые слова: *Ranunculus abchasicus*, анатомия, морфология, онтогенез, сезонный ритм развития.

MORPHOGENESIS, ANATOMY AND SEASONAL RHYTHM OF GROWTH OF *RANUNCULUS ABCHASICUS* FREYN.

N.V. Lyubeznova

Lomonosov's Moscow State University, Moscow, Russia,

e-mail: lyubeznova@msu-botany.ru

Summary: *Ranunculus abchasicus* is a narrow-local endemic of the subnival belt. There are described the morphological structure of all phases of ontogenesis and the anatomical structure of generative plants.

Keywords: *Ranunculus abchasicus*, anatomy, morphology, ontogenesis, season rhythm of growth.

Ranunculus abchasicus является узколокальным эндемиком Большого Кавказа, стенотопным видом субнивального пояса. Он произрастает на Клухорском перевале и в верховьях реки Кубани – Западный Кавказ. Обитает расселинах скал и на слабо задерненных склонах (Гроссгейм, 1950; Зернов и др., 2015). Наблюдение за развитием и сбор материала были проведены 4 июля 1989 года на Клухорском перевале, для которого по данным Клухорхской метеостанции, характерно большое количество осадков – около 2800 мм в год (в Теберде – 1400 мм) выпадающих в основном в виде снега. 1989 год был относительно малоснежными и вид начал вегетацию на 2–3 недели раньше обычного. *R. abchasicus* произрастает в заполненных почвой расселинах больших гранитных плит близ снежника достаточно крупными куртинами включающими в среднем по 10 разновозрастных особей.

Онтогенез и морфология. В первый год жизни растения кроме семядолей разворачивает два сближенных в прикорневую розетку листа (рис.1). Листья трехраздельные, длина черешка 4,5 мм, ширина листовой пластинки 3,7 мм. Имеется хорошо развитый главный корень, сохраняющийся в течение всего ювенильного периода. Терминальная почка голая и вместе с боковыми защищена расширенными основаниями листьев, которые сохраняются всю зиму и начинают засыхать после разворачивания новой генерации листьев. На протяжении всего ювенильного периода ежегодно развивается по 2 листа. Стеблевая часть укороченного главного побега формирует эпигеогенное корневище. Придаточные корни на нем образуются нерегулярно, в среднем 1 раз в 2 года. В имматурное возрастное состояние растения семенного происхождения переходят, как правило, на 6–7 году жизни, хотя были встречены и 10-летние ювенильные особи. Высота наземной части растений в среднем составляет 11 мм. Возрастают размеры и степень расчленения листовой пластинки, лист становится трехрассеченным

(рис. 2). На 7–8 году жизни главный корень отмирает, корневая система становится придаточной. Придаточные корни образуются ежегодно по 1, реже 2 на годичном приросте. В связи с ежегодным отмиранием старых базальных участков корневища точно установить возраст взрослых вегетативных особей не удается. Высота укороченных вегетативных побегов составляет в среднем 2,5 см. В розетке 3–4, реже 5 листьев. Первый лист обычно мельче предыдущих, короткочерешковый (4 мм), его пластинка практически лежит на поверхности почвы, что позволяет получать больше тепла и меньше охлаждаться на ветру. Листовые пластинки трехраздельны, сегменты обратноклиновидные, почти до середины разделены на ланцетные или продолговатые доли (рис. 3). Величина годичного прироста увеличивается с 0,5 до 1 мм. Придаточные корни образуются ежегодно в количестве 1–2, реже 3 и ветвятся до 3 порядка. При вступлении в генеративный период развития моноподиальный тип нарастания главного побега сменяется симподиальным. Почкой возобновления обычно становится пазушная почка верхнего розеточного листа. Первый лист нового побега возобновления раскрывается одновременно с 3 розеточным листом материнского цветоносного побега. В фазу цветения материнского монокарпического побега емкость ее обычно составляет 3–4 метамера, и ею уже развернуто 1–2 ассимилирующих листа. Остальные листовые зачатки разворачиваются весной следующего года. Однако у некоторых растений к моменту цветения почка возобновления только начинает раскрывать первые листья. Генеративный побег полурозеточный, 5–6 см высотой (рис. 4). На удлиненной его части образуется один сидячий лист с цельной или 2–3 рассеченной на линейные сегменты пластинкой. Цветок всегда один, относительно крупный 1,6 см в диаметре. Единственный цветок, закладывается осенью, цветение дружное. Типичные сенильные растения нами не были обнаружены.

Анатомия. Розеточные листья взрослых вегетативных и генеративных особей амфистоматичные, световые. Эпидермальные клетки листа, черешка и удлиненной части побега покрыты хорошо выраженной волнистой кутикулой, особенно толстой на адаксиальной стороне листа. Эпидермис листа, черешка, удлиненного и укороченного побегов, а также эпиблема корня содержат в клетках вещества, обуславливающие их желтую или желто-коричневую окраску, а также каплевидные включения той же природы. Положительная реакция с FeCl_2 позволяет предположить накопление дубильных веществ, которые служат защитой от ультрафиолетового излучения. Клетки верхнего эпидермиса различаются по количеству

содержащихся в них дубильных веществ, устьица обычно накапливают больше всех.

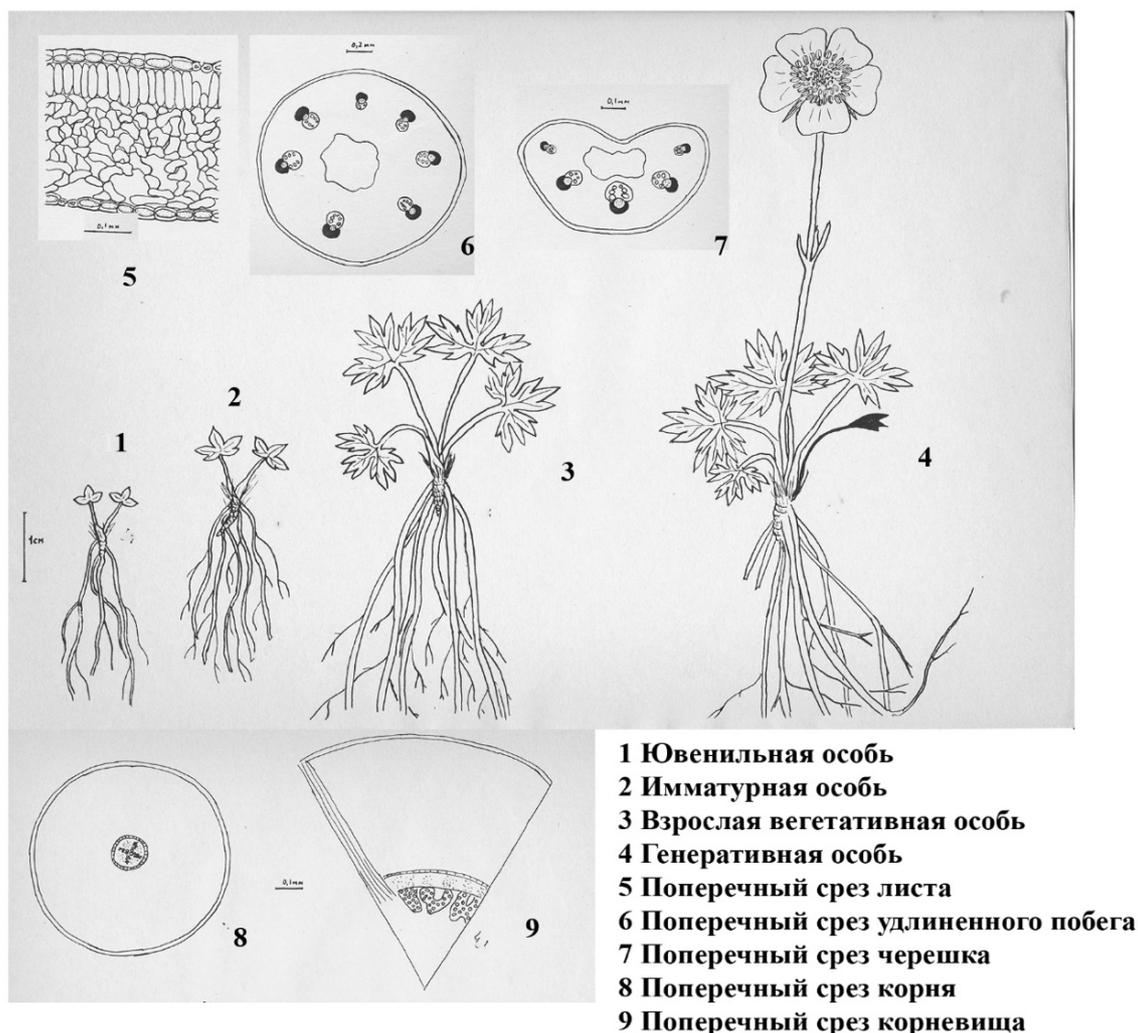


Рис. 1–9. Внешний вид возрастных состояний *R. abchasicus* и поперечные срезы его листа, черешка, корня, корневища, удлиненных междоузлий генеративного побега.

Устьица анемоцитные, чуть приподнятые в числе $94 \pm 1,9$ на мм^2 на адаксиальной стороне листа и $83 \pm 2,3$ на абаксиальной. Также устьица наблюдаются в эпидермисе черешка – $29 \pm 1,2$ на мм^2 и удлиненной части побега – $33 \pm 1,8$ на мм^2 , где они расположены группами по 3. Мезофилл дифференцирован на столбчатый и губчатый (рис. 5). Коэффициент палисадности составляет 20–25%. Столбчатый мезофилл представлен одним слоем плотно сомкнутых палисад с многочисленными хлоропластами, расположенными вдоль стенок практически без интервалов. Губчатый мезофилл состоит из 8–10 слоев лопастных клеток, разделенных близ нижнего эпидермиса крупными воздухоносными полостями (рис. 5).

Крахмала в губчатом мезофилле содержится больше, чем в столбчатом. Средняя жилка не выступает с абаксиальной стороны, с адаксиальной поверхности пластинка над ней слегка вогнута. Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, ксилема включает до 6–8 трахеальных элементов. Паренхимная обкладка пучков без крахмала. В сравнении с *Ranunculus oreophyllus* M. Bieb. у *R. abchasicus* уменьшается количество опорных тканей в крупных жилках листа и снижается степень лигнификации, что позволяет растению экономить пластические вещества и быстрее заканчивать формирование органа. Черешки дефинитивных листьев в поперечном сечении округло-сердцевидные слегка уплощенные в дорзивентральном направлении, с выемкой на адаксиальной стороне. Эпидермальные клетки в очертании прямоугольные, сильно вытянутые вдоль черешка, наружные тангентальные стенки их утолщены. Субэпидермальный слой представлен плотно сомкнутыми клетками, содержащими многочисленные хлоропласты. Клетки внутренних слоев основной паренхимы крупнее и расположены более рыхло, количество хлоропластов в них по мере продвижения внутрь черешка резко падает. Проводящие пучки в числе 3–5 расположены дугой, закрытые, коллатеральные (рис. 7). В центре образуется рекси-лизигенная полость. Эпидермальные клетки удлинённых междоузлий наземного побега крупные, вытянутые вдоль продольной оси стебля, с толстыми внешними и внутренними тангентальными стенками. Первичная кора 6–7 слойная, хлорофиллоносная, с системой относительно небольших межклетников. Большое число слоев клеток губчатого мезофилла в сравнении с *R. oreophyllus*, широкая фотосинтезирующая кора черешков и наземного генеративного побега позволяет увеличить интенсивность фотосинтеза на единицу поверхности. Проводящие пучки в числе 8–9, коллатеральные, открытые, вторичное утолщение незначительное (рис. 6). Протофлоэма имеет тяжи одревесневших волокон, которые сливаются в одревесневшей паренхимной обкладкой, дифференцируемой вокруг флоэмы. На ее уровне клеточные оболочки межпучковой паренхимы также слегка одревесневают. Сердцевина сложена относительно крупными тонкостенными клетками, часть которых разрушается, на их месте образуется крупная рексиллизигенная полость.

Укороченные междоузлия, сохраняющиеся в составе эпигеогенного корневища, характеризуются широкой, 20–22 слойной первичной корой, состоящей из крупных, плотно сомкнутых клеток. Она, как и гомогенная сердцевина, служит местом отложения запасного крахмала. Отчетливо выражена эндодерма с поясками Каспари. Центральный цилиндр с кольцом

сближенных открытых пучков (рис. 9), но камбиальная деятельность ограничена одним первым годом, и поэтому в многолетнем корневище в качестве защитной ткани сохраняется эпидермис, содержащий дубильные вещества. В камбиальной зоне корневища закладываются придаточные корни. Часть их развивается по типу «внутрипоровых», они некоторое время растут в пределах первичной коры органа и выходят наружу на некотором удалении от места их возникновения. Придаточные корни тетрархные, претерпевающие лишь незначительное вторичное утолщение. Широкая 12–15 слойная первичная кора содержит многочисленные зерна запасного крахмала. Однослойная экзодерма представлена более мелкими, плотно сомкнутыми и слабо суберинизированными клетками, крахмала они не содержат. Клетки эндодермы с полностью одревесневшими стенками, встречаются единичные пропускные клетки. Перицикл однослойный (рис. 8). Первичная ксилема тетрархная, вторичного утолщения нет.

R. abchasicus можно охарактеризовать как короткокорневищный поликарпик с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами и мономорфными придаточными корнями.

Литература

Зернов А.С., Алексеев Ю.Е., Онопченко В.Г. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской республики. М.: КМК, 2015. 463 с.

Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 4.

УДК 581.432

О ВОЗМОЖНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И РОЛИ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У РЯДА МАЛОЛЕТНИХ ВЕРОНИК

М.В. Марков, Д.М. Грушенков

Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: markovsmail@gmail.com

Аннотация: Роль системы придаточных корней обсуждается на примере нескольких видов малолетних вероник, различающихся по потенциальным и реализующимся способам размножения и увеличения размеров особей.

Ключевые слова: Вероника, терофиты, гоморизия, придаточные корни.

ON A PROBABILITY OF ADVENTIVE ROOTS FORMATION AND ITS ROLE IN SOME PAUCIENNIAL VERONICA SPECIES

M.V. Markov, D.M. Grushenkov

Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,

e-mail: markovsmail@gmail.com

Summary: The role of adventive roots in some *Veronica* pauciennial species that are different by potential or realized means of reproduction and growth are discussed.

Keywords: *Veronica*, therophyte, homorhizy, adventitious roots.

В отечественной ботанической литературе достаточно отчетливо прослеживается обусловленный историей морфологии растений стереотип представлений о корневых системах двудольных малолетних растений (однолетников, зимующих однолетников) как исключительно аллоризных. Это явствует, к примеру, из характеристики биоморфологического разнообразия растений Московской области (Жмылев, Алексеев, Морозова, 2017), где для всех наших объектов-однолетников дана стереотипная характеристика: стержнекорневой терофит. При этом ситуация с формированием стержневого корня, образованием придаточных корней и их значением для разных видов малолетних вероник (*Veronica verna*, *V. arvensis* и *V. persica* и *V. filiformis*) представляется отнюдь не одинаковой. Если с *V. filiformis*, которая объявлена в выше процитированной книге гемикриптофитом и ползучим многолетником довольно определенная – этому виду, утратившему в наших краях (центре Русской равнины) способность к размножению семенами, формирование придаточных корней абсолютно необходимо для единственно доступного вегетативного размножения фрагментацией, то у однолетников в случае выраженной способности к образованию придаточных корней сохраняется лишь потенциальная и, обыкновенно, не реализуемая возможность к вегетативному размножению придаточные корни могут служить другой цели – обеспечить дополнительное минеральное питание и способствовать увеличению мощности и плодовитости особей в популяции.

В нашем исследовании были выяснены: возможность, время и место формирования придаточных корней (факт вторичной гоморизии), проверена экспериментально вероятность вегетативного размножения фрагментацией укорененных придаточными корнями фрагментов и количественно определено значение дополнительного укоренения придаточными корнями для возрастания мощности (биомассы) и плодовитости особей в популяции.

Данные по аллокации биомассы у *V. persica* и *V. verna* показали, что значительную долю в общей массе особей обоих видов имеют генеративные органы (репродуктивное усилие), причем у первого вида это значение больше (48% против 35%, соответственно). При сравнении относительной массы стебля наблюдается обратная картина – доля массы стебля в общей массе растения у *V. verna* выше, чем у *V. persica* (39% против 17%, соответственно). Доля корней в общей массе у *V. persica* немного больше, чем у *V. arvensis*, что, очевидно, можно связать с наличием у первого вида придаточных корней. Фотосинтетическое усилие (доля массы листьев в общей массе растения) у исследованных видов было почти одинаковым.

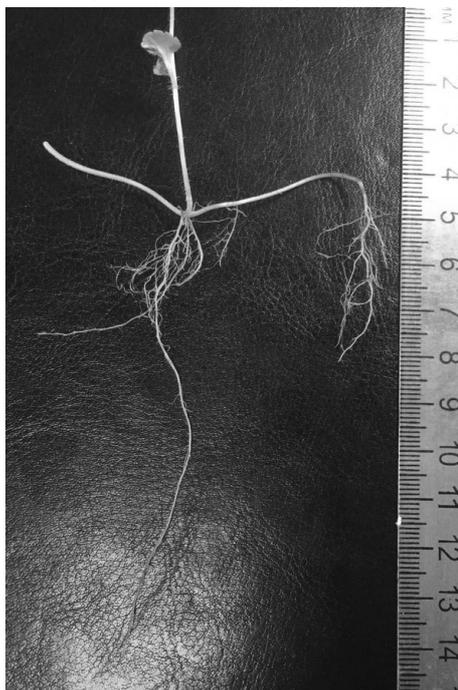


Рис.1. Главный и придаточные корни у *Veronica persica*.

Результаты опыта показали, что придаточные корни обеспечивают дополнительное минеральное питание для растения, в результате чего оно способно накопить большую биомассу (таблица), а значит и произвести в итоге большее количество семян. В составе наблюдаемой нами популяции, особи, формировавшие придаточные корни, имели в итоге в 6 раз большую биомассу (196,6 мг), чем особи, не развивавшие придаточных корней (средняя их биомасса была около 33 мг).



Рис. 2. Две особи *Veronica persica*, одна из которых (слева) образовала придаточные корни, а другая (справа) не имела придаточных корней.

Летние наблюдения выявили присутствие сильно отличающихся по размерам особей *V. persica* на одних и тех же участках. Рядом с явно перезимовавшими крупными особями встречаются небольшие и неветвящиеся экземпляры. Одна из таких особей сформировала всего лишь один плод (рис. 2).



Рис. 3. Особь *Veronica persica* с одним плодом.

Таблица

Результаты эксперимента по выяснению роли придаточных корней в формировании биомассы у особей *Veronica persica*

Масса растений, образовавших придаточные корни, мг	Масса растений без придаточных корней, мг
171	16
259	24
182	62
211	34
160	29

Предполагаемое значение придаточных корней для вегетативного размножения *V. persica* было проверено в ходе опыта с искусственной фрагментацией особи – растение, которое уже образовало в узлах придаточные корни, разделяли на фрагменты. Первый фрагмент состоял из системы главного корня, семядольных листьев и вышедших из их пазух двух боковых побегов. Второй фрагмент состоял из продолжения главного побега с узлом, из пазух листьев которого выходили боковые побеги. На этом узле уже формировались и обеспечивали дополнительное питание придаточные корни. Таким образом в итоге удалось получить 3 полностью автономные особи, которые завершили развитие нормальным плодоношением. Придаточные корни для *Veronica arvensis* в естественных условиях обитания были описаны нами впервые. В литературе есть лишь информация о том, что на питательных средах *V. arvensis* способна образовывать придаточные корни на листьях в культуре (Yusufov, Khachumova, 1975 по Boutin, Harper, 1991). В ходе наблюдений мы обнаружили особь, которая образовала придаточные корни (рис. 4). На фотографии виден рубец от обломанного бокового побега, выше которого от побега отходят корни. Нет никаких сомнений считать, что это придаточные корни, сформированные на гипокотиле.



Рис. 4. Придаточные корни *Veronica arvensis* на растении (вверху) поперечный срез стебля с придаточным корнем (внизу).

Проведенные нами анатомические исследования (Рис. 4) подтвердили не только формирование придаточных корней у *V. persica* и *V. arvensis*, но и более высокую основательность придаточных корней у первого вида и эфемерность и слабость их у второго вида. Таким образом меристематизация ряда тканей у *V. arvensis* делает их способными к заложению придаточных корней, хотя и не обеспечивает их достаточную устойчивость для укоренения фрагментов и вегетативного размножения путем фрагментации.

Литература

Boutin C., Harper J. A comparative study of the population dynamics of five species of *Veronica* in natural habitats // J. Ecology. 1991. Vol. 79. P. 199–221.

УДК: 574.34: 519.175

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ РАСТЕНИЙ ЗАЛИДОВСКИХ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ ПРИ РАЗНЫХ РЕЖИМАХ ИХ АНТРОПОГЕННОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Ф.А. Маслов¹, Е.И. Курченко¹, И.М. Ермакова¹, Н.С. Сугоркина¹,
В.Г. Петросян²

¹Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: fyodormaslov@yandex.ru

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва, Россия, e-mail: petrosyan@sevin.ru

Аннотация: Представлены результаты сравнительного анализа двух моделей динамики жизненных форм растений Залидовских лугов Калужской области при разных условиях антропогенного использования. Используются индексы среднего количества жизненных форм и стабильности жизненных форм. Показано, что регулярное сенокосное использование приводит к повышению разнообразия жизненных форм, а также к увеличению обилия многолетних стержнекорневых видов растений и увеличению обилия малочисленных в хозяйственном отношении видов. При регулярной пастьбе уменьшается разнообразие жизненных форм, повышается обилие малолетних стержнекорневых видов растений, увеличивается обилие высокоценных видов травянистых растений. Утверждается, что оптимальное хозяйственное использование луга должно состоять в чередовании сенокосного и пастбищного режимов.

Ключевые слова: луговые сообщества, антропогенное воздействие, мониторинг, индекс жизненных форм, индекс стабильности жизненных форм, динамика жизненных форм.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE DYNAMICS OF LIFE FORMS OF PLANTS OF ZALIDIAN FLOOR MEADOWS AT DIFFERENT REGIMES OF THEIR ANTHROPOGENIC USE

F.A. Maslov¹, E.I. Kurchenko¹, I.M. Ermacova¹, N.S. Sugorcina¹,
V.G. Petrosyan²

¹*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: fyodormaslov@yandex.ru*

²*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia, e-mail: petrosyan@sevin.ru*

Summary: The results of a comparative analysis of two models of the dynamics of plant life forms on Zalidovskie Luga meadows of the Kaluga region under different conditions of anthropogenic use are presented. The indices of the average number of life forms and the stability of life forms are used. It is shown that regular use of hayfields leads to an increase in the diversity of life forms, as well as to an increase in the abundance of perennial rooted plant species and an increase in the abundance of economically low-value species. With regular grazing, the diversity of life forms decreases, the abundance of young stem-root plant species increases, and the abundance of high-value species of herbaceous plants increases. It is argued that the optimal economic use of the meadow should consist in the alternation of hay and pasture regimes.

Keywords: life form index, stability index, anthropogenic impact, monitoring, meadow communities, dynamics of life forms.

Для определения динамики мало изменяемых по видовому составу во времени растительных сообществ возникает необходимость в определении динамики таксонов разного ранга методом определения индексов стабильности таксономического своеобразия и разнообразия (Маслов и др., 2017), а также в определении динамики жизненных форм (ЖФ) растений, чтобы оценить их участие в общей динамике видов под воздействием антропогенных факторов. При анализе тренда динамики ЖФ на экспериментальных площадках, находящихся при разном режиме их хозяйственного использования, используем ЖФ выделенные по Серебрякову (Серебряков, 1962) с дополнениями (Ермакова, Сугоркина, 2017). Данное сообщение продолжает тему предыдущей публикации. В предыдущем сообщении (Маслов и др., 2019) при создании модели тренда ЖФ мы учли все известные варианты ЖФ у каждого вида, получив статистически значимые результаты в отношении динамики средних значений индекса ЖФ на площадках №4 и №9, а также выявили высокий уровень индекса

стабильности ЖФ на всех исследуемых площадках. Цель работы – провести сравнительный анализ влияния антропогенных факторов на динамику ЖФ предыдущей модели тренда с нынешней, в которой отражены варианты ЖФ видов растений, характерные только для исследуемых площадок.

Объект изучения – Залидовские пойменные луга национального парка «Угра», на которых И.М. Ермакова и Н.С. Сугоркина в течение 1965–2012 гг. провели многолетний мониторинг динамики растительности (Ермакова, Сугоркина, 2016). В качестве модельных объектов выбраны шесть пробных площадок (№ 1, № 2, № 3, № 4, № 5, № 9). Площадка № 1 расположена в центральной части поймы, она все годы мониторинга использовалась, как сенокос. № 2 также в центральной части поймы с сенокосно-пастбищным использованием. № 3 – в прирусловой части поймы, использовалась как сенокосно-пастбищное угодье. № 4 – в прирусловой части поймы, сенокосная. № 5 – в центральной части поймы с сенокосно-пастбищным использованием. № 9 – прирусловой части поймы с сенокосно-пастбищным использованием.

Первая модель тренда насчитывала 99 вариантов ЖФ для видов растений, встречающихся на описываемых выше площадках. Вторая модель – 49 вариантов. Каждому варианту ЖФ был присвоен цифровой код – всего 99 и 49 кодов соответственно, которые использовались для математических расчётов. На основании этих расчётов строились графики, отражающие модели динамики ЖФ на площадках.

Для двух моделей были вычислены среднемноголетние обилия ЖФ видов и проведена оценка кормового значения видов по Л.Г. Раменскому (Раменский и др., 1956).

Для сравнительного анализа многолетней динамики ЖФ луговых сообществ использованы два индекса: 1) индекс количества ЖФ; 2) индекс стабильности ЖФ. Средние значения индекса количества ЖФ ($N_{ЖФ}$) за весь период наблюдения для каждой площадки определяются по формуле:

$$N_{ЖФ} = \frac{\sum_{i=1}^n N_{iЖФ}}{n}, \quad (1)$$

Индекс стабильности ЖФ ($IS_{ЖФ}$) определялся по следующей формуле:

$$IS_{ЖФ} = \frac{\sum a_t}{n - m}, \quad (2)$$

Ошибка индекса стабильности SE оценивается с помощью следующей формулы:

$$SE = \frac{\sigma_{IS_{ЖФ}}}{\sqrt{n - m}}, \quad (3)$$

Для сравнительного анализа индексов ЖФ на всех пробных площадках (№1-№9) использованы методы однофакторного дисперсионного анализа с равными и неравными количествами повторений в ячейках (ANOVA).

В результате вычислений были построены по три графика к моделям №1, №2. К модели №1 относятся: график (1), отражающий средние значения $N_{ЖФ}$; график (3) анализа $N_{ЖФ}$ по отношению к среднему и критическим значениям; график (5) сравнения $IS_{ЖФ}$ всех пробных площадках. На графике (1) значения $N_{ЖФ}$ на площадках №1–№9 составил от 26 до 32.8. На площадке №9 наблюдалось минимальное его значение, а на площадке №4 максимальное. На графике (3) за пределы критических значений выходят площадки №4 и №9. На основании сравнения значений $N_{ЖФ}$ всех площадок с генеральным средним значением. Площадки №4 и №9 статистически значимо отличаются от всех остальных площадок. На графике (5) средние значения $IS_{ЖФ}$ составили от 0.870 до 0.897. На площадке №3 $IS_{ЖФ}$ имеет максимальное значение, а на площадке №1 минимальное. Множественное сравнение $IS_{ЖФ}$ показало, что не существует статистически значимых различий между площадками. К модели №2 относятся: график (2), отражающий средние значения $N_{ЖФ}$; график (4) анализа $N_{ЖФ}$ по отношению к среднему и критическим значениям; график (6) сравнения $IS_{ЖФ}$ всех пробных площадок. На графике (2) значения $N_{ЖФ}$ на площадках составили от 20.5 до 24.2. На площадке №4 наблюдалось максимальное значение $N_{ЖФ}$, а на площадке №9 минимальное. На графике (4) за пределы критических значений выходят площадки №1, №4, №9. На основании сравнения значений $N_{ЖФ}$ всех площадок с генеральным средним значением площадки №1, №4, №9 – статистически значимо отличаются от всех остальных. Средние значения $IS_{ЖФ}$ на площадках модели №2 график (6) составили от 0.859 до 0.9, на площадке №4 индекс имел максимальное значение, а на площадке №9 минимальное.

Из анализа графиков (1) и (2) для моделей №1 и №2 соответственно наибольшего разнообразия достигают ЖФ на площадке № 4, наименьшего на площадке №9. График (3) показывает, что статистически значимые отличия модели №1 имеют площадки № 4 и № 9. График (4) показывает, что у модели №2 статистически значимые отличия имеют площадки №1, № 4 и № 9. У модели №1 на площадке № 4 преобладают стержнекорневые ЖФ, а также велико участие в травостое многолетних травянистых растений, на площадке №9 большее участие в травостое имеют длиннокорневищные ЖФ и малолетние травянистые растения. У модели №2 на площадке №4 также преобладают стержнекорневые ЖФ, велико участие многолетних ЖФ, на площадке №9 преобладают стержнекорневые ЖФ и выше обилие

малолетних ЖФ. Графики (5) и (6) показывают, что не существует статистически значимых различий между изучаемыми площадками, что указывает на высокий уровень стабильности произрастающих ЖФ на исследуемых площадках двух моделей.

1. В целом трендовые модели №1 и №2 совпадают, что объясняется незначительным числом видов, имеющих несколько ЖФ.

2. Сенокосный режим использования увеличивает участие и обилие многолетних стержнекорневых ЖФ, а также разнообразие ЖФ. Пастбищный режим использования уменьшает разнообразие ЖФ. Хотя участие стержнекорневых ЖФ на пастбище остается высоким, снижается их обилие, кроме стержнекорневых малолетников, обилие которых остаётся высоким. Выяснено, что многолетние средние обилия ЖФ растений, имеющих хорошее кормовое достоинство, выше на площадке № 9 у моделей №1 и №2. На площадке № 4 у моделей №1 и №2 более высокими оказались многолетние средние обилия ЖФ видов, имеющих низкое кормовое значение.

3. Относительно стабильный состав жизненных форм на площадках объясняется длительным однообразным и умеренным режимом хозяйственного использования в период с 1980–2001 гг.

4. Наиболее оптимальное хозяйственное использование Залидовских лугов заключается в чередовании сенокосного и пастбищного режима.

Литература

Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. Т. 1. М.: МПГУ, 2016. 252 с.

Ермакова И.М., Сугоркина Н.С. Мониторинг растительности Залидовских лугов Калужской области. Т. 4. М.: МПГУ, 2017. 276 с.

Маслов Ф.А., Курченко Е.И., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Петросян В.Г. Динамика таксономического разнообразия луговых сообществ национального парка «Угра» при разных условиях антропогенного воздействия // Бот. журн. 2017. Т. 102. № 11. С. 1504–1517.

Маслов Ф.А., Курченко Е.И., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Петросян В.Г. Особенности динамики жизненных форм травянистых растений луговых сообществ национального парка «Угра» при разных условиях антропогенного воздействия на основе данных многолетнего мониторинга // Социально-экологические технологии. 2019. Т. 9. Вып. 2. С. 201–227.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин И.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 1958. 470 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 368 с.

УДК 581.4: 582. 47

АРХИТЕКТУРНЫЕ МОДЕЛИ ХВОЙНЫХ С НЕПРЕРЫВНЫМ И ПРЕРЫВИСТЫМ РОСТОМ

Д.Л. Матюхин

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А.Тимирязева, г. Москва, Россия, e-mail: botanika2@timacad.ru

Аннотация: Рассмотрены варианты роста вегетативных побегов у хвойных. Выявлено несколько вариантов непрерывного или прерывистого роста. Часто центральная ось растет непрерывно, а боковые побеги высоких порядков – прерывисто. Существуют необычные системы роста у араукарий, сосен, секвой.

Ключевые слова: хвойные, ветвление, нарастание, силлептические побеги.

ARCHITECTURAL MODELS OF CONIFERS WITH CONTINUOUS AND INTERMITTENT GROWTH

D.L. Matyukhin

Russian State Agrarian University - Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia, e-mail: botanika2@timacad.ru

Summary: variants of growth of vegetative shoots in conifers are considered. Several variants of continuous or intermittent growth were revealed. Often the Central axis grows continuously, and the lateral shoots of high orders-intermittently. There are unusual growth systems in araucaria, pines, and redwoods.

Keywords: coniferous, branch, increase, sylleptic shoots.

Одной из важнейших характеристик побеговых систем является непрерывность или прерывистость роста. Для древесных растений умеренной зоны характерен прерывистый рост, определяемый сезонным климатом. С непрерывным ростом европейские ботаники встретились только в колониях с тропическим бессезонным климатом. Классический непрерывный рост у древесных растений описан как у цветковых, так и у хвойных (Barthélémy, Caraglio, 2007). Цель предлагаемого сообщения показать разнообразие таких структур у современных Pinopsida.

Для хвойных описаны четыре основные архитектурные модели: Rauh, Massart, Attims и Mangenot (Edelin, 1981). Для всех моделей известны побеговые системы с непрерывным и прерывистым ростом.

Четкий прерывистый рост у хвойных можно наблюдать у родов с пролептическим ветвлением, обитающих в сезонном климате, таких как *Abies*, *Taxus* и др. У этих родов за один сезон образуется один прирост, пусть значительной длины (в зависимости от места в структуре кроны и продолжительности вегетационного периода).

Для многих родов Cupressaceae (*Callitris*, *Calocedrus*, *Chamaecyparis*, *Cryptomeria*, *Cupressus*, *Fokienia*, ряда видов *Juniperus*, *Microbiota*, *Platycladus*, *Taiwania*, *Tetraclinis*, *Thuja*, *Thujopsis*) характерен непрерывный рост, часто маскируемый дифференциацией побеговых систем. Непрерывный рост подробно описан (Barthélémy, Caraglio, 2007) у *Cupressus sempervirens*. Очень похожие системы побегов мы наблюдали у *Chamaecyparis* (Матюхин, Фролова, 2015). Подтверждением непрерывности роста, кроме замеров модельных растений в течение года, являются открытые почки и повисшие (даже зимой!) верхушки главных побегов.

Непрерывный рост также свойственен некоторым побегам у *Araucaria*. Ортотропным побегам, как главному, так и боковым, образующимся при итерациях, свойственен прерывистый рост. У *Araucaria heterophylla* непрерывно нарастают боковые побеги первого порядка (ax1, Tomlinson, 2004). Такие же побеги (ax1) у *Araucaria bidwillii* нарастают прерывисто, о чем свидетельствует гетерофиллия.

У *Sequoia sempervirens* силлептическое ветвление сочетается с пролептическим, особенно на порослевых побегах. Силлептические ветви, расположенные ближе к верхушке, как у *Araucaria*, «перехватывают» эстафету роста у ортотропного побега и к окончанию вегетации существенно превосходят его по мощности. Акротонное силлептическое ветвление имеется у ортотропных ростовых побегов *Metasequoia glyptostroboides* и видов *Taxodium*.

Крайне специфическая дифференциация побеговой системы имеется у самого большого рода современных хвойных – *Pinus*. Общеизвестно деление побегов сосен на ростовые (ауксибласты) и укороченные (брахибласты). Особая структура характерна для ювенильных побегов. Все они характеризуются своими особенностями роста.

Ювенильные побеги (как у Cupressaceae и Podocarpaceae, но не Araucariaceae и Taxaceae!) несут одиночные листья и открытые почки. Для них характерен непрерывный рост и силлептическое ветвление, по крайней мере, до боковых побегов первого порядка.

Брахибласты имеют всего один период роста, после которого апекс либо полностью расходуется, либо замирает, становясь спящей почкой, либо формирует почку ауксибласта.

Ауксибласты у большинства видов имеют прерывистый рост, осложненный внутриветочным ветвлением. Прерывистость может быть выражена по-разному: одиночный прирост (с чешуевидными листьями без пазушных брахибластов в основании прироста, далее чешуи с микростробилами в пазухах, далее с пазушными брахибластами, далее с модифицированными брахибластами, завершающимися почками ауксибласт, и собственно боковыми почками ауксибластов) серия из нескольких последовательных приростов. Осложняет восприятие ритма роста у сосен некоторые особенности ветвления. У *Pinus banksiana*, *P. contorta* и некоторых других американских видов наблюдается силлептическое ветвление мощных ауксибластов. У евразийских сосен, таких как *P. nigra*, *P. pityusa* и др. на мощных ауксибластах также наблюдается силлепсис, но он замаскирован зонами чешуй. Исходный и боковые побеги вырастают из одной покоящейся почки, растут одновременно, но по завершении роста оказываются отделены чешуями, не несущими пазушных гомологов побегов, и очень часто рассматриваются как совершенно отдельный прирост.

У многих сосен наблюдается практически непрерывный рост почек. Они удлиняются и ветвятся в течение всего сезона. Проявление этого свойства не зависит от климатических условий ареала вида. Такой прирост можно наблюдать и у субарктической *P. pumila*, и у субтропических *P. palustris* и *P. radiata*.

Таким образом, для разных родов хвойных свойственен как прерывистый, так и непрерывный рост, часто осложненный силлептическим ветвлением и наличием специализированных побегов. Набор таких систем побегов родоспецифичен и зависит от направления роста побегов или их систем. Ортотропные побеги низких порядков ветвления часто характеризуются непрерывным ростом, который явно не зависит от климатических условий.

Литература

Матюхин Д.Л., Фролова А.В. Структура годичных приростов у форм кипарисовика горохоплодного (*Chamaecyparis pisifera*) с различной длиной листа // Изв. ТСХА. 2015. Вып. 4. С. 49–58.

Barthélémy D., Y. Plant Architecture: A Dynamic, Multilevel and Comprehensive Approach to Plant Form, Structure and Ontogeny // Annals of Botany. 2007. V. 99. P. 375–407.

Edelin C. Quelques aspects de l'architecture végétative des Conifères // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. 1981. V. 128. N3. P. 177–188.

Tomlinson P.B. Crown structure in Araucariaceae // Available at website Proceedings of the International Dendrology Society 2003, Araucariaceae, Auckland. <http://harvardforest.fas.harvard.edu/profiles/tomlinson.html>. 2004. 16 pp.

УДК 582.491+252.5(581.522.5+574.24)(517.3)

ИЗМЕНЕНИЕ МОРФОЛОГИИ ЛИСТА ДВУХ ВИДОВ РОДА *BETULA* ВДОЛЬ КЛИМАТИЧЕСКОГО ГРАДИЕНТА В СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

С.В. Мигалина^{1,2}

¹*Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия,
e-mail: Fterry@mail.ru*

²*Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия,
e-mail: Fterry@mail.ru*

Аннотация: Исследовались морфологические параметры листа в популяциях *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. из основных природно-климатических зон Северной Евразии. Показано, что в градиенте климатических условий происходят изменения размеров и рассеченности листа. Направления изменений определялись экологическими и функциональными свойствами видов, что указывает на разные механизмы адаптации листового аппарата к климату.

Ключевые слова: Адаптация, климат, лист, морфологические параметры, *Betula*.

CHANGES IN LEAF MORPHOLOGY OF TWO SPECIES OF THE GENUS *BETULA* ALONG CLIMATE GRADIENT IN NORTHERN EURASIA

S.V. Migalina^{1,2}

¹*Institute Botanical garden, Ural branch, Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia, e-mail: Fterry@mail.ru*

²*Tyumen State University, Tyumen, Russia, e-mail: Fterry@mail.ru*

Summary: Leaf parameters were studied in populations of *Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh. from main vegetation zones of North Eurasia. It was shown that changes in leaf area and dissection occur along climatic gradient. The

ways of changes depended on ecological and functional properties of species that indicates their different mechanisms of adaptation to climate.

Keywords: Adaptation, climate, leaf, morphological parameters, *Betula*.

Морфология листа является результатом длительной эволюции видов и адаптирована к оптимальной реализации фотосинтеза в определенных условиях обитания. Хорошо известно, что строение листа определяется климатическими условиями произрастания. Для многих видов показано, что изменение размеров, формы, параметров зубчиков листа функционально связано с температурой и количеством осадков (Royer et al., 2005) и отражает адаптацию фотосинтеза и водного режима растений к климату. Эффективным методом определения механизмов адаптации фотосинтетического аппарата растений к климатическим условиям произрастания является изучение листовых параметров вдоль климатических градиентов.

Березы относятся к основным лесообразующим видам. На территории Северной Евразии наиболее широко распространены *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh. (Махнев, 1987). Ранее было показано, что фактор географического происхождения вносит большой вклад в изменчивость некоторых признаков листьев и семян (Махнев, 1987). Описаны также изменения биохимического состава листьев (Makhnev et al., 2012) и параметров мезофилла берез (Migalina et al., 2014) из разных природно-климатических зон. Целью данной работы было изучить закономерности изменения морфологии листа двух видов рода *Betula* вдоль зонально-климатической трансекты, охватывающей основные ботанико-географические зоны Северной Евразии.

Морфологические параметры листа исследовались в течение трех вегетационных сезонов в популяциях *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Ehrh., представляющих зональный ряд от степи до лесотундры (табл. 1). Определялись размеры, форма листовой пластинки и параметры зубчиков. Размеры листа измеряли с использованием уникального комплекса для анализа изображений Simagis Mesoplant (СИАМС, Россия). Коэффициент формы листа рассчитывали как отношение квадрата периметра листовой пластинки к ее площади. Климатические условия оценивали на основе среднеголетних и средних за год значений температуры воздуха, количества осадков и коэффициента увлажнения.

Полученные результаты показали, что размеры листа определялись географическим положением популяций, при этом направления изменения вдоль зональной трансекты зависели от экологических и функциональных

свойств видов (рис. 1, табл. 2). У более конкурентоспособной *B. pendula*, доминирующей на хорошо дренированных почвах (Atkinson, 1992; Niinemets et al., 2002), площадь листа увеличивалась при удалении от оптимальных для роста берез условий, в то время как у *B. pubescens*, более мезофитной и устойчивой к стрессовым условиям (Atkinson, 1992; Niinemets et al., 2002), при ухудшении климатических условий происходила редукция листа. Ранее было показано, что размеры листа тесно связаны с количеством осадков и температурой (Migalina et al., 2010).

Таблица 1

Местоположение, природно-климатическая зона и климатические условия районов исследования

Местоположение	Координаты (с.ш., в.д.)	Природно-климатическая зона (подзона)	Параметры климата		
			<i>K</i>	<i>P</i> , мм	<i>T</i> , °C
Южный Урал	52°25', 60°21'	степь	0,5	300	2,3
Южный Урал	54°06', 61°35'	лесостепь	0,6	425	1,5
Средний Урал	57°15', 60°43'	южная тайга	0,9	530	0,9
Западная Сибирь	59°32', 69°59'	средняя тайга	1,1	490	0,2
Западная Сибирь	62°27', 66°06'	средняя тайга	1,6	515	-2,8
Западная Сибирь	63°56', 65°03'	северная тайга	1,7	461	-3,9
Западная Сибирь	66°32', 66°35'	лесотундра	2,3	427	-6,7

Примечание. *P* – среднемноголетнее количество осадков, *T* – среднемноголетняя температура воздуха, *K* – коэффициент увлажнения.

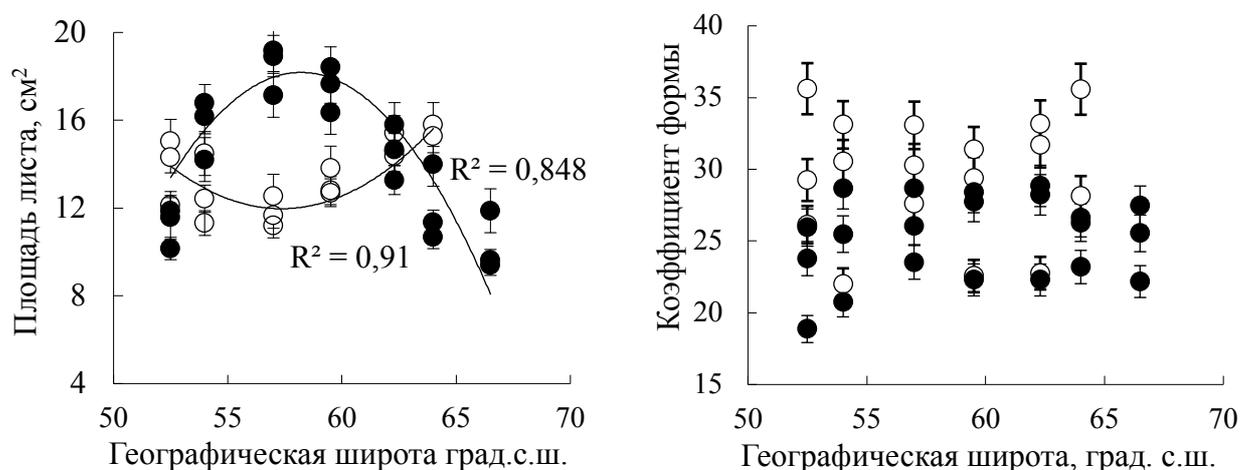


Рис. 1. Изменение размеров и формы листа берез вдоль зонально-климатической трансекты. ○ – *Betula pendula*, ● – *Betula pubescens*. * – $P < 0,05$.

Варьирование коэффициента формы листа в значительной степени определялось условиями вегетационного сезона (рис. 1, табл. 2), в связи с чем изменение данного параметра можно рассматривать как адаптацию листового аппарата к погодным условиям.

Таблица 2

Влияние климата на изменение морфологических параметров листа берез по результатам двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA)

Параметры листа	<i>Betula pendula</i>	<i>Betula pubescens</i>
Площадь	$F_{\text{геогр}} (5; 359) = 16.6, P < 0.0001$ $F_{\text{год}} (2; 359) = 7.4, P < 0.01$	$F_{\text{геогр}} (6; 419) = 48.3, P < 0.0001$ $F_{\text{год}} (2; 419) = 14.4, P < 0.01$
Коэффициент формы	$F_{\text{геогр}} (5; 359) = 8.3, P < 0.0001$ $F_{\text{год}} (2; 359) = 57.5, P < 0.0001$	$F_{\text{геогр}} (6; 419) = 8.0, P < 0.0001$ $F_{\text{год}} (2; 419) = 41.7, P < 0.0001$

Примечание. $F_{\text{геогр}}$ – критерий Фишера при анализе фактора географического положения популяции, $F_{\text{год}}$ критерий Фишера при анализе фактора влияния погодных условий вегетационного сезона. В скобках приведено число степеней свободы.

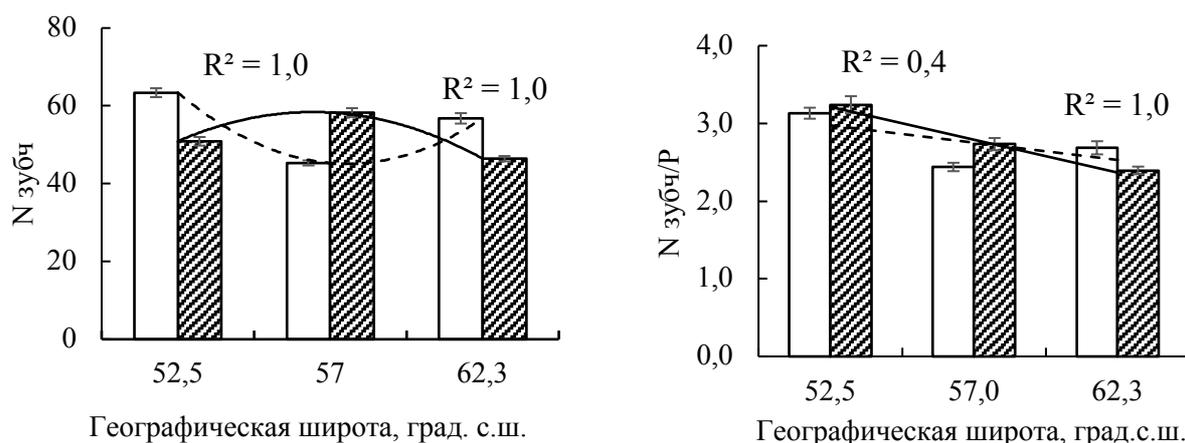


Рис. 2. Параметры зубчиков листа в популяциях берез из разных природно-климатических зон. $N_{\text{зубч}}$ – число зубчиков в листе, $N_{\text{зубч}}/P$ – число зубчиков на единицу периметра листа. □ – *Betula pendula*, ▨ – *Betula pubescens*. * – $P < 0.05$.

Рассеченность листа у исследованных видов менялась вдоль трансекты в противоположных направлениях (рис. 2). В листьях *Betula pendula* более высокое количество зубчиков отмечено на южном и северном участках трансекты, в то время как у *Betula pubescens* листья с максимальным числом зубчиков были характерны для популяции из южной тайги. При этом число зубчиков на единицу периметра листа у двух видов было выше в степной зоне. Известно, что листья с зубчатым краем пластинки имеют более высокий конвективный теплообмен, что делает их более активными по отношению к

фотосинтезу и транспирации (Royer, Wilf, 2006). Таким образом, у исследованных видов берез существуют разные механизмы адаптации к климату, которые определяются их экологическими и функциональными свойствами. У более конкурентоспособной *Betula pendula* при удалении от климатического оптимума увеличивались размеры и рассеченность листа, что направлено на усиление фотосинтетической функции. Адаптация листа к неблагоприятным климатическим условиям у более устойчивой к экологическому стрессу *Betula pubescens* проявлялась в уменьшении листовой поверхности и уменьшении рассеченности листовой пластинки, что может способствовать оптимизации газообмена.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

Литература

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.

Atkinson M.D. Biological flora of British Isles. *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) *B. pubescens* Ehrh. // J. Ecology. 1992. V. 80. № 175. P. 837–870.

Makhnev A.K., Degtyarev E.S., Migalina S.V. Intraspecific variability of triterpene content in the leaves of *Betula pendula* Roth // Contemporary problems of ecology. 2012. V. 5. № 2. P. 179–184.

Migalina S.V., Ivanova L.A., Makhnev A.K. Changes in leaf morphology in *Betula pendula* Roth and *B. pubescens* Ehrh. along a zonal-climatic transect in the Urals and Western Siberia // Russian Journal of Ecology. 2010. V. 41. № 4. P. 263–271.

Migalina S.V., Ivanova L.A., Makhnev A.K. Genetically determined volume of mesophyll cells of birch leaves as an adaptation of the photosynthetic apparatus to climate // Doklady Biological Sciences. 2014. Vol. 459. P. 354–357.

Niinemets Ü., Portsmouth A., Truus L. Leaf structural and photosynthetic characteristics and biomass allocation to foliage in relation to foliar nitrogen content and tree size in three *Betula* species // Annals of Botany. 2002. V. 89. P. 191–204.

Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski E.A., Dilcher D.L. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record // American Journal of Botany. 2005. V. 92. P. 1141–1151.

Royer D.L., Wilf P. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy // International Journal of Plant Sciences. 2006. V. 167. P. 11–18.

УДК: 581.95

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ НА КРАЙНЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЕ БАССЕЙНА Р. ОКИ (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

И.Л. Мининзон¹, О.И. Недосеко², А.Е. Астахин³, О.Н. Пудеева³

¹*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Нижний Новгород, Россия, e-mail: ilya.mininzon@yandex.ru,*

²*Арзамасский филиал ННГУ им. Н.И. Лобачевского, г. Арзамас, Россия, e-mail: nedoseko@bk.ru,*

³*Нижегородский государственный педагогический университет им. К. Минина, г. Нижний Новгород, Россия, e-mail: astashinfizgeo@yandex.ru*

Аннотация: В течение 2015-2019 годов проведены флористические исследования Ардатовского, Первомайского, Шатковского, Лукояновского, Перевозского, Дальнеконстантиновского и Вадского районов Нижегородской области. В каждом изученном участке отмечены не менее пятнадцати видов, ранее не зафиксированных в данном подрайоне. Заметное место во флоре изученной территории занимают широко распространенные в Средней России одичалые культивируемые растения. Повсеместно встречены заносные натурализовавшиеся виды. Значительная освоенность местности накладывает свой отпечаток и на распространение редких видов, особенно видов Красной книги Нижегородской области. В исследуемых районах мы наблюдали только один вид – гроздовник многораздельный (*Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.).

Ключевые слова: флора, Нижегородская область, коренная растительность, виды: одичалые, заносные, охраняемые.

FLORISTIC OBSERVATIONS ON THE EXTREME NORTH-EAST BORDER OF DRAINAGE-BASIN OF RIVER OKA (NIZEGOROD REGION)

I.L. Mininzon¹, O.I. Nedoseko², A.E. Astashin³, O.N. Pudeeva³

¹*Nizegorod state Lobachevski University, Nizhnij Novgorod, Russia, e-mail: ilya.mininzon@yandex.ru,*

²*Arzamas branch of Nisegorod state Lobachevski University, Arzamas, Russia, e-mail: nedoseko@bk.ru,*

³*Nizegorod Pedagogical State Minin University, Nizhnij Novgorod, Russia, e-mail: astashinfizgeo@yandex.ru*

Summary: In the time of 2015-2019 was investigated flora of Dalnekonstantinov, Lukojanov, Perevoz, Pervomajsk, Shatki et Vad districts of Nizegorod region on the north-east border of drainage-basin of river Oka. It was mark 15 and larger new species for every district. Aboriginal vegetation was diffused unimportant. Wild cultivated and drift plants were occupied important place in flora of these districts. We discovered only one species of Red Data Book of Nizegorod region: *Botrichium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.

Keywords: flora, Nizegorod region, aboriginal vegetation, species: wild, drift, protected.

Известный проект «Флора бассейна Оки», не только заставляет всех участвующих в этом проекте еще раз тщательно исследовать флору своего края, но и способствует анализу накапливаемых флористических данных. Для Нижегородской области такой анализ тем более необходим, так как по проходящей в области северо-восточной границе бассейна Оки проходят важные физико-географические и ботанико-географические рубежи: бореальный экотон, а частично даже главный ландшафтный рубеж Русской равнины, граница между сравнительно слабо заселенным песчаным Полесьем Окско-Тешинско-Сережинской задровой равнины и освоенными пространствами с расчлененным овражно-балочным рельефом на серых лесных почвах и оподзоленных черноземах более восточной части Нижегородского правобережья (Коломыц и др., 1998). Крайние северо-восточные точки бассейна Оки находятся у нас в Перевозском районе – исток р. Сережи (правобережный приток р. Теши – правобережный приток р. Оки) – 44° 26' в. д., 55° 44' с. ш. и в Лукояновском районе – исток безымянного правобережного притока верховьев р. Теши – 44° 35' в. д., 55° 2' с. ш. Поскольку мы задавались целью проанализировать флористические данные по хорошо освоенным местностям северо-восточной границы бассейна Оки, то использовали наши маршрутные наблюдения 2015–2019 гг. по таким местностям Ардатовского, Первомайского, Шатковского, Лукояновского, Перевозского, Дальнеконстантиновского и Вадского районов нашей области. Укажем, что из-за педагогической загруженности и затруднений с транспортом мы проводили исследования только во второй половине лета и только в одном – двух пунктах в каждом районе. Это делает наши исследования не вполне репрезентативными флористически. Тем не менее, мы полагаем, что их можно использовать по меньшей мере как предварительные. Непосредственные данные наших полевых исследований отчасти опубликованы в интернете (Мининзон, 2019а). Гербарные сборы по изучаемой территории находятся в Гербарии местной флоры ботанического

сада ННГУ; его конспективный каталог периодически пересоставляется и также опубликован в интернете (Мининзон, 2019б).

Перед изложением наших материалов необходимо предварительно ознакомиться с общей ботанико-географической характеристикой изучаемой территории. Она относится к различным ботанико-географическим подрайонам Нижегородской области по ее ботанико-географическому делению (Аверкиев, 1954; Воротников, Шестакова, 2008), однако коренная растительность у всех примерно одинакова – сочетание широколиственных и сосновых лесов; в долинах речек – черноольшаники; имеются элементы остепнения.

Поскольку изученная нами территория хорошо освоена, то коренная растительность здесь сосредоточена, в основном, либо по оврагам (дубравы лещиново-снытевые и волосистоосоковые – Перевозский р-н), крутые склоны долин речек (аналогичная растительность в Шатковском и Ардатовском р-нах), либо по супесчаным малоплодородным почвам в долине Серези (сложные сосняки и ельники в Вадском и Дальнеконстантиновском р-нах). В Лукояновском, Ардатовском и Первомайском районах сколь-нибудь значительных остатков коренной растительности не обнаружено. Значительное место занимают здесь культуры сосны лесной и ели финской, дичающих по обнажениям почвы, в т.ч. по заброшенным пашням. Из-за упадка сельского хозяйства луга здесь, в т.ч. поемные, в большинстве случаев засорены бурьяном и зарастают березой повислой и ивами. Каковы же обобщающие результаты наших маршрутных исследований?

Первый результат – в каждом обследуемом участке отмечены по меньшей мере пятнадцать видов, ранее не зафиксированных в данном подрайоне. Это еще раз свидетельствует о недостаточной изученности флоры нашей области.

Как во всех освоенных местностях Нижегородской области, заметное место во флоре изученной нами территории занимают широко распространенные в Средней России одичалые культивируемые растения (здесь и далее номенклатура и объем видов соответствуют таковым в известном издании «Флора европейской части СССР – Флора восточной Европы», виды растений расположены по уменьшению частоты встречаемости): клен американский (*Acer platanoides* L.), яблони домашняя (*Malus domestica* Borkh.) и ягодная (*M. baccata* L.), эхиноцистис лопастной (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. Et Gray), реже ясени орехолистный (*Fraxinus juglandifolia* Lam.) и пенсильванский (*F. pennsylvanica* Marsh.), ирга колосистая (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch), боярышники

кровопокрасный (*Crataegus sanguinea* Pall.) и однопестичный (*C. monogyna* Jacq. s.l.), роза собачья (*Rosa canina* L. s.l.), груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.), вишня садовая (*Cerasus vulgaris* Mill.), смородина красная (*Ribes rubrum* L.), крыжовник обыкновенный (*Ribes uva-crispa* L.), карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.), люцерна посевная (*Medicago sativa* L.), люпин многолистный (*Lupinus polyphyllus* Lindl.), шток-роза розовая (*Alcea rosea* L.), земляника садовая (*Fragaria grandiflora* Ehrh.), райграс высокий (*Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl); интересно дичание редких а нашей области кормовых культур овсяницы тростниковидной (*Festuca arundinacea* Schreb.) в Вадском р-не, козлятника восточного (*Galega orientalis* Lam.) – в Перевозском и эспарцета виколистного (*Onobrychis viciifolia* Scop. S. str.) – в Ардатовском.

Повсеместно встречены заносные натурализовавшиеся тонколучник северный (*Phalacrolooma septentrionale* (Fern. et Wieg.) Tzvel.), кониза канадская (*Conyza canadensis* (L.) Cronq.), реже ослинник двулетний (*Oenothera biennis* L.), кипрей ложнокраснеющий (*Epilobium pseudorubescens* A. Skvorts.), еще реже лепидотека пахучая (*Lepidotheca suaveolens* (Pursh.) Nutt.).

Как мы упоминали выше, северо-восточная граница бассейна Оки, проходящая в нашей области, находится в пределах бореального экотона, переходной полосы от южнотаежных к степным ландшафтам. Здесь она имеет вид субширотной полосы (ось – течение Волги), проходящей по нашим представлениям примерно от истока Теши до среднего течения Керженца. В этой полосе, в общем, имеется клинальная закономерность – постепенное уменьшение к северу степных и неморальных и увеличение бореальных флористических элементов. Однако, в изученных нами местностях такой закономерности не наблюдается. Здесь, разумеется, имеются степные элементы троммсдорфия (*Trommsdorffia maculata* (L.) Bern.), чемерица (*Veratrum album* L.), зопник (*Phlomis tuberosa* L.), раkitник русский (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. Ex Woloszc.) Klaskova), коровяк черный (*Verbascum nigrum* L.), вика тонколистная (*Vicia tenuifolia* Roth), чина клубненосная (*Lathyrus tuberosus* L.), кострец приречный (*Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub), тимофеевка степная (*Phleum phleoides* (L.) Karst.), овсяница валлийская (*Festuca valesiaca* Gaud.S.l.), колокольчики болонский (*Campanula bononiensis* L.) и Стевена подвид волжский (*C. steveniissp. wolgensis* (P. Smirn.) An. Fed.), герань кровопокрасная (*Geranium sanguineum* L.), астра дикая (*Aster amellus* L.), тысячелистники щетинистый (*Achillea setacea* Waldst. et Kit.) и благородный (*A. nobilis* L.), вишня кустарниковая (*Cerasus fruticosa* Pall.). Но отсутствуют истинные степняки ковыли (*Stipa*),

овсецы (*Helictotrichon*), шалфеи (*Salvia*), остролодочник (*Oxytropis pilosa* (L.) DC.), лазурник (*Lasertrilobum* (L.) Borkh.), котовник венгерский (*Nepeta rannonica* L.), имеющиеся не только в более южных, но и в более северных местностях (Дальнеконстантиновский и Кстовский районы). Мы связываем это не только с заброшенностью лугов на склонах (где обычно и встречаются степняки!), их зарастанием бурьяном и древесно-кустарниковой порослью, но и с тем, что здесь (в долинах Сережи и Теши) распространены песчаные полосы, занятые сосняками, в т.ч. сложными сосняками и их дериватами, в т.ч. лугами с борowymi элементами, которым у нас несвойственны истинные степняки.

Значительная освоенность местности накладывает свой отпечаток и на распространение редких видов, особенно видов Красной книги Нижегородской области. Мы наблюдали только один вид – гроздовник многораздельный (*Botrychium multifidum* (S.G. Gmel.) Rupr.), несколько особей которого встретились по обочине дороги в деградированном сосняке-зеленомошнике в непосредственной близости от одной из баз отдыха по берегу Сережи.

Литература

Аверкиев В.Д. История развития растительного покрова Горьковской области и ее ботанико-географическое деление // Ученые записки ГГУ. 1954. Вып. XXV. С. 119–136.

Воротников В.П., Шестакова А.А. Злаки и злаковидные растения Нижегородской области. Н. Новгород, 2008. 151 с.

Мининзон И.Л. Записки ботанико-географа. Ботанико-географические экскурсии 1990 – 2018 гг. по Нижегородской области. URL: <http://www.dront.ru/наша>

Мининзон И.Л. Каталог гербария Ботанического сада ННГУ. URL: <http://www.dront.ru/наша>

Экосистемы хвойного леса на зональной границе: Организация, устойчивость, антропогенная динамика / Э. Г. Коломыц и др. Н. Новгород: ИЭВБ: ННГУ, 1993. 346 с.

УДК 582.542.7

**ИЗУЧЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ РОДА *SPARGANIUM* НА
ТЕРРИТОРИИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ С ПОМОЩЬЮ
СЕКВЕНИРОВАНИЯ НОВОГО ПОКОЛЕНИЯ**

Ю.В. Михайлова¹, Э.М. Мачс¹, Е.А. Беляков²

¹*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург,
Россия, e-mail: Ymikhaylova@binran.ru*

²*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок,
Россия, e-mail: Eugenybeliakov@yandex.ru*

Аннотация. С помощью локус-специфичного секвенирования нового поколения было исследовано 11 образцов шести видов рода *Sparganium* L., собранных на территории России и Белоруссии. Гаплотипы изученных образцов оказались распределены по четырём крупным кладам дерева, построенного с помощью метода максимального правдоподобия. Распределение по кладам согласовывалось с разделением рода на два подрода, *Sparganium* и *Xanthosparganium*, и три секции. Получено подтверждение гипотезы о происхождении *S. ×longifolium* в результате гибридизации *S. emersum* и *S. gramineum*.

Ключевые слова: изменчивость, полиморфизм, водные растения, гибридизация.

**DIVERSITY OF SPARGANIUM GENUS IN EAST EUROPA INFERRED
BY NEXT GENERATION SEQUENCING**

Yu. V. Mikhaylova¹, E. M. Matchs¹, E. A. Belyakov²

¹*Komarov, Botanical Institute RAS, Saint Petersburg, Russia,
e-mail: Ymikhaylova@binran.ru*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Russia,
e-mail: Eugenybeliakov@yandex.ru*

Summary: Target specific next generation sequencing approach was used for investigation of 11 samples from 6 species of *Sparganium* L., collected in Russia and Belarus. Obtained haplotypes formed four big clades on the maximum likelihood tree. Content of the clades corresponded with the genus delimitation on two subgenera *Sparganium* и *Xanthosparganium* and on three sections. Confirmation of the hypothesis about hybrid origin of *S. ×longifolium* from *S. emersum* и *S. gramineum* was obtained.

Keywords: variability, polymorphism, aquatic plants, hybridization.

Представители рода ежеголовник, *Sparganium* L. (Typhaceae) – древняя группа вторично-водных растений, виды которой играют значительную роль в формировании растительного покрова различных типов водно-болотных объектов и в ряде случаев являются видами-эдификаторами (Краснова, Кузьмичев, 2013; Liffen et al., 2013). Исследование разнообразия ежеголовников затруднено тем, что ряд видов морфологически сходны в вегетативном состоянии и достоверно их можно дифференцировать лишь при наличии зрелых плодов. Кроме того, для *Sparganium* характерны высокая фенотипическая пластичность и естественная гибридизация (Cook, Nicholls, 1986, 1987; Sulman et al., 2013). Всё это приводит к тому, что до сих пор нет устоявшегося мнения о числе видов: оценки варьируют от 15 до 25 (Леонова, 1982; Sulman et al., 2013; Беляков, 2016).

Молекулярные исследования рода *Sparganium* проведены в основном на видах, встречающихся в Северной Америке и Азии (например, Sulman et al., 2013). Единичные работы включают представителей *Sparganium* с территории России. На молекулярном уровне были подтверждены четыре родительские комбинации гибридов (Sulman et al., 2013; Ito et al., 2016).

Целью данного исследования было оценить разнообразие рода *Sparganium* на территории восточной Европы (России и Белоруссии) с помощью молекулярно-генетического метода. Так как в ходе эволюции этой группы имела место гибридизация, то был использован современный подход секвенирования нового поколения (NGS), позволяющий выявлять внутригеномный полиморфизм – локус-специфичное секвенирование на платформе Illumina Miseq. В качестве генетического маркера был выбран регион ITS1, классический для молекулярно-филогенетических исследований фрагмент ядерного генома.

Были исследованы 11 образцов *Sparganium*: 3 образца *S. emersum* Rehm. (№ 55 – Россия, Тверская обл.; № 56 – Респ. Беларусь, Минская обл.; № 59 – Россия, Нижегородская обл.), 1 образец *S. gramineum* Georgi (№ 61 – Россия, Тюменская обл.), 2 образца *S. glomeratum* (Laest. Ex Beurl.) Neuman (№ 52 – Россия, Ярославская обл.; № 58 – Россия, Вологодская обл.), 3 образца *S. hyperboreum* Laest. (№ 51 – Россия, Тюменская обл.; № 53 – то же, проросшее из семян растение; № 57 – Россия, Респ. Коми), 1 образец *S. microcarpum* (Neum.) Domin (№ 60 – Респ. Беларусь, Минская обл.) и 1 образец *S. ×longifolium* Turcz. ex Ledeb. (№ 62 – Россия, Ярославская обл.).

Из пула нуклеотидных последовательностей, полученных в результате секвенирования, были выделены одинаковые гаплотипы и определены их частоты. Было построено дерево генетических расстояний гаплотипов с помощью программы MEGA7 (Kumar et al., 2016) методом максимального

правдоподобия. Гаплотипы изученных образцов оказались распределены по четырём крупным кладам. Первая клада практически полностью была представлена гаплотипами *S. glomeratum*. Вторая клада включала гаплотипы *S. emersum*, *S. gramineum* и их предполагаемого гибрида – *S. ×longifolium*. Третья большая клада была образована гаплотипами *S. hyperboreum* и *S. glomeratum*. Четвертая клада включала гаплотипы трёх образцов *S. hyperboreum*. Кроме того, в дереве была ещё одна небольшая клада, включавшая в себя гаплотипы образца *S. microcarpum* и последовательность *S. stoloniferum* (GenBank, KF265395), входящих в подрод *Sparganium*. У двух образцов *S. glomeratum* были обнаружены общие гаплотипы только с образцами *S. hyperboreum*. Гаплотипы *S. hyperboreum* разделились на две обособленные группы с характерными парсимонично информативными нуклеотидными заменами. Группы отличались по 20 несовпадающим позициям нуклеотидных замен. Таким образом, по признаку внутривидового полиморфизма участка ITS1 *S. hyperboreum* является высокогетерогенным видом. Гаплотипы *S. hyperboreum*, имеющие высокую частоту, входили в одну из этих групп.

Таким образом, разделение гаплотипов изученных образцов рода *Sparganium* соответствует делению его на два подрода (*Sparganium* и *Xanthosparganium* Holmb. (по: Алексеев, 1979)) и три секции – секцию *Erecta* Aschers. et Graebner. (*S. erectum*, *S. microcarpum*, *S. neglectum* Beeby), секцию *Natantia* Aschers. et Graebner. (*S. emersum*, *S. gramineum*, *S. glomeratum*, *S. angustifolium*) и секцию *Minima* Aschers. et Graebner. (*S. natans* и *S. hyperboreum*). Положение *S. ×longifolium* в одной кладе с гаплотипами *S. emersum* и *S. gramineum* подтверждает, основанное на исследовании морфологических признаков, предположении о гибридном происхождении *S. ×longifolium*.

Исследование выполнено в рамках проекта РФФИ № 18-34-00257 мол_а. Работа выполнена с использованием оборудования ЦКП БИН РАН «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН и ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ.

Литература

Алексеев Ю. Е. Сем. *Sparganiaceae* Rudolphi – Ежеголовниковые // Флора Европейской части СССР. Т. IV / Под ред. А. А. Фёдорова (отв. ред.) и Ю. Д. Гусева (ред. тома) Л., 1979. С. 322–326.

Беляков Е.А. Биология некоторых представителей рода *Sparganium* L. (сем. Турпасеае): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2016. 23 с.

Краснова А.Н. Кузьмичев А.И. Гидрофиты Поозерий Европейской России. Ярославль: ООО «Принтхаус-Ярославль», 2013. 156 с.

Леонова Т. Г. Порядок Рогозовые (Typhales) // Жизнь растений: В 6-ти т. Т. 6: Цветковые растения. Однодольные / Под ред. А. Л. Тахтаджян. М., 1982. С. 461–466.

Cook, C. D. K., Nicholls, M. S. A monographic study of the genus *Sparganium*. Part 2: Subgenus *Sparganium* // Botanica Helvetica. 1987. V. 97(1). P. 1–44.

Ito Y., Tanaka N., Kim C., Kaul R. B., Albach D. C. Phylogeny of *Sparganium* (Typhaceae) revisited: non-monophyletic nature of *S. emersum* sensu lato and resurrection of *S. acaule* // Plant Systematics and Evolution. 2016. V. 302. P. 129–135.

Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets // Mol. Biol. Evol. 2016. V. 33. P. 1870–1874.

Liffen T., Gurnell A., O'Hare M. Profiling the below ground biomass of an emergent macrophyte using an adapted ingrowth core method // Aquatic Botany. V. 110. P. 97–102

Sulman J.D., Drew B.T., Drummond C., Hayasaka E., Sytsma K.J. 2013. Systematics, biogeography, and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): diversification of a widespread, aquatic lineage // Amer. J. Bot. 2013. V. 100. N 10. P. 2023–2039.

УДК 581.81:582.711.71:581.45

**МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ
КОСТЯНИКИ КАМЕНИСТОЙ (*RUBUS SAXATILIS* L.)
В ЛЕСНЫХ СООБЩЕСТВАХ ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ**

К.В. Морозова, А.Д. Зимкова

*Петрозаводский государственный университет, г. Петрозаводск, Россия,
e-mail: kvm258@bk.ru*

Аннотация: костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.) – широко распространенный вид лесных сообществ южной Карелии. В статье представлены данные по площади листьев, анатомическая характеристика тканей листовых пластинок и их количественные показатели. В ельнике черничном у *Rubus saxatilis* определены наиболее крупные по площади листья с наименьшей толщиной, с немногочисленными крупными устьицами на нижней стороне листа. С повышением освещенности в других типах лесных сообществ у костяники каменистой уменьшается площадь и

увеличивается толщина листьев. Повышение толщины листа происходит за счет уменьшения размеров клеток тканей и увеличения их числа.

Ключевые слова: *Rubus saxatilis*, лесные сообщества, площадь листа, анатомическая структура листа.

**MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL STUDY
OF LEAVES *RUBUS SAXATILIS* L. IN FOREST COMMUNITIES
OF SOUTHERN KARELIA**

K.V. Morozova, A.D. Zimkova

Petrozavodsk State University, Petrozavodsk, Russia, e-mail: kvm258@bk.ru

Summary: *Rubus saxatilis* L. is a widespread species of forest communities in southern Karelia. The article presents quantitative data on leaf area and anatomical characteristics of leaf tissues. In the bilberry spruce forest, the largest leaves with the smallest thickness and with a few large stomata on the underside of the leaf were registered for *R. saxatilis*. With increasing of light intensity in other types of forest communities, leaf area of *R. saxatilis* decreased while leaf thickness increased. The increasing of leaf thickness occurred due to decreasing in the size of tissue cells and increasing in their number.

Keywords: *Rubus saxatilis*, forest communities, leaf area, anatomical structure of leaf.

На современном этапе важное значение имеет изучение дикорастущих лекарственных растений как элементов экологической системы. Они участвуют в поддержании экологического равновесия в природе, выполняя в биоценозах функции естественных средств защиты от вредителей и болезней с помощью содержащихся в них биологически активных веществ. Лесные сообщества являются важным источником лекарственного растительного сырья. Костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.) – широко распространенный вид лесных сообществ Карелии и издавна используется в народной медицине.

Цель исследования – изучить морфолого-анатомические особенности листьев костяники каменистой в лесных сообществах южной Карелии.

Исследование проводилось в 2018-2019 гг. в ельнике черничном, елово-сосновом чернично-травяном сообществе, сосняке разнотравном, сосняке черничном и осиннике разнотравном. Для определения морфологических особенностей костяники каменистой проведены биометрические измерения площади 10 листьев в каждом сообществе. Площадь листьев определяли с помощью компьютерной программы Ruller. Для проведения анатомического

исследования в изучаемых лесных сообществах отбиралось по 5 хорошо развитых листьев, которые фиксировали в 70 % спирте. Анатомическую структуру листьев изучали на поперечных и продольных парадермальных срезах (Борзенкова, Храмцова, 2006). Измерения показателей (толщина листьев, размеры устьиц и клеток тканей) выполняли с помощью окуляр-микрометра WF10X/22 мм в 30-кратной повторности для листьев у растения костяники каменистой из каждого исследованного лесного фитоценоза. Изучение морфометрических параметров мезоструктуры листа проводили в 30-кратной повторности по методике А. Т. Мокроносова и Р. А. Борзенковой (1978).

Костяника каменистая (*R. saxatilis*) – это многолетнее травянистое растение из семейства Розоцветные (Rosaceae). По данным проведенного исследования наибольшая площадь ($91,1 \pm 3,3$ см²) листьев определена у *R. saxatilis* в ельнике черничном. В сосняке разнотравном значение этого показателя листьев у растений составляет $84,1 \pm 4,3$ см², в елово-сосновом чернично-травяном сообществе – $60,1 \pm 1,4$ см². Площадь листьев костяники каменистой в сосняке черничном и осиннике разнотравном достоверно не отличается и в 2 раза меньше, чем у растений в ельнике черничном. Под кроной ели европейской в ельнике черничном снижается освещенность, что приводит к увеличению площади листьев *R. saxatilis*. Этот вид относится к семигелиофитам, которые произрастают под пологом леса, на полянах, опушках, вырубках в условиях с переменным освещением. Такие виды растений лучше растут при полной освещенности, но хорошо выносят и несильное затенение (Барыкина, Чубатова, 2005).

Толщина листьев у костяники каменистой в елово-сосновом чернично-травяном фитоценозе ($151,0 \pm 3,0$ мкм), сосняке разнотравном ($147,9 \pm 5,2$ мкм), сосняке черничном ($151,2 \pm 5,8$ мкм) достоверно не различается. Наименьшая толщина листьев *R. saxatilis* определена в ельнике черничном ($124 \pm 3,1$ мкм). Значения этого показателя анатомической структуры листьев у костяники каменистой в разных типах лесных сообществ входят в диапазон значений (120 – 180 мкм) толщины листьев, определенный для тенелюбивых мезофитов (Иванова, 2014).

По данным анатомического исследования листья костяники каменистой дорзовентрального типа строения мезофилла. Палисадный мезофилл однослойный, состоит из овальных и конусовидных клеток. Конусовидную форму палисадные клетки приобретают для лучшего освещения хлоропластов (Барыкина, Чубатова, 2005). Губчатый мезофилл представлен рыхло расположенными округлыми и слаболопастными клетками в 3–4 слоя. Хорошо развитая губчатая паренхима в отличие от палисадной – это

характерный признак для тенелюбивых растений (Иванова, Пьянков, 2002), к которым и относятся *R. saxatilis*. Листья опушены простыми длинными одноклеточными и головчатыми волосками.

Эпидерма однослойная. Клетки верхней и нижней эпидермы крупные с сильно извилистыми стенками, с тонким слоем кутикулы. Устьица у костяники каменистой аномоцитного типа. Они расположены на нижней стороне листа, что характерно для растений тенистых местообитаний. Наибольшее число устьиц установлено у *R. saxatilis*, обитающей в сосняке черничном (227 ± 7 шт.), сосняке разнотравном (218 ± 4 шт.) и елово-сосновом чернично-травяном фитоценозе (221 ± 4 шт.). В осиннике разнотравном количество устьиц в 1,5 раза меньше. У костяники каменистой в ельнике черничном отмечено наименьшее число устьиц – 116 ± 3 шт. С увеличением числа устьиц наблюдается уменьшение их размеров. В ельнике черничном и осиннике разнотравном размеры устьиц у листьев растений больше, чем в других сообществах. Длина устьиц у листьев костяники каменистой в разных типах лесных сообществ почти в 1,5 раза больше, чем их ширина.

Размеры устьиц определяют величину их площади. Наиболее крупные по площади устьица ($285,6 \pm 7,3$ мкм²) соответственно определены у костяники каменистой, произрастающей в ельнике черничном. Наименьшую площадь ($190,0 \pm 5,4$ мкм²) имеют устьица у растений в сосняке разнотравном.

Следовательно, в ельнике черничном листья у изучаемого вида характеризуются широколистностью и тонколистностью. С повышением освещенности в других исследуемых растительных сообществах у костяники каменистой уменьшается площадь и увеличивается толщина листьев. Повышение толщины листа происходит за счет уменьшения размеров клеток тканей и увеличения их числа. Так, в сосняке черничном и елово-сосновом чернично-травяном сообществе листья у *R. saxatilis* отличаются наибольшим числом клеток – палисадного мезофилла 84 ± 3 и 79 ± 4 тыс./см², губчатого мезофилла 187 ± 10 и 182 ± 9 тыс./см² соответственно, а также наименьшим объемом клеток – палисадного мезофилла $1,6 \pm 0,1$ и $1,9 \pm 0,2$ тыс. мкм³, губчатого мезофилла $5,1 \pm 0,4$ и $5,4 \pm 0,3$ тыс. мкм³. У растений в ельнике черничном число и объем клеток палисадной паренхимы составляет 40 ± 2 тыс./см² и $6,8 \pm 0,5$ тыс. мкм³, 89 ± 7 тыс./см² и $9,2 \pm 0,6$ мкм³ губчатой паренхимы.

Формирование тонких плоских листьев с большой площадью способствует значительному увеличению поглощающей поверхности по отношению к объему листа, что способствует усилению поглощения солнечной энергии, углекислого газа и увеличению транспирации (Иванова, 2014). Развитие крупных листьев в относительно благоприятных условиях

бореальной зоны необходимо растениям для успешной конкуренции за жизненные ресурсы. Разные условия произрастания в лесных сообществах обуславливают изменения площади листьев костяники каменистой и количественных показателей их анатомической структуры. При этом в елово-сосновом чернично-травяном сообществе, осиннике разнотравном и в сосняках у *R. saxatilis* отмечено незначительное варьирование изученных показателей в сравнении с растениями в ельнике черничном.

Литература

Барыкина Р.П., Чубатова Н.В. Большой практикум по ботанике. Экологическая анатомия цветковых растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. 77 с.

Борзенкова Р.А., Храмцова Е.В. Определение мезоструктурных характеристик фотосинтетического аппарата растений. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2006. 26 с.

Иванова Л.А. Адаптивные признаки структуры листа растений разных экологических групп // Экология. 2014. № 2. С. 109–118.

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. № 3. С. 467–480.

Мокроносов А. Т., Борзенкова Р. А. Методика количественной оценки структуры функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61. Вып.3. С. 119–133.

УДК 37.016:574

ДОПОЛНИТЕЛЬНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБРАЗОВАНИЕ: ОПЫТ РАБОТЫ В ПЕРМСКОМ КРАЕ

Л.В. Новоселова¹, Е.Н. Устюгова², С.А. Павлюкова²

¹Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия, e-mail: Novoselova@psu.ru

²Отделение дополнительного образования детей «Экологический центр», Пермский агропромышленный техникум, г. Пермь, Россия, e-mail: enpermt_68@mail.ru

Аннотация: В статье рассмотрены вопросы истории и проведен анализ современного состояния дополнительного ботанического образования в Пермском крае. Названы основные достижения в работе с педагогами и обучающимися, обобщен опыт нескольких проектов.

Ключевые слова: ботаника, ботаническое образование, дополнительное образование, Пермский край.

CONTINUING BOTANICAL EDUCATION: PERM KRAI EXPERIENCE

L.V. Novoselova¹, E.N. Ustyugova², S.A. Pavlyukova²

¹ Perm State University, Perm, Russia, e-mail: Novoselova@psu.ru

² Department of continuing education of children «Ecological center»,
Perm agricultural industrial college, Perm, Russia, e-mail: enperm_68@mail.ru

Summary: The article deals with the issues of history of continuing botanical education in Perm Krai and contains analysis of its contemporary status. The main achievements of work with students and teachers are listed. The experience of some projects is considered.

Keywords: botany, botanical education, continuing education, Perm Krai.

Ботаническое образование в рамках дополнительного образования детей в Пермском крае имеет большую историю. Первая станция юных натуралистов, а вместе с ней ботанические кружки, появилась в Прикамье 4 апреля 1941 г. В Пермской области сложилась система юннатской работы с учащимися, переросшая в 1990-ые годы в систему дополнительного экологического образования. В те же годы настоящей инновацией в дополнительном образовании детей стала заочная форма работы с учащимися. В 1992 г. при областной станции юных натуралистов была создана областная заочная школа юных исследователей. В настоящее время обучающиеся школы занимаются по комплексной программе дополнительного образования «Экологи-исследователи», рассчитанной на 3 года обучения и содержащей подпрограмму секции «Ботаника и экология растений». На сессиях предусмотрены теоретические и практические занятия по ботанике и экологии растений, экскурсии в Ботанический сад ПГНИУ, ООПТ «Черняевский лес». Результатом обучения школьников на секции «Ботаника и экология растений» становятся учебно-исследовательские работы по ботанике и экологии растений высокого уровня. Пермская областная станция юных натуралистов в 1993 г. была реорганизована в Областной эколого-натуралистический центр. В Пермском крае ежегодно с 1995 г. проводился конкурс художественных работ из растительного материала «Флора-декор». Сотни детей Прикамья, неравнодушных к красоте родной природы, были его участниками. В 1995 г. создана областная заочная школа «Экология и эстетика», в которую приглашались победители и призёры конкурса. Программа дополнительного образования школы предусматривала не только обучение основам мастерства в работе с природными материалами, но и изучение растительного мира Прикамья. В 1996 г. областная заочная школа юных исследователей переименована в

«Областную заочную школу юного эколога». Областная заочная школа «Экология и эстетика» в 1999 году вошла в состав «Областной заочной школы юного эколога», как отделение экологов-флористов, программа которой рассчитана на 3 года. В школу зачисляются учащиеся 7-9 классов общеобразовательных школ, учреждений дополнительного образования, проявляющие интерес к флористике. Обучение на отделении осуществляется по четырем разделам: «Растения Прикамья», «Основы фитодизайна», «Аппликационные работы из растительного материала», «Плетение из соломки». На сессиях предусмотрен курс лекций по экологии растений, цветоводству, дизайну, полевой ботанический практикум, экскурсия в Ботанический сад ПГНИУ, практические занятия, экскурсии, выполнение контрольных работ. Занятия проводят учёные-ботаники ПГНИУ, методисты и мастера декоративно-прикладного искусства.

В 2003 г. Областной эколого-натуралистический центр был переименован в Областной эколого-биологический центр – государственное образовательное учреждение дополнительного образования детей. С 1 января 2006 г. произошла реорганизация Областной заочной школы юного эколога в Областную заочную школу естественно-математических наук для одаренных детей. При ОЗШЕМН работает 2 отдела: экологический и естественно-математический. Экологический отдел включает 2 отделения: экологи-исследователи и экологи-флористы. В 2007 г. ГОУ ДОД «Областной эколого-биологический центр» переименован в ГОУ ДОД ЦДОД «Краевой эколого-биологический центр». В результате реорганизации в 2011 г. ГБОУ ДОД ЦДОД «Краевой эколого-биологический центр» присоединили к ГБОУ СПО «Пермский агропромышленный техникум». На сегодняшний день на базе ГБПОУ «Пермский агропромышленный техникум» работает отделение дополнительного образования детей «Экологический центр», в котором сохраняются лучшие традиции ботанического образования школьников. Реализуются дополнительные общеразвивающие программы «Экологи-исследователи» и «Экологи-флористы» в рамках краевой заочной школы естественно-математических наук. Приоритетами образовательного процесса является экологическое воспитание и образование школьников для расширения знаний о богатстве растительного мира Прикамья, воспитания бережного отношения к природному наследию края. Обучение в заочной школе способствует профессиональному самоопределению. Ежегодно выпускники экологического отдела становятся участниками краевых экологических конференций, победителями и призерами конкурсов исследовательских работ учащихся, конкурса художественных работ из растительного материала «Флора-декор». Тематика работ разнообразна.

Например, «Лиственница – зелёный символ Карагайского района», «Озеленение придомовых территорий как фактор улучшения экологической обстановки», «Изучение видового разнообразия древесно-кустарниковой растительности на территории лиственничной роши города Соликамска» и другие.

С 2012 г. одним из направлений работы педагогов КЗШЕМН по развитию ботанического образования являются краевые экологические проекты, отличительной характеристикой которых, по замыслу проектной группы, является взаимодействие участников в сети Интернет. За это время разработаны и реализованы несколько Интернет-проектов, посвященных Году российской истории, в которых содержались ботанические компоненты: музей истории юннатского движения в Пермском крае; историко-экологические интернет-чтения «Вклад пермских ученых в становление и развитие экологической науки»; интернет-олимпиада по истории биологии. Здесь можно было ознакомиться с такими материалами, как «Страницы истории озеленения города Березники (вчера и сегодня)», «Монолог садовой лейки из музея станции юных натуралистов», «Экологические экспедиции станции юных натуралистов 1995-2012 гг.». Краевой интернет-проект «Математика – это дверь и ключ к наукам» представлял конкурс творческих работ школьников, выполненных на стыке ботаники, экологии и математики с основной идеей, что математика – инструмент познания окружающей среды и её защиты: «Достояние Кудымкарского района: особо охраняемые природные территории», «Творческий проект «Красная книга Пермского края на координатной плоскости», «Учебная презентация к занятию кружка по теме «Фракталы в природе» и другие. В результате краевого интернет-конкурса настольных экологических игр «Экоигротека» было получено 84 разработки настольных экологических игр на основе регионального компонента. Прошла краевая ярмарка педагогического опыта «Экоигротека». Результатом краевого интернет-проекта «Экоралик» стали 24 видеоматериала о детских и молодежных инициативах в области экологии и охраны окружающей среды, которые размещены в социальной сети Vк Экологический центр Пермский край. В краевой открытой олимпиаде по предметам естественно-математического цикла КЗШЕМН участвуют практически все территории Пермского края. Краевая интернет-игра «Равновесие» была посвящена Году экологии и ООПТ в России и проводилась в 8 этапов: «Общая экология», «Ботаника и экология растений», **«Зоология и экология животных»**, «Экология водоёмов», «Лесоведение», «Агроэкология», «Промышленная экология», «Экология человека». На каждом из этапов команды выполняли

различные виды заданий, которые были направлены на популяризацию региональных и российских Интернет-ресурсов экологической и природоохранной тематики, привлечение внимания участников проекта к локальным, муниципальным, региональным экологическим проблемам, а также, к активному и посильному участию в их решении, содействие формированию у школьников экологического мировоззрения, экологической и информационной культуры. Локация Ботаника и экология растений включала 2 задания. Задание 1. Зелёные символы Пермского края: «Ребята, 25 сентября 2014 г. наш край облетела новость <http://perm.bezformat.ru/listnews/zalozhena-alleya-permskogo-kraja/24475651/>. А знаете ли вы, какое растение стало зелёным символом вашего муниципального образования? Проверить свою осведомленность в этом вопросе можно, обратившись к документу «Список растений-символов муниципальных образований Пермского края», к проекту «Аллея Пермского края: МЫ ВМЕСТЕ», размещенному в сети Интернет. Подробнее о зелёных символах Пермского края также можно узнать из одноименного цикла передач пермского краевого радио (ведущая и автор передач Раиса Маматова, известный журналист-эколог), аудиозаписи которых можно прослушать в социальной сети «ВКонтакте» на страничке Пермского регионального отделения Общероссийской общественной организации «Центр экологической политики и культуры» <https://vk.com/sercperm> и <https://vkmusic.ru/пермского-края>. Внимание, задание! В местности, где вы проживаете, найдите растение-символ вашего муниципального образования. Подумайте, какие признаки помогут вам определить его ранней весной (*особенности побегов, коры или почек, цветки, плоды и др.*). Подтвердите свою находку неоспоримыми доказательствами, представленными в табличном виде (приложение). Задание 2. Консорция. «Вам знаком термин консорция? Консорция (от лат. Consortium – соучастие, сообщество) – структурная единица биоценоза, объединяющая автотрофные и гетеротрофные организмы на основе пространственных (топических) и пищевых (трофических) связей. Примером консорции может служить любое отдельное дерево (или группа деревьев) – так называемое растение-эдификатор, с которым связаны фитофаги и их паразиты, микоризные грибы, эпифиты, гнездящиеся птицы и т.д. Представление о консорции сформулировано в начале 50-х гг. 20 в. В.Н. Беклемишевым и Л.Г. Раменским. (Источник: «Биологический энциклопедический словарь.» Гл. ред. М.С.Гиляров; Редкол.: А.А. Бабаев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. 2-е изд., исправл. М.: Сов. Энциклопедия, 1986). Подробнее с примерами использования этого термина можно познакомиться, используя Интернет-

ссылки. В составе консорции множество организмов, которые используют различные органы автотрофов (надземные и подземные органы, цветки и семена, всходы, взрослые и угнетенные особи и т. д.). Так, В. В. Мазинг для консорции березы пушистой указывал «91 вид паразитных и 36 микоризообразующих грибов, 46 эпифитных лишайников, 7 видов эпифитных мхов-печеночников, 16 видов листостебельных мхов, 8 видов клещей, 574 вида насекомых, 8 видов птиц, 9 видов млекопитающих – всего 803 вида, и это не считая "мелкоты" (микроорганизмов) – бактерий, водорослей, актиномицетов. Существуют, разумеется, и менее сложные консорции, например, у плаунов и хвощей». Изобразите схему консорции зелёного символа вашего муниципального образования». Участниками игры были 10 команд, 46 учащихся и 8 педагогов из 7 территорий Пермского края. В ходе разработки и реализации данного Интернет-проекта создано дидактическое пособие «Краевая Интернет-игра «Равновесие», которое может быть использовано в образовательном процессе педагогами образовательных организаций Пермского края. Данные проекты реализуются с целью обеспечения доступности дополнительного экологического, естественнонаучного образования, увеличения охвата детей образовательными услугами, благоприятной образовательной среды для самовыражения обучающихся, формирования ИКТ-компетентности, экологического мышления. Они активно вовлекают подрастающее поколение, педагогов, общественность в экологическую и природоохранную деятельность, способствуют обмену опытом, развитию социального партнерства.

Одним из значимых аспектов исследовательской деятельности учащихся является изучение особо охраняемых природных территорий. Участие школьников в изучении природного наследия Пермского края является необходимым условием экологического образования и воспитания. Представляется актуальным вопрос об уровне интереса учащихся и педагогов к образовательному, научному, воспитательному потенциалу заповедников, заказников, историко-природных комплексов, памятников природы и других особо охраняемых природных территорий нашего края. Индикатором для его определения могут быть региональные конкурсы, научно-практические конференции школьников естественнонаучной направленности. Темы исследовательских работ, представляемых на данные мероприятия, определяются проблемами, которые интересны и актуальны для учащихся. В этой связи был проведен анализ тематики материалов регионального конкурса юных исследователей окружающей среды (включая номинации конкурса «Подрост») в 2016-2017 учебном году. Данный конкурс

является региональным этапом Всероссийского конкурса юных исследователей окружающей среды. Участие в этом конкурсе – реальная возможность для учащихся совершенствовать себя как исследователя, представить результаты деятельности на Всероссийском уровне, обменяться опытом со школьниками Пермского края и других регионов России, занимающимися изучением проблем окружающей среды. В 2016-2017 учебном году региональный конкурс юных исследователей окружающей среды (включая номинации конкурса «Подрост») проводился в преддверии Года экологии и ООПТ в России. На заочный этап конкурса поступило 94 исследовательских работы и проекта из 21 образовательной организаций 15 территорий Пермского края по 13 номинациям. Ботаническая направленность была отражена в 9 номинациях: Юные исследователи; Агроэкология; Ботаника и экология растений; Ландшафтная экология и комплексные исследования экосистем; Экологический мониторинг; Лесоведение и лесоводство; Экология лесных растений; Практическая природоохранная деятельность; Школьные лесничества – пространство возможностей дополнительного естественнонаучного образования. Результаты ботанических исследований, проведенных на базе особо охраняемых природных территорий Пермского края, были представлены в номинации «Экология лесных растений» – 2 работы: «Лихенологическая экспедиция в долину реки Велс (Пермский край)» и «Агарикоидные базидиомицеты в мелколиственно-хвойном черничном лесу (ООПТ «Черняевский лес»). Руководитель работ – учитель биологии МАОУ «СОШ №132 с углублённым изучением предметов естественно-экологического профиля». Знакомство школьников с эталонами природы, мало измененными антропогенной нагрузкой природными территориями имеет большое значение для формирования представления о природных экосистемах. Результаты исследований школьников могут иметь практическое значение для инвентаризации и мониторинга ООПТ, а также для природоохранной и эколого-просветительской деятельности. Поэтому одним из ведущих направлений развития исследовательской деятельности учащихся в области естественных наук в Пермском крае в настоящее время является работа по изучению особо охраняемых природных территорий. Интерес учащихся и педагогов к образовательному, научному, воспитательному потенциалу заповедников, заказников, историко-природных комплексов, памятников природы и других природных ресурсов края необходимо развивать в условиях сотрудничества с ученым сообществом, природоохранными структурами, общественными организациями.

Литература

Устюгова Е.Н. А вы играли в «Равновесие»? ж. Сохраним природу Прикамья, 2017, №2. С. 26-31.

Музей истории юннатского движения в Пермском крае. URL: <http://kebc.papt59.ru/Upload/history/history.htm> (дата обращения: 14.10.2019)

Математика – это дверь и ключ к наукам. URL: http://kebc.papt59.ru/Upload/index_pm.htm (дата обращения: 14.10.2019)

Интернет-ресурс «Экоигротека». URL: <http://kebc.papt59.ru/Upload/Files/ecoigra.htm> (дата обращения: 14.10.2019)

УДК 582.623

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИИ КРОН БОРЕАЛЬНЫХ ВИДОВ ИВ ПОДРОДОВ *SALIX* И *VETRIX DUM*.

О.И. Недосеко¹, В.П. Викторов²

¹Арзамасский филиал ННГУ им. Н.И. Лобачевского, г. Арзамас, Россия, e-mail: nedoseko@bk.ru

²Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия, e-mail: vpviktorov@mail.ru

Аннотация: В структуре кроны изученных видов ив выделены следующие модульные элементы: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (архитектурный модуль), 4 – ветвь от ствола, 5 – крона в целом. В кронах изученных видов выявлено 12 вариантов вегетативных побегов и побеговых систем. В составе годичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров. Выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-оппадающие, двухэтапно-оппадающие и условно-неоппадающие. Выделено 7 архитектурных модулей. Жизненные формы бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix* формировались на основе разных архитектурных модулей.

Ключевые слова: *Salix*, крона, вегетативные побеги, генеративные побеги, метамеры, трехлетняя побеговая система, архитектурный модуль.

STRUCTURAL ORGANIZATION OF CROWNS OF BOREAL WILLOW SPECIES OF THE SUBGENUS *SALIX* AND *VETRIX* DUM.

O.I. Nedoseko¹, V.P. Viktorov²

¹Arzamas branch of Nisegorod State Lobachevski University, Arzamas, Russia,
e-mail: nedoseko@bk.ru

²Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: vpviktorov@mail.ru

Summary: The following modular elements were identified in the crown structure of the studied willow species: 1 - metamer, 2 - uniaxial shoot, 3 - three-year-old shoot system (architectural module), 4 - branch from the trunk, 5 - crown as a whole. In the crowns of the studied species, 12 variants of vegetative shoots and shoot systems were revealed. As part of the annual vegetative shoot, 13 variants of metamers are distinguished. Three variants of generative shoots were distinguished: regular renewal, sillleptic and proleptic. Among the generative shoots of regular renewal, one-stage falling, two-stage falling and conditionally non-falling are distinguished. Seven architectural modules have been allocated. The life forms of the boreal willow species of the subgenus *Salix* and *Vetrix* were formed based on different architectural modules.

Key words: *Salix*, krone, vegetative shoots, generative shoots, metamers, three-year-old shoot system, architectural module.

Бореальные виды ив еще недостаточно исследованы с позиций структурно-функциональной организации крон взрослых особей. Ивы – раздельнополые виды, и с этой точки зрения интересны для сравнения архитектоники особей разных полов.

Цель работы: Анализ формирования структурно-функциональной организации крон бореальных видов ив подродов *Salix* и *Vetrix*.

Задачи:

1. Выявить разнообразие вегетативных побегов и побеговых систем видов ив разных жизненных форм.
2. Выявить разнообразие генеративных побегов видов ив разных жизненных форм и их положение в структуре архитектурных модулей.
3. На основе авторской методики исследовать архитектурные элементы крон женских и мужских особей.

В структуре крон изученных видов ив выделены следующие модульные элементы: а) у деревьев и высоких кустарников: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (ТПС), 4 – ветвь от ствола (только у деревьев; средней величины и высоких кустарников), 5 – крона в целом; б) у

низких кустарников: 1 – метамер, 2 – одноосный побег, 3 – трехлетняя побеговая система (ТПС), 4 – крона в целом. Трехлетняя побеговая система (ТПС) рассматривается как архитектурный модуль.

Каждый из модулей имеет различные варианты, которые, складываются в иерархически соподчиненную систему.

В кронах изученных видов выявлено 12 вариантов вегетативных побегов и побеговых систем. Наибольшее разнообразие вегетативных побегов в кроне характерно для деревьев и высоких кустарников (по 8-10 вариантов), наименьшее – для низких кустарников (по 5-7 вариантов). От деревьев к кустарникам сроки развития систем побегов сокращаются за счет уменьшения числа и длины побегов и побеговых систем.

Многообразие вегетативных побегов и побеговых систем исследованных ив обусловлено метамерной поливариантностью. В составе годовичного вегетативного побега выделены 13 вариантов метамеров (элементарных модулей, по Н.П. Савиных, 2000), различающихся по длине междоузлий, строению пазушных почек и по наличию развивающихся из них силлептических или пролептических побегов.

У бореальных видов ив выделено 3 варианта генеративных побегов: регулярного возобновления, силлептические и пролептические. Среди генеративных побегов регулярного возобновления выделены одноэтапно-оппадающие, двухэтапно-оппадающие и условно-неоппадающие.

Опадение генеративных побегов двухэтапно происходит у 8 изученных видов *S. alba*, *S. euxina*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. starkeana*, *S. rosmarinifolia*, *S. myrtilloides*. У них вначале отчленяется в своем основании и опадает соцветие, а позднее (осенью) – нижняя олиственная часть генеративного побега. Поэтому на двухлетних побегах этих видов летом можно наблюдать оставшуюся нижнюю олиственную часть генеративных побегов.

У 7 изученных видов (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*, *S. aurita*, *S. lapponum*) тычиночные генеративные побеги опадают вскоре после цветения, пестичные – после созревания семян и их освобождения из коробочек. Генеративные побеги опадают обычно вместе со своей короткой нижней частью и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому в кронах этих видов в течение вегетационного периода нет генеративных побегов (или их нижних участков). Условно-неоппадающие генеративные побеги есть только у *S. pentandra* (женские генеративные побеги находятся в составе кроны до весны следующего года).

В районах исследований встречены особи 8 видов: *S. euxina*, *S. vinogradovii*, *S. gmelinii*, *S. viminalis*, *S. triandra*, *S. cinerea*, *S. myrsinifolia*, *S. rosmarinifolia* с силлептическими и пролептическими генеративными побегами, обуславливающими вторичное цветение. С учетом двух признаков – длины нижней части и ее олиственности выделены 5 типов силлептических генеративных побегов.

В литературных источниках генеративные побеги в составе побеговых систем представителей рода *Salix* рассматриваются как эфемерные, и им не придается никакого значения. Так как у некоторых видов ив двуэтапно-оппадающие генеративные побеги и их нижняя вегетативная часть остается в составе генеративных модулей весь вегетативный сезон, то, по нашему мнению, необходимо учитывать особенности соцветий и их встраивания в вегетативную сферу.

Большинство исследователей в качестве основной структурной единицы кроны рассматривает двулетнюю побеговую систему (Антонова, 2006, Гетманец, 2011). По нашему мнению, в качестве основной структурной единицы у ив целесообразнее рассматривать трехлетнюю побеговую систему. Изучение трехлетних побеговых модулей позволяет подробнее анализировать особенности развития побегов нарастания, так как признаки конструкции определяются многолетними осевыми органами растения (Мазуренко, Хохряков, 2004). Использование у ив более взрослых побеговых систем достаточно проблематично из-за выраженной ломкости ветвей. Поэтому ТПС – конструктивная единица, которая хорошо выделяется в кроне всех изученных видов и позволяет выявить многие особенности организации побеговых систем: особенности нарастания и ветвления, расположения вегетативных и генеративных побегов, последствия внутриветвистого ветвления, степень отмирания элементов побеговой системы и связанную с этим показателем динамику пробуждения спящих почек. Данное положение не идет в разрез с традиционным подходом, а дополняет его, так как, по мнению И.С. Антоновой (2014), при градации элементов описания крон древесных растений необходимо учитывать подуровень эпсиона – результат многолетнего развития двухлетних побеговых систем.

В связи с этим нами разработана новая методика (Недосеко, 2015). Архитектурный модуль ив – это трехлетняя побеговая система (ТПС), основанная на трех признаках: варианте ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей генеративных побегов. Среди ТПС мы выделяем различные типы, группы, подгруппы и варианты. Тип ТПС показывает соотношение числа двухлетних побегов к

числу трехлетних. Группа ТПС учитывает не только соотношение числа двухлетних побегов к числу трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двухлетних. Вариант ТПС, кроме этого, учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек. Вариант ТПС хорошо виден на схеме побегорасположения, а подгруппы отражены в формулах: 1 подгруппа – двухлетние побеги развиваются из верхних соседних узлов трехлетних; 2 подгруппа, в которых двухлетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов.

Сравнение архитектоники изученных видов ив показало, что у женских особей наблюдается большее разнообразие типов ТПС по сравнению с мужскими; ассимилирующих (годовых) побегов в составе ТПС у женских особей в 1,3 – 1,7 раза больше, чем у мужских. У особей деревьев и высоких кустарников различные части кроны отличаются соотношением годовых ассимилирующих побегов: наибольшее их число находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней. У деревьев в структуре модельных ветвей преобладают типы ТПС 1:1 и 1:2, которые у мужских особей встречаются примерно в одинаковых количествах, а у женских – резко преобладает тип ТПС 1:2. У кустарников в структуре кроны мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских – 1:2.

Анализируя соотношение различных типов ТПС по подгруппам, можно констатировать, что в первой подгруппе большинства мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а женских 1:2.

Во второй подгруппе у женских особей преобладает тип ТПС 1:2 и 1:3; у мужских особей большинства видов также преобладает тип ТПС 1:1, но у *S. euxina* – тип ТПС 1:2, *S. caprea* – тип ТПС 1:3.

Годичные побеги, развивающиеся из спящих почек, встречаются у низких кустарников в 3-6 раз чаще, чем у деревьев.

Структура ТПС зависит от варианта ветвления: у деревьев и высоких кустарников – акротония; у средних и низких кустарников – мезо- и базитония. Сам вариант ветвления коррелирует с числом отмирающих верхних метамеров: у высоких жизненных форм на побеге отмирает 1-2, а у средних – до 4, у низких – до половины метамеров побега.

Кроме того, структура ТПС зависит от этапности опадения генеративных побегов. Так как двуэтапно-оппадающие генеративные побеги опадают в два этапа, и их нижняя олиственная часть остается на двулетнем побеге до осени, то их, как и условно-неоппадающие генеративные побеги, необходимо учитывать в составе ТПС. На основе проведенных исследований Выделено 7 архитектурных модулей, в каждом типе архитектурного модуля выявлены различия женских и мужских особей.

Разработанный алгоритм анализа структурно-функциональной организации крон может быть использован для изучения архитектоники различных видов деревьев и кустарников, для выбора счетных единиц кроны и служить основой для анализа половой структуры двудомных видов деревьев и кустарников.

Литература

Антонова И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. / И. С. Антонова // Проблемы биологии растений: мат. Междунар. конф. посвященной 100-летию со дня рождения В. В. Письякуовой. СПб.: Изд-во ТЕССА, 2006. С. 232–235.

Антонова И.С. О динамических единицах строения кроны древесных растений умеренной зоны // Труды IX Международной конференции по экологической морфологии растений, посвященной памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых (к 100-летию со дня рождения И.Г. Серебрякова). Т. 2 / Под общ. ред. д.б.н. В.П. Викторова. М., 2014. С. 48–51.

Гетманец И.А. Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала: дис. ... докт. биол. наук. Омск, 2011. 330 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений: материалы X школы по теоретической морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.

Недосеко О.И. К вопросу изучения модульной организации и архитектоники в роде *Salix* // Вестник КазНУ. Серия Экологическая. 2015б. № 2/2(44). С.673–678.

Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2000. 32 с.

УДК 581.41

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА КАК ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ О СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

А.А. Нотов¹, Л.А. Жукова²

¹Тверской государственный университет, г. Тверь, Россия,
e-mail: anotov@mail.ru

²Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия,
e-mail: pinus9@mail.ru

Аннотация: Рассмотрена возможность использования концепции поливариантности онтогенеза в эволюционной морфологии. В сочетании с анализом корреляционной структуры признаков этот подход может способствовать выяснению модусов структурной эволюции.

Ключевые слова: онтогенез, поливариантность, структурная эволюция, эволюционная морфология растений.

ONTOGENESIS POLYVARIANCE AS A SOURCE OF INFORMATION ON STRUCTURAL EVOLUTION OF PLANTS

A.A. Notov¹, L.A. Zhukova²

¹*Tver State University, Tver, Russia, e-mail: anotov@mail.ru*

²*Mari State University, Yoshkar-Ola, Russia, e-mail: pinus9@mail.ru*

Summary: The possibilities of using the concept of ontogenesis polyvariance in evolutionary morphology are considered. In conjunction with the analysis of the correlation structure of traits, this approach can help to elucidate the modus of structural evolution.

Keywords: ontogenesis, polyvariance, structural evolution, evolutionary morphology of plants.

В связи с активным морфогенезом в течение всей жизни пластичность онтогенеза растений достигает высокого уровня и имеет разные формы проявления. В качестве подхода к анализу гетерогенности популяций сформировалась концепция поливариантности (ПВ) (Жукова, 1995; Поливариантность ..., 2006; Нотов, Жукова, 2013; Жукова, Зубкова, 2016). Она даёт целостное представление о многообразии типов ПВ и ориентирована на поиск любых проявлений вариабельности онтогенеза, что может представлять определённый интерес для эволюционной морфологии (Нотов, Жукова, 2019). Актуальна оценка роли концепции ПВ онтогенеза в развитии исследований, ориентированных на изучение модусов структурной эволюции.

Работы Т.И. Серебряковой (1968, 1971, 1974) – прекрасный пример использования данных о морфологической пластичности видов и многообразии разных таксонов злаков при построении эволюционных рядов. Глубокий анализ корреляционных взаимосвязей многих признаков, которые сопряжены с морфогенезом, структурой и ритмом развития, позволил на качественном ином уровне рассматривать представленное в этих группах структурное разнообразие.

При выяснении модусов морфологической эволюции одинаково важны представления об архетипах таксонов высокого ранга и о вариабельности конкретных видов, лабильности систематической группы в целом. Анализ корреляционных взаимосвязей помогает представить архетипы таксонов, а изучение ПВ оценить уровень изменчивости видов и пластичности групп.

При поэтапном синтезе спектров ПВ конкретных видов с учётом специфики корреляционной системы объединяющего таксона возможно получение интегрального спектра ПВ для этого таксона (Нотов, Жукова, 2019).

Для разработки алгоритма использования данных о спектрах ПВ в эволюционной морфологии актуален анализ крупных таксонов со значительным структурным разнообразием. Особенно интересны группы, в которых изучена система корреляций и выявлены основные модусы морфологической эволюции. В этом случае информация о спектрах ПВ позволяет уточнить модусы и механизмы структурных преобразований. К числу таких таксонов можно отнести, например, злаки (Poaceae) и подтрибу *Alchemillinae* Rothm. (Rosaceae) (Нотов, Жукова, 2019). Для них выявлены пути структурной эволюции и корреляционные взаимосвязи (Серебрякова, 1968, 1971, 1974; Notov, Kusnetzova, 2004; Курченко, 2010 и др.).

Основные структурные и ритмологические особенности у злаков коррелируют с типом побега по характеру метамеров (Серебрякова, 1968, 1971, 1974) (табл. 1). Он определяет специфику роста и развития на всех этапах онтоморфогенеза. Возникновение розеткообразующих форм было обусловлено экологической дифференциацией злаков (Серебрякова, 1968, 1971). Это позволило предложить оригинальную систему жизненных форм, в которой основополагающим стал тип побега, а не традиционное разделение на древесные и травянистые формы (Серебрякова, 1971). Тип побега – ключевой признак и для представителей подтрибы *Alchemillinae*. Он определяет специфику строения листа и почки. Эволюция архитектурных моделей и жизненных форм в этой группе была сопряжена с преобразованием структуры побегов (Notov, Kusnetzova, 2004).

Путём поэтапного обобщения данных о ПВ у злаков и видов подтрибы *Alchemillinae* получены интегральные спектры ПВ (Жукова, 1995; Нотов, Жукова, 2019 и др.). Они соотнесены с информацией о характере корреляции признаков. Для каждого признака корреляционной плеяды установлена связь с другими признаками и выявленными типами ПВ. Сложные признаки, например, дифференциация побегов, сопряжены с большинством типов ПВ (морфологическая, ритмологическая, способов размножения, физиологическая и др.) (табл. 1).

Для эволюционной морфологии особый интерес представляют данные о ПВ биоморф. Жизненная форма координирует максимальное число различных взаимосвязей (табл. 1). Её вариабельность можно рассматривать как особый тип ПВ (Поливариантность..., 2006; Жукова и др., 2015; Жукова, Зубкова, 2016).

Таблица 1

Характер корреляции признаков и интегральный спектр ПВ у злаков

Характеристики	Тип побега (ПБ)		Типы ПВ
	безрозеточный	розеткообразующий	
Число чешуевидных листьев	много	мало	1
Ёмкость почки	больше	меньше	1, 2
Продолжительность развития ПБ	моноциклические	ди-, полициклические	1, 4, 8
Дифференциация ПБ	однотипные	разнотипнотипные	1, 3, 4, 6, 8
Ветвление ПБ	нередко рассеянное	концентрированное, кущение	1, 6
Побегообразование	экстравагинальное	экстра- и интравагинальное	1, 4
Внутренний ритм развития ПБ	крупноквантовость	мелкоквантовость	8, 9
Развёртывание почек возобновления	однократное	пролонгированное, многократное	4, 8
Ритм кущения	постгенеративное	прегенеративное	1, 4, 6, 8
Темпы онтогенеза	медленный, с постепенным усилением ПБ	нередко быстрый, с цветущим первичным ПБ	5, 6, 8, 11
Жизненные формы	многолетние травы, однолетники, древесные, кустарниковые	многолетние травы, однолетники	1, 3–6, 8, 10, 11
Экотопы	чаще лесные биотопы	луговые, открытые биотопы	1, 4, 6, 8, 10, 11

Примечание. Типы ПВ обозначены арабскими цифрами и выделены в соответствии с опубликованной ранее классификацией (Нотов, Жукова, 2013, с изменениями). Они представляют следующие надтипы ПВ (римские цифры): (I) структурная: 1 – морфологическая, 2 – анатомическая, 3 –размерная; (II) динамическая: 4 – феноритмологическая, 5 – темпов онтогенеза; (III) репродукции: 6 – способов размножения; (IV) воспроизведения: 7 – жизненных циклов; (V) функциональная: 8 – физиологическая, 9 – биохимическая; (VI) экологическая: 10 – экологических позиций; (VII) путей онтогенеза: 11 – полноты и типа онтогенеза. Характер корреляции признаков дан по работам Т.И. Серебряковой (1968, 1971).

С жизненной формой сопряжены почти все типы ПВ, в том числе и наиболее значимые с точки зрения разных траекторий онтогенеза (ПВ жизненных циклов, путей онтогенеза, экологических позиций). Хотя ПВ жизненных циклов наиболее полно проявляется у низших организмов, её можно обнаружить и у семенных растений, например, при регулярном апомиксисе, который обеспечивает реализацию разных вариантов

сокращенных жизненных циклов. Такая ПВ встречается, например, у розеточных короткокорневищных представителей рода *Alchemilla* L. (Notov, Kusnetzova, 2004). Благодаря регулярному апомиксису у них есть также общие особенности корреляционных связей признаков цветка. Биоморфологические характеристики, как правило, коррелируют с наиболее масштабными перестройками онтогенеза и общей программы развития. Данные о ПВ жизненных форм особенно важны при изучении эволюции архитектурных моделей. С позиций эволюционной морфологии актуален также анализ ПВ биоморф, рассматриваемых в рамках демографической классификации. Пример такой ПВ – полицентрические формы у моноцентрических дерновинных плотнокустовых злаков с розеточными побегими (Жукова, 1995 и др.). Её анализ важен для соотнесения модусов структурной эволюции и путей формирования демографических стратегий.

Сопряжённая оценка корреляционных взаимосвязей и интегральных спектров ПВ интересна с точки зрения взаимодействия разных подходов. Их сочетание даёт возможность более полно отразить многомерность и соподчиненность структурно-функциональных связей, включая различные пути онтогенеза. Оно может стать средством детализации данных о потенциале изменчивости.

Материалы о ПВ помогают оценивать уровень структурно-функциональной пластичности и мобилизационный резерв изменчивости. Соотнесение спектров ПВ и системы корреляционных взаимосвязей облегчает выявление архетипов таксонов и модусов структурных преобразований. Информация о ПВ позволяет расширить возможности анализа эволюции жизненных форм и архитектурных моделей. Применение концепции ПВ в эволюционной морфологии может способствовать выявлению механизмов, связывающих онто- и филогенезы.

Необходимо дальнейшее выяснение значения данных об интегральных спектрах ПВ в эволюционной морфологии и разработка направлений, обеспечивающих синтез концепции ПВ с другими подходами.

Литература

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. М.: Ланар, 1995. 224 с.

Жукова Л.А., Ведерникова О.П., Быченко Т.М., Османова Г.О. Лекарственные растения. Разнообразие жизненных форм. Йошкар-Ола: МарГУ, 2015. 167 с.

Жукова Л.А., Зубкова Е.В. Демографический подход, принципы выделения онтогенетических состояний и жизненности, поливариантность

развития растений // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2016. № 4. С. 169–183.

Курченко Е.И. Род полевица (*Agrostis* L., сем. Poaceae) России и сопредельных стран: Морфология, систематика и эволюционные отношения. М.: Прометей, 2010. 516 с.

Нотов А.А., Жукова Л.А. О роли популяционно-онтогенетического подхода в развитии современной биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2013. Вып. 32. № 31. С. 293–330.

Нотов А.А., Жукова Л.А. Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология // Известия РАН. Сер. биол. 2019. № 1. С. 52–61.

Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ / Под ред. Л.А. Жуковой. Йошкар-Ола: МарГУ, 2006. 326 с.

Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: СПбГУ, 2002. 308 с.

Серебрякова Т.И. Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строение их популяций. М.: Наука, 1968. С. 7–51.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.

Серебрякова Т.И. Эволюционные отношения жизненных форм в некоторых секциях рода *Poa* L. // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 116–152.

Notov A.A., Kusnetzova T.V. Architectural units, axiality and their taxonomic implications in Alchemillinae // *Wulfenia*. 2004. Vol. 11. P. 85–130.

УДК 37.091.3: 502.3

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕМОХОРОВ КАК ТЕМАТИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ УЧАЩИХСЯ

В.А. Нотов^{1,2}, А.А. Нотов², Л.В. Зуева²

¹МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино, Россия, e-mail: vnotov123@mail.ru,

²Тверской государственный университет, г. Тверь, Россия,
e-mail: anotov@mail.ru; Zueva.LV@tversu.ru

Аннотация: Рассмотрена возможность изучения полемохоров в рамках исследовательской деятельности учащихся. На примере Тверской области показано, что эта тематика может способствовать повышению уровня школьных проектов.

Ключевые слова: полемохоры, Великая Отечественная война, исследовательские работы учащихся, Тверская область.

STUDY OF POLEMOCHORES AS A THEMATIC DIRECTION OF PUPILS RESEARCH OPERATION

V.A. Notov^{1,2}, A.A. Notov², L.V. Zueva²

¹*Secondary School № 3, Redkino Settlement, Russia, e-mail: vnotov123@mail.ru,*

²*Tver State University, Tver, Russia, e-mail: anotov@mail.ru;*

Zueva.LV@tversu.ru

Summary: The possibilities of polemochores studying in the framework of research operation of pupils are considered. On the example of Tver region it is shown that this theme can contribute to improving the level of school projects.

Keywords: polemochores, Great Patriotic War, research operation of pupils, Tver region.

Для обеспечения устойчивого развития человечества насущной необходимостью становится гуманизация и экологизация образования, его ориентация на поиск и проработку проблем, путей их решения (Глазачев, 2011; Марфенин, 2012 и др.). В этой связи ключевое значение приобретают исследовательские проекты учащихся, которые связаны не только с образовательными, но и воспитательными задачами. Актуален поиск тематики, имеющей междисциплинарный характер, способствующей формированию гражданской позиции (Государственная ..., 2015). Перспективным в этом отношении направлением исследований может стать изучение полемохоров – видов, занесенных в разные регионы России в период Великой Отечественной войны (Сенников, 2012; Решетникова, 2015). Анализ возможностей и опыта рассмотрения этой проблемы в работах школьников представляет специальный интерес.

Прошло 80 лет с начала Второй мировой войны. Приближается 75-я годовщина Победы в Великой Отечественной войне. Эти юбилейные даты позволяют особенно остро ощутить ответственность за сохранение памяти о самом трагическом периоде нашей эпохи (Государственная ..., 2015; Герасимова, 2016). Ущерб и разрушения, связанные с Великой Отечественной войной, настолько колоссальны, что оценить их реальные масштабы практически невозможно. Наряду с огромными людскими потерями и утратой многих населенных пунктов, активные боевые действия и оккупация привели к существенной трансформации природных ландшафтов. Экологические последствия Второй мировой и Великой

Отечественной войн ещё не проанализированы в должной степени (Яреско и др., 2006). Эта тема редко рассматривается в работах школьников. В центре внимания оказываются, прежде всего, проблемы затопленного в Балтике химического оружия и последствия взрыва атомных бомб в Японии (например, Зубкова, 2017).

Занос в период военных действий чужеродных среднеевропейских видов, безусловно, не имел таких катастрофических последствий, как атомная бомбардировка. Однако появление и длительное сохранение в составе региональных флор новых адвентивных растений – один из вариантов трансформации природных экосистем, который ещё не изучен в должной степени (Сенников, 2012; Решетникова, 2015). В ряде случаев активность полемохорных растений может быть очень высокой (Нотов и др., 2019). Исследования полемохоров позволяют связать разные аспекты биологии, истории и краеведения. Участие в них учащихся школ значимо также с точки зрения повышения интереса к событиям Великой Отечественной войны и патриотического воспитания в школе. Оно также может укрепить контакты с университетами, в которых есть специалисты-флористы, способные оказать помощь в проведении исследований на достаточно высоком научном уровне.

В Тверской (бывшей Калининской) области специальное изучение полемохоров начато в 2018 году (Нотов и др., 2019). Многие её районы подвергались оккупации и были местом ожесточённых боёв. Ключевое значение имел ржевско-вяземский плацдарм (Герасимова, 2016). Основная его часть была приурочена к территории, включённой в настоящее время в состав Зубцовского, Ржевского и Оленинского районов. Почти вся она находилась в оккупации около 17 месяцев. В 1942–1943 гг. здесь были реализованы масштабные наступательные операции – Первая Ржевско-Сычёвская, Вторая Ржевско-Сычёвская (операция «Марс») и Ржевско-Вяземская (Герасимова, 2016). Этот плацдарм усиленно укреплялся немцами и сосредоточил значительные силы вермахта. Немцами активно использовались все имеющиеся железнодорожные и автодорожные магистрали, строились дополнительные пути. За каждый клочок плацдарма велись затяжные, ожесточённые и кровопролитные бои. Большая часть территории подверглась сильным разрушениям, которые привели к существенной трансформации ландшафтов. Многие населенные пункты были полностью уничтожены и после войны не восстанавливались. Перспективными для их поиска полемохоров оказались активно заселявшиеся немцами населённые пункты около крупных транспортных путей, железнодорожные переезды в местах пересечения с основной

автостроительной довоенного периода, соединившей Оленино, Ржев, Зубцов и Погорелое Городище, а также специально создаваемые немцами ветки железных дорог (Нотов и др., 2019).

На территории отмеченных районов большое внимание уделяется патриотическому воспитанию. Активно работают военно-исторические поисковые центры «Память 29 армии» и «Орел», поисковый отряд «Звезда». В поисковых работах участвуют учащиеся школ Ржевского, Оленинского и Зубцовского районов. При некоторых школах есть музеи, в которых собраны краеведческие материалы, в том числе и по периоду Великой Отечественной войны, например, в Татевской СОШ им. С.А. Рачинского.

Изучение полемохоров, проводимые специалистами Тверского государственного университета, вызвало большой интерес у руководителей поисковых центров, учителей истории и краеведов. В перспективе предполагается выполнение исследовательских проектов учащихся, в которых соруководителями будут преподаватели университета.

Создана необходимая база для обобщения материалов по отдельным территориям, которые связаны с разными этапами основных военных операций. Произведено картирование всех местонахождений полемохоров. Для каждого пункта с помощью навигатора Garmin GPSmap 60CSx определены географические координаты. Средствами программы GPS TrackMaker все полевые материалы конвертированы и преобразованы в формат Microsoft Excel (Нотов и др., 2019). Электронная таблица содержит в настоящее время информацию более, чем о 500 местонахождений полемохорных видов. Для дальнейшей пространственной привязки, представления и анализа данных задействованы стандартные методы геоинформационных исследований в среде программ ESRI ArcGIS Desktop 10.6 и облачной ГИС-платформы ArcGIS Online. В результате создана серия электронных карт местонахождений полемохоров, картографированных способом значков. Они позволяют проводить комплексный детальный анализ каждого фрагмента модельной территории.

Реализация серии исследовательских работ начата в МБОУ СОШ № 3 посёлка Редкино Конаковского района. В ней участвуют учащиеся 11 класса – А.А. Пузинская, В.С. Хренова, М.А. Ванифатов, А.Д. Шевченко и 8 класса – Е.А. Комков, М.С. Малашонкова, Н.И. Иванов.

На подготовительном этапе проведено изучение литературы и интернет-ресурсов по разным эпизодам и операциям Ржевской битвы. Существенно дополнены собранные данные при знакомстве с экспозициями и коллекциями Ржевского краеведческого музея, поискового отряда «Звезда», военно-исторического поискового центра «Память 29 армии». В

краеведческом музее функционирует экспозиция «Ржевская битва 1942–1943 гг.» и открыта диорама «Бой за Ржев 24 декабря 1942 года». Они дают наглядное представление о событиях военного времени. Очень помогают тесные контакты со специалистами Тверского университета, которые уже собрали ценные материалы о распространении полемохоров на территории Зубцовского, Ржевского и Оленинского районов (Нотов и др., 2019). Сейчас в распоряжении учащихся полученные в ходе этих исследований, фотоматериалы, публикации, серии электронных карт местонахождений полемохоров. Школьники ознакомлены с алгоритмом поиска полемохоров (Щербаков, Решетникова, 2017). Они научились узнавать наиболее обычные в Тверской области виды полемохоров – *Pimpinella major* L., *Ptarmica vulgaris* Blakw. ex DC., *Heracleum sphondylium* L. Ребята вполне готовы к участию в работах по картированию местонахождений этих видов на территориях, где этап сбора данных ещё не завершён. В перспективе предполагается анализ биологии и экологии полемохоров.

Таким образом, изучение полемохоров можно рассматривать как оригинальное направление комплексных исследовательских работ учащихся, сопряжённых с разными аспектами биологии, экологии, истории и краеведения. Реализация подобных проектов является важным элементом патриотического воспитания. Актуально использование полученного опыта в других регионах России, где проходили активные военные действия в период Великой Отечественной войны.

Работа А.А. Нотова осуществлялась при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-04-01206).

Литература

Герасимова С.А. «Я убит подо Ржевом»: трагедия Мончаловского «котла». М.: Яуза, 2016. 377 с.

Глазачев С.Н. Принципы гуманизации и экологизации в современном образовании // Вестник экологического образования в России. 2011. № 3. С.11–13.

Государственная программа «Патриотическое воспитание граждан Российской Федерации на 2016–2020 годы». М., 2015. URL: <http://static.government.ru/media/files/8qqYUwwzHUxzVkJ1jsKAErrx2dE4q0ws.pdf>.

Зубкова А.И. Экологические последствия Второй мировой войны / Науч. рук. Т.Б. Генкина. СПб.; г. Пушкин, 2017. 14 с. URL: <https://nsportal.ru/ap/library/drugoe/2017/04/27/ekologicheskie-posledstviya-vtoroy-mirovoy-voyny>.

Марфенин Н.Н. Чему нас не учат, или какое образование необходимо для устойчивого развития // Экология и жизнь. 2012. № 7. С. 38–42.

Нотов А.А., Нотов В.А., Зуева Л.В., Андреева Е.А., Мидоренко Д.А. О распространении некоторых растений-полемохоров в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2019. № 3(55). С. 161–175.

Решетникова Н.М. Путь появления некоторых западноевропейских видов растений в Калужской области – путь следования немецкой армии в 1941–1943 гг. // Российский журнал биологических инвазий. 2015. Т. 8. № 4. С. 95–104.

Сенников А.Н. Горькая память земли: Растения-полемохоры в Восточной Фенноскандии и Северо-Западной России // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: Материалы IV Междунар. науч. конф. Ижевск: Ижевск. ин-т компьютерных исследований, 2012. С. 182–185.

Щербаков А.В., Решетникова Н.М. Где искать растения-полемохоры в Смоленской области? // Изучение адвентивной и синантропной флор России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы: Материалы V Междунар. науч. конф. / Под ред. О.Г. Барановой, А.Н. Пузырева. Ижевск: Ижевск. ин-т компьютерных исследований, 2017. С. 134–137.

Яреско А.С., Петренко Л.И., Смышляев В.А. Великая Отечественная война (1941–1945 гг.) в контексте политической глобалистики и экополитологии // Социально-экономические и политические последствия войн, военных конфликтов и терроризма (К 61-й годовщине Победы нашего народа над фашизмом): Материалы VII межвуз. науч. студ. конф. Воронеж: ВорГУ, 2006. С. 141–144.

УДК 513.234

ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ДВУХ ВИДОВ РОДА *ALYSSUM* НА УРАЛЕ

А.Д. Ночевный¹, А.Ю. Тептина²

Уральский Федеральный Университет, г. Екатеринбург, Россия,

¹e-mail: Klikerov55@yandex.ru, ²e-mail: ateptina@gmail.com

Аннотация: Проведены исследования фертильность пыльцевых зерен 2 видов петрофитных рода *Alyssum* – *A. obovatum* и *A. tortuosum* в популяциях на Урале. Установлено, что в природных популяциях видов сохраняется высокий уровень фертильности пыльцы, хотя уровень фертильности пыльцы *A. tortuosum* был несколько ниже, по сравнению с *A. obovatum*.

Ключевые слова: фертильность пыльцы, *Alyssum*, пыльцевые зерна, антэкология.

ESTIMATION OF POLLEN FERTILITY IN POPULATIONS OF TWO SPECIES OF THE GENUS *ALYSSUM* IN THE URALS

A.D. Nochevnyi¹, A.Yu. Teptina²

Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia,

¹e-mail: Klikerov55@yandex.ru, ²e-mail: ateptina@gmail.com

Summary: Pollen fertility studies of two species of the genus *Alyssum* (*A. obovatum* and *A. tortuosum*), in populations in the Urals were studied. It was found that in the natural populations of the species characterized a high level of pollen fertility, although the pollen fertility of *A. tortuosum* was slightly lower compared to *A. obovatum*.

Keywords: pollen fertility, *Alyssum*, pollen grains, anthecology.

Изучение репродуктивных особенностей на популяционно-видовом и организменном уровне используется для оценки состояния популяций вида в конкретных условиях обитания. Исследование репродуктивных особенностей редких видов является одним из ключевых подходов в оценке перспектив существования популяций редких видов и разработки подходов к их сохранению. Также актуально исследование биологии пыльцы в случае существования у вида различных внутривидовых различий, таких как подвиды, половые формы и др. (Грант, 1984; Годин, 2007). Оценка взаимосвязей половой организации растений с их биологическими особенностями и экологическими условиями обитания может способствовать решению ряда как фундаментальных, так и практических вопросов, связанных с выяснением эволюционных причин разделения полов у растений, оценка успешности видов растений. Так, изучение влияния антропогенных факторов на репродуктивную систему раскрывает возможности адаптации видов в условиях меняющейся среды (Кутлунина и др., 2006).

Нами были рассмотрены два вида рода *Alyssum* – *A. obovatum* (С. А. Meyer) Turcz. и *A. tortuosum* Waldst. et Kit ex Willd, входящие в секцию *Odontarrhena* С. А. Меу. Были исследованы популяции на Среднем и Южном Урале в пределах Свердловской, Челябинской и Оренбургской областей и Республики Башкортостан (рис. 1). Для *A. obovatum* были проанализировано 12, для *A. tortuosum* – 8 популяций. Эти виды не имеют четких морфологических различий, но отличаются экологически – *A. obovatum*

приурочен к горнолесному поясу Урала, а *A. tortuosum* – встречается в пределах степной зоны.

Alyssum obovatum – многолетнее полукустарничковое растение до 15 см высотой, опушенное звездчатыми волосками. Стебли многочисленные, восходящие, одревесневающие в нижней части, на верхушки ветвистые. Листья обратнойцевидные. Цветки желтые, в сжатых кистях. Обитает на скалах, каменистых склонах, сухих галечниках. Распространен в Сибири, на севере Европейской части России, Средней и Центральной Азии, Дальнем Востоке и Северной Америке (Бобров, 1939). На Урале вид имеет ограниченное распространение и приурочен к выходам горных пород по берегам рек, возвышенным элементам рельефа, встречается на разных типах горных пород и является факультативным серпентинофитом. Популяции вида, распространенные на ультраосновных породах, способны к накоплению высоких концентраций никеля в надземных органах без негативных последствий, является гипераккумулятором никеля (Тептина, Пауков, 2012).

A. tortuosum – многолетнее полукустарничковое растение до 30 см выс., густо опушенное прижатыми звездчатыми волосками. Стебли прямостоячие или восходящие, при основании деревянистые и нередко извилистые, соцветия ветвистые, многочисленные. Листья цельнокрайние, сидячие или короткочерешковые, узко-обратнойцевидные. Обитают на каменистых, щебнистых и песчанистых степных склонах, в сухих степях на равнине и в горностепном поясе. Распространен на Кавказе, в Крыму, Центральной Европе, Центральной Азии и на Балканах (Бобров, 1939). На Южном Урале вид встречается в петрофитных степях, на песках, каменистых склонах. На ультраосновных породах является аккумулятором никеля, особи в южных популяциях являются гипераккумуляторами (Тептина, Пауков, 2012).

Сбор материала был произведен А. Ю. Тептиной летом 2017 года, в полевых условиях была проведена фиксация материала с помощью уксусного алкоголя. Исследования фертильности пыльцы проводились с использованием метода окрашивания пыльцевых зерен ацетокармином (Паушева, 1988). Исследования проводили с помощью светового микроскопа Olympus CX40 (Япония). Методика основана на различном окрашивании спермиев и цитоплазмы клеток пыльцевых зерен. К группе фертильной относили пыльцу с зернистой, окрашенной в темно-розовый цвет цитоплазмой с четко выделяемым более темным ядром вегетативной клетки. Стерильная пыльца не окрашивается совершенно или ее внутреннее содержимое окрашивается фрагментарно (Паушева, 1988). К группе стерильной относили неокрашенную, сморщенную и поврежденную пыльцу.

Общее число пыльцевых зерен просматривалось в 10 полях зрения, в каждой популяции было исследовано от 5 до 11 растений, с каждого растения исследовалось по 5 цветков. Все полученные поля зрения были переведены на электронный носитель путем фотографирования, и вся дальнейшая работа проходила с цифровыми фотографиями. Уровень варьирования оценивался с помощью коэффициента вариации (C_v). Для оценки достоверности различий между видами был использован коэффициент Стьюдента.



Рис. 1. Карта расположения исследованных популяций *A. obovatum* (1, 2, 5, 6) и *A. tortuosum* (3, 4).

В популяциях *A. tortuosum* (точки 3, 4) показатели фертильности пыльцы варьировали в диапазоне от 82 до 98 % (рис. 2). Средний показатель фертильности для вида составил 86 %. Самые южные популяции вида характеризовались достоверно низким уровнем фертильности пыльцы (точки 4.1 – 84 %; 4.2 – 85 %; 4.4 – 82 %) по сравнению с другими популяциями. Коэффициент вариации составляет 26 %.

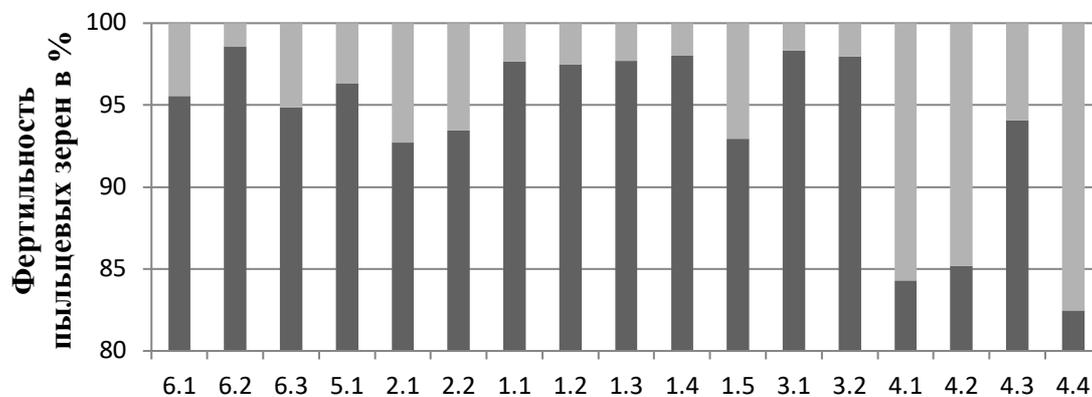


Рис. 2. Уровень фертильности пыльцы в популяциях видов *A. obovatum* и *A. tortuosum* (популяции расположены на оси с севера на юг).

В популяциях *A. obovatum* (точки 1, 2, 5, 6) значения фертильности пыльцы варьировали от 95 до 99% (рис. 2). Средний показатель фертильности пыльцевых зерен для вида составил 96%. Все популяции показывают высокий уровень фертильности. Коэффициент вариации составил 13%.

Таким образом, особи исследованных популяций обоих видов характеризуются высокими показателями фертильности пыльцы. Уровень фертильности пыльцы *A. tortuosum* был несколько ниже, по сравнению с *A. obovatum*.

Литература

Годин В.Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68. № 2. С. 98–108.

Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

Кутлунина Н.А., Жеребцова М.И., Зимницкая С.А. Размер и качество пыльцевых зерен видов *Tulipa* (Liliaceae) и *Saxifraga* (Saxifragaceae) разной ploидности // Бот. журн. 2006. Т. 91. №11. С. 1695–1704.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.

Тептина А. Ю., Пауков А. Г. Петрофитно-степная флора и растительность гипербазитов Южного Урала. // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Том 14. № 7. С. 1860–1863.

Флора СССР / Под ред. Боброва Е. Г. и др. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 8. С. 344–345.

УДК 582.951.4:581.45`47

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПЛОДОВ И ЛИСТЬЕВ

LYCIUM BARBARUM L.

Н.С. Нуруллаева, Х.К. Хайдаров

Самаркандский государственный университет, г. Самарканд, Узбекистан,
e-mail: nodira.nurullayeva90@mail.ru

Аннотация: В данной статье рассматривается морфологические особенности и изменчивости листьев и плодов *Lycium barbarum* L.

Ключевые слова: *Lycium barbarum*, морфология, изменчивость, лист, плод, годжи.

MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF FRUITS AND LEAVES OF *LYCIUM BARBARUM* L.

N.S. Nurullayeva, H.K. Khaydarov

Samarkand State University, Samarkand, Uzbekistan,

e-mail: nodira.nurullayeva90@mail.ru

Summary: This article discusses the morphological features and variability of leaves and fruits of the *Lycium barbarum* L.

Keywords: *Lycium barbarum*, morphology, variability, leaf, fruit, goji.

Забота о сохранении и укреплении здоровья граждан – насущная проблема каждого цивилизованного государства, поэтому создание препаратов, обладающих широким спектром действия, в том числе иммуномодулирующим и общеукрепляющим на сегодняшний день стоит особенно остро. Среди населения традиционно предпочтение отдается средствам природного происхождения.

Последние годы во многих странах большую популярность получили и широко рекламируются плоды дерезы обыкновенной (*Lycium barbarum* L.), так называемые ягоды «Годжи» (тибетский барбарис). Ученые в современном Китае широко используют ягоды Годжи, их питательные вещества и их медицинские свойства. Они обосновали и развили медицинское применение в случаях поддержания иммунной системы (в том числе специфические и неспецифические иммунные реакции), улучшения зрения, поддержания здоровой функции печени, поддержания кровяного давления и сахара в крови. Ягоды Годжи также являются прекрасным антиоксидантным средством для предотвращения старения.

В этой связи, изучение морфологии и полиморфизм *L. barbarum* L. представляет важное научно-практическое значение.

Ученые утверждают, что мономорфные виды не встречаются в природе, но могут принимать разные формы. Чем больше полиморфен вид, тем выше его выживаемость.

Дереза обыкновенная многолетний листопадный ветвистый кустарник 1–2,5 м высотой семейства пасленовые. Имеет многочисленные длинные, тонкие, на концах поникающие, светло-желтые побеги с короткими, 6–15 мм длиной, тонкими, обычно не олиственными пазушными колючками. Листья только на ростовых побегах, одиночные, остальные в пучках по несколько из почек укороченных, не развивающих междоузлий побегов, боковых внепазушных или пазушных. Сверху листья зеленые, снизу сизоватые, несколько мясистые, со слабозаметными боковыми жилками, с тупой, острой

или заостренной верхушкой и узко клиновидным основанием, нечувствительно переходящим в черешок.

Цветки на укороченных побегах в пучках по 2–6, на удлинённых по 1–2 из пазух листьев. цветоножки 5–15 мм длиной, кверху утолщенные. Венчик 11–15 мм длиной, воронковидный, с трубкой, заметно превышающей по длине отгиб, в нижней части узкой цилиндрической, затем постепенно воронковидно-расширенной, снаружи голой, внутри выше прикрепления тычинок с волосисто-войлочным кольцом. Отгиб пяти раздельный, светлый, розовый или фиолетово-розовый, с более темными жилками и основаниями долей. Доли отгиба яйцевидные, в нижней части быстро суженные к основанию, нередко с ушками, по краю с редкими ресничками. Нити тычинок прикреплены близ середины трубки и от самого основания или немного выше на протяжении 1–1,25 мм весьма густо опушены кругом длинных волосков. Из пяти тычинок две-три равны венчику, остальные немного короче его. Столбик немного длиннее тычинок.

Средняя длина листа составляет 5,25 см. а ширина 1,35 см. Масса листа составляла 0,45-0,55 г. Листья на генеративной ветви маленькие, по форме более тонкие, чем листья в вегетативной ветви. На вегетативных ветвях листья овальной формы, крупные. Мы также наблюдали частичное выпадение вегетативных листьев ниже стебля. У растений также есть осенние листья, которые маленькие, а некоторые листья тусклые и светло-зеленые, они отличаются от весенних листьев.

Таблица

Размеры и вес плодов и семян *L. barbarum* L.

Дата измерения	плод		Масса 100 плодов средняя, г	семян		масса 1000 семян, г
	длина, см	ширина, см		длина мм	ширина, мм	
	M±m	M±m		M±m	M±m	
май	2,18±0,09	1,14±0,11	38,89±0,05	1,93±0,13	1,16±0,09	1,33±0,08
июнь	2,09±0,02	0,99±0,08	31,57±0,13	1,79±0,08	1,10±0,01	1,24±0,09
июль	1,49±0,02	0,76±0,09	20,91±0,12	1,50±0,08	0,92±0,03	1,08±0,11
август	1,55±0,02	0,84±0,05	23,71±0,12	1,61±0,06	0,97±0,01	1,13±0,10
сентябрь	1,61±0,02	0,90±0,01	25,07±0,10	1,69±0,08	1,03±0,07	1,16±0,09
октябрь	1,63±0,01	0,95±0,04	26,12±0,08	1,74±0,14	1,07±0,01	1,18±0,05
ноябрь	1,65±0,06	0,98±0,01	26,98±0,07	1,77±0,07	1,09±0,01	1,22±0,07

В Узбекистане цветение *L. barbarum* L. начинается в апреле и заканчивается в октябре. Плоды созревают с мая по ноябрь. Плоды годжи являются ягодами, многосемянные. Наши была обнаружено три формы плод годжи: округлые, овальные и цилиндрические.

Большинство плодов на экспериментальных участках составляют 49,8% цилиндрических плодов и 31,6% овальных, а круглых плодов относительно меньше. Плоды имеют сезонную изменчивость. Морфометрические измерения показали, что ягоды годжи не были однородными.

Собранные весной плоды большие, и вес плода и размер семян соответственно увеличиваются (табл.). Летом, особенно в июле и августе, эти размеры значительно уменьшаются. Осенью длина плода составляет 1,63 см, а ширина 0,96 см. Но плодородность резко падает. Количество плодов в ветвях составляет около 25-30 весной и 4-8 осенью.

Литература

Секинаева М.А., Серебряная Ф.К., Денисенко О.Н., Ляшенко С.С. Андреев А.Л. Изучение анатомических признаков травы дерезы обыкновенной (*Lycium barbarum* L.) // *Advances in current natural sciences*. 2015. № 9. С. 231–235.

Amagase H., Farnsworth N.R. A review of botanical characteristics, phytochemistry, clinical relevance in efficacy and safety of *Lycium barbarum* fruit (Goji) // *Food Res. Int.* 2011. № 44. P. 1702–1717.

Qia D., Zhao Y., Yang G., Huang L. Systematic Review of Chemical Constituents in the Genus *Lycium* (Solanaceae) // *Molecules*. 2017. № 22. P. 6.

УДК 581.1

ПРОГРАММА ПРОРАСТАНИЯ У СЕМЯН ОРТОДОКСАЛЬНОГО ТИПА

Н.В. Обручева, С.В. Литягина, И.А. Синькевич

*Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, г. Москва,
Россия, e-mail: n.obroucheva@mail.ru*

Аннотация: У семян ортодоксального типа, высыхающих после созревания и хранящихся в сухом состоянии до посева, программирование прорастания начинается после оплодотворения и осуществляется под контролем цитокининов, ауксина и гиббереллина. Готовность к прорастанию достигается к концу эмбриогенеза, проявляясь в способности семян прорасти в плодах. Она ингибируется в результате синтеза абсцизовой кислоты, направляющей развитие семени на созревание и надежное сохранение программы прорастания в виде связанной долгоживущей мРНК,

представляющей собой рибонуклеопротеиды. Пребывание семян в покое не нарушает сохранности программы прорастания. Реализация программы происходит при набухании семян, что способствует высвобождению связанных мРНК. Поступающая вода активизирует имеющиеся в сухих семенах ферменты, а также обеспечивает возможность трансляции долгоживущих мРНК и транскрипции генов, дублирующих программу прорастания. Программа прорастания завершается проклевыванием корешка и развитием первичного корня, что было запрограммировано сразу после оплодотворения в гипофизе, в виде покоящегося центра корня. Развитие стебля и листьев не входит в программу прорастания, а относится к следующей программе развития проростка с другой гормональной регуляцией. Работа поддержана грантом РФФИ 17-04-00859.

Ключевые слова: семена, прорастание, долгоживущие мРНК, проклевывание корешка.

GERMINATION PROGRAM IN ORTHODOX SEEDS

N.V. Obroucheva, S.V. Lityagina, I.A. Sinkevich

K.A. Timiryazev Institute of plant physiology RAS, Moscow, Russia,

e-mail: n.obroucheva@mail.ru

Summary: Orthodoxal seeds are characterized by desiccation after maturation and storage in dry state until sowing. Germination programming starts just after fertilization under the control of cytokinins, auxin and gibberellins. By the end of embryogenesis, seeds are ready to germinate that manifests itself in precocious germination and vivipary. Synthesis of abscisic acid prevents precocious germination and directs the seed development to maturation and safe storage of the program as long-lived mRNAs bound in the form of ribonucleoproteids. Seed dormancy does not interfere with the storage of the program. Program implementation occurs during seed imbibition and is accompanied by liberation of long-lived mRNAs. Inflowing water activates the enzymes present in dry seeds, translation of long-lived mRNAs and transcription of genes duplicating the germination program. The program culminates in radicle emergence and development of primary root that was programmed after fertilization in hypophysis as quiescent center. The development of stem and leaves is not included into germination program, but is a component of the next program of seedling development characterized by another hormonal regulation. This work was supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research 17-04-00859.

Keywords: seeds, germination, long-lived mRNAs, radicle emergence.

УДК 574.9

**ЭКОСИСТЕМНОЕ И БИОТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОССИИ:
КАРТОГРАФИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ
ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ**

Г.Н. Огуреева

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
г. Москва, Россия, e-mail: ogur02@yandex.ru*

Аннотация: Разработаны методологические подходы к оценке биоразнообразия (на уровне видов и экосистем) и картографическому отображению закономерностей его распространения на основе экосистемной (биомной) концепции в биогеографии и комплексного эколого-географического подхода к интерпретации данных. В серии карт природы для высшего географо-экологического образования составлена обзорная карта нового поколения «Биомы России» (м. 1: 7 500 000), которая представляет пространственную организацию биотического покрова и может быть основой для оценки экосистемного разнообразия страны. Обращение к биомам позволяет перейти к количественной оценке разнообразия на видовом и ценотическом уровнях. Региональные биомы получили количественную оценку биоразнообразия: по сосудистым растениям, мохообразным и лишайникам – с одной стороны и по наземным позвоночным животным (млекопитающие, птицы, пресмыкающиеся и земноводные) с другой. Материалами для составления карты послужили публикации и картографические произведения, оригинальные материалы по изучению биоты, имеющиеся данные по оценке биоразнообразия. На карте нашли отображение 66 региональных биомов – 35 равнинных и 31 горный оробiom. Для оробиомов приведены характерные высотно-поясные спектры и формационный состав высотных поясов. Картографическая модель биоклиматически обусловленных региональных биомов является хорошей информационной основой для многих курсов, обеспечивающих образовательный процесс в вузах страны.

Ключевые слова: Биом, Биота, Видовое разнообразие, Экосистемное разнообразие, География биоразнообразия, Биогеографическое картографирование.

ECOSYSTEM AND BIOTIC DIVERSITY OF THE RUSSIA: CARTOGRAPHIC SUPPORT OF ECOLOGICAL EDUCATION

G.N. Ogureeva

Lomonosov Moscow State University. Moscow, Russia,

e-mail: ogur02@yandex.ru

Summary. Methodological approaches to the assessment of biodiversity (at the level of species and ecosystems) and mapping patterns of its distribution on the basis of the ecosystem (biome) concept in biogeography and integrated ecological and geographical approach to data interpretation are developed. Map of the new generation "Biomes of Russia " (m. 1: 7 500 000, compiled in a series of maps of nature for higher education. It represents the spatial organization of the biotic cover and can be the basis for assessing the ecosystem diversity of the country. Turning to biomes allows us to move to the quantitative assessment of diversity at the species and coenotic levels. Regional biomes quantified biodiversity: vascular plants, mosses and lichens on the one hand, and terrestrial vertebrates (mammals, birds, reptiles and amphibians) on the other. The materials for the map were publications and cartographic works, original materials for the study of biota, available data on the assessment of biodiversity. 66 regional biomes – 35 plain and 31 mountain orobiomes found on a map. Characteristic high-altitude-belt spectra and formation composition of high-altitude belts are given for mountain biomes. The cartographic model of bioclimatically determined regional biomes is a good information base for many courses providing the educational process in the country's universities.

Keywords: Biome, Biota, Species diversity, Ecosystem diversity, Geography of biodiversity, Biogeographic mapping

Представление о биологическом разнообразии как уникальном свойстве живой природы и его роли в сохранении жизни на Земле стало неотъемлемой частью современного научного и общественного мировоззрения на взаимоотношения природы и общества. Разнообразие экосистем относится к территориальным сочетаниям популяций живых организмов и отражает экологический потенциал территории в целом. Разнообразие биоты отражает богатство эволюционных и экологических адаптаций видов к различным внешним средам, и рассматривается как основной показатель устойчивости всей экосистемы. Генеральная стратегия сохранения биоразнообразия ориентирована на сохранение экосистем как совокупности популяций видов в их пространственном распределении – от биогеоценозов и их сопряженных

сочетаний на локальном уровне до типов экосистем глобального масштаба на уровне зонобиомов и ороббиомов.

Концепция биомов в биогеографии активно развивается с конца прошлого века и накоплен определенный опыт выделения биомов и оценки их биоразнообразия (Огуреева и др., 2016). В изучении географии биоразнообразия страны за основу взята концепция экосистемной (биомной) организации биосферы (Walter, Breckle, 1991) и комплексный эколого-географический подход (Огуреева, 2012) к интерпретации данных. Эколого-географический подход направлен на выявление разнообразия групп организмов, раскрытие системообразующих связей и структуры современного биотического покрова на региональном уровне его организации. *Биом принимается как крупная зональная экосистема, включающая взаимосвязанные экосистемы разного уровня, биота которых наиболее эффективно использует абиотические компоненты среды вследствие определенной, исторически обусловленной к ним адаптации, отражая наиболее полно биоклиматический потенциал территории.* Зональные (зонобиомы) и горные (оробиомы I порядка) биомы представлены региональными биомами (экосистемами региональной размерности) в пределах зон на равнинах и в соответствии с типами высотной поясности в горах.

Оценка биоразнообразия региональных биомов реализована на биогеографической карте «Биомы России», м. 1: 7.500 000 (2018), подготовленной на географическом факультете МГУ имени М.В.Ломоносова в серии карт природы для высших учебных заведений эколого-географического направления. Здесь впервые отображается дифференциация территории страны на региональном уровне по составу экосистем и их биоразнообразию.

При разработке тематического содержания карты среди подходов к оценке разнообразия видов и сообществ мы остановились на эколого-географическом анализе региональных биомов. По мнению Ю. Одума (1986), для каждого биома характерна определенная жизненная форма или группа жизненных форм климатически обусловленной климаксовой растительности. Биом регионального уровня включает климаксовые растительные сообщества (климатипы-зональные типы растительности), а также ряд сопутствующих сообществ, (эдафические климаксы и различные по статусу сукцессионные сообщества, в которых доминируют иные жизненные формы), представляя естественные части биома, существующие при определенном соотношении тепла и влаги, в совокупности отражающие биоэкологический потенциал равнинных и горных территорий.

Региональный биом как ключевое понятие в концепции экосистем занимает центральное место в изучении и картографическом отображении региональной специфики биоты и оценке биоразнообразия. Растительность региональных биомов как географических вариантов зонального биома рассматривается в ранге формаций в пределах зонального типа растительности, что находит отражение также в структуре и характеристике животного населения. Таким образом, экологическая структура территории и биологическое разнообразие по основным группам организмов и ценоотическим комплексам отражается в характеристике региональных биомов. Карта биомов относится к группе интегральных биогеографических карт, с комплексным рассмотрением взаимосвязанных компонентов – растительности и животного населения.

Материалами для составления карты послужили публикации и картографические произведения, оригинальные материалы авторов по изучению биоты, имеющиеся данные по оценке биоразнообразия в региональных сводках.

Для каждого биома составлена характеристика, приведенная на карте. Специфика биотического покрова биомов определяется биоклиматическими показателями: количеством солнечного тепла (средние годовые температуры воздуха и сумма активных температур воздуха ($\sum t > 10^\circ$), количеством осадков и режимом их выпадения. Перераспределение этих показателей происходит в конкретных условиях биома в зависимости от ландшафтной структуры и высоты местности. Биоклиматические данные по биомам в виде климатодиаграмм вынесены на карту (рис. 1).

Основные закономерности растительного покрова страны связаны с географическими особенностями зональных типов растительности, с региональными особенностями горных массивов и ландшафтной структурой регионов. Характеристика ботанического компонента региональных биомов складывается из формационного состава растительных сообществ, богатства фитоценоотических спектров, наличия эндемичных, реликтовых сообществ и видов растений, связанных с историей формирования биотических комплексов биома. Для количественной оценки *флористического разнообразия* биомов (рис. 1 – слева) выбраны три группы растений: сосудистые, мохообразные и лишайники. Число видов сосудистых растений указано по двум показателям: в расчете на площадь в 100 км² (1) и общее число видов для биома (2); количество видов мохообразных (3), включая листостебельные мхи, печеночники и антоцеротовые, и число видов лишайников (4).

В зоогеографическом отношении региональные биомы представляют собой оригинальные комбинации типов (биотопических) территориальных группировок животного населения, которые характеризуются сходством их взаимного расположения в пространстве (соотношением занимаемых ими площадей) и близостью эколого-таксономического состава видов. *Фаунистическое разнообразие* приводится для четырех классов наземных позвоночных животных 1) млекопитающие, 2) птицы, 3) рептилии, 4) амфибии (рис. 1 – справа).

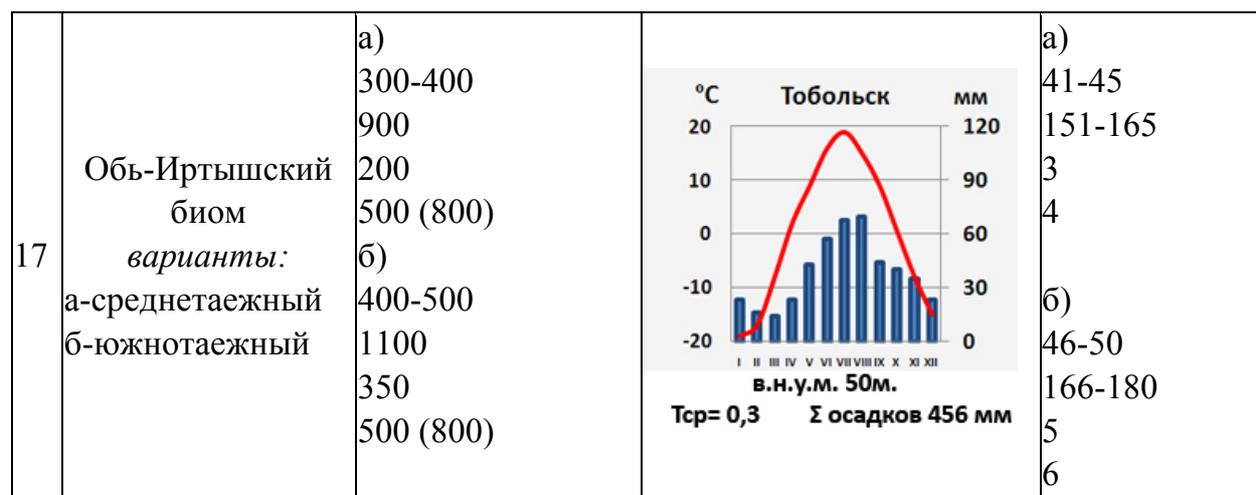


Рис. 1. Характеристика Обь-Иртышского биома на карте «Биомы России». 17-номер биома; слева – количество видов 1) сосудистых растений на площади в 100 км², 2) видов сосудистых растений для биома в целом, 3) мохообразных, 4) лишайников; справа – количество видов: 1) млекопитающих, 2) птиц, 3) пресмыкающихся, 4) земноводных; в центре дана средняя по значениям климатических показателей для биома климатодиаграмма метеостанции Тобольск.

Распределение особо охраняемых природных территорий в стране, как известно, весьма неравномерно. Для биомов приводятся сведения об охране экосистем биома в особо охраняемых природных территориях федерального уровня.

Карта представляет собой первый опыт совместного отображения закономерностей пространственной дифференциации биотического покрова (растительности и животного населения) биомов на региональном уровне. Биомы регионального уровня со своей спецификой биотического покрова (растительность и животное население) являются оптимальной биогеографической единицей учета биоразнообразия. Характеристика биомов дает возможность получить сравнительную информацию о географии видов и фитоценозов, об эколого-ценотическом спектре с выявлением зональных, эдафических, редких и уникальных экосистем; в

горных биомах получить представление о биоразнообразии для оробиома в целом и в пределах высотных поясов, что необходимо для определения стратегии мониторинга и охраны генофонда. Картографическая модель биоклиматически обусловленных экосистем является хорошей основой для дальнейшего изучения и сохранения биоразнообразия (на видовом и экосистемном уровнях) на основе концепции региональных биомов.

Литература

Огуреева Г. Н. Эколого-географический подход к изучению разнообразия и географии наземных экосистем // Вопросы географии. Моск. отд. РГО Т. 134. М.: Издательский дом «Кодекс», 2012. С. 58–80.

Огуреева Г.Н., Котова Т.В., Емельянова Л.Г. Экологическое картографирование: учеб. пособие. М.: Издательство Юрайт, 2016. 155 с.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 1. 328 с.

Walter H., Breckle S.-W. Okologische Grundlagen in global sicht. Stuttgart: G. Fischer, 1991. 586 p.

УДК 630.581.41:581.5

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ САФЛОРА КРАСИЛЬНОГО (*CARTHAMUS TINCTORIUS* L.) ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ В РАЗЛИЧНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ Е.М. Олейникова¹, Е.З. Матеев², С.З. Матеева³, М.М. Мирсаидов¹

¹ Воронежский государственный аграрный университет им. императора Петра I, г. Воронеж, Россия, e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru

² Алматинский технологический университет, г. Алматы, Республика Казахстан, e-mail: mateeva73@mail.ru

³ Таразский государственный университет им. М.Х. Дулати, г. Тараз, Республика Казахстан, e-mail: mateeva73@mail.ru

Аннотация: Описан онтогенез и охарактеризованы основные фазы морфогенеза стержнекорневого монокарпического растения *Carthamnus tinctorius* L. из семейства Asteraceae. Проведены фенологические наблюдения и изучена семенная продуктивность вида.

Ключевые слова: *Carthamnus tinctorius* L., онтогенез, морфогенез, масличные растения, ритм сезонного развития, семенная продуктивность.

**ONTOMORPHOGENESIS AND THE RHYTHM OF SEASONAL
DEVELOPMENT OF *CARTHAMUS TINCTORIUS* L. UNDER GROWING
IN VARIOUS GEOGRAPHICAL CONDITIONS**

E.M. Oleynikova¹, E.Z.Mateev², S.Z.Mateeva³, M.M.Mirsaidov¹

¹*Voronezh State Agricultural University after Emperor Peter I, Voronezh, Russia,
e-mail: cichor@agronomy.vsau.ru*

²*Almaty University of Technology, Almaty, Republic of Kazakhstan,
e-mail: mateeva73@mail.ru*

³*Taraz State University after M.Kh.Dulati, Taraz, Republic of Kazakhstan,
e-mail: mateeva73@mail.ru*

Summary: The ontogenesis is described and the main phases of the morphogenesis of the pivot root monocarpic plant *Carthamnus tinctorius* L. from the Asteraceae family are characterized. Phenological observations were carried out and the seed productivity of the species was studied.

Key words: *Carthamnus tinctorius* L., ontogenesis, morphogenesis, oil plants, rhythm of seasonal development, seed productivity.

Поиск альтернативных источников растительного сырья для производства продуктов питания, лекарственных препаратов и биологически активных веществ существенно повышает интерес к растениям, интродуцированным в различные географические широты, но возделываемым на локальных территориях и не вносящим до настоящего времени существенного вклада в отдельные отрасли агропромышленного производства, пищевой и фармацевтической промышленности. Полагаем, что расширение ресурсной базы любого региона за счет внедрения богатых по химическому составу и ценных в плане практического применения видов можно считать актуальной задачей сегодняшнего дня (Гладышева, Олейникова, 2014).

Сафлор красильный (*Carthamnus tinctorius* L.) – однолетнее травянистое монокарпическое растение с ортотропными моноциклическими побегам высотой 70-90 см и стержневой корневой системой, проникающей вглубь до 1,5 м и более. Род сафлор относится к семейству Asteraceae и включает 19 видов. Родиной вида считается Афганистан и Эфиопия, в России *C. tinctorius* возделывали с XVIII в. в Астраханской губернии (Харисова, 2014), его использовали как красильную и масличную культуру, а также в кулинарии и хлебопечении. Семена содержат ненасыщенные и насыщенные жирные кислоты (масла) – до 25-38% в зависимости от сорта, до 12-14% белка, до 22% клетчатки и до 9% сахаров (Норов, 2006; Богосорьянская, 2009). Современная

российская медицина допускает применение сафлора только как сырья для производства биологически активных добавок и косметических средств, тогда как фармакопеи многих европейских стран и Китая включают сафлор красильный в официальный список лекарственных растений.

Целью нашей работы было сравнительное изучение онтоморфогенеза *S. tinctorius* в различных географических и экологических условиях: в течение вегетационных сезонов 2018-19 гг. проводили наблюдения за растениями в ботаническом саду Воронежского ГАУ (г. Воронеж, Россия), крестьянском хозяйстве «Кунар» (Жамбылская область, Жувалинский район, с. Карасу, Республика Казахстан) и в пригородной зоне г. Худжанд (Согдийская область, Республика Таджикистан). Во второй половине XX в. на территории Советского Союза культуру возделывали на небольших площадях в Узбекистане, Казахстане и Таджикистане (Зерновые..., 1980). В настоящее время в Казахстане находятся более 400 тыс. га посевов (Васильев, 2019). В Таджикистане культуру частично используют для создания сенокосов и культурных пастбищ, а местное население высевает сафлор для получения масла кустарным способом (Норов, 2005). В современной России сафлор красильный возделывают в Астраханской, Волгоградской, Самарской, Саратовской областях, на Северном Кавказе, в Крыму и Калмыкии – ежегодно общая площадь посевов составляет 500-600 тыс. га (Васильев, 2019). Проводится и селекционная работа – в Астраханской, Самарской и Саратовской областях. Выделение онтогенетических состояний и фаз морфогенеза *S. tinctorius* проведено по общепринятым методикам. В онтогенезе сафлора красильного нами выделено 3 периода и 6 возрастных состояний (Олейникова и др., 2019).

Эмбриональный период. Плоды (se). Семянки от белых до светло-бурых, обратнойцевидные, четырехгранные, сдавленные с боков, с прямоусеченной вершиной и расположенным по центру остатком столбика. Летучка беловато-бурая, закреплена слабо, состоит из достаточно длинных (до 10-12 мм) слабозазубренных щетинок. Семянки панцирные, панцирный слой глубоко погружен в ткани оболочки. Длина без летучки 6-9 мм, ширина в верхней части – до 5 мм. Вес 100 семян – 3-5 г.

Прегенеративный период. Проростки (р) имеют белый мясистый корешок длиной 3-8 см, с несколькими боковыми корнями 1 порядка. Гипокотиль короткий, в верхней части утолщен до 2-3 мм. Семядоли мясистые, кожистые, темно-зеленые, продолговато-обратнойцевидные, с широко заостренной верхушкой, длиной до 1,5 и шириной до 1 см., книзу суживаются в черешок длиной до 5 мм и шириной до 2 мм. Из черешка выходит беловатая срединная жилка и две пары боковых. Первые настоящие

листья появляются примерно через 3 недели от даты посева. Они супротивные, продолговато-ромбические, с острой верхушкой, по краю слегка выемчатые, каждая выемка заканчивается острым беловатым шипом. Эпикотиль не развит.

Ювенильные растения (j). Третий и последующие листья очередные, более продолговатые, выемчато-зубчатые, длиной 3 см до и шириной до 1,7 см. Жилкование перистое, жилки беловатые, хорошо заметные, срединная до 1 мм шириной. Когда у растений появляется 3-4 лист, семядольные листья отмирают и особи переходят в следующее возрастное состояние.

Имматурные особи (im) высотой до 10-15 см. Листья в числе 4-5, междуузлия сильно сближены, высота стебля не более 5-7 см. Листовые пластинки голые, кожистые, по форме линейные, на верхушке острые, книзу суживающиеся в короткий (1-2 см) черешок; длиной до 6-8 см и шириной около 1,5 см. Край листа слабо выемчато-зубчатый, каждый зубчик с очень мелким шипом. Срединная жилка беловатая, шириной до 1 мм, хорошо заметна. Главный корень длиной до 30 см, очень слабо ветвится боковыми корнями 1 порядка.

Виргинильные растения (v) имеют облик взрослого вегетирующего растения. Стебель прямостоячий, в этом возрастном состоянии высотой до 50-60 см, голый, твердый, беловатый. Листья очередные, сидячие, продолговато-ланцетные, кожистые, зубчики по краям сохраняются. Срединная и боковые жилки более заметные, слегка выступают снизу. Длина главного корня увеличивается до 60-70 и более см, боковые корни 1 порядка утолщаются до 1 мм, они расположены почти горизонтально, практически под углом 90^0 к главному корню; ветвление увеличивается за счет корней 2-3 порядка. В пазухах верхних листьев появляются боковые побеги и почти сразу на верхушках главного и боковых побегов закладываются бутоны будущих соцветий, что знаменует переход особей к репродукции.

Генеративный период. Наши наблюдения показывают, что во всех регионах наблюдения репродуктивные процессы протекают достаточно быстро, от бутонизации до созревания семян проходит в среднем 45 дней. Кроме формирования генеративной сферы, иных существенных морфологических изменений у растений не отмечается, что позволяет нам не делить данный период на несколько возрастных состояний. Генеративные растения (g) имеют прямостоячий ветвистый стебель высотой до 60-80 см, все побеги заканчиваются коническими корзинками, диаметр которых определяется положением: наиболее крупные (до 4 см) – на главном; на боковых побегах 1 порядка диаметр не превышает 2,5-3 см; на боковых побегах 2 порядка – не более 2 см. В среднем на одной особи 15-20 корзиночек.

Главный корень углубляется до 1,5 м и более, его ветвление еще увеличивается. Цветки трубчатого типа, мелкие, окраска от желтой до оранжевой. Венчик пятираздельный. Завязь овальная, длинный столбик несет закругленное рыльце. Опыление перекрестное насекомыми. Корзинка снаружи покрыта двойной оберткой, после цветения листочки обертки плотно сжимаются и препятствуют высыпанию семян. Одновременно с созреванием семян растение полностью засыхает.

Ранее нами предложена классификация типов онтоморфогенеза для стержнекорневых трав (Олейникова, 2010, 2015), согласно которой развитие *S. tinctorius* протекает по I типу и включает две фазы морфогенеза. **1.** Первичный побег (р, j, im, v) – от начала прорастания до закладки генеративных зачатков. Нарастание моноподиальное, тип биоморфы – моноцентрический. **2.** Главная ось (g) – от начала генерации до старения и гибели растения. В течение всей жизни у сафлора красильного сохраняется моноподиальное нарастание и моноцентрический тип биоморфы, дезинтеграция отсутствует. Сравнительный анализ развития особей сафлора в различных географических условиях позволяет утверждать, что онтоморфогенез вида маловариабелен и во всех указанных районах наблюдения протекал одинаково. Различия отмечены только в сроках наступления фаз, что обусловлено разными сроками посева культуры и климатическими особенностями регионов. Так, наиболее ранний посев проходит в Согдийской области – 25-30 марта (уборка урожая – 15-20 июля), затем – в Жамбыльской – 17-22 апреля (уборка урожая – 3-8 сентября), и наиболее поздние сроки в Воронежской – 8-12 мая (уборка – 10-15 сентября).

Литература

Богосорьянская Л.В. Совершенствование технологии возделывания сафлора красильного при капельном орошении в условиях Северного Прикаспия: Дис... канд. сельхоз. наук. Астрахань, 2009.

Васильев А.М. Народнохозяйственное значение и биологические особенности возделывания сафлора красильного // Научные достижения и открытия современной молодежи: Материалы VII междунар. научно-практической конференции / Отв. ред. Г.Ю. Гуляев. Пенза, 2019. С. 29–31.

Гладышева О.В., Олейникова Е.М. Онтотенез и семенная продуктивность вида *Satureja montana* L. при интродукции в ЦЧР // Вестник Воронежского государственного аграрного уни-та. 2014. № 3 (42). С. 35–40.

Зерновые, бобовые и масличные культуры. Гос. стандарты СССР. М., 1980. 344 с.

Норов М.С. Сафлор – перспективная кормовая культура в условиях богары Таджикистана // Кормопроизводство. 2005. №11. С. 17–18.

Норов М.С. Научное обоснование технологии выращивания сафлора на богаре Центрального Таджикистана: Дис... докт. сельхоз. наук. М., 2006.

Олейникова Е.М. Классификация моделей структурной организации травянистых стержнекорневых растений Воронежской области // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. 2010. № 1. С. 99–106.

Олейникова Е.М. Стержнекорневые травы юго-востока Средней России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Воронеж, 2015. 43 с.

Олейникова Е.М., Матеева С.З., Матеев Е.З., Мирсаидов М.М. Онторморфогенез сафлора красильного (*Carthamnus tinctorius* L.) // Современные научно-практические основы агротехнологий в сельскохозяйственном производстве: Матер. междунар. научно-практической конференции / Под ред. Н.И. Бухтоярова. Воронеж: ВГАУ, 2019. С. 79–84.

УДК 581.552, 58.084.2

**ОЦЕНКА ПЛОТНОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ
МАРСИЛИИ ЧЕТЫРЕХЛИСТНОЙ (*MARSILEA QUADRIFOLIA* L.)
В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ЕЕ МОРФОЛОГИИ**

Ф.А. Орлюк, Н.С. Барабанщикова

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: drofa-fed@mail.ru, baraba@list.ru*

Аннотация: У прибрежно-водного папоротника *Marsilea quadrifolia* ценопопуляции представлены в основном особями-спорофитами, так как фаза гаметофита проходит крайне быстро. Наземная и водная части растения отличаются морфологией побеговой системы, и, как результат, счетные единицы в двух средах жизни тоже различны. В водной среде фитоценотической счетной единицей является метамер, а в наземной — парциальный побег или парциальный куст. Плотность ценопопуляции в водной среде составила $142,38 \pm 23,78$ метамеров на $0,25 \text{ м}^2$.

Ключевые слова: ценопопуляция, плотность, *Marsilea quadrifolia*, счетная единица, спорофит, метамер, побег, побеговая система, парциальный побег.

**ESTIMATION OF FOUR-LEAF CLOVER
(*MARSILEA QUADRIFOLIA* L.) CENOPOPULATIONS DENSITY
DUE TO THE PECULIARITIES OF ITS MORPHOLOGY**

F.A. Orlyuk, N.S. Barabanshchikova

*Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,
e-mail: drofa-fed@mail.ru, baraba@list.ru*

Summary: Coenopopulations of coastal-water fern *Marsilea quadrifolia* are mainly represented by sporophyte individuals, since the gametophyte phase passes extremely quickly. Terrestrial and aquatic parts of plant differ in morphology of sprout system, and as a result, counting units in two environments of life are also different. In the aquatic environment, the phytocenotic counting unit is metamer, and in the terrestrial environment, partial sprout or partial bush. The density of the coenopopulation in the aquatic environment was $142,38 \pm 23,78$ metamers per $0,25\text{m}^2$.

Keywords: cenopopulation, density, *Marsilea quadrifolia*, the counting unit, sporophyte, metamer, sprout, sprout system, partial sprout.

Исследования ценопопуляций растений требуют оценки плотности их произрастания в конкретном фитоценозе. В рамках фитоценотического подхода к выделению счетных биологических единиц необходимо обнаружение элементарного источника фитогенного поля в ценопопуляции (Уранов, 1965). Классификация биоморф по типу пространственной структуры (Ценопопуляции растений, 1988) показывает, что только в случае моноцентрической биоморфы возможен подсчет растений-особей на единице площади, когда границы морфологической (особь) и фитоценотической счетной единиц совпадают. Для остальных биоморф выделение фитоценотических счетных единиц ценопопуляции предполагает тщательное изучение морфологического строения растения для оценки степени интегрированности частей его побеговой системы в пространстве и во времени.

Цель исследования

Оценка плотности ценопопуляции спорофитов *M. quadrifolia* в Астраханской области.

Объект исследования

Marsilea quadrifolia L. это разнospоровый папоротник из семейства Marsileaceae, прибрежно-водный вегетативно-подвижный травянистый многолетник. В сообществах вид представлен в основном спорофитом, так как фаза гаметофита протекает крайне быстро.

Распространена *M. quadrifolia* в Центральной и Южной Европе, на Кавказе, в дельте Волги и Нижнем Поволжье, в бассейнах рек Средней Азии, в Северном Иране, Индии, Японии, в Северной Африке (Махлин, Суркова, 1978). Растёт в стоячих водах мелких водоёмов, по илистым берегам рек. По классификации В.Г. Папченко (2003) *M. quadrifolia* может быть отнесена к группе экотипов – прибрежно-водные растения.

Методика исследования

В сентябре 2019 года в Астраханской области в Икрянинском районе на ерике Шантемир исследовали ценопопуляцию *Marsilea quadrifolia*. Для оценки экологической плотности *M. quadrifolia* в водной среде в местах произрастания особей на поверхности воды закладывали пробные площадки размером 0,5 X 0,5 м. Каждую площадку фотографировали. В лаборатории по фотографиям провели подсчет вайй на площадках, после статистической обработки данных вычислили среднее значение плотности счетных единиц в ценопопуляции.

Результаты исследования

Спорофит *M. quadrifolia* имеет придаточную корневую систему. Побеговая система представлена удлинёнными и розеточными побегами. Метамер включает узел, несущий один лист из четырех листочков и боковую внепазушную почку, и нижележащее междоузлие. Листья в водной среде имеют более длинные черешки и более крупные пластинки, чем на суше. Стебель удлинённых побегов стелется по дну водоема, прочно прикрепляясь к грунту корнями. На удлинённом побеге в каждом узле образуются боковые плагиотропные удлинённые побеги следующего порядка. Они могут развиваться как в воде, так и на суше, после окончания половодья. В втором случае на удлинённых побегах второго порядка формируются боковые розеточные побеги, которые могут ветвиться с образованием куста. Стебли удлинённых побегов *M. quadrifolia*, оказавшихся на берегу, постепенно отмирают, в результате чего начинается партикуляция особи: боковые розеточные побеги и возникающие на их основе кусты становятся самостоятельными образованиями. За счет интенсивного нарастания и ветвления удлинённых побегов растение вегетативно подвижно и захватывает новые территории, а благодаря большому количеству боковых розеточных побегов на суше возникают плотные ценопопуляционные локусы, позволяющие *M. quadrifolia* удерживать захваченное пространство.

Вопрос о длительности существования удлинённых побегов остается неясным, в большинстве источников их относят к корневищам или к столоновидным корневищам. Возможно, они являются столонами. Розеточные части побеговой системы формируют эпигеогенные укороченные корневища.

Различия в строении побеговой системы в водной и наземной среде ставят вопрос о единице учета плотности в ценопопуляциях *M. quadrifolia*. Оперировать понятием «особь» в обеих средах не целесообразно, так как для установления границ между морфологически обособленными растениями

пришлось бы аккуратнейшим образом раскапывать все подземные и вытаскивать все подводные части побегов.

В данном исследовании мы сделали акцент на оценке плотности той части ценопопуляции *M. quadrifolia*, которая находится в водной среде. Так как в воде растение имеет только удлиненные плагиотропно растущие побеги, эта его часть отнесена нами к ацентрической биоморфе. Согласно Н.И. Шориной (1994) ацентрические биоморфы образуют простые фитогенные поля вокруг каждого узла плагиотропного побега, и выраженных центров воздействия на среду растение не имеет. Следовательно, плавающие на поверхности водоема пластинки вайи *M. quadrifolia*, отходящие от узлов тянущегося по дну длинного стебля, можно использовать в качестве фитоценотической счетной единицы. Плавающие пластинки вайи являются внешним выражением количества метамеров в побеговой системе, каждый из которых создает простое фитогенное поле.

На просмотренных нами 21 площадке в воде плотность составила от 41 до 247 метамеров на $0,25 \text{ м}^2$. Среднее значение — $142,38 \pm 23,78$ метамеров на $0,25 \text{ м}^2$ ($p < 0,05$).

В течение вегетационного сезона при переходе от водного состояния к наземному биоморфа *M. quadrifolia* меняется, становясь явнополицентрической или неявнополицентрической (в зависимости от длины междоузлий на плагиотропных побегах) за счет появления боковых розеточных побегов. Постепенная гибель междоузлий стелющихся побегов приводит к возникновению клона в виде моноцентрических биоморф. В наземной среде возникает новая фитоценотическая счетная единица – парциальный розеточный побег с собственным фитогенным полем. В случае формирования на этом побеге новых боковых розеточных побегов счетной единицей выступает парциальный куст. В дальнейшем нам предстоит работа по оценке плотности ценопопуляций *M. quadrifolia* в наземной среде.

Таким образом, в водной среде фитоценотической счетной единицей *M. quadrifolia* является метамер, и оценка плотности ценопопуляции проводится путем учета плавающих на поверхности воды пластинок вайи. В изученной ценопопуляции *M. quadrifolia* в Астраханской области плотность в водной среде составила $142,38 \pm 23,78$ метамеров на $0,25 \text{ м}^2$.

Литература

Махлин М.Д., Суркова Т.Д. Семейство марсилеевые (Marsileaceae) / Жизнь растений. Под ред. Грушвицкого И.В. и Жилина С.Г. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 242–248.

Папченков В.Г. О классификации растений водоемов и водотоков // Гидробиотаника: методология, методы. Материалы Школы по гидробиотанике. Рыбинск, 2003. С. 23–27.

Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.-Л.: Наука, 1965. Т. 1. С. 251–254.

Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988, 184 с.

Шорина Н.И. Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiaceae: автореф. Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1994. 34 с.

УДК 502:37:004.738.5

СОВРЕМЕННЫЕ ПОДХОДЫ ЭКОЛОГИЗАЦИИ АГРАРНОГО ОБРАЗОВАНИЯ

О.Ф. Панфилова, Н.В. Пильщикова

*Российский государственный аграрный университет-МСХА
имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия, e-mail: sad200805@mail.ru*

Аннотация: В статье рассмотрена необходимость целенаправленной ориентации науки и образования на качественно новое природопользование – биологически обоснованную организацию жизни человека в условиях антропогенных ландшафтов. Показано значение экологических знаний в агрономической подготовке. Обсуждаются преимущества интеграции традиционных и электронных средств и способов обучения в формировании наряду с профессиональными компетенциями личностных и социальных навыков. Представлен опыт кафедры физиологии растений РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева использования современные технологии в адаптивном аграрном образовании.

Ключевые слова: аграрное образование, адаптивное земледелие, электронная информационно-образовательная среда, природопользование, самостоятельная работа, устойчивое развитие, физиология растений.

MODERN APPROACHES TO ECOLOGIZATION OF AGRICULTURAL EDUCATION

O.F. Panfilova, N.V. Pilshchikova

*Russian State Agrarian University – MTAA, Moscow, Russia,
e-mail: sad200805@mail.ru*

Summary: The article considers the need for a focused orientation of science and education towards a qualitatively new nature management - a biologically justified organization of human life in anthropogenic landscapes. The importance of ecological knowledge in agronomic training is shown. The advantages of integrating traditional and electronic means and methods of training in the formation along with professional competencies personal and social skills are discussed. Presented is the experience of the Department of Plant Physiology of the Russian State Agrarian University – MTAА uses modern technology in adaptive agricultural education.

Keywords: adaptive farming, agrarian education, independent work, electronic information educational environment, plant physiology, nature management, sustainable development.

Физиология растений как экспериментальная ветвь ботаники сохранила экологическую направленность изучения растений. По мере развития науки усложнялись задачи исследований от отдельных процессов жизнедеятельности, их зависимости от условий среды и значения для продукционного процесса к структурной организации, управлению и интеграции функциональных систем в растительном организме в изменяющихся условиях внешней среды. В настоящее время, когда речь идёт о сохранении Homo Sapiens как биологического вида, у человечества нет иного выхода, кроме системной экологизации своего хозяйства и образа жизни. Суть экологического кризиса – не столько в загрязнении среды, сколько в подрыве способности биосферы к самовосстановлению и самосохранению. Человечество вместе с его техносферой должно вписаться в биосферу как систему высшего порядка на планете, способную поддерживать устойчивый круговорот веществ, энергии и информации (Панфилова, Пильщикова, 2016). Решение этой сложной задачи возможно только на основе целенаправленной ориентации науки и образования на качественно новое природопользование – биологически обоснованную организацию жизни человека в условиях антропогенных ландшафтов.

Сельское хозяйство среди других видов деятельности человека отличается наиболее высокой нагрузкой на биосферу (Панфилова, Пильщикова, 2015). Утверждение, что разлад человека с природой начинается с сельского хозяйства, вполне обосновано. Главные проблемы современного сельского хозяйства – преодоление или хотя бы снижение экспоненциального роста затрат на каждую дополнительную единицу урожая и сокращение масштабов загрязнения окружающей среды. Задача состоит в том, чтобы с помощью малых потоков антропогенной энергии

более эффективно управлять большими потоками солнечной радиации в процессах фотосинтеза и биогеохимического круговорота, не выходя за пределы допустимого для агроландшафтов и биосферы в целом порога антропогенной нагрузки (Жученко, 2008). Это повышает наукоемкость и значение экологических знаний в подготовке специалистов сельского хозяйства.

Принципиальной особенностью современного образования является переход от обучения к изучению студентами дисциплин и приобретению определенных навыков. Стоит задача приблизить содержание к запросам работодателей, сделать его максимально индивидуальным. Наши студенты принадлежат к новому поколению. Социологи его называют по-разному, обозначают разными буквами. Главное для преподавателя – это цифровое поколение, которое имеет доступ к обширному массиву знаний, но не способное систематически работать и самостоятельно сформировать единую картину мира. Задача преподавателя – интеграция традиционных и электронных средств и способов обучения, то есть технология смешанного обучения (Blended Learning). В начале изучения студент должен иметь четкое представление об обязательной и вариативной части дисциплины, для которой может быть разная глубина освоения. В качестве дополнительных источников можно рекомендовать активное использование интернет в поисках видеоматериалов и научных публикаций.

Аудиторные занятия еще долго сохранят свою ценность. Студенты предпочитают «говорящей голове» живого лектора, работающего в конкретной аудитории совместно с аудиторией. В условиях сокращенного объема лекций содержанием могут стать избранные главы, но их необходимо выстраивать в строгой логической последовательности и взаимосвязано. В качестве дополнительной информации для интересующихся студентами можно рекомендовать презентации с пояснительным текстом, записи лекций ведущих ученых мира, научные интернет-конференции, вебинары. При этом очень важно вовлечь самих студентов в поиск необходимых источников. Ценную инициативу, издание серии «Антология мысли», проявило издательство учебной литературы «Юрайт». Студенты получили свободный доступ к электронным изданиям трудов К.А. Тимирязева, Ч. Дарвина, В.В. Лункевича, Н.Е. Введенского, И.В. Сеченова, И.П. Павлова и других классиков физиологии.

Основной метод физиологии – экспериментальный. Вместе с содержанием науки эксперимент стал неотъемлемой частью обучения. Постановка опытов позволяет закрепить и углубить теоретические знания отдельных функций растительного организма, научиться устанавливать

причинно-следственные связи между ними и условиями окружающей среды, изучить способы управления физиологическими процессами с целью повышения продуктивности и декоративных качеств растений в конкретных почвенно-климатических условиях. На лабораторных занятиях студент осваивает методы, которые могут быть полезны для диагностики состояния фитоценозов, оценки селекционного материала, физиологической характеристики хранящейся продукции, физиологического мониторинга насаждений. Практикум позволяет научиться самостоятельно приобретать знания в процессе работы с литературой и выполнения эксперимента - осуществлять анализ и синтез, систематизацию знаний, сравнивать, делать обобщения и выводы, находить эффективные способы приложения теории к практике. Однако оснащение кафедры и ограниченность времени не позволяют студентам познакомиться с современными методами лабораторных исследований. Здесь на помощь могут прийти видеофильмы, созданные в ведущих лабораториях мира.

Дистанционная составляющая позволяет не только персонализировать единую программу, но и организовать взаимодействие студент-преподаватель, студент-студент. Онлайн среда обеспечивает разные траектории освоения материала студентами и возможность преподавателя более оперативно корректировать курс. Для современного молодого человека большое значение имеет социальная популярность, успех среди сверстников. Взаимное рецензирование рефератов, разработка квестов, игр, презентаций открывают широкие возможности эффективного использования современных средств коммуникации. Преподаватель должен шире представлять выбор студенту в подборе материала. Свобода ошибиться вовлекает в мыслительный процесс. Студента надо принять таким как он есть, вскрыть ресурсы и помочь развить. Большое значение имеют позитивность настроения, работа в диалоге, общая цель, которую можно измерить и оценить.

Дистанционная составляющая должна иметь большой банк видеоматериалов и заданий. Создание учебных фильмов связано со значительным вложением средств и времени. Требуются высококачественная съемка, профессиональный сценарий с обильно иллюстрированной подачей тщательно подобранного материала. Более эффективен путь подбора материала на YouTube.

Самостоятельную проверку текущих результатов работы целесообразнее проводить не по вопросам и заданиям в конце раздела дисциплины, а по адаптированным тестам, позволяющим в зависимости от результатов возвращаться к изучению основного и дополнительного по

данной теме материала или двигаться дальше. Устный экзамен остается для итогового контроля знаний.

В РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева разрабатывается и внедряется Электронная информационно-образовательная среда, включающая формирование зеленых навыков сельскохозяйственной деятельности и рационального природопользования (Пильщикова, Панфилова, 2018). Для средних профессиональных учебных заведений подготовлен учебник, где рядом с текстом размещаются отобранные видеоролики, иллюстрирующие и дополняющие курс, что делает учебник современным и интерактивным. Все разделы учебника снабжены тестами с возможностью их автоматической проверки и регистрацией результатов (Панфилова, Пильщикова, 2019). Работа в этом направлении позволяет использовать современные технологии в адаптивном аграрном образовании, предполагающем формирование наряду с профессиональными компетенциями личностных и социальных навыков.

Литература

Жученко А. А. Обеспечение продовольственной безопасности России в XXI веке на основе адаптивной стратегии устойчивого развития АПК (теория и практика). Научно-просветительская серия «Трибуна Академии наук». Вып. № 5. М.: Фонд «Знание им. С.И. Вавилова», 2008. 97 с.

Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Экологические аспекты аграрного образования: традиции и инновации // Материалы ежегодной научно-практической конференции Экологическое образование в интересах устойчивого развития. М.: Академия МНЭПУ, 2015. Т. 2. С. 333–337.

Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Биологические аспекты экологической безопасности // Материалы ежегодной научно-практической конференции памяти Дага Хаммаршельда. М.: Академия МНЭПУ, 2016. Т. 2. С. 77–80.

Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Физиология растений с основами микробиологии. Учебник и практикум. Сер. Профессиональное образование. 2 изд. М.: Юрайт, 2019. 185 с.

Пильщикова Н.В., Панфилова О.Ф. Электронная информационно-образовательная среда для непрерывного экологического образования // «Систематические и флористические исследования Северной Евразии». Материалы II Международной конференции (к 90-летию со дня рождения профессора А.Г. Еленевского) / Под общ. ред. В. П. Викторова. М.: МПГУ, 2018. С. 174–177.

УДК 504.73

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ КАК
БИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД БИОИНДИКАЦИИ ВОДНОЙ
ЭКОСИСТЕМЫ НА ПРИМЕРЕ КРЕСС-САЛАТА
(*LEPIDIUM SATIVUM* L.)**

К.С. Питиримова, В.С. Коницев, Т.В. Архипова

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия,
e-mail: tata50509@mail.ru*

Аннотация: Водная экосистема, находясь в равновесии с факторами внешней среды, имеет сложную систему подвижных биологических связей, которые нарушаются под воздействием антропогенных факторов. Биологический метод оценки состояния системы позволяет решить задачи, разрешение которых с помощью физических и химических методов невозможно или имеет некоторые трудности.

Ключевые слова: биоиндикация, биологический метод оценки водной среды, кресс-салат.

**THE USE OF HIGHER PLANTS AS A BIOLOGICAL METHOD OF
BIOINDICATION OF THE AQUATIC ECOSYSTEM ON THE
EXAMPLE OF WATERCRESS (*LEPIDIUM SATIVUM* L.)**

K.S. Pitirimova, V.S. Konichev, T.V. Arkhipova

Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia, e-mail: tata50509@mail.ru

Summary: The aquatic ecosystem, being in equilibrium with environmental factors, has a complex system of mobile biological connections, which are disturbed under the influence of anthropogenic factors. The biological method of assessing the state of the system allows you to solve problems, the resolution of which with the help of physical and chemical methods is impossible or has some difficulties.

Keywords: bioindication, biological method of assessment of the aquatic environment, watercress.

Водоемы обладают уникальным свойством – способностью к самоочищению. Под самоочищением понимается комплекс воздействия химических, физических и биологических факторов на экосистему водоема, в результате деятельности которых качество воды приходит к первоначальному (или близкому к нему) состоянию.

Биологическое самоочищение водоемов осуществляется за счет жизнедеятельности растений, животных, грибов, бактерий и тесно связано с физико-химическими процессами. Многие водоемы сейчас, к сожалению, загрязнены, как органическими веществами, так и сбросами различных промышленных предприятий.

Для биоиндикации антропогенной нагрузки исследователи предлагают использовать плавающие на поверхности воды или погруженные гидрофиты, такие как ряска малая, элодея канадская, водокрас лягушачий, частуха подорожниковая и другие.

Высшие водные растения, в том числе и выше перечисленные, интенсивно поглощают минеральные и органические вещества, накапливают ионы тяжелых металлов и радионуклиды, выступают в роли минерализаторов и детоксикантов пестицидов и нефтепродуктов. Высокая поглотительная способность водных растений делает их идеальными тестовыми объектами для определения антропогенных химических нагрузок на водоем.

Основные требования, предъявляемые к тест-объекту: чувствительность, скорость получения информации, простота культивирования, небольшие размеры, невысокая цена, существование надежных приемов снятия параметров, однозначность трактовки наблюдаемых изменений роста, размера, морфологической структуры, поведения, метаболизма, синтеза веществ и т. д.

При выборе биоиндикаторов для оценки загрязнения, наилучшими считаются те, которые показывают линейную корреляцию между уровнем загрязнения и реакцией организма и/или содержанием (аккумуляцией) загрязнителя (Тимофеева, 2014).

Таким объектом в качестве биоиндикатора водной среды можно предложить растение кресс-салат (*Lepidium sativum* L.), которое активно применяется для тестирования почв, а также загрязнения воздуха, однако, в качестве индикатора состояния водной среды используется ограниченно.

Предметом исследования является возможность использования отклонений в морфологическом развитии проростков семян кресс-салата, для выявления загрязнения в водных объектах.

Целью нашей работы было выявить морфологические параметры кресс-салата, отклонения в развитии которых, могут быть использованы для обнаружения загрязнения водных объектов.

Кресс-салат – однолетнее растение, обладающее повышенной чувствительностью к загрязнению почвы тяжелыми металлами, а также к загрязнению воздуха газообразными выбросами автотранспорта.

Этот биоиндикатор отличается быстрым прорастанием семян и почти стопроцентной всхожестью, которая заметно уменьшается в присутствии загрязнителей.

Кроме того, побеги и корни этого растения под действием загрязнителей подвергаются заметным морфологическим изменениям (задержка роста и искривление побегов, уменьшение длины и массы корней, а также числа и массы семян).

Кресс-салат как биоиндикатор удобен еще и тем, что действие стрессоров можно изучать одновременно на большом числе растений при небольшой площади рабочего места (чашка Петри, кювета, поддон и т. п.).

Привлекательны также и весьма короткие сроки эксперимента. Семена кресс-салата прорастают уже на третий - четвертый день, и на большинство вопросов эксперимента можно получить ответ в течение 10 суток.

Биологическая оценка качества водной среды: обеспечивает возможность получения интегральной характеристики состояния изучаемого объекта, определяющейся многообразием различных воздействий; представляет собой комплексную характеристику «здоровья» объекта, показывая его пригодность для жизни различных организмов и использования человеком; позволяет определить наличие таких загрязнений, которые не всегда могут быть обнаружены с помощью традиционных физико-химических методов. Благодаря простоте, оперативности и доступности биотестирование получило широкое признание специалистов всего мира. Поэтому, в настоящее время, его все чаще используют в комплексе с физико-химическими методами определения параметров загрязнения.

В чашки Петри высевались семена кресс-салата и заливались небольшим количеством воды из соответствующей пробы таким образом, чтобы все они были полностью погружены в воду. Общее количество семян для каждой пробы воды составило 50 шт.; на 3 сутки после замачивания, проводился подсчет проросших семян для определения энергии прорастания, а также проводились замеры длины побегов и корней растений во всех пробах и также визуальный осмотр корней на предмет наличия либо отсутствия корневых волосков. Проведена статистическая обработка результатов измерений длины стебля и корня, полученных на 5 сутки.

Семена, пророщенные в дистиллированной воде, показали относительно низкие значения как всхожести, так и энергии прорастания. Можно подтвердить изученный факт о том, что, в дистиллированной воде отсутствуют определенные вещества и соли различных металлов, которые

выступают в роли естественных фитостимуляторов, положительно влияющих на энергию прорастания и всхожесть.

Наибольшая длина корней наблюдалась в пробах с дистиллированной и талой (снеговой) водой, этот факт подтверждает, что в этих пробах отсутствуют или, находится минимальное количество токсических солей (соединений). Такую же тенденцию мы наблюдаем и с развитием стеблевой части.

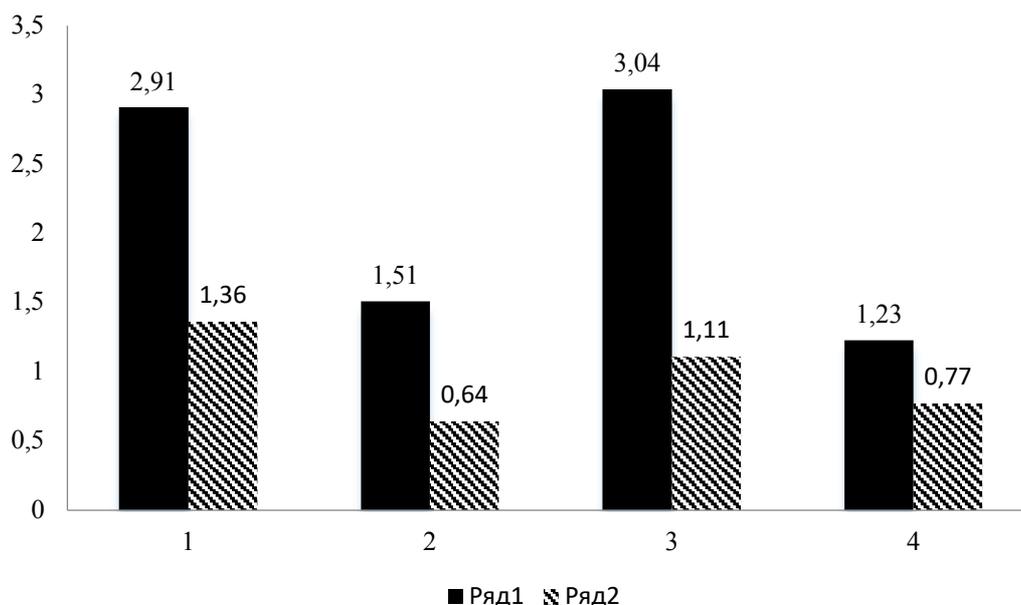


Рис. Соотношение изучаемых признаков длина корня/стебля, мм.
Условные обозначения: 1. Дистиллированная вода, 2. Водопроводная вода, 3. Снеговая вода, 4. Вода р. Москва. Ряд 1 – длина корня, мм, ряд 2 – длина стебля, мм.

На диаграмме соотношения изучаемых признаков, можно отметить, что соотношение корень/стебель имеет резкий диапазон значений: в пробах с дистиллированной и талой (снеговой) водой. В пробах с водопроводной и водой из р. Москва разница в развитии корневой системы и стеблевой части нивелирована (не наблюдается таких резких различий в развитие корневой системы и стеблей). Корневые волоски образовались во всех пробах, кроме пробы с дистиллированной водой, что указывает на наличие солей в данных пробах.

Использование выбранного растения в качестве тест-системы можно рекомендовать для определения факта присутствия загрязнения (наличия солей) в водных пробах, как первичное звено биотестирования.

В целом, методы биотестирования и биоиндикации являются эффективными как при проведении мониторинга водных объектов с высоким уровнем антропогенной нагрузки, так и в случае проверки территорий в

целях ранней диагностики нарушения экологического равновесия. С 1991 г., методы биотестирования введены в «Правила охраны поверхностных вод» и являются обязательным элементом контроля качества водных объектов в России (Чеснокова, 2008).

Литература

Данилов-Данильян И., Лосев К. С. Ин-т водных проблем РАН. М.: Изд-во Наука, 2006. 221 с.

Ляшенко О. А. Биоиндикация и биотестирование в охране окружающей среды: учебное пособие. СПб.: Изд-во Спб ГТУРП, 2012. 67 с.

Тимофеева С.С. Прикладная техносферная рискология: учеб. пособие. Иркутск: Изд-во ИрГУ, 2014. С. 143–200.

Чеснокова С. М. Биологические методы оценки качества объектов окружающей среды. Методы биотестирования. Владимир: Изд-во Владим. Гос. ун-та, 2008. 92 с.

Ясаманов Н. А. Основы геоэкологии: учеб. пособие для экологических специальностей вузов. М.: Издательский центр «Академия», 2003. 352 с.

УДК 513.234

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ

Т.И. Плаксина

Самарский национальный исследовательский университет имени академика С. П. Королёва, г. Самара, Россия, e-mail: plaksinati.@mail.ru

Аннотация: в учебном процессе и научно-исследовательской работе мы использовали спектр жизненных форм по И.Г. Серебрякову.

Ключевые слова: биоморфы, И.Г. Серебряков, флора.

LIVING FORMS IN EDUCATIONAL PROCESS

T.I. Plaksina

*Samara National Research University, Samara, Russia,
e-mail: plaksinati.@mail.ru*

Summary: in the educational process and scientific research, we used the spectrum of life forms on I.G. Serebryakov

Keywords: biomorphs, I.G. Serebryakov, flora.

Среда обитания и растительный организм, взаимодействуют во времени и пространстве, создают многообразные жизненные формы, генетически устойчивые, адаптированные к определенным условиям существования. Эти

жизненные формы или биоморфы изучаются, классифицируются морфологами.

В учебном процессе при чтении курсов по ботанике, при выполнении курсовых, дипломных работ, кандидатских и докторских диссертаций мы используем классификации жизненных форм по К. Раункиеру (1934) и И.Г. Серебрякову (1962, 1964), а также учитывались ботанические исследования других ботаников (Высоцкий, 1915; Казакевич, 1921; Келлер, 1938; Серебрякова, 1971).

Для примера мы приводим наши исследования по флоре памятников природы, выполненные студенткой А.П. Кислёнок в 2017 г: «На основе проведенных исследований были выделены жизненные формы растений по методике И.Г. Серебрякова, представленные в табл. 1.

Таблица 1

Биоморфологический спектр во флоре «Урочище в верховьях реки Кувайки» и «Сарбайская лесостепь»

Жизненные формы	Число видов	
	Абс.	%
Деревья или кустарники	4	2,17
Кустарники или кустарнички	9	4,90
Полукустарники или полукустарнички	14	7,61
Травянистые многолетники	129	70,11
Стержнекорневые	40	21,74
Короткокорневищные	32	17,40
Длиннокорневищные	31	16,85
Плотнoderновинные	7	3,80
Луковичные	4	2,17
Кистекоорневые	4	2,17
Клубнеобразующие	3	1,63
Рыхлодерновинные	2	1,09
Корневищные	2	1,09
Дерновинные	2	1,09
Клубнекорневищные	1	0,54
Дерновинно-корневищные	1	0,54
Клубнелуковичные	1	0,54
Двулетники	9	4,90
Однолетники	16	8,70
Двулетники или однолетники	2	1,09
Всего	184	100

Анализ таблицы показывает, что на исследуемой территории основной жизненной формой растений по И.Г. Серебрякову являются травянистые

многолетники – 129 видов (70,11%). Они подразделяются на 13 групп, наиболее крупной из которых являются стержнекорневые растения – 40 видов (21,74%). К этой группе относятся: *Thesium arvense* Horvátovszky, *Gypsophilla altissima* L., *Eryngium planum* L. Наименьшим числом видов представлены однолетники и двулетники, кустарники и кустарнички, деревья или кустарники».

По неопубликованным материалам мы приводим анализ биоморф по системе И.Г. Серебрякова для Самаро-Кинельского междуречья, выполненный И.В. Шароновой как кандидатская диссертация в 2006 г.

Таблица 2

Биоморфологический спектр во флоре Самаро-Кинельского междуречья

Жизненные формы	Число видов	
	Абс.	%
Деревья	17	1,42
Деревья или кустарники	14	1,17
Кустарники или кустарнички	33	2,76
Полукустарники или полукустарнички	53	4,43
Травянистые многолетники:	755	63,13
Стержнекорневые	193	16,14
Кистекокорневые	18	1,51
Короткокорневищные	171	14,30
Длиннокорневищные	236	19,73
Дерновинные	24	2,01
Рыхлодерновинные	19	1,59
Плотнодерновинные	18	1,51
Дерновинно-корневищные	7	0,59
Клубнеобразующие	19	1,59
Клубнекорневищные	2	0,17
Корневищные	6	0,50
Луковичные	23	1,92
Клубнелуковичные	1	0,08
Стержнекистевые	7	0,59
Без корней	11	0,92
Двулетники	74	6,19
Двулетники и однолетники	36	3,01
Однолетники	214	17,89
Всего	1196	100

Подавляющее число растений – травянистые многолетники – 755 видов (63,13% от состава флоры). Значительная часть растений приходится на однолетники. Они представлены 214 видами, что составляет 17,89%.

Представителями данной жизненной формы являются *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach., *Juncus bufonius* L., *Bidens tripartita* L. и другие. Велика роль двулетников – 74 вида (табл. 2).

Татьяна Ивановна Серебрякова неоднократно обращала внимание систематиков на морфологию растений, что в их вегетативной сфере есть родовые и видовые признаки (Серебрякова, 1971).

Литература

Высоцкий Г.Н. Ергеня: Культурно-фитологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботан. Петроград, 1915. Т. 8. Вып. 10. С. 1113–1443.

Казакевич Л.И. Материалы к биологии растений Юго-Востока России. 1. Главнейшие типы вегетативного возобновления и развития травянистых многолетников // Изв. Саратов. обл. с/х опытно. станции. Саратов, 1921. Т.3. Вып.3–4. С. 99–119.

Келлер Б.А. Растение и среда. Экологические типы и жизненные формы // Растительность СССР. М.; Л., 1938 Т. 1. С. 1–13.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Советская наука, 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т.3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 146–205.

Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.

Raunkiaer C.C. The life forms of plants and statistical plant geography / Raunkiaer C.C. Oxford: Clarendon, 1934. 632 p.

Я, Тамара Ивановна Плаксина, и мои ученики приносим любовь и благодарность нашим учителям Ивану Григорьевичу и Татьяне Ивановне Серебряковым, которые дали нам знания по морфологии растений.

УДК 581.4 + 581.527.7 (470.1/.2)

СПЕКТРЫ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЧУЖЕРОДНЫХ РАСТЕНИЙ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Л.М. Поздеева¹, П.А. Ловин-Лович², Ю.А. Бобров³

Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,

г. Сыктывкар, Россия, ¹e-mail: pozdeevaliubovm@yandex.ru

²e-mail: polina.lovinlovich21@gmail.com

³e-mail: Jueri_A.B@dokkalfar.ru

Аннотация: В сообщении показано, что в пределах северо-востока европейской части России среди жизненных форм чужеродных сосудистых

растений преобладает группа наземных монокарпических трав. Из отдельных таксонов биоморф лидируют яровые монокарпики, стержнекорневые поликарпики и геоксильные кустарники. Доля монокарпических растений выше в Печорской низменности, а поликарпических (в том числе древесных) – на Мезенско-Вычегодской равнине.

Ключевые слова: сосудистые растения, чужеродная флора, жизненные формы, Мезенско-Вычегодская равнина, Печорская низменность.

SPECTRA OF LIFE FORMS OF ALIEN PLANTS OF EUROPEAN NORTHEAST OF RUSSIA

L.M. Pozdeeva¹, P.A. Lovin-Lovich², Yu.A. Bobroff³

Pitirim Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia,

¹*e-mail: pozdeevaliubovm@yandex.ru*

²*e-mail: polina.lovinlovich21@gmail.com*

³*e-mail: Jueri_A.B@dokkalfar.ru*

Summary: The report showed that within the northeast of the European part of Russia, among the growth forms of alien vascular plants, a group of terrestrial monocarpic herbs predominates. Spring monocarpics, rooted polycarps and geoxyl shrubs dominate here from elementary biomorphs. Authors show that the share of monocarpic plants is higher in the Pechora lowland, and polycarpic (including woody) - on the Mezen'-Vycheгда plain.

Keywords: vascular plants, alien flora, growth forms, Mezen'-Vycheгда plain, Pechora lowland.

Интересной проблемой современной ботаники является изучение закономерностей и результатов расширения ареалов растений с помощью человека, то есть путём заноса им в новые регионы. В результате на антропогенных и антропогенно-трансформированных экотопах возникают новые флористические комплексы, а существующие здесь естественные обогащаются вселенцами. При этом немаловажным вопросом остаётся вопрос причин отсева вида при акклиматизации, далеко не всегда объяснимый только экологическими требованиями растения к среде. Целью настоящей работы стало установление спектра жизненных форм чужеродных растений, отмеченных в двух важнейших частях Северо-Востока Европейской России – на территории Печорской низменности и Мезенско-Вычегодской равнины.

Материал и методика. Территорией исследования является Европейский Северо-Восток России, который в настоящей работе понимается как территория Печорской низменности и Мезенско-Вычегодской равнины. Модельной территорией стала Республика Коми.

Работа написана на основе сборов и личных наблюдений авторов, материалов гербариев Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, SYKO), Сыктывкарского государственного университета имени Питирима Сорокина (SYKT) и Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW, <https://plant.depo.msu.ru/>), сборов и наблюдений студентов кафедры экологии СГУ им. Питирима Сорокина, материалов сайта Плантариум (<http://www.plantarium.ru>), а также опубликованных региональных флористических работ.

Жизненные формы охарактеризованы в соответствии с системой и методологией И.Г. Серебрякова (1962, 1964) с последующими дополнениями. Основными методами исследования были сравнительно-морфологический и онтогенетический.

Результаты и их обсуждения. В ходе исследования на европейском северо-востоке найдено 37 жизненных форм чужеродных сосудистых растений, при этом все 37 обнаружены на Мезенско-Вычегодской равнине, а 27 из них на Печорской низменности (рис. 1).

В состав спектра входят (в скобках приведены номера в гистограмме):

– **деревья**: вечнозелёное лесного типа (1), листопадное лесного типа (2), лесостепного типа (3) и субарктического типа (4), вечнозелёное субарктического типа (5);

– **кустарники**: вечнозелёный аэроксильный (6), листопадный аэроксильный (7) и геоксильный (8), вечнозелёный стелющийся (9);

– **полукустарнички**: стелющийся (10);

– **поликарники**: стержнекорневые (11), подушковидные (12), кистекорневые (13), вторичнокорневищный (14), корневищный дерновый (15), плотнокустовой дерновый (16), рыхлокустовой дерновый (17), подземностолонные недерновый (18), плотнокустовой (19) и рыхлокустовой (20), надземностолонные длиннопобеговый (21) и кистекорневой (22), столонноклубневой (23), с замещающими клубнелуковицами (24), стеблелуковичный замещающий (25), корнеотпрысковый (26), суккулентно-листовой (27), лианоидный (28), длиннопобеговый эррантный (29);

– **монокарники**: прямостоячие многолетний (30), двулетний (31), озимый (32), яровой (33) и монокарпик-эфемер (34), стелющийся (35), лианоидный (36), нефотосинтезирующий фитопаразитный (37).

Как видно из рис. 1, в биоморфологическом спектре лидируют наземные формы и на Печорской низменности (100%; здесь и далее проценты идут от общего числа биоморф), и на Мезенско-Вычегодской равнине (99,8%).

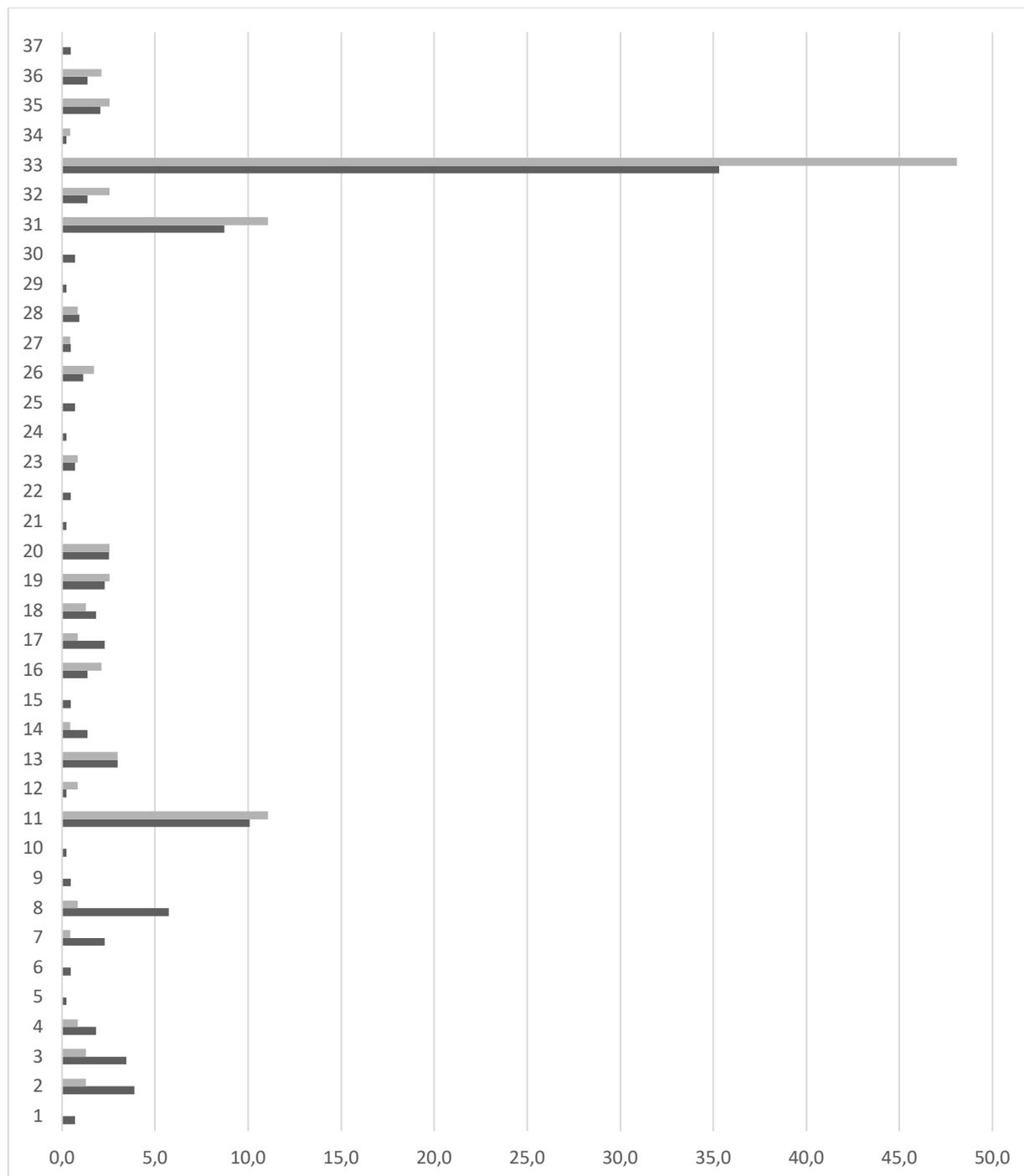


Рис. 1. Спектр жизненных форм. Условные обозначения: светлый цвет полосок – данные по Печорской низменности, тёмный – по Мезенско-Вычегодской равнине; по оси y расположены жизненные формы (номера расшифрованы в тексте), по оси x – их обилия в процентах.

Древесные формы уступают по обилию травянистым: в Печорской низменности их 4,7%, на Мезенско-Вычегодской равнине – 19,3%. Большая их доля во втором субрегионе хорошо объясняется большим количеством поселений там, их большей древностью и, соответственно, лучшим озеленением (отчасти подтверждает этот тезис и большая представленность здесь же геоксильных кустарников, также активно используемых в зелёном строительстве). При этом среди древесных форм на обеих территориях лидируют деревья (3,4% и 10% соответственно), а среди них – листопадные деревья лесного и лесостепного типов.

Из травянистых форм закономерно преобладают монокарпические растения. В Печорской низменности их 66,8%, на Мезенско-Вычегодской равнине – 50,2%. Это закономерно и хорошо объясняется суровыми климатическими условиями, в которых растениям приходится быстро развиваться в оптимальных погодных «окнах». Естественно и то, что в Печорской низменности, как более неблагоприятной в климатическом отношении территории, доля монокарпиков повышается.

В группе монокарпических растений лидируют яровые формы, составляющие в Печорской низменности 48,1%, на Мезенско-Вычегодской равнине – 35,3%. Возможно, такое преобладание яровых биоморф над остальными монокарпиками свидетельствует о большой сложности переживания зимнего периода чужеродными видами, в связи с чем растения, семена которых заносятся весной-летом и сразу же прорастают, фиксируются коллекторами и наблюдателями, а те, что развиваются медленно и уходят под зиму, в большинстве своём зимний период не переживают; во время же первой вегетации они слишком малы и пропускаются исследователями.

Среди поликарпических трав, составляющих в Печорской низменности 28,5%, а на Мезенско-Вычегодской равнине – 30,5%, лидируют стержнекорневые формы: этих биоморф 11,1% и 9,6% соответственно. На наш взгляд, это объясняется большим количеством сыпучих субстратов в экотопах внедрения чужеродной флоры (откосы дорог, промплощадки, неудобья), где именно эта жизненная форма более конкурентноспособна.

Заключение. Таким образом, в пределах Европейского Северо-Востока России у чужеродных сосудистых растений преобладающей группой жизненных форм являются наземные монокарпические травы, что закономерно и ожидаемо. Из частных биоморф лидируют яровые монокарпики, стержнекорневые поликарпики и геоксильные кустарники, преобладание которых хорошо объясняется климатическими факторами. При этом доля монокарпических растений выше в Печорской низменности,

а поликарпических и в том числе древесных – на Мезенско-Вычегодской равнине. По-видимому, здесь имеет место сочетанное влияние климата с одной стороны и истории освоения региона с другой.

Литература

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.

Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М., 1964. Т. 3. С. 146–205.

УДК 581.331.2

СТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ КРИТИЧЕСКИХ ФАЗ В РАЗВИТИИ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ С РАЗНЫМИ ТИПАМИ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ СПОРОДЕРМЫ

С.В. Полева, В.В. Ключева

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
г. Москва, Россия, e-mail: svetlanapolevova@mail.ru*

Аннотация: Проанализированы ультраструктурные особенности спородермы на разных стадиях её развития. Выделены критические моменты её функционирования на разных этапах развития и структурные особенности, позволяющие преодолевать стрессовые состояния. Комплексная система экзина-интина позволяет эффективно выполнять функции клеточной стенки в очень разных условиях за счет структурных особенностей, химизма и асинхронности развития.

Ключевые слова: Пыльцевое зерно, Спородерма, Экзина, Интина.

STRUCTURAL BASES OF CRITICAL PHASES IN THE DEVELOPMENT OF MALE GAMETOPHYTES OF FLOWERING PLANTS WITH DIFFERENT TYPES OF SPORODERM ULTRASTRUCTURE

S.V. Polevova, V.V. Klueva

*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia,
e-mail: svetlanapolevova@mail.ru*

Summary: The ultrastructural features of the sporoderm at various stages of its development are analyzed. The critical moments of its functioning at different stages of development and structural features that allow overcoming stressful conditions are highlighted. The complex system of exine-intine allows you to

effectively perform the functions of the cell wall in very different conditions due to structural features, chemistry and asynchronous development.

Keywords: Pollen grain, Sporoderm, Exine, Intine.

Мужские гаметофиты семенных растений или пыльцевые зерна одеты очень специализированной и сложноустроенной оболочкой – спородермой. Спородерма состоит из экзины, состоящей из спорополленина, самого стойкого биополимера в природе (Quilichini et al., 2015) и интины, полисахаридного слоя сложного состава, аналогичного клеточной стенке растений. Известны два типа экзины: однослойная и двухслойная экзина. Морфологически, наружная или экт-экзина имеет столбиковое строение, редко бывает гранулярная или гомогенная. Внутренняя или энд-экзина гомогенная или ламеллярная. Однослойная экзина по всем параметрам соответствует эктэкзине. В процессе развития однослойная экзина также ведет себя как эктэкзина. Эндэкзина развивается как надстройка (закладывается и развивается позднее эктэкзины) при продолжении отложения/полимеризации спорополленина на более длительное время построения спородермы.

При микроспорогенезе выделяют следующие фазы развития мужского гаметофита: формирование каллозной оболочки вокруг материнских клеток микроспор (МКМ), мейоз, формирование тетрады гаплоидных микроспор, растворение каллозы и высвобождение микроспор, вакуолизация микроспор, первый митоз – формирование двухклеточного пыльцевого зерна, второй митоз – формирование трехклеточного пыльцевого зерна, рассеивание зрелых пыльцевых зерен (двухклеточных или трехклеточных), прорастание пыльцевой трубки на рыльце пестика.

Критическими следует признать моменты, когда микроспоре или пыльцевому зерну приходится пережить значительную смену своего собственного состояния и/или состояния внешней по отношению к нему среды (García et al., 2017). В этом любой растительной клетке помогает её оболочка, которая с одной стороны выполняет функцию опоры, поддерживает определенную форму и положение клетки, а с другой стороны является барьером и фильтром для транспорта веществ внутрь и изнутри клетки и всего мужского гаметофита в целом.

Первый критический момент, это мейоз. Надо правильно поделиться на четыре сестринские микроспоры, чтобы все они не потеряли жизнеспособности и функциональности. Это достигается, в том числе, строительством каллозной оболочки, которая надежно защищает и изолирует МКМ и сестринские микроспоры от внешней среды. Такая защита

очень эффективна, т.к. позволяет успешно проходить мейозу в самых неблагоприятных условиях, например, зимой при низких температурах, которые к тому же могут сильно меняться и часто переходить точку замерзания воды. Тополь – пример хорошего преодоления подобных трудностей (рис. I, 1–3).

Второй момент – растворение каллозы. Микроспоры лишаются мощной защитной оболочки и могут рассчитывать только на свои силы. Здесь начинает играть свою роль спородерма, состоящая к этому моменту из экзины. При этом микроспоры с двухслойной экзиной имеют в наружной оболочке эктэксине отверстия – апертуры, а внутренняя оболочка эндэксина у них непрерывная. Эндэксина в местах апертур имеет линзовидное утолщение рыхлоламеллярной или гранулярной ультраструктуры – апертурную пробку, которая компенсирует недостающую в этом месте эктэксину. Микроспоры с однослойной экзиной вынуждены начать строительство не содержащей спорополленин оболочки – интины на значительно более ранних этапах, сразу после растворения каллозы, чтобы иметь возможность формировать апертуры. Отложение интины начинается в апертурах как наиболее уязвимых местах (рис. I, 4–5).

Третий момент – вакуолизация и первый митоз, т.е. формирование собственно мужского гаметофита. В протопласте микроспоры происходят не менее драматичные процессы – формирование и ресорбция центральной вакуоли и связанный с этим процессом первый митоз (Yamamoto et al., 2003; Racini et al., 2011). На этом этапе микроспора и пыльцевое зерно резко меняют водно-солевой обмен и становятся очень чувствительными к ионной силе растворов в полости пыльника, что особенно хорошо заметно при жидкостной фиксации пыльников. Очень часто не удается так подобрать содержание ионов в растворе, чтобы избежать плазмолиза. Обмен веществ с жидкой средой полости пыльника происходит очень активно либо через рыхлую эндэксину апертурной пробки двухслойной экзины, либо через апертурные сайты при однослойной экзине (рис. I, 6–7).

Четвертый момент – высыхание полости пыльника и общая дегидратация (созревание) пыльцевого зерна для встречи с иссушающим воздействием воздушной среды. На этом этапе спорополлениновая оболочка играет роль пассивной защиты (не пропускает растворы и газы) и опоры (держит форму пыльцевого зерна и содержит пыльцевой клей и трифину), а интина обеспечивает биологические функции – сигнальные (диффузия водных растворов). Морфологически это выражается в прорывании интиной спорополленин-содержащей апертурной пробки и формировании апертурной мембраны у пыльцевых зерен с двухслойной экзиной.

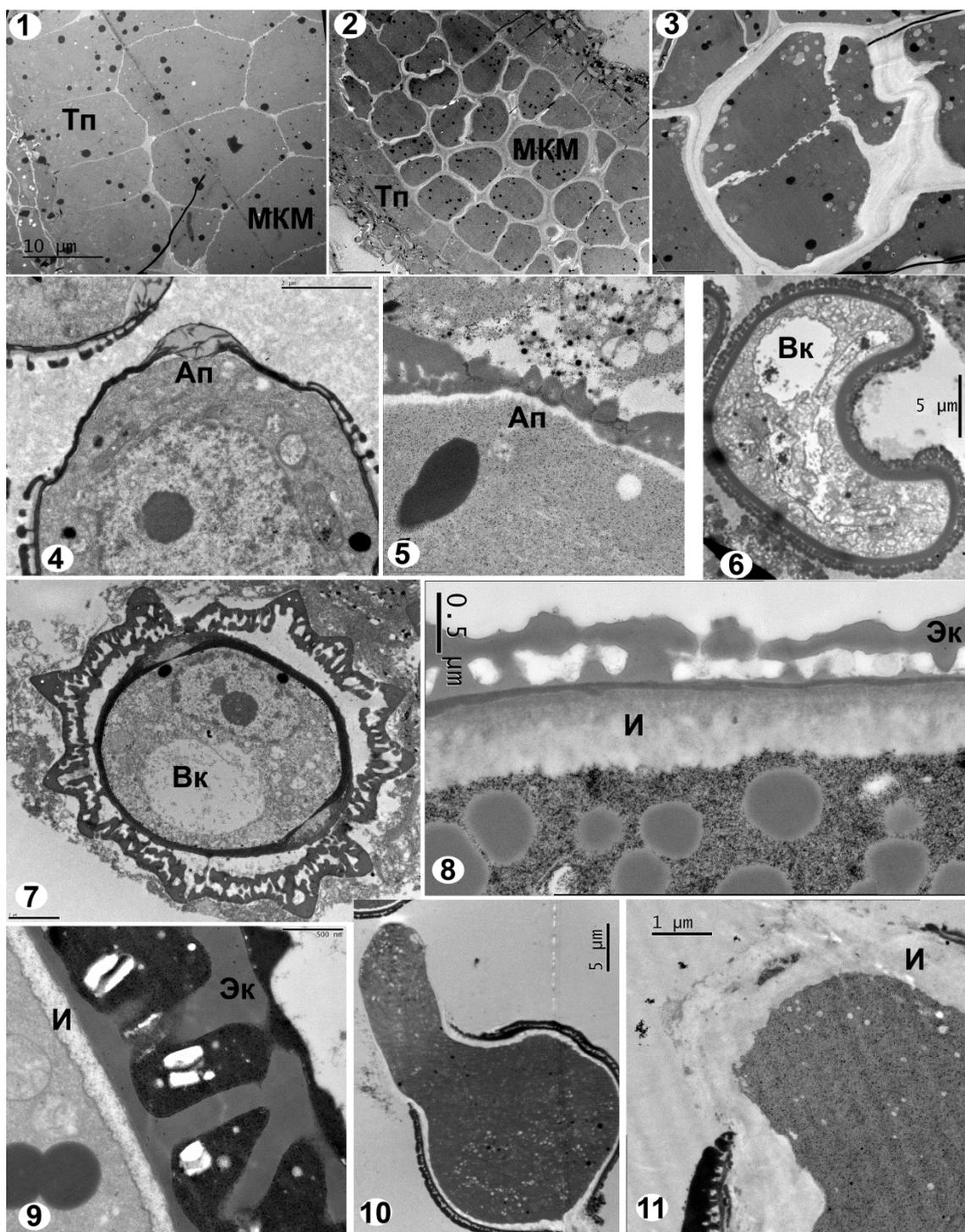


Рис. I: 1, 2, 3 – *Populus x berolinensis* C.Koch; 2 – *Chloranthus japonicus* Siebold; 3 – *Alisma plantago-aquatica* L.; 4, 6 – *Aristolochia clematitidis* L.; 5 – *Ambrosia trifida* L.; 7 – *Alliaria petiolata* (M. Bieb.) Cavara & Grande; 10, 11 – *Nicotiana tabacum* L. 1 – дифференциация тапетума (Тп) и МКМ; 2 – каллозная оболочка вокруг МКМ; 3 – мейоз; 4 – апертурная пробка; 5 – апертюра; 6 – вакуолизация микроспоры (Вк); 7 – плазмолиз; 8 – однослойная экзина (Эк); 9 – двухслойная экзина; 10 – пыльцевая трубка; 11 – переход интины (И) в клеточную стенку пыльцевой трубки.

При однослойной экзине интина утолщается еще сильнее и интенсивнее (рис. I, 8–9). Дегидратация выражается в запасании крахмальных зерен и липидных капель (реже), уменьшении мембранных структур, исчезновении вакуолей и общем загустении протопласта вегетативной клетки (García et al., 2017). В этот момент на первое место выходит проблема потери воды и связанная с этим потеря жизнеспособности пыльцевого зерна. На уровне спородермы проблема решается уменьшением площади контакта водопроводящей интины с воздухом, гармомегатными движениями и развитием различного рода оперкулумов (Volkova et al., 2013).

Пятый момент – прорастание пыльцевой трубки на рыльце пестика. Исход мужского гаметофита из компартмента спородермы, доставление спермиев к яйцеклетке происходит уже под защитой тканей гинецея, что снимает проблемы водного обмена и механической защиты, но ставит задачи узнавания и ориентирования спермиев к яйцеклетке и центральному ядру. Эти процессы связаны только с полисахаридной клеточной стенкой, которая может быстро достраиваться для роста пыльцевой трубки и легко разрыхляться для обмена информацией и высвобождения спермиев (Hepler et al., 2013; Mollet et al., 2013; Ермаков и др., 2016) (рис. I, 10–11).

Выяснение молекулярных механизмов и морфологических маркеров преодоления критических моментов в развитии и функционировании микроспор и пыльцевых зерен имеет большой потенциал для селекции и отбора устойчивых и высокопродуктивных растений, а также успешности длительного хранения пыльцы как генетического материала растений.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-04-00971.

Литература

Ермаков И.П., Матвеева Н.П., Брейгина М.А. Физиология гаплоидного поколения семенных растений. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 276 с.

García C.C., Nepi M., Pacini E. It is a matter of timing: asynchrony during pollen development and its consequences on pollen performance in angiosperms – a review // *Protoplasma*. 2017. Vol. 254. N. 1. P. 57–73.

Hepler P.K., Rounds C.M., Winship L.J. Control of cell wall extensibility during pollen tube growth // *Mol. Plant*. 2013. Vol. 6. P. 998–1017.

Mollet J.-C., Leroux C., Dardelle F., Lehner A. Cell wall composition, biosynthesis and remodeling during pollen tube growth // *Plants*. 2013. Vol. 2. P. 107–147.

Pacini E., Jacquard C., Clement C. Pollen vacuoles and their significance // *Planta*. 2011. Vol. 234. P. 217–227.

Quilichini T.D., Grienenberger E., Douglas C.J. The biosynthesis, composition and assembly of the outer pollen wall: A tough case to crack // *Phytochemistry*. 2015. Vol. 113. P. 170–182.

Volkova O.A., Severova E.E., Polevova S.V. Structural basis of harmomegathy: evidence from Boraginaceae pollen // *Plant Syst. Evol.* 2013. Vol.299. P. 1769–1779.

Yamamoto Y., Nishimura M., Hara-Nishimura I., Noguchi T. Behavior of Vacuoles during Microspore and Pollen Development in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Cell Physiol.* 2003. Vol. 44. N. 11. P. 1192–1201.

УДК 502.75, 581.5

ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ЭФЕМЕРОИДОВ В МОСКОВСКОМ РЕГИОНЕ

Г.А. Полякова, П.Н. Меланхолин

*Институт лесоведения РАН, с. Успенское, Московская обл., Россия,
e-mail: root@ilan.ras.ru*

Аннотация: Приведены материалы по приуроченности эфемероидов (*Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Korte, *Corydalis intermedia* (L.) Merat., *Corydalis solida* (L.) Clairv.) к разным типам лесных фитоценозов. Проведены учеты численности этих растений. Прослежена динамика численности этих видов на постоянных площадках наблюдения. Выявлены основные факторы внешней среды, которые влияют на изменения их численности.

Ключевые слова: эфемероиды, динамика численности, естественные популяции, посадки дикоросов, постоянные площадки наблюдений.

DYNAMICS OF SOME PROTECTED SPECIES OF EPHEMEROIDS IN THE MOSCOW REGION

G.A. Polyakova, P.N. Melancholin

*Institute of Forest Science Russian Academy of Sciences, Moscow region, Russia,
e-mail: root@ilan.ras.ru*

Summary. Materials on the association of ephemerooids (*Anemone nemorosa* L., *Anemone ranunculoides* L., *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Korte, *Corydalis intermedia* (L.) Merat., *Corydalis solida* (L.) Clairv.) with different types of forest phytocenoses are given. The abundance of these plants was considered. The dynamics of the abundance of these species at constant observation sites is traced. The main environmental factors that affect changes in their numbers are identified.

Keywords: ephemeroïds, population dynamics, natural populations, plantings of wild plants, constant observation sites.

К западу от Москвы в разных типах еловых и производных от них лесов, на значительных площадях встречается ветреница дубравная (*Anemone nemorosa* L.) (Маевский, 2006). В ельнике с примесью березы подлесок и подрост негустые. В негустом травяном покрове доминирует ветреница дубравная, встречаются живучка ползучая (*Ajuga reptans*), ортилия однобокая (*Orthilia secunda*) и щучка дернистая (*Deschampsia caespitosa*). Проективное покрытие мхов 60%, доминирует *Climacium dendroides*. Численность ветреницы на 1 м² составляет 179 экземпляров, из которых 23 генеративные.

На участке осинника с примесью березы и дуба имеется густой ярус подроста и подлеска с преобладанием лещины и рябины. Проективное покрытие травяного покрова 50%, кроме ветреницы доминируют копытень европейский (*Asarum europaeum*) и скерда болотная (*Crepis paludosa*). В моховом покрове преобладает *Rhytidiadelphus triquetrus*. Численность ветреницы дубравной на площадке 1 м² – 246 экз., из которых 28 – генеративные.

Наибольшего обилия ветреница дубравная достигает в относительно густом дубняке с кленом и серой ольхой. В подлеске обильны лещина и черемуха. В травяном покрове доминируют ветреница дубравная, хохлатка плотная (*Corydalis solida*) и чистяк весенний (*Ficaria verna*), обильны сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria*), яснотка крапчатая (*Lamium maculatum*), пролесник многолетний (*Mercurialis perrenis*). На площадке 1 м² зафиксировано 797 побегов ветреницы, из которых 54 – генеративные.

В Филевском парке Москвы была обнаружена небольшая популяция ветреницы дубравной. Древесный ярус негустой, состоит в основном из вяза, который постепенно отмирает. В травяном покрове (покрытие 40-70%) доминируют ветреница дубравная, пролесник многолетний, обильны сныть и чистяк весенний. За 11 лет наблюдений площадь участка, занятого популяцией ветреницы (1 м²), и проективное покрытие не изменились. Максимальная численность всех побегов ветреницы зафиксирована в 2019 г. (741 экз.), минимальная в 2008 г. (297). Максимальная численность генеративных побегов отмечена в 2018 г. – 198, минимальная – 11, в 2014 г.

В 70-80 гг. прошлого столетия в Московском регионе практиковались посадки редких видов растений в лесных насаждениях. В это время в Серебряноборском опытном лесничестве в старо-возрастном сосняке с участием липы и дуба была посажена ветреница дубравная. В 2008 г.

сомкнутость подлеска составляла 0.8, преобладали лещина и жимолость. В травяном покрове были обильны копытень европейский, звездчатка жестколистная (*Stellaria holostea*), осока пальчатая (*Carex digita*). Площадь, занятая ветреницей составляла около 1200 м². К 2019 г., на центральной части участка, ветреница местами выпала. Одновременно общая площадь, занятая ветреницей многократно увеличилась. Распространение ее в окружающие участки леса идет отдельными языками. Первоначально учетная площадка (10 м²) была расположена в центре пятна ветреницы. Через два года на половине этой площадки началось резкое снижение численности ветреницы, аналогичное явление отмечали в Великобритании (Shirreffs, Bell, 1984). Максимальная численность побегов (на 5 м²) отмечена в 2007 г. (3442 побега, в том числе 485 генеративных), минимальная – в 2019 г. (727, в том числе 26 генеративных).

В парке усадьбы Горки велись наблюдения за аналогичными посадками ветреницы. В древостое – липа, дуб, клен, единично ель. Подрост и подлесок редкие. В травяном покрове доминируют сныть, зеленчук желтый, ветреница дубравная. Максимальное количество побегов ветреницы на площадке 5 м² было зафиксировано в 2012 г. – 700 побегов. Минимальное в 2009 г. – около 300 побегов.

Anemone ranunculoides L. – ветреница лютиковидная характерна для широколиственных и производных от них лесов. Встречается также в городских лесопарках, старинных усадебных парках, нередко выходит на газоны и поляны. Оптимальными для произрастания ветреницы являются леса со средними по богатству и степени увлажнения почвами, преимущественно это липняки снытевые.

Наибольшее обилие *Anemone ranunculoides* наблюдается в травяном покрове, где доминирует группа неморальных видов, в первую очередь сныть, а также пролесник, хохлатка плотная, несколько меньше неморально-бореальных (зеленчук, лютик кашубский). Предыдущими исследованиями было установлено, что ветреница лютиковая относительно устойчива к вытаптыванию и обрыву цветущих побегов (Полякова, Малышева, Флеров, 1981; 1983). Чаще всего общая численность побегов ветреницы составляет 100-200 экз. на 1 м², из них от 20 до 50 генеративных. В популяциях обычно преобладают виргинильные растения. На некоторых участках максимальная численность ветреницы лютиковой может достигать 590 побегов на 1 м², из них генеративных до 100 экз.

Corydalis cava (L.) Schweigg. et Koerte – хохлатка полая встречается большей частью в широколиственных и производных от них лесах Москвы и Подмосковья (Смирнова, Черемушкина, 1975). Даже в городе хохлатка

может образовывать популяции площадью более 10 м², за городом - сотни квадратных метров (Полякова, Меланхолин, 2009). Хохлатка отмечена нами как в широколиственных насаждениях разного состава, так и производных от них осинниках и серо-ольшанниках. Большое обилие хохлатки в травяном покрове отмечено там, где доминируют виды неморальной группы: (ветреница лютиковая, пролесник, реже сныть и звездчатка жестколистная) и несколько меньше неморально-бореальных видов (зеленчук и лютик кашубский). Учет возрастного состава популяций хохлатки полой показал, что на 1 м² приходится от 2 до 52 генеративных экземпляров, при общей численности до 100 экз. Причем превалировать могут как генеративные, так и виргинильные особи. Чаще всего численность хохлатки не превышает 30-40 экз. на 1 м².

Corydalis intermedia (L.) Merat. – хохлатка промежуточная в европейской части СССР встречается вместе с хохлаткой плотной и хохлаткой Маршалла в дубовых и дубово-липовых лесах (Смирнова, Черёмушкина, 1975). В Московском регионе произрастает преимущественно в широколиственных насаждениях и производных от них березняках и осинниках, по склонам оврагов и берегов рек. Большого обилия хохлатка может достигать в лесах, нарушенных рекреацией: в средневозрастном березняке на Крылатских холмах, в кленовнике лесопарка Узкое и в широколиственных насаждениях Филевского лесопарка. Наибольшего обилия это растение достигает в березняке лещиново-зеленчуковом с большим участием ветреницы лютиковидной. Максимальное обилие хохлатки было зафиксировано в 2017 г. – около 150 побегов на 1 м², минимальное в 2007 – около 90 экз. Основным спутником хохлатки является сныть.

Corydalis solida (L.) Clairv. – хохлатка плотная одна из самых распространенных и неприхотливых хохлаток. Основным спутником этой хохлатки является сныть. Часто вместе с хохлаткой плотной произрастают также ветреница лютиковидная, копытень европейский, зеленчук желтый, пролесник многолетний. В дубраве лещиново-пролесниковой весенняя синюзия представлена ветреницей лютиковидной и хохлаткой плотной. В травяном покрове, наряду с пролесником многолетним, обильны зеленчук желтый, и копытень европейский. Максимальное количество побегов хохлатки отмечено на постоянной площадке 10 м² в 2018 г. – около 500 экз., минимальное в 2015 г. – 150.

Хохлатка хорошо приживается в местах посадки и со временем способна далеко распространится от мест внедрения. В Серебряноборском опытном лесничестве в питомнике травянистых растений она, наряду со

многими другими травянистыми растениями, была посажена в 70-е годы прошлого века. В 90-е годы питомник был заброшен. В настоящее время хохлатка распространилась под кронами широколиственных пород деревьев. В травяном покрове доминируют, наряду с хохлаткой, ветреница лютиковая, сныть, звездчатка жестколистная и зеленчук. Наименьшая численность хохлатки на постоянной площадке 5 м² составляла около 400 экземпляров в 2015 г., наибольшая в 2019 г. – более 1000. Из них генеративных особей 57 и 150 соответственно.

Всего было сделано более 100 описаний на участках, где встречались эфемероиды. На 76 из них произрастала ветреница лютиковидная, ветреница дубавная – на 25, хохлатка плотная зафиксирована на 43 площадках, хохлатка полая на 25, хохлатка промежуточная на 8 площадках. Нередко на одном участке (10 м²) произрастало по два вида эфемероидов, иногда три эфемероида (ветреница лютиковидная, хохлатки полая и плотная; ветреница лютиковидная, хохлатки полая и промежуточная).

Сныть отмечена на всех участках, где встречаются эфемероиды. Для ветреницы лютиковидной, обычными спутниками также являются зеленчук, пролесник, хохлатка плотная, копытень, осока волосистая, зеленчук. Для ветреницы дубравной обычными спутниками являются лютик кашубский, живучка ползучая, зеленчук желтый. Для хохлатки промежуточной кроме сныти, обычными спутниками также являются ветреница лютиковидная и зеленчук желтый. Для хохлатки полой спутниками являются ветреница лютиковидная, хохлатка плотная и пролесник многолетний. Для хохлатки плотной, кроме сныти, спутниками являются пролесник многолетний, зеленчук желтый, ветреница лютиковидная, копытень европейский.

Литература

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

Полякова Г.А., Малышева Т.В., Флеров А.А. Антропогенное влияние на сосновые леса Подмосковья. М.: Наука, 1981. 144 с.

Полякова Г.А. Малышева Т.В., Флеров А.А. Антропогенные изменения широколиственных лесов Подмосковья. М.: Наука, 1983. 120 с.

Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Мониторинг редких растений на территории Москвы и ближнего Подмосковья – на примере раноцветущих видов // Мониторинг природного наследия М.: Тов-во научных изданий КМК, 2009. С.105–131.

Смирнова О.В., Черёмушкина В.А. Род Хохлатка – *Corydalis Medic.* // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. Вып. 2. С.60–70.

Старостенкова М.М. Ветреница дубравная // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 129–134.

Старостенкова М.М. Ветреница лютичная // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ, 1976. Вып. 3. С. 120–129.

Shirreffs D.A., Bell A.D. Rhizome development growth and clone development in *Anemone nemorosa* L. // Ann. bot. 1984. Т.54. № 3. Р. 315–324.

УДК 549.28

ДИКОРАСТУЩИЕ РАСТЕНИЯ КАК АККУМУЛЯТОРЫ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ (РВ) В УСЛОВИЯХ ГОРОДСКОЙ СРЕДЫ НА ПРИМЕРЕ КЛЕВЕРА ПОЛЗУЧЕГО (*TRIFOLIUM REPENS* L.)

А.А. Попова¹, Нгуен Тхи Ким Фунг², Т.В. Архипова¹

¹*Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия, e-mail: tata50509@mail.ru*

²*Vietnam*

Аннотация: Неуклонный рост содержания тяжелых металлов в почве, воде и воздушном пространстве современных городов и промышленных центров, ведет к росту числа экологических проблем современного человечества. Использование растений в перспективных методах очистки почв и грунтов от тяжелых металлов, а также аккумуляции их на листовой поверхности является наиболее экономически выгодным и экологичным.

Ключевые слова: фиторемедиация, тяжелые металлы, растения-аккумуляторы, городская флора.

WILD PLANTS AS ACCUMULATORS OF HEAVY METALS (PB) IN THE URBAN ENVIRONMENT ON THE EXAMPLE OF CREEPING CLOVER (*TRIFOLIUM REPENS* L.)

A.A. Popova¹, Nguyen Thi Kim Phung², T.V. Arkhipova¹

¹*Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia, e-mail: tata50509@mail.ru*

²*Vietnam*

Summary: The Steady increase in the content of heavy metals in the soil, water and air space of modern cities and industrial centers, leads to an increase in the number of environmental problems of modern humanity. The use of plants in promising methods of soil and soil purification from heavy metals, as well as their accumulation on the leaf surface is the most cost-effective and environmentally friendly.

Keywords: phytoremediation, heavy metals, battery plants, urban flora.

Антропогенная нагрузка на городскую флору и фауну стала настолько велика, что можно смело говорить о городском экологическом кризисе. В городском ландшафте мы видим преобладание автомобильных дорог и огромное разнообразие автомобильного транспорта, можно предположить, что большинство почв будет загрязнено именно свинцом, который поступает в окружающую среду с отработанными газами двигателей внутреннего сгорания. С отходами от предприятий в воздух выбрасываются частицы тяжёлых металлов и радиоактивные элементы (Бричкова, 2003)

И именно поэтому в последние годы, большое внимание уделяется методу очистки почв при помощи дикорастущих растений. Ведь растения способны в своих подземных и наземных частях накапливать достаточно большое количество тяжелых металлов. Этот метод, очистки почв с помощью накопительной способности растений назвали фиторемедиацией. Известно, что не каждый вид растений обладает способностью к интенсивному накоплению. Поэтому выделяют растения фиторемедиаторы, они же гипераккумуляторы, тяжелых металлов, например: Одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), Подорожник средний (*Plantago media*), Мятлик луговой (*Poa pratensis*), Бодяк полевой (*Cirsium arvense*) и некоторые другие виды (Бричкова, 2003)

В золе растений возрастает содержание тяжелых металлов, причем высшие растения могут содержать опасную долю концентрации тяжелых металлов, и даже морфологически и паталогически ни как это не проявить. Токсичное влияние тяжелых металлов на растение мы можем увидеть, наблюдая за ростом растений. Опасность тяжелых металлов обуславливается непосредственно их токсичным действием на живые объекты, они включаются в пищевые цепи, и тем самым входят в круговорот химических элементов в природе.

Свинец – типичный рассеянный элемент, который содержится во всех компонентах окружающей среды. Согласно А.В. Ковалевскому (1984), в одних организмах и тканях растений концентрация свинца может возрасти с увеличением ее в почве, а в других имеет предел, ограничивающий накопление металла. Свинец может поступать через листовую пластинку по воздуху. Различные органы растений (корни, стебли, листья, плоды, семена), а также ткани (флоэма, ксилема, кора) различаются своей возможностью накапливать свинец. Она убывает в рядах «корни-листья-стебли-кора-плоды» - для травянистых растений, и «корни-кора-листья-древесина-плоды» для древесных (Ильин, Степанова, 1981).

Биохимические механизмы поглощения пока до конца не изучены. Существует предположение, что часть свинца поступает в растение через пассивную способность корня к поглощению. Его слизистые выделения клеток кончика и ризодермы играют немаловажную роль в этом процессе. Составляющие слизи – это высокомолекулярные полисахариды. Скорость поступления и способность слизи связывать тяжелые металлы зависит от сродства тех самых полисахаридов слизи и ионов металлов. Наиболее родственен к группе этих полисахаридов – свинец (Pb). Помимо этого, клетки корневого чехлика различаются по способности связываться с тяжелыми металлами, и накапливать их.

Свинец, попадающий в корень, откладывается в клеточной стенке в виде кристаллов – фосфатных комплексов. Зафиксировано, что большая часть свинца скапливается именно в корневой части. Наименьшее содержание свинца наблюдается в плодах и семенах.

По способности накапливать и распределять тяжелые металлы в клетках и тканях растений отмечают: аккумуляторы, индикаторы, исключители.

Растения-аккумуляторы, могут накапливать концентрацию тяжелых металлов в несколько раз выше, чем в почве. Среди аккумуляторов выделяют гипераккумуляторы, которые способны накапливать высокую концентрацию металлов без отрицательных последствий для своего произрастания.

При помощи метода с использованием вольтамперометрического анализа, нами были получены данные, на основе которых мы сделали заключение, что антропогенная нагрузка напрямую влияет на загрязнение почв тяжелыми металлами, а также, что клевер ползучий (*Trifolium repens*) способен аккумулировать тяжелые металлы (Pb, Cd) в больших количествах. Полученные нами данные дают возможность нам рекомендовать клевер ползучий (*Trifolium repens*) к использованию в качестве гипераккумулятора тяжелых металлов для фиторемедиации в условиях города, с последующей его утилизацией.

Биологическая очистка, переработка отходов с помощью растений, фиторемедиация на данный момент намного эффективнее, экономичнее и экологичнее, чем методы очистки загрязнений с помощью химического вмешательства и физического воздействия. Фиторемедиация сокращает количество вторичных отходов, все процессы протекают в более мягких условиях и отличаются универсальностью.

Литература

Алексеев Ю.В. Тяжелые металлы в почвах и растениях. Л.: Агропроиздат, 1987. 142 с.

Бричкова Г.Г. Использование растений для очистки территорий, загрязненных тяжелыми металлами. 2003. №1. С. 100–106.

Гончарова Н.В. Фиторемедиация: новая стратегия использования растений для очистки почвенного покрова // Экологический вестник. 2010. С. 5–12.

Ильин В.Б. О нормировании содержания тяжелых металлов в растениях. 1987. № 8. С. 63–65.

Ильин В.Б., Степанова М.Д. Относительные показатели загрязнения в системе почва – растение // Почвоведение. 1979. № 11. С. 61–67.

Ковалевский В.В. Геохимическая экология. М.: Колос, 1974. 299 с.

Саев Ю.Е., Ревич Б.А., Янин П. и др. Геохимия окружающей среды. М.: Недра, 1990. 335 с.

Фомин Г.С., Фомин А.Г. Почва. Контроль качества и экологической безопасности по международным стандартам. М.: Протектор, 2001. 304 с.

УДК 582. 33/34

СОСТОЯНИЕ ТЕРРИТОРИАЛЬНОЙ ОХРАНЫ МОХОВИДНЫХ, РЕКОМЕНДОВАННЫХ ВО ВТОРОЕ ИЗДАНИЕ КРАСНОЙ КНИГИ ТУЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.Н. Попова

*Воронежский государственный институт физической культуры,
г. Воронеж, Россия, e-mail: leskea@yml.ru*

Аннотация: приводятся данные о нахождении редких моховидных на охраняемых территориях. Состояние территориальной охраны 85% моховидных, имеющих официальный природоохранный статус, оценивается как удовлетворительное.

Ключевые слова: бриофлора, Красная книга, моховидные, территориальная охрана.

STATUS OF TERRITORIAL PROTECTION OF MOSSES RECOMMENDED IN THE SECOND EDITION OF THE BOOK OF TULA REGION

N.N. Popova

*Voronezh State Institute of Physical Culture, Voronezh, Russia,
e-mail: leskea@yml.ru*

Summary. The data on the presence of rare mosses in protected areas are given. The state of territorial protection of 85% of mosses having the official nature protection status is estimated as satisfactory.

Keywords: bryoflora, bryophytes, Red book, territorial protection.

К настоящему времени в бриофлоре Тульской области известно около 260 видов моховидных. Как и в большинстве областей средней полосы России, не менее 30% видового состава являются редкими. В первом издании Красной книги Тульской области (Красная..., 2010) в основном списке значилось 44 вида, во второе издание рекомендуется столько же. На основании многолетних исследований бриофлоры Тульской области и целенаправленного мониторинга стояния редких видов проведены некоторые изменения в разделе «Моховидные». Они касаются как качественного состава видов, нуждающихся в охране, так и категорий природоохранного статуса. Помимо степени устойчивости популяций немаловажную роль для оценки перспектив существования редких видов играет состояние их территориальной охраны. Этому аспекту и посвящена данная статья.

Ниже перечислены моховидные, рекомендованные во второе издание КК области с указанием природоохранного статуса (в скобках), отношения общего количества местонахождений к количеству охраняемых местонахождений; перечислены конкретные ООПТ, где эти виды отмечены. Номенклатура приводится по: Ignatov, Afonina, Ignatova et al, 2006; Konstantinova, Bakalin et al, 2009, поэтому авторы таксонов не указаны. Сокращения: ПП – памятник природы, МЗ – музей-заповедник, р-н – район.

Anthoceros agrestis (1). 2/1. Крапивенский заказник (Щекинский р-н).

Dichodontium pellucidum (3), 5/3. ПП: Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н), Бегичевский лес, (входит в МЗ «Куликово поле», Куркинский р-н).

Dicranum viride (2), 11/5. Крапивенский заказник; ПП: Шилова гора (Ефремовский р-н), Участок леса с остепненным склоном между д. Хрящ и д. Мощены (Белевский р-н), Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево (Ленинский р-н), Алексинский бор (Алексинский р-н).

Distichium capillaceum (2), 1/1. Единственное местонахождение – ПП Шилова гора (Ефремовский р-н).

Encalypta streptocarpa (2), 1/1. Единственное местонахождение является ПП (Шилова гора, Ефремовский р-н).

Encalypta vulgaris (3). 4/3. МЗ «Куликово поле» (Татинки), ПП: Участок

луговой степи и дубрава у д. Вязово и Шилова гора (Ефремовский р-н).

Eurhynchium angustirete (3), 14/6. ПП: Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н), Участок леса с остепненным склоном между д. Хрящ и д. Мощены» (Белевский р-н), Зеленая зона дома отдыха «Велегож» (Заокский р-н), Сосновый бор на р. Восьме (Ясногорский р-н; МЗ: «Ясная Поляна» (Щекинский р-н), «Поленово» (Заокский р-н), «Куликово поле» (Куркинский, Кимовский р-н).

Fissidens adianthoides (2), 1/0. Единственное местонахождение – перспективный ПП (Лупишкинское болото, Кимовский р-н).

Fontinalis antipyretica (2), 5/1. ПП Зеленая зона дома отдыха «Велегож», перспективный ПП Лупишкинские болота.

Hamatocaulis vernicosus (1), 1/1. Известное по литературным данным местонахождение является ПП Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево (Ленинский р-н).

Hedwigia ciliata (3), 2/1. ПП Группа глыб кварцевого песчаника «Конь-камень» (Ефремовский р-н), второе местонахождение значится в числе примечательных природных объектов: Урочище Папоротниковое у с. Козье.

Helodium blandowii (2), 7/3. МЗ «Куликово поле» (Большеберезовское болото), ПП Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево (Ленинский р-н); перспективные ПП: Карстовые болота Кочки (Щекинский р-н) и болота у с. Лобынское (Ленинский р-н).

Hydroamblystegium tenax (3), 11/4. ПП: Зеленая зона дома отдыха «Велегож» (Заокский р-н), святой источник Блаженной Ефросинии (Алексинский р-н), Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н); МЗ: «Поленово», «Куликово поле».

Hydrohypnum luridum (3), 7/4. ПП: Зеленая зона дома отдыха «Велегож» (Заокский р-н); Участок луговой степи и дубрава у д. Вязово (Ефремовский р-н), Белая гора (Плавский р-н), Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н).

Leucodon sciuroides (3), 16/4. Крапивенский заказник; МЗ «Куликово поле»; ПП: Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н), Урочище Излучина (тот же р-н), перспективный ПП Участок леса с остепненным склоном между д. Хрящ и д. Мощены» (Белевский р-н).

Limprichtia cossonii (1), 1/0. Единственное местонахождение значится в списке перспективных ПП Лупишкинское болото (Кимовский р-н).

Metzgeria furcata (1), 1/1. Единственное достоверное местонахождение находится на территории Крапивенского заказника.

Paraleucobryum longifolium (2), 1/0. Единственное местонахождение значится в числе примечательных природных объектов: Урочище Папоротниковое у с. Козье.

Neckera pennata (1), 5/1. Крапивенский заказник; перспективный ПП Участок леса с остепненным склоном между д. Хрящ и д. Мощены (Белевский р-н).

Plagiothecium latebricola (2), 2/2. МЗ «Ясная поляна», Крапивенский заказник.

Platyhypnidium riparoides (2), 2/1. ПП Зеленая зона дома отдыха «Велегож» (Заокский р-н).

Porella platyphylla (2), 4/2. МЗ «Ясная поляна» (Щекинский р-н), ПП Алексинский бор (Алексинский р-н).

Pseudobryum cinclidioides (2), 1/1. Единственное местонахождение является ПП Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево (Ленинский р-н).

Pseudeskeella catenulata (3), 2/1. ПП Урочище Излучина (Веневский р-н).

Ptilium crista-castrensis (2), 8/2. МЗ «Поленово», ПП Алексинский бор (Алексинский р-н), примечательный объект Стрикинское болото (Арсеньевский р-н).

Rhodobryum roseum (3), 4/2. МЗ «Поленово» (Заокский р-н), ПП Алексинский бор (Алексинский р-н).

Rhynchostegium arcticum (3), 7/2. ПП: святой источник Блаженной Ефросинии (Алексинский р-н), Урочище Солдатское (Ефремовский р-н).

Rhytidiastrum squarrosus (3), 7/3. МЗ: «Куликово поле» (ПП Нижний Дубик), «Ясная поляна», «Поленово»; перспективный ПП Дача «Ока» (Суворовский р-н).

Rhytidium rugosum (1), 1/0. Местонахождение находится на территории проектируемого заказника «Гульские засеки».

Ricciolepis natans (2), 3/1. МЗ «Ясная Поляна», перспективный ПП Фалдинские болота (Щекинский р-н).

Schistostega pennata (1), 1/0. Известное местонахождение значится в списке примечательных природных объектов «Долгомошно-сфагновые сосняки в окр. пос. Ланьшинский» и официального природоохранного статуса не имеет.

Seligeria pusilla (3), 6/3. ПП Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н), Утес Галочник (Ефремовский р-н), примечательный природный объект урочище Папоротниковое (тот же р-н).

Seligeria calcarea (3), 2/1. ПП Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь (Веневский р-н).

Sphagnum balticum (3), 8/3. ПП: Болото Клюква (Белевский р-н), Фалдинские болота (Ленинский р-н), Смешанный лес между пос. Североагеевский и д. Варушицы (Суворовский р-н), перспективный ПП Карстовые болота Кочаки (Щекинский р-н).

Sphagnum fimbriatum (3), 11/2. ПП Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево, перспективные ПП: Смешанный лес между пос. Североагеевский и д. Варушицы (Суворовский р-н), перспективный ПП Карстовые болота Кочаки (Щекинский р-н).

Sphagnum fuscum (1), 4/0. Перспективный ПП «Лупишкинское болото» (Кимовский р-н) и заказник «Тульские засеки».

Sphagnum magellanicum (3), 15/3. ПП: Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево и Фалдинские болота (Ленинский р-н), Смешанный лес между пос. Североагеевский и д. Варушицы (Суворовский р-н); перспективный ПП Карстовые болота Кочаки (Щекинский р-н), Клюква (Белевский р-н).

Sphagnum obtusum (2), 6/1. ПП: Фалдинские болота (Ленинский р-н), перспективные ПП: Карстовые болота Кочаки (тот же р-н), Карстовые болота Кочаки (Щекинский р-н).

Sphagnum palustre (1), 4/1. ПП: Карстовые озера Бездонное и Бездонье (Кимовский р-н), Фалдинские болота (Ленинский р-н).

Sphagnum warnstorffii (2), 7/1. ПП Карстовые озера Бездонное и Бездонье (Кимовский р-н) Перспективные ПП: Болото Большое Моховое (Белевский р-н), Лупишкинское болото (Кимовский р-н).

Sphagnum wulfianum (2), 5/2. ПП Участок засечного леса с карстовыми болотами между пос. Озерный и д. Ломинцево (Ленинский р-н), МЗ «Ясная поляна».

Timmia megapolitana (2), 2/2. Крапивенский заказник, ПП Скальные обнажения известняков в долине реки Осетр у с. Венев-Монастырь» (Веневский р-н).

Tomentypnum nitens (1), 1/0. Перспективный ПП Лупишкинское болото (Кимовский р-н).

Tortula mucronifolia (3), 1/1. ПП Урочище Излучина (Веневский р-н).

Таким образом, можно заключить: 1) состояние территориальной охраны 85% моховидных, имеющих официальный природоохранный статус, можно оценить как удовлетворительное; для 6-ти видов, преимущественно аркто-бореальных гелофитов, охрана отсутствует; 2) действующая система ООПТ охватывает как характерные зональные, так и уникальные сообщества

средней полосы России, однако в ней наименее представлены экосистемы сфагновых болот, которые характеризуются высоким разнообразием редких бореальных видов; 3) в отсутствие заповедника как наиболее значимого типа ООПТ в Тульской области значительно возрастает роль музеев-заповедников.

Литература

Красная книга Тульской области: растения и грибы / Под ред. А.В. Щербачева. Тула: Гриф и К, 2010. 393 с.

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // *Arctoa*. 2006. Vol. 16. P. 1–130.

Konstantinova N.A., Bakalin V.A. et al. Check-list of liverworts (Marchantiophyta) of Russia // *Arctoa*. 2009. Vol. 18. P. 1–64.

УДК 581.522.4+581.543

РАННЕВЕСЕННЕЦВЕТУЩИЕ СТЕПНЫЕ РАСТЕНИЯ ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ И ИХ АДАПТАЦИИ К РАННЕМУ РАЗВИТИЮ

О.А. Попова

*Забайкальский государственный университет, г. Чита, Россия,
e-mail: olga.popova-54@yandex.ru*

Аннотация: В статье приведены данные о раннецветущих растениях Восточного Забайкалья. На территории края выявлено 340 видов раннецветущих растений, которые по срокам зацветания подразделены на три группы: ранневесеннецветущие, средневесеннецветущие и поздневесеннецветущие растения. Обнаружено, что наиболее интересной по адаптациям являются растения первой группы, которые цветут в ранневесенний период. Эта группа включает 55 видов. У всех выявленных видов цветки в почках формируются летом предшествующего года. Выяснено, что большинство ранневесеннецветущих растений растут в степи, на южных степных каменистых склонах, являясь петроксерофитами и ксерофитами. Это миниатюрные травянистые стержнекорневые растения, имеющие розеточную или полурозеточную форму роста, часто образующие плотные растения-подушки. После периода цветения ранневесеннецветущие растения Восточного Забайкалья продолжают активный рост и поэтому они успевают накопить достаточный запас пластических веществ, необходимых растению для быстрого развития в следующий весенний период.

Ключевые слова: Восточное Забайкалье, раннецветущие виды, адаптации растений.

EARLY-BLOOMING STEPPE PLANTS OF EASTERN TRANSBAIKALIA AND THEIR ADAPTATIONS TO EARLY PLANT DEVELOPMENT

O.A. Popova

Transbaikal State University, Chita, Russia, e-mail: olga.popova-54@yandex.ru

Summary: The article presents data on early-blooming plants of Eastern Transbaikalia. 340 species of early-blooming plants were found across the territory and they can be classified into three groups according to the periods of their blooming: early-spring, mid-spring and late-spring blooming plants. We found that early-spring plants of the first group were characterized by the most interesting adaptations. This group includes 55 species. Flower buds in all these species form in summer during the previous year. Most early-blooming plants grow in steppes, on southern steppe rocky slopes. They are petroxerophytes and xerophytes. They are miniature grassy taproot plants with rosette-like or semi-rosette form of growth which often form thick cushion plants. After the blooming period, early-spring blooming plants of Eastern Transbaikalia continue to grow actively and accumulate a sufficient supply of plastic substances for rapid development during the next spring period.

Keywords: Eastern Transbaikalia, early-spring blooming species, plant adaptations.

Весна в Восточном Забайкалье наступает во второй половине апреля и продолжается до конца мая – начала июня (Типы местности..., 1961). В течение мая часты ночные заморозки, наблюдаются резкие колебания дневных и ночных температур воздуха и почвы. Осадков выпадает мало. Весной отмечается самая низкая в году влажность воздуха, которая в отдельные дни может опускаться до 15–10%. В целом весной складываются малоблагоприятные условия для начала вегетации и цветения. По этой причине в первой половине мая в степях Забайкалья цветут немногие виды растений, хорошо адаптированные к крайне неблагоприятным условиям.

Проведенные нами исследования показали (Дулепова, 1993, Попова, 1996), что в весенний период в развитии растений основных растительных сообществ Восточного Забайкалья, можно выделить четыре подсезона.

Предвесенний подсезон (15-25.IV) наступает в середине апреля с переходом среднесуточной температуры через 0⁰. В этот период устанавливаются первые теплые дни с температурами +5⁰...+10⁰. В отдельные дни температура воздуха в приземном слое может достигать +15⁰...+18⁰. Ночные же температуры в этот период остаются постоянно

отрицательными. Фенологически период начинается с возобновления роста цветочных почек *Pulsatilla turczaninovii* Kril. et Serg., *P. multifida* (G. Pritzel) Juz. На этот период приходится начало вегетации озимых побегов и зимнезеленых листьев у рано развивающихся видов: *Androsace incana* Lam., *Alyssum lenense* Adams, *A. obovatum* (S.A. Mey.) Turcz. Цветущих растений еще нет и сезонный аспект сообществ бурый.

Ранневесенний подсезон (25.IV–10.V) устанавливается переход среднесуточных температур через 0°. В это время в регионе отмечается очень резкая смена температурных условий в течение суток и в разные дни. Оттепели с дневными температурами +15...+18° сменяются холодной погодой с ночными заморозками до -5...-10°. Средние ночные и дневные температуры удерживаются на уровне предвесеннего подсезона, но в отдельные теплые дни в степях приземный слой воздуха днем прогревается до +20°, а поверхностный слой почвы прогревается до +25°. Фенологически ранневесенний подсезон в степи начинается с зацветания *P. turczaninovii*, *Gagea pauciflora* (Turcz. ex Trautv.) Ledeb., *Physochlaina physaloides* (L.) G. Don, на лугах – *Cimicifuga aquatica* (L.) Zuev; *C. pseudoaquatica* (Kusn.) Zuev, *Primula farinosa* L., а в лесах – *Populus tremula* L., *Rhododendron dauricum* L., *Pulsatilla multifida* (Pritz.) Juz. (Радыгина, 1970). В этот период цветет 55 видов ранневесеннецветущих растений и наблюдается начало массовой бутонизации весенних видов. Растительный покров выглядит безжизненным. Преобладают бурые и желтые тона прошлогодней травы.

Средневесенний подсезон наступает с 10-15 мая (10-20.V). В этот период осуществляется переход среднесуточных температур через +5° и устанавливаются обычно невысокие, но положительные температуры с редкими заморозками. Среднедневные температуры на уровне +10°, максимальные +15°...+20°, а ночные -5°...0°. Среднесуточная температура корнеобитаемого слоя почвы в степях достигает +10°, что обуславливает возможность ростовых процессов. В этот период зацветает 62 вида средневесеннецветущих растений. Вестником разгара весны в степях является массовое цветение *Pulsatilla turczaninovi*. В степи начинается цветение *Iris ventricosa* Pallas, *A. lenense*. *Spiraea dahurica* (Rupr.) Maxim., *S. elegans* Pojark., *S. pubescens* Turcz., *Androsace maxima* L., *A. septentrionalis* L., на лугах *Eriophorum gracile* Koch, *Ranunculus propinquus* C.A. Meyer, *Primula nutans* Georgi; в лесах *Betula davurica* Pall.; *B. pendula*, *Spiraea media* Franz Schmidt, *Iris uniflora* Pall., *Corydalis turtschaninovii* Bess., *Potentilla fragarioides* L., *V. dactyloides* Schultes

Поздневесенний подсезон наступает после 20 мая (20V-10.VI). В это время происходит переход среднесуточных температур через +10° и

устанавливаются дневные температуры воздуха +15 – +25°, а в корнеобитаемом слое почвы в степях +25 – +30°. Ночные температуры еще невысокие +1° – +5°, но заморозки становятся более редкими и появляются условия для интенсивного роста растений. На этот период приходится цветение 223 видов растений. Весна в регионе заканчивается обычно в первой декаде июня, когда осуществляется переход среднесуточных температур через +15°. Таким образом, в Восточном Забайкалье к раннецветущим растениям относится 340 видов (Попова, 2005).

Группа ранневесеннецветущих растений самая малочисленная среди раннецветущих растений Восточного Забайкалья. Она насчитывает всего 55 видов, что составляют 16,2% от общего числа раннецветущих растений. Ранневесеннецветущие растения представлены во всех четырех флористических комплексах, но только в степном комплексе они значительно преобладают и составляют 46 видов, что соответствует 83,4%. В степном комплексе среди ранневесеннецветущих растений доминируют горностепные (20 видов) и степные (17 видов) виды. Растения этих двух групп растут в горной степи, где в ранневесенний период, при общих отрицательных температурах, и почва, и приземный слой воздуха хорошо прогреваются и тем самым создаются условия для их раннего роста цветения. Лесостепные виды, как растения более требовательные к условиям обитания, составляют небольшую группу, включающую 7 видов.

Анализ жизненных форм ранневесеннецветущих растений показал, что они многообразны, но большая их часть представлена одним или двумя видами. Например, к полурозеточным кистекарневым поликарпикам относится только один вид *Ranunculus rigescens* Turcz. ex Ovcz., к кистекарневым розеточным поликарпикам *P. farinose*, а к длиннокорневищным поликарпикам *Carex duriuscula* С. А. Meyer, Мém. Два вида *Iris potaninii* Maxim., *I. tenuifolia* Pallas объединены в группу короткокорневищных дерновинных поликарпиков, *G. pauciflora*, *Tulipa uniflora* (L.) Besser ex Baker. – луковичные поликарпики, *Ulmus pumila* L., *Populus tremula* – деревья и т.д. Кустарники среди ранневесеннецветущих растений также немногочисленны и насчитывают пять видов. Это такие горностепные виды, как *Spiraea aquilegifolia* Pall., *Ulmus macrocarpa* Hance, лесостепной – *Armeniaca sibirica* (L.) Lam. и два вида светлохвойно-лесной группы – *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, *R. dauricum*. Несмотря на разную фитоценотическую приуроченность, их объединяет то, что все они цветут до развертывания листьев. *R. dauricum*, являясь зимнезеленым кустарником в период цветения сохраняет прошлогодние листья.

Самой многочисленной группой оказались стержнекорневые поликарпики. Они насчитывают 28 видов, или 50,9% от общего числа ранневесеннецветущих растений. Из них 21 вид относится к розеточным, 4 вида – к полурозеточным, 3 – к безрозеточным поликарпикам. Среди безрозеточных растений два вида (*Euphorbia fischeriana* Steud., *P. physaloides*) имеют глубокостержнекорневую систему с развитыми толстыми ветвистыми клубнями. Не только травянистые поликарпики, но и ранневесенние полукустарнички (*Alyssum tortuosum*, *A. obovatum*, *Stellaria cherleriae*) и даже озимые монокарпики (*Draba nemorosa*, *Cimicifuga aquatica*, *C. pseudoaquatica*) имеют стержневую корневую систему. За счет последних процент участия растений со стержневой корневой системой среди ранневесеннецветущих видов увеличивается до 62%. Таким образом, недостаточная тепло- и влагообеспеченность, обилие света, резкие колебания температуры способствуют отбору растений, у которых ассимиляционные листья сосредоточены в прикорневой розетке и расположены в приземном более теплом слое воздуха. В целом, розеточные стержнекорневые растения наиболее приспособлены к жизни в специфической для Восточного Забайкалья ранневесенний период (Попова, 2005).

Анализ экологических групп ранневесеннецветущих растений показал, что среди них преобладают петроксерофиты (40,2%) и ксерофиты (21,8%). Таким образом, 62% ранневесеннецветущих растений по своей экологии являются растениями засушливых каменистых степных местообитаний. Значительное участие среди ранневесеннецветущих растений (до 18%) имеют ксеромезофиты. Они сочетают в своем морфологическом и анатомическом строении признаки ксероморфной и мезоморфной структуры, что позволяет растениям выживать в условиях постоянно изменяющейся экологической обстановки. Неслучайно, ксеромезофиты кроме степных сообществ в ранневесенний период начинают цвести в лесных и луговых сообществах. Растения мезоморфной и гигроморфной природы среди ранневесенних раннецветущих растений представлены небольшим числом видов и растут они как в светлых лесах (*D. fruticosa*, *R. dauricum*, *Pulmonaria mollis* Wulf. ex Hornem.) так и на лугах (*P. farinose*, *C. aquatica*).

Таким образом, у ранневесеннецветущих растений в экстремальных условиях Восточного Забайкалья выработались приспособления, способствующие их росту и цветению в ранневесенний период. Большинство ранневесеннецветущих растений растут в степи на южных каменистых, хорошо прогреваемых склонах. Травянистые растения являются миниатюрными растениями III яруса. Они прижимаются к почве, и имеют розеточную или полурозеточную форму роста, благодаря чему используют

для развития тепло приземного слоя. Для уменьшения контакта со средой у них формируются компактные жизненные формы – растения-подушки. Большинство ранневесеннецветущих растений (78%) имеют стержневую корневую систему, которая развивается не только у травянистых розеточных и полурозеточных поликарпиков, но и у полукустарничков и однолетних озимых монокарпиков. У ранневесеннецветущих растений Забайкалья в зимующих почках цветки закладываются летом предшествующего года, что является приспособлением к раннему цветению. Ранневесеннецветущие растения Забайкалья имеют полициклические побеги, благодаря чему у них после периода цветения продолжается активный рост. Поэтому период развития раннецветущих растений приходится на теплую влажную вторую половину лета, за которую они успевают накопить запас пластических веществ, необходимых растениям для быстрого развития в весенний период.

Литература

Дулепова Б.И. Степи горной лесостепи Даурии и их динамика. Чита: изд-во Читинского педагогического института, 1993. 395 с.

Попова О.А. Организация и программа фенологических наблюдений в Забайкалье. // Проблемы комплексного изучения человека в условиях Забайкалья. Чита, 1996. С. 336–370.

Попова О.А. Биоразнообразие и особенности адаптогенеза раннецветущих растений Байкальской Сибири (Восточное Забайкалье) (монография). Чита: изд-во ЗабГПУ, 2005. 225 с.

Радыгина В.И. Сезонные явления в сосновом лесу // Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей (мат-лы 1-ой научной конф.). Чита: изд-во ЧГПИ, 1970. С. 60–61.

Типы местности и природное районирование Читинской области. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 157 с.

УДК 582.675.1

О ЧЕРЕШОЧКЕ У СРЕДНЕЙ ДОЛИ ЛИСТА У *PULSATILLA PATENS* (L.) MILL. КАК О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПРИЗНАКЕ

Ю.А. Постников, М.В. Марков, И.М. Пескова

*Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, e-mail: p99u@yandex.ru*

Аннотация: Представлены результаты полевого исследования морфологического признака «черешочек средней доли листа» у 941 листьев с 206 счетных единиц в популяции прострела раскрытого (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.). Проведено сопоставление полученных данных с литературой.

Ключевые слова: морфологические признаки, систематика, прострелы, черешочек средней доли (сегмента) листа.

**ON PETIOLULE OF THE MIDDLE LOBE IN BASAL LEAF BLADE IN
PULSATILLA PATENS (L.) MILL. AS A TAXONOMIC CHARACTER**

Postnikov J.A., Markov M.V., Peskova I.M.

Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,

e-mail: alfanagval@gmail.com

Summary: The valuable character petiolule length of the basal leaf blade of the middle lobe in Eastern Pasque-flower population was studied in the field. Its variation among 941 leaves from 206 individuals was observed and the results obtained are presented and compared with published information.

Keywords: morphological characters, taxonomy, Eastern Pasque-flower, petiolule of the basal leaf blade middle lobe (segment), variation.

Обзор литературы.

Одним из морфологических признаков, важных для описания видов в роде *Pulsatilla* (L.) Mill. выступает черешочек средней доли (сегмента) листа (Рис. 1). Сведения об этом признаке, имеющиеся в литературе, представляются фрагментарными и неполными.



Рис. 1. Листья *P. patens* с разной степенью выраженности исследуемого признака от отчетливо выраженного (слева) до невыраженного вовсе (справа).

Признак варьирует от суженного и клиновидного основания средней доли листовой пластинки до хорошо заметного черешочка длиной до 23 мм (Крылов, 1931). Так, согласно «Флоре СССР» (Юзепчук, 1937), у *P. patens* (L.) Mill. черешочек средней доли прикорневого листа отсутствует. В

первоописании автор указывает наличие черешочка средней доли листа как диагностический признак, позволяющий отличать *P. multifida* (Pritzel) Juz. и *P. flavescens* (Zuccar.) Juz., от *P. patens*.

Крылов (1931) во «Флоре Западной Сибири» указывает, что *P. patens* крайне вариабелен по строению прикорневых листьев, отмечая изменчивость таких признаков, как наличие или отсутствие черешочка средней доли, длины черешочка, ширины и количества боковых сегментов. Длина черешочка, вместе с формой и количеством сегментов, используются для выделения подвидов – *P. patens ssp. multifida* (Pritz.) Zamels (черешочек 2-10 мм) и *ssp. kryloviana* Korsh. (черешочек 10-23 мм).

А.В.Положий и В.В. Ревердатто (1976) указывают черешочек средней доли для *P. nuttalliana* (DC.) и на короткие черешочки у всех трех долей для *P. angustifolia* Turcz.

О.Е. Сушенцов (2007, 2008) исследовал частоту встречаемости черешочка у средней доли листа в Уральском регионе и пригодность этого признака для разграничения *P. patens* и *P. uralensis* (Zamels.) Tzvel. По его данным, признак довольно изменчив, и встречается в среднем у 39% растений *P. patens* и 70% *P. uralensis*. Кроме того, им было отмечено наличие черешочков у боковых долей (19% для *P. patens* и 31% для *P. uralensis*). Сушенцов исследовал также переходные популяции, но по приведённым им данным очевидно, что частота наличия или отсутствия черешочка изменяется в крайне широких пределах, и не может служить достаточным основанием для разграничения видов.

Н.В. Степанов (2014), описывая *P. oriental-sibirica* Stepanov, подчёркивает, что доли листа сидячие, и по этому признаку в числе других он разграничивает *P. oriental-sibirica* и *P. angustifolia*.

Цель настоящего исследования – изучение выраженности и частоты встречаемости морфологического признака «наличие черешочка у средней доли листа» в популяции *P. patens* и обсуждение связи этого признака с таксономией.

Результаты. Исследована популяция *P. patens* на северо-западной окраине города Твери, около деревни Старая Константиновка, где прострел произрастает в разреженном сухом бору, недалеко от автотрассы. Популяция полночленная, занимает участок леса шириной не более 20 метров, и длиной около 200 метров.

У 206 счетных единиц просмотрено 941 листьев. Центральные доли (сегменты) с черешочками обнаружены на 95 листьях (~10% листьев от общего числа просмотренных) у 47 растений (~ 23% счетных единиц от

общего числа изученных). Мы выделяем три варианта выраженности признака у каждой счетной единицы (с.е.):

1) Черешочек присутствует на всех листьях с.е. 3 с.е. (1,5% от общего числа);

2) Черешочек присутствует не на всех листьях с.е. 44 с.е. (21,5% от общего числа);

3) Черешочек не выражен 159 с.е. (77% от общего числа).

Таким образом, в изученной популяции преобладают, несомненно, особи, у которых признак не выражен.

При этом выявлена ситуация, когда на одном растении находились листья с различной выраженностью признака, что ранее в литературе не было отмечено.

Выводы:

1. Черешочек у средней доли листа у особей одной из восточно-европейских популяций *P. patens* может быть отчетливо выражен, но для более точной оценки частоты встречаемости этого признака нужны дополнительные исследования.

2. Черешочек средней доли листа, судя по опубликованным данным встречается у особей *P. patens*, на всем его ареале, охватывающем умеренный пояс Евразии и Северной Америки.

3. Создается впечатление, что при движении с запада на восток частота встречаемости (при отчетливой выраженности) признака возрастает. *P. nuttalliana*, как именуют североамериканский и дальневосточный *P. patens*, черешочек у средней доли листа имеют всегда.

4. Даже если в гербарии имеется образец с листьями без черешочка, то важно принимать во внимание, что представлен лишь один или, в лучшем случае, несколько образцов из какой-то конкретной популяции. Если коллектор не ставил перед собой цель продемонстрировать изменчивость данного признака в популяции, то реальная картина изменчивости данного признака в популяции может быть и не отражена. Лишь при наблюдения природных популяций можно сделать в достаточной степени обоснованный вывод.

5. Нередки случаи, когда листья с разной выраженностью интересующего нас признака (с черешочком и без него) могут быть встречены на одном же растении.

6. Таким образом, наше исследование подкрепляет вывод О.Е.Сушенцова (2008), о сомнительной роли данного признака в определении видовой принадлежности прострелов.

Авторы выражают благодарность Сергею Алексеевичу Курочкину (ТвГУ) за указание местоположения исследованной нами популяции прострела.

Литература

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск: Издание Томского отделения Русского Ботанического Общества, 1931. Вып. 5. С. 1163–1169.

Положий А.В., Ревердатто В.В. Семейство Ranunculaceae – Лютиковые // Флора Красноярского края. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1976. Вып. 5, ч. 3. С. 75–83.

Степанов Н.В. Заметки о некоторых видах *Pulsatilla* L. (Ranunculaceae) из приенисейских Саян // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова ТГУ. № 109. Томск: Изд-во Том. Ун-та, 2014. С. 6–19.

Сушенцов О.Е. Систематический состав, хорология и структура популяций видов рода *Pulsatilla* Mill. (Ranunculaceae Juss.) в уральском регионе. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 2008.

Сушенцов О.Е. Структура популяций видов *Pulsatilla* (Ranunculaceae) на Урале // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 4. С. 493–505.

Юзепчук С.В. Род прострел – *Pulsatilla* Adans. // Флора СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 285–307.

УДК 372.857

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ИНФОДА MOODLE ПРИ ИЗУЧЕНИИ ДИСЦИПЛИН БОТАНИЧЕСКОГО ЦИКЛА

С.К. Пятунина¹, Н.М. Ключникова²

Московский педагогический государственный университет, г. Москва,
Россия, ¹e-mail: sk.pyatunina@mpgu.su ²e-mail: nm.klyuchnikova@mpgu.su

Аннотация: В статье рассматриваются возможности использования системы Moodle (модульной объектно-ориентированной динамической учебной среды) для организации самостоятельной работы студентов и проведения контроля знаний. Это система управления обучением, которая позволяет эффективно организовать взаимодействие между преподавателем и студентами. Возможности платформы ИнфоДа позволяют расширить спектр заданий, направленных на проверку компетенций, формируемых при изучении дисциплины. Отмечается, что использование возможностей информационной образовательной среды повышает мотивацию к изучению предмета и качество обучения.

Ключевые слова: Информационные технологии. Модульная объектно-ориентированная динамическая учебная среда. Интерактивные задания. Качество обучения.

EXPERIENCE OF USING INFODA MOODLE WHEN STUDYING DISCIPLINES OF THE BOTANICAL CYCLE

S.K. Pyatunina¹, N.M. Klyuchnikova²

Moscow Pedagogical State University, Moscow, Russia,

¹e-mail: sk.pyatunina@mpgu.su. ²e-mail: nm.klyuchnikova@mpgu.su

Summary: The article discusses the possibility of using the Moodle system (modular object-oriented dynamic learning environment) for the organization of independent work of students and knowledge control. A learning management system allows effective interaction between teacher and students. The capabilities of the INFODA platform allow expanding the range of tasks aimed at testing the competencies formed during the study of the discipline. It is noted that the use of the information educational environment increases the motivation to learn the subject and the quality of education.

Keywords: Information technologies. Modular object-oriented dynamic learning environment. Interactive tasks. Quality of training.

Современное развитие общества характеризуется внедрением онлайн технологий в разные сферы нашей жизни. Концепция модернизации российского образования неразрывно связана с развитием цифрового образования, которое подразумевает активное применение информационных ресурсов в обучении. В то же время использование электронных образовательных ресурсов в преподавании – одно из требований федерального государственного образовательного стандарта. Среди современных средств обучения особую значимость приобретают информационно-коммуникационные технологии и различные электронные образовательные ресурсы.

Современные информационные технологии предоставляют возможность создавать и применять в обучении электронные веб-ресурсы, хрестоматии, тесты, глоссарии, опросы, wiki, видеоконференции, чаты и т.д. В МПГУ использование таких методов и технологий обеспечивает свободно-распространяемая обучающая среда Moodle (модульная объектно-ориентированная динамическая учебная среда) – представляющая собой систему управления содержимым учебного сайта, специально разработанного для создания и управления курсами. Это система управления

обучением, предназначенная для организации взаимодействия между преподавателем и учащимися дистанционных курсов и поддержки очного обучения.

В современных учебных планах образовательных программ по направлению 44.03.05 «Педагогическое образование» (с двумя профилями подготовки) Биология и Химия, Биология и Иностранный язык, Биология и Экология, Химия и Экология самостоятельной работе и контролю знаний студентов отводится приблизительно половина времени от общего количества часов, выделенных на изучение дисциплин «Ботаника» и «Биологическое разнообразие растений и грибов».

Для организации самостоятельной работы студентов и проведения контроля знаний эффективные результаты в освоении дисциплин дает использование системы ИнфоДа Moodle. Опыт её применения при изучении дисциплин «Ботаника» и «Биологическое разнообразие растений и грибов» на кафедре ботаники МПГУ в течение 3-х лет продемонстрировал положительную динамику повышения качества ботанических знаний у студентов. Это подтверждает увеличение процента отличных и хороших оценок на экзаменах по указанным дисциплинам при сравнении результатов промежуточных аттестаций за последние пять лет.

Какие преимущества были выявлены при применении курса?

Во-первых, повышается информированность студентов. В вводной части курса размещается тематическое планирование с указанием даты проведения занятия, список рекомендуемой студенту основной и дополнительной литературы, ссылки на интернет-ресурсы, рейтинг-план по дисциплине. В рейтинг-плане для студента содержится информация о всех видах текущего, рубежного и промежуточного контроля по дисциплинам и компенсирующих заданиях. Документы постоянно доступны для студента, что помогает планировать обучение по дисциплинам. По каждой из изучаемых тем на странице курса размещаются вопросы для подготовки к лабораторным занятиям, коллоквиумам и контрольным работам. После изучения тем на лекциях и лабораторных занятиях в соответствующих разделах курса размещаются презентации, с помощью которых студенты могут повторить тему перед проведением рубежного и промежуточного контроля.

Во-вторых, ИнфоДа Moodle позволяет использовать интерактивные задания, в рамках которых студенты могут выбрать темы курсовых работ, презентаций-докладов, рефератов и выполнить контрольные работы. Настройки курса позволяют напоминать студентам о сроках сдачи заданий. Выполненные задания студенты размещают на странице курса.

В-третьих, постоянно доступен «Журнал оценок», который позволяет видеть индивидуальную траекторию обучения студента по дисциплине, и своевременно контролировать и корректировать результаты.

Многообразие возможных интерактивных элементов курса дает значительный простор для творческого подхода к изучению дисциплин «Ботаника» и «Биологическое разнообразие растений и грибов».

Лекция. В рамках этого элемента учебный материал размещается отдельными страницами (блоками), в нём могут быть представлены как теоретические блоки, так и блоки с вопросами, можно установить сроки прохождения лекции. Преподаватель может видеть информацию о времени и дате изучения студентом материала лекции. При очном обучении целесообразно размещение в курсе дополнительных лекций по темам, которые из-за небольшого количества лекционных часов невозможно рассмотреть в аудитории. Например, при изучении раздела «Низшие растения», информация о таких отделах водорослей как харовые, золотистые, желто-зеленые, глаукофитовые и др.

Тест. Может состоять из вопросов разного типа: множественный выбор, на соответствие, короткий ответ, эссе и т.п. Тест может включать задания с фотографиями и схемами. При изучении биологических особенностей растений важно, чтобы студент мог продемонстрировать умение узнавать растения и их части, определять по морфологическим признакам систематическую принадлежность растений. Проверить эти умения позволяют задания, где необходимо выполнить подписи на рисунках и схемах. При составлении теста можно использовать автоматическое оценивание, ограниченные временные рамки, возможность ограничения количества попыток, использование комментариев к ответам. Тест можно использовать как для самооценки, текущего контроля знаний (при изучении одной темы), так и для рубежного и промежуточного контроля знаний. Можно создать тест с несколькими попытками, с перемешивающимися вопросами или вопросами, выбранными случайно из банка вопросов. При изучении дисциплин «Ботаника» и «Биологическое разнообразие растений и грибов» мы традиционно используем тесты для рубежного контроля после завершения изучения раздела и для промежуточного контроля в форме зачета. Студенты могут выполнять тест дома, в институтской библиотеке или в компьютерном классе в присутствии преподавателя. Настройки теста позволяют студенту видеть итоговую оценку непосредственно после выполнения теста, после завершения теста студент может ознакомиться со своими ошибками. Каждая попытка оценивается автоматически, за исключением вопросов эссе. Результат фиксируется в журнале оценок.

Можно выбрать, будут ли подсказки, отзыв и правильные ответы и когда они будут показаны студентам.

Задание. Этот элемент позволяет студентам разместить, выполненные ими задания (курсовые работы, рефераты, доклады, презентации) в виде текста, файла или нескольких файлов. Преподаватель определяет срок выполнения, фиксирует формат ответа, время ответа. При изучении дисциплин ботанического цикла этот элемент оказался удобным для выполнения курсовых работ и презентаций-докладов, посвященных систематическим группам растений и грибов. При проверке задания комментарии преподавателя позволяют студенту исправить недочеты и повторно представить на проверку выполненное задание (курсовую работу).

Опрос используется для голосования, комментариев к курсу, представления результатов в виде таблицы «студент-выбор». Мы используем этот элемент для выбора студентами тем курсовых работ и презентаций-докладов.

Возможности платформы ИнфоДа Moodle позволяют расширить спектр заданий, направленных на проверку компетенций, формируемых при изучении дисциплины, позволяет размещать фотографии микропрепаратов, растений, схемы, что затруднительно, если работа выполняется на бумажных носителях. Автоматизированная проверка заданий дает возможность существенно экономить время преподавателя. Преподаватель получает возможность организовать изучение дисциплины, используя сочетания различных элементов курса, таким образом, чтобы формы обучения соответствовали целям и задачам конкретных занятий. Использование информационной образовательной среды в обучении студентов повышает мотивацию к изучению предмета, качество обучения и позволяет обеспечить непрерывность образовательного процесса.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Зернов А.С., Абилова И.Э. Особенности биоморфологии <i>Eremostachys laciniata</i> (L.) Bunge (Labiatae)	3
Зиновьева А.В., Серебренникова Ю.А. Фиторазнообразие некоторых сообществ Ашинского государственного природного биологического заказника	8
Зубкова Е.В. Биологические свойства, определяющие совместный рост кустарничков в сосновом лесу	11
Иванов В.Б., Жуковская Н.В., Быстрова Е.И., Лунькова Н.Ф. Клеточные механизмы роста корня	15
Иванова С.А., Степанова Е.Н., Мейсурова А.Ф., Петухова Л.В., Андреева Е.А. Электронные образовательные ресурсы как средство повышения эффективности учебного процесса	20
Каблова В.В. Многогранная дистанционная среда Moodle	25
Каплан Б.М. Вклад журнала «Юннатский вестник» в развитие дополнительного образования детей по ботанической тематике	28
Каплевский А.А., Уланова Н.Г. Динамика травяно-кустарничкового яруса в течение пяти лет после гибели древостоя ели в очаге поражения короедом-типографом	33
Каплина Н.Ф. Взаимосвязь развития кроны с радиальным приростом ранней и поздней древесины на генеративном этапе онтогенеза дуба черешчатого в южной лесостепи	38
Касинцева М.В., Белов А.Н. Особенности экологии и динамики развития некоторых элементов инвазивной флоры Приморского края	43
Киричок Е.И. Становление жизненной формы кустарника у <i>Jasminum fruticans</i> L.	48
Киселева О.А., Зубарев И. В., Трофимова Л.П. Изучение анатомического строения листьев и стеблей <i>Viscum album</i> L. методом электронной микроскопии	52
Коновалова И.А., Благодатских М.С., Маслова Ю.В., Минина Е.А., Мухарова В.С., Семенова Д.Л. Побегообразование некоторых луговых трав	56
Коробкова Т.С. Зимостойкость и морфогенез генеративных почек аборигенных и интродуцированных древесных видов в Центральной Якутии	61
Костина М.В., Барабанщикова Н.С., Ясинская О.И. О спящих почках некоторых хвойных и лиственных видов деревьев умеренной зоны	67

Красовская Л.С., Левичев И.Г. Филлокладий и листовые луковички у <i>Allium nigrum</i>	70
Кременецкая М.В., Антонова И.С. К вопросу о периодизации онтогенеза <i>Quercus myrsinifolia</i> Blume	75
Криницын И.Г., Лебедев А.В., Чистяков С.А. Анализ эколого-ценотических условий местообитаний ценопопуляций <i>Picea abies</i> L. и <i>Tilia cordata</i> L. на территории ГПЗ «Кологривский лес»	80
Куликова Л.В., Кашин А.С., Шилова И.В., Пархоменко А.С., Лаврентьев М.В. Динамика возрастной структуры искусственных популяций <i>Calophaca wolgarica</i> (L. fl.) DC. в Саратовской области	85
Куликова М.В. Ботанике все возрасты покорны. Ботаническое образование в Биологическом музее	91
Куликова М.В. Полиморфизм побегов <i>Agrimonia eupatoria</i> L. ...	96
Куприянов А.Н., Куприянов О.А., Мошкалов Б.М., Абдуова А. Возрастные состояния <i>Spiraeanthus schrenkianus</i> Maxim. в Боролдайских горах (Казахстан)	101
Курченко Е.И. Жизненные формы Полевиц (<i>Agrostis</i> L., Poaceae)	106
Кутузова Н.М., Семина Н.В., Вергун А.А., Ершов А.Н., Сироткина Н.А. Клеточная инженерия растений: достижения и перспективы	111
Левченко П.В., Гетманец И.А. Аллелопатическая активность некоторых видов деревьев в городских насаждениях и естественных сообществах	114
Ловин-Лович П.А., Поздеева Л.М., Бобров Ю.А. Биоморфологические спектры гидрофильной флоры Европейского Северо-Востока России	118
Ловягин С.Н. Задачи по морфологии растений в начальной школе	123
Любезнова Н.В. Онтоморфогенез, анатомия и сезонный ритм развития <i>Ranunculus abchasicus</i> Freyn.	126
Марков М.В., Грушенков Д.М. О возможности формирования и роли придаточных корней у ряда малолетних вероник	131
Маслов Ф.А., Курченко Е.И., Ермакова И.М., Сугоркина Н.С., Петросян В.Г. Сравнительный анализ динамики жизненных форм растений Залидовских пойменных лугов при разных режимах их антропогенного использования	136
Матюхин Д.Л. Архитектурные модели хвойных с непрерывным и прерывистым ростом	141

Мигалина С.В. Изменение морфологии листа двух видов рода <i>Betula</i> вдоль климатического градиента в северной Евразии	144
Мининзон И.Л., Недосеко О.И., Асташин А.Е., Пудеева О.Н. Флористические наблюдения на крайней северо-восточной границе бассейна р. Оки (Нижегородская область)	149
Михайлова Ю.В., Мачс Э.М., Беляков Е.А. Изучение разнообразия рода <i>Sparganium</i> на территории восточной Европы с помощью секвенирования нового поколения	154
Морозова К.В., Зимкова А.Д. Морфолого-анатомическое исследование листьев костяники каменистой (<i>Rubus saxatilis</i> L.) в лесных сообществах южной Карелии	157
Новоселова Л.В., Устюгова Е.Н., Павлюкова С.А. Дополнительное ботаническое образование: опыт работы в Пермском крае	161
Недосеко О.И., Викторов В.П. Структурная организации крон бореальных видов ив подродов <i>Salix</i> и <i>Vetrix</i> Dum.	168
Нотов А.А., Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза как источник информации о структурной эволюции растений	173
Нотов В.А., Нотов А.А., Зуева Л.В. Изучение полемохоров как тематическое направление исследовательских работ учащихся	178
Ночевный А.Д., Тептина А.Ю. Оценка фертильности пыльцы в популяциях двух видов рода <i>Alyssum</i> на Урале	183
Нуруллаева Н.С., Хайдаров Х.К. Морфологическая изменчивость плодов и листьев <i>Lucium barbarum</i> L.	187
Обручева Н.В., Литягина С.В., Синькевич И.А. Программа прорастания у семян ортодоксального типа	190
Огуреева Г.Н. Экосистемное и биотическое разнообразие России: картографическое обеспечение экологического образования	192
Олейникова Е.М., Матеев Е.З., Матеева С.З., Мирсаидов М.М. Онтоморфогенез и ритм сезонного развития сафлора красильного (<i>Carthamus tinctorius</i> L.) при выращивании в различных географических условиях	197
Орлюк Ф.А., Барabanщикова Н.С. Оценка плотности ценопопуляций марсилии четырехлистной (<i>Marsilea quadrifolia</i> L.) в связи с особенностями ее морфологии	202
Панфилова О.Ф., Пильщикова Н.В. Современные подходы экологизации аграрного образования	206

Питиримова К.С., Коничев В.С., Архипова Т.В. Использование высших растений как биологический метод биоиндикации водной экосистемы на примере кресс-салата (<i>Lepidium sativum</i> L.)	211
Плаксина Т.И. Жизненные формы в учебном процессе	215
Поздеева Л.М., Ловин-Лович П.А., Бобров Ю.А. Спектры жизненных форм чужеродных растений Европейского северо-востока России	218
Полева С.В., Ключева В.В. Структурные основы критических фаз в развитии мужского гаметофита цветковых растений с разными типами ультраструктуры спородермы	223
Полякова Г.А., Меланхолин П.Н. Динамика некоторых охраняемых видов эфемероидов в Московском регионе	228
Попова А.А., Нгуен Тхи Ким Фунг, Архипова Т.В. Дикорастущие растения как аккумуляторы тяжелых металлов (Pb) в условиях городской среды на примере клевера ползучего (<i>Trifolium repens</i> L.)	233
Попова Н.Н. Состояние территориальной охраны моховидных, рекомендованных во второе издание Красной книги Тульской области	236
Попова О.А. Ранневесеннецветущие степные растения восточного Забайкалья и их адаптации к раннему развитию	241
Постников Ю.А., Марков М.В., Пескова И.М. О черешочке у средней доли листа у <i>Pulsatilla patens</i> (L.) Mill. как о таксономическом признаке	246
Пятунина С.К., Ключникова Н.М. Опыт применения Инфода Moodle при изучении дисциплин ботанического цикла	250