

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 1 (17)

2017

СОДЕРЖАНИЕ

БИОЛОГИЯ

Годин В. Н., Евдокимова Т. А. Морфология обоеполых и пестичных цветков <i>Origanum vulgare</i>	3
Недосеко О. И., Викторов В. П. Архитектурные типы крон женских и мужских особей <i>Salix acutifolia L.</i>	14
Тарасов С. С. Влияние кормовой добавки на основе зернового мицелия вешенки обыкновенной (<i>Pleurotus ostreatus</i>) на окислительные процессы и активность антиоксидантных ферментов в плазме крови кролика европейского (<i>Oryctolagus cuniculus</i>).....	26
Таджибаева Д. Э., Хабилов Т. К. Новая находка колонии зимующих больших (<i>Rhinolophus ferrumequinum Schreb., 1774</i>) и бухарских (<i>Rhinolophus bocharicus Kast. et Akim., 1917</i>) подковоносов на Кураминском хребте в Таджикистане	33
Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Ильин В. Ю. Биохимические аспекты взаимодействия ксилотрофных базидиомицетов с микроорганизмами-убиквистами в условиях культуры.....	39
Беляева А. О., Солдатов С. А., Карнова Г. А., Хрянин В. Н. Мезоструктура фотосинтетического аппарата разных сортов картофеля	50
Валиев Р. Ш., Ольшанская Л. Н., Иванченко Л. С. Оценка содержания хлорофиллов в листецах рясковых на основе анализа фотоизображений для контроля качества воды	59
Леонова Н. А., Ильин В. Ю. Растительный покров и редкие животные Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области	71
Курмаева Н. М., Смирнов Д. Г., Ильин В. Ю. Находки видов группы «мелких ночниц» (Chiroptera, Vespertilionidae, <i>Myotis</i>) в южной части Южного Урала и на сопредельных территориях.....	88

**UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION**

NATURAL SCIENCES

№ 1 (17)

2017

CONTENTS

BIOLOGY

Godin V. N., Evdokimova T. A. Morphology of perfect and pistillate flowers of <i>Origanum vulgare</i>	3
Nedoseko O. I., Viktorov V. P. Crown architectural types of feminine and masculine species of <i>Salix acutifolia L.</i>	14
Tarasov S. S. Influence of grain mucelium of the oyster mushroom (<i>Pleurotus ostreatus</i>) on oxidative degradation of the biopolimer and antioxidant enzymes in blood plasma of the european rabbit (<i>Oryctolagus cuniculus</i>).....	26
Tadzhibaeva D. E., Khabilov T. K. New finding of a colony of hibernating horseshoe bats (<i>Rhinolophus ferrumequinum</i> Schreb., 1774 and <i>Rhinolophus bocharicus</i> Kast. et Akim., 1917) in the Kurama mountain range in Tajikistan	33
Il'ina G. V., Il'in D. Yu., Il'in V. Yu. Biochemical aspects of interaction between xylotrophic basidiomycetes with ubiquitous microorganisms in the culture	39
Belyaeva A. O., Soldatov S. A., Karpova G. A., Khryanin V. N. Mesostructure of photosynthetic apparatus of different potatoe varieties	50
Valiev R. Sh., Olshanskaya L. N., Ivanchenko L. S. Estimating chlorophyll content in the duckweed fronds by examination of photo-images for water quality control.....	59
Leonova N. A., Il'in V. Yu. Vegetation and rare animals of the Oka-Don plain within Penza region	71
Kurmaeva N. M., Smirnov D. G., Il'in V. Yu. Findings of species of the "small brown bat" group (Chiroptera, Vespertilionidae, <i>Myotis</i>) in the south of the Southern Urals and adjacent areas.....	88

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55
DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-1

В. Н. Годин, Т. А. Евдокимова

МОРФОЛОГИЯ ОБОПОЛЫХ И ПЕСТИЧНЫХ ЦВЕТКОВ *ORIGANUM VULGARE*

Аннотация.

Актуальность и цели. Гинодиэция – форма половой дифференциации, при которой в пределах вида существует два вида особей: обоеполые, формирующие гермафродитные цветки, и женские, образующие пестичные цветки. Цель работы – изучение полового диморфизма в строении цветков *O. vulgare*.

Материалы и методы. Материал собран в 2015–2016 гг. в естественных условиях Московской области. Изучена морфология 50 пестичных и 50 обоеполых цветков *O. vulgare*. Размеры частей цветков измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1.

Результаты. По размерам и строению у *O. vulgare* четко выделяется два типа цветков: гермафродитные и пестичные. Оба типа цветков медианно-зигоморфные, циклические, 4-круговые, с двойным трубчатым околоцветником, яркоокрашенным венчиком, на дне которого спрятан нектарник. Для пестичных цветков характерны редукция андроцея, представленного стаминодиями, и уменьшение размеров чашечки и венчика.

Выводы. Ксеногамия у *O. vulgare* обусловлена рядом морфологических и биологических особенностей цветков: наличием обоеполых и пестичных цветков на разных особях, пространственной изоляцией рылец и пыльников и протандрией обоеполых цветков.

Ключевые слова: гинодиэция, *Origanum vulgare*, морфология цветков.

V. N. Godin, T. A. Evdokimova

MORPHOLOGY OF PERFECT AND PISTILLATE FLOWERS OF *ORIGANUM VULGARE*

Abstract.

Background. Gynodioecy is a sexual dimorphism at which a population features two types of plants: with pistillate flowers and with perfect flowers. The aim of the work is to study sexual dimorphism in the flower structure of *O. vulgare*.

Materials and methods. The material was collected from the wild of Moscow region in 2015–2016. The morphology of 50 perfect and 50 pistillate flowers was studied. The sizes of flower parts were measured by means of a three-dimensional microscope Biomed MS-1.

Results. Two types of flowers (perfect and pistillate) were clearly mark out. Both types of flowers were median-zygomorphic, cyclic, 4-circular, with double tubular perianth, with bright painted corolla, with nectary. In pistillate flowers the authors observed a reduction of androecium, represented by staminodes, and a decrease in calyx and corolla sizes.

Conclusions. Gynodioecy (existence of perfect and pistillate flowers), temporal (protandry) and spatial isolationn (herkogamy) of pollen and stigmas provide outbreeding of *O. vulgare*.

Key words: gynodioecy, *Origanum vulgare*, flower morphology.

Введение

Гинодиэция – форма половой дифференциации цветковых растений, при которой в пределах вида или популяции встречаются два типа особей: с гермафродитными и пестичными цветками. Особенно широко гинодиэция представлена в умеренном поясе северного полушария [1]. Впервые на морфологические различия обоеполых и женских цветков гинодиэцичных видов указал Ч. Дарвин [2]. Им было показано, что женские особи у большинства гинодиэцичных видов имеют цветки меньших размеров, чем цветки обоеполых особей. Различия в размерах цветков обоеполых и женских особей наблюдаются по величине венчика, который меньше у женских цветков.

В дальнейшем размерная дифференциация гермафродитных и пестичных цветков гинодиэцичных видов была подтверждена многими исследователями [3–5]: в сем. *Lamiaceae* и *Caryophyllaceae* морфологическое проявление гинодиэции совершенно отчетливое – размеры обоеполых и пестичных цветков постоянны. Напротив, в сем. *Campanulaceae* и *Scrophulariaceae* половые формы цветков не строго дифференцированы. Размеры венчика сильно варьируют и по внешнему виду трудно судить о принадлежности цветков к той или иной половой форме. Только просмотр большого материала и его математическая обработка позволяют с достоверностью говорить о больших размерах обоеполых цветков в сравнении с женскими.

В качестве объекта наших исследований выбрана душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.) – коротко- или длиннокорневищный многолетний травянистый поликарпик, гемикриптофит или травянистый хамефит, обладающий евро-азиатским ареалом, наиболее широко распространенный в различных лесостепных сообществах (злаково-разнотравные и разнотравно-злаковые ассоциации луговых степей и остепненных лугов) [6, 7]. В рамках антропоэкологических исследований данного вида, включающих изучение особенностей посещения насекомыми разных половых форм, и дифференциального учета количественного и видового состава опылителей нам прежде всего необходимо было выявить морфологические приспособления обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* к энтомофильному опылению и оценить характер структурных и размерных изменений цветков в связи с гинодиэцией.

Впервые наличие гинодиэции у *O. vulgare* отмечено Дарвином [2], который описал размерные и структурные отличия пестичных и гермафродитных цветков у целого ряда гинодиэцичных видов. В настоящее время известно, что около 35 % видов рода *Origanum* L. обладают гинодиэцией [8], которая также широко представлена в семействе *Lamiaceae* [1, 9, 10]. Однако Дарвин не привел различий по морфологии и строению цветков разного полового статуса у данного вида. В дальнейшем существование гинодиэции у данного вида было продемонстрировано разными исследователями [11 и др.], которые отмечали, что у *O. vulgare* образуются более крупные обоеполые цветки и более мелкие пестичные. Позднее рядом автором [12–15] в той или иной степени подробности описана морфология обоеполых и пестичных цветков у данного вида и показано, что они различаются размерами венчика

и тычинок. Пестичные цветки мельче, с редуцированными пыльниками на укороченных тычиночных нитях: длина трубки венчика у пестичных цветков составляет в среднем 5,3 мм, а у обоеполых – 8,9 мм. Тем не менее детальное морфологическое описание всех структурных особенностей пестичных и обоеполых цветков *O. vulgare* у данных авторов отсутствует, что и послужило задачей настоящего исследования. С другой стороны, авторами статьи изучен материал с европейской части ареала, в то время как перечисленные авторы анализировали уральские или сибирские популяции данного вида. В-третьих, необходимо было рассмотреть, как сказались структурные изменения пестичных цветков на их привлекательность для насекомых-опылителей и посетителей.

Материал и методика

Материал собрали в 2015–2016 гг. в естественных условиях Московской области. Изучена морфология 50 пестичных и 50 обоеполых цветков *O. vulgare*. Размеры частей цветков измеряли с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1. Производили измерения следующих частей цветка: длина трубки чашечки, длина и ширина зубцов чашечки, высота зева чашечки, длина трубки венчика, длина верхней и нижней губ венчика, длина и ширина средней лопасти нижней губы венчика, длина верхних и нижних тычинок, длина и ширина пыльника, длина столбика, длина лопасти рыльца, длина и ширина лопасти завязи, длина лопасти нектарного диска. Данные признаки для исследования выбраны не случайно. Венчик и чашечка служат для привлечения насекомых-опылителей и защиты генеративных структур. Андроцей и гинецей играют важную роль в процессе опыления и формирования семян. В связи с наличием разных половых типов цветков у *O. vulgare* актуальным было выявление структурных преобразований в цветке, связанных с половой дифференциацией.

Данные обработаны методами вариационной статистики [16]. Для каждого изучаемого признака определяли пределы варьирования (min–max), среднее значение (M), его ошибку (m). Сравнение средних арифметических проводили с помощью t -критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

Таблица 1

Морфометрические показатели
обоеполых и пестичных цветков у *Origanum vulgare*

Признак	Тип цветка	Min–max	$M \pm m$	t	P
1	2	3	4	5	6
Параметры чашечки					
Длина трубки чашечки, мм	обоеполый	1,53–1,80	$1,67 \pm 0,06$	3,062	0,0028
	пестичный	1,40–1,53	$1,44 \pm 0,04$		
Длина зубцов чашечки, мм	обоеполый	0,67–0,73	$0,71 \pm 0,02$	0,612	0,5420
	пестичный	0,67–0,80	$0,73 \pm 0,03$		
Ширина зубцов чашечки, мм	обоеполый	0,50–0,60	$0,54 \pm 0,02$	3,653	0,0004
	пестичный	0,33–0,47	$0,40 \pm 0,03$		
Высота зева чашечки, мм	обоеполый	1,33–1,40	$1,36 \pm 0,02$	4,330	0,0000
	пестичный	1,20–1,27	$1,24 \pm 0,02$		

1	2	3	4	5	6
Параметры венчика					
Длина трубки венчика, мм	обоеполый	3,77–4,17	$3,98 \pm 0,09$	6,278	0,0000
	пестичный	3,20–3,40	$3,31 \pm 0,05$		
Длина верхней губы венчика, мм	обоеполый	1,73–2,00	$1,83 \pm 0,07$	4,977	0,0000
	пестичный	1,40–1,53	$1,46 \pm 0,03$		
Длина нижней губы венчика, мм	обоеполый	2,67–3,43	$3,10 \pm 0,19$	4,025	0,0001
	пестичный	2,17–2,47	$2,30 \pm 0,07$		
Длина средней лопасти нижней губы венчика, мм	обоеполый	1,50–1,83	$1,62 \pm 0,09$	0,350	0,7270
	пестичный	1,57–1,73	$1,65 \pm 0,04$		
Ширина средней лопасти нижней губы венчика, мм	обоеполый	1,33–1,60	$1,43 \pm 0,07$	0,765	0,4460
	пестичный	1,33–1,43	$1,38 \pm 0,02$		
Параметры андроеца					
Длина нижних тычинок, мм	обоеполый	4,50–5,50	$5,00 \pm 0,24$	11,771	0,0000
	пестичный	2,17–2,27	$2,21 \pm 0,02$		
Длина верхних тычинок, мм	обоеполый	5,50–5,83	$5,97 \pm 0,26$	14,262	0,0000
	пестичный	2,27–2,33	$2,29 \pm 0,02$		
Длина пыльника, мм	обоеполый	0,47–0,53	$0,50 \pm 0,02$	7,961	0,0000
	пестичный	0,33–0,37	$0,35 \pm 0,01$		
Ширина пыльника, мм	обоеполый	0,63–0,80	$0,72 \pm 0,04$	7,668	0,0000
	пестичный	0,40–0,43	$0,41 \pm 0,01$		
Параметры гинецея					
Длина столбика, мм	обоеполый	3,33–5,50	$4,19 \pm 0,54$	0,223	0,8240
	пестичный	4,17–4,43	$4,31 \pm 0,06$		
Длина лопасти рыльца, мм	обоеполый	0,47–0,53	$0,50 \pm 0,02$	2,846	0,0050
	пестичный	0,53–0,67	$0,60 \pm 0,03$		
Длина лопасти завязи, мм	обоеполый	0,20–0,23	$0,22 \pm 0,01$	2,598	0,0110
	пестичный	0,17–0,20	$0,19 \pm 0,01$		
Ширина лопасти завязи, мм	обоеполый	0,17–0,20	$0,19 \pm 0,01$	2,598	0,0110
	пестичный	0,13–0,17	$0,16 \pm 0,01$		
Длина лопасти нектарного диска, мм	Обоеполый	0,33–0,40	$0,37 \pm 0,02$	0,612	0,5470
	Пестичный	0,33–0,37	$0,35 \pm 0,01$		

Примечание. Min – минимальное значение признака, Max – максимальное значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, t – критерий Стьюдента, P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия.

Морфология цветков описана согласно «Атласу...» [17], с уточнениями Н. В. Первухиной [18]. Названия половых типов цветков приведены в соответствии с последними методическими рекомендациями [19].

Результаты

Для *O. vulgare* характерна гинодиэция: в изученных нами популяциях встречаются особи, формирующие обоеполые цветки, и особи, образующие пестичные цветки. Рассмотрим морфологические особенности этих двух типов цветков.

Обоеполые цветки

Околоцветник. Цветки *O. vulgare* полные, билатерально-симметричные, зигоморфные, тетрациклические, гетеромерные. Околоцветник двойной: дифференцирован на чашечку и венчик.

Чашечка подпестичная, образована пятью тангентально сросшимися чашелистиками, непадающая, увядающая, фиолетового цвета. В сросшейся чашечке выделяются трубка, отгиб и зев. Чашечка колокольчатая, с 13 жилками, почти правильная, 5-зубчатая, зубцы одинаковые треугольно-ланцетной формы, отогнутые внутрь, в зеве с кольцом из белых длинных волосков. Трубка чашечки прямая, изнутри голая или покрыта редкими многоклеточными волосками, снаружи покрыта короткими отстоящими волосками, длиной от 1,5 до 1,8 мм. В зеве чашечка прямая или слабо скошена, высота зева от 1,33 до 1,40 мм. Зубцы лопастей прямые, острые, но на кончиках не остистые, длина их варьирует от 0,67 до 0,73 мм, ширина – от 0,50 до 0,60 мм.

Венчик образован пятью тангентально сросшимися лепестками, зигоморфный, двугубый, раскрытый, светло-пурпурного или лилово-розового цвета, иногда белый, однотонный, одноцветный, без полос и пятен рисунка. Снаружи венчик опушен прижатыми простыми и железистыми волосками.

Сросшиеся части венчика расчленяются на трубку, зев и отгиб. Венчик явственно разделен на две губы, из которых верхняя образована двумя, а нижняя – тремя лепестками. Трубка венчика внутри опушенная, прямая, значительно превышает зубцы чашечки, расширена к зеву, 3,7–4,2 мм длиной, в области зева 2,0–2,8 мм шириной. Верхняя губа расположена в продолжение верхней части трубки, не образуя с ней угла, 1,73–2,00 мм длиной, 1,9–3,0 мм шириной, прямостоячая или со слегка отвернутой назад верхушкой, округлая, с выемкой на дистальном конце или округлыми частями, в дистальной части разделенными выемкой, плоская или слегка выпуклая, цельнокрайняя.

Нижняя губа 2,67–3,43 мм длиной, трехлопастная, отклоненная под углом 90–150° к трубке, плоская, с более крупной, продолговатой, продолговато-округлой, обратно-яйцевидной средней лопастью, с ровным или волнистым краем, иногда притупленной или заостренной на верхушке, 1,50–1,83 мм длиной, 1,33–1,60 мм шириной. Боковые лопасти продолговато-округлые, продолговатые, округлые, с внезапно обрубленной или округлой верхушкой, цельнокрайние или изредка слегка волнистые, плоские, иногда едва заметно выпуклые в центре.

Снаружи венчик имеет редкое железистое опушение на верхней и нижней губе, а также имеются простые волоски до 0,5 мм длиной. В области зева отмечается редко опушение с длиной волосков около 0,35 мм.

Андроцей. Андроцей тетрамерный, гаплостемонный (один круг тычинок). В обоеполых цветках *O. vulgare* четыре фертильные тычинки своими

тычиночными нитями срастаются с трубкой венчика до его зева, но не срастаются друг с другом. Задняя (верхняя) пара тычинок расположена под верхней губой венчика, практически не отогнута от вертикальной оси цветка наружу, поэтому тычинки располагаются почти параллельно друг другу. Передняя (нижняя) пара тычинок расположена под верхней губой, вилкообразно расходятся в верхней части от вертикальной оси цветка. Тычинки двухильные: задние (верхние) тычинки короче передних (нижних). Длина верхних тычиночных нитей варьирует от 4,5 до 5,5 мм, длина нижних – от 5,5 до 6,6 мм. Тычинки с треугольным расширенным связником. Нижние тычинки почти не выдаются из-под верхней губы венчика, в то время как верхние тычинки выдвинуты за ее пределы. Свободные части тычиночных нитей тонкие, длинные, голые, округлой формы, на всем протяжении одного диаметра. Сросшиеся части тычиночных нитей в верхней части трубки венчика округлые, постепенно уплощающиеся и в основании лепестков представлены только жилками.

Пыльники на связнике двугнездные. Гнезда пыльников почти параллельные. У всех тычинок в цветке пыльники одинаковой формы и одного размера, не соприкасаются друг с другом, длиной от 0,47 до 0,53 мм, шириной от 0,63 до 0,80 мм.

Пыльца. В сем. *Lamiaceae* пыльца бывает 3- и 6-бороздной, соответствующей 2- и 3-клеточной зрелой пыльце, что встречается чрезвычайно редко в пределах одного семейства. Гинодизия в этом семействе, как правило, коррелирует с 3-клеточной 6-бороздной пыльцой [1, 9].

Пыльцевые зерна 6-бороздные, почти шаровидные. В очертании с полюса 6-лопастные, с экватора широкоэллипсоидальные, борозды длинные, узкие и глубокие. Полярная ось составляет 37,2–38,4 мкм, экваториальный диаметр – 39,6–40,8 мкм. Фертильность пыльцы обоеполюх цветков варьирует от 76,3 до 91,1 %.

Нектарники. Нектарники внутрицветковые, расположены под завязями на цветоножке в виде утолщенного мясистого нектарного диска. Наиболее обычный тип нектарника в сем. *Lamiaceae* – это диск с четырьмя хорошо развитыми лопастями [20].

Такой тип нектарного диска характерен и для *O. vulgare*, все лопасти которого одинакового размера: длина лопасти от 0,33 до 0,40 мм. Лопастей нектарного диска чередуются с лопастями завязи.

Гинецей. Гинецей димерный, синкарпный. Образован двумя плодolistиками с числом гнезд, соответствующим числу плодolistиков. Каждое гнездо делится ложной перегородкой пополам, вследствие чего завязь становится 4-лопастной, с одним анатропным семязачатком в каждой лопасти. Длина лопасти завязи варьирует от 0,20 до 0,23 мм, ширина – от 0,17 до 0,20 мм. Завязь верхняя, сидячая, с выпяченными половинками гнезд, гладкая и голая. Столбик длиной от 3,33 до 5,50 мм отходит от основания лопастей завязи (гинобазический), тонкий и очень длинный, голый, к верхушке отклоняется от своей вертикальной оси. Рыльце двулопастное, голое, игольчатое, вильчатое или якоревидное в зависимости от фазы развития цветка. Лопастей рыльца цельные, ланцетовидной формы, отклоняются от вертикальной оси столбика.

Дихогамия. Обоеполые цветки *O. vulgare* строго протандричны, иными словами, рыльца созревают и начинают воспринимать пыльцу только после того, как пыльники собственного цветка полностью опорожнены и в них отсутствует пыльца. Строго выраженная дихогамия в форме протандрии характерна для многих гинодиэичных видов [3], обеспечивая перекрестное опыление обоеполых особей.

Пестичные цветки

Околоцветник. По строению околоцветника обоеполые и пестичные цветки *O. vulgare* не различаются. Выявлены различия по размерам чашечки и ее частей, размерам венчика и его частей (см. табл. 1). Исключение составляют только три признака – длина зубцов чашечки, длина и ширина средней лопасти нижней губы венчика, по которым не выявлены достоверные отличия между обоеполыми и пестичными цветками. Все остальные части околоцветника обоеполых цветков крупнее, чем у пестичных.

Андроцей. Наибольшие отличия обоеполых и пестичных цветков наблюдаются как в строении, так в размерах частей андроцея. Тычинки в пестичных цветках представлены стаминодиями, что отразилось на размерах всех частей андроцея. Так, длина и ширина пыльников в обоеполых цветках 0,50 и 0,72, а в пестичных цветках – 0,35 и 0,41 соответственно.

Гинецей. Структурных отличий в строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* не обнаружено. Однако наблюдаются различия по размерам женских генеративных органов: лопасти завязи более крупные у обоеполых цветков, тогда как в пестичных цветках выявлены более длинные лопасти рыльца, чем в обоеполых цветках.

Обсуждение

В результате наших исследований выявлены различия в размерах частей обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare*. К первичным половым признакам цветка этого вида следует отнести признаки гинецея и андроцея. Различия в средних значениях размеров андроцея между обоеполыми и пестичными цветками вполне понятны и обусловлены процессами его редукции в пестичных цветках. Вторичными половыми признаками у цветков *O. vulgare* является большинство изученных признаков околоцветника за исключением длины зубцов чашечки, длины и ширины средней лопасти средней губы венчика. Стабильность параметров средней губы венчика и отсутствие дифференциации между обоеполыми и пестичными цветками связаны с тем, что средняя губа является посадочной площадкой для насекомых, опыляющих и посещающих цветки данного вида. Изменение параметров средней губы могло бы привести к значительному ограничению круга насекомых, встречающихся на цветках *O. vulgare* и недостатку пыльцы для опыления и в дальнейшем оплодотворения пестичных цветков и завязывания ими семян. Тем не менее уменьшение размеров околоцветника пестичных цветков и нектарников у многих гинодиэичных видов приводят к снижению их нектаропродуктивности [21]. Хохловым и Зайцевой [13] было показано, что продукция нектара пестичных цветков ниже, чем гермафродитных. Отсутствие пыльцы как важного пищевого ресурса может неблагоприятно влиять на посещение их

насекомыми в сравнении с обоеполами цветками. Вполне вероятным нам кажется предположение, что количественный и систематический составы насекомых-опылителей будут неодинаковыми для цветков обоих половых типов у гинодиэичных растений, и у *O. vulgare* в частности. Некоторыми авторами убедительно показано, что насекомые охотнее и чаще посещают обоеполые цветки гинодиэичных видов, чем цветки женских форм [13, 22, 23]. Морфологические различия обоеполых и пестичных цветков строго выражены: по внешнему виду можно отчетливо судить о принадлежности цветка к тому или иному половому типу, что важно при изучении половой структуры популяций.

Для объяснения наблюдающихся различий по размерам околоцветника и его частей у растений с половым ди- и полиморфизмом в настоящее время существуют четыре гипотезы: «мужской конкуренции», «женской конкуренции», «коррелятивного развития» и «защитной функции». Ранее авторами были рассмотрены основные положения данных гипотез [24].

Согласно гипотезе «защитной функции» более крупные размеры околоцветника у пестичных цветков появились под действием естественного отбора для защиты плодов или в общем случае для защиты более крупных половых органов [4]. Это характерно как для биотически опыляемых таксонов, у которых покровы женских цветков крупнее, чем у мужских, так и для абиотически опыляемых видов, у которых покровы цветка не служат для привлечения опылителей. L. F. Delph с соавторами [4] предположили, что данная гипотеза также объясняет наблюдающееся различие по размерам покровов цветков в тропических и умеренных широтах: у многих тропических диэичных видов отмечается более крупный гинецей. Существование компенсационной зависимости между размером и числом органов вместе с половым отбором у женских особей является возможным альтернативным объяснением наличия диморфизма по размеру покровов цветков и их нектаропродуктивности. Выявлено, что если гинецей крупнее андроцея и у женских цветков, следовательно, имеется зависимость между размером и числом частей цветка для образования меньших по размеру цветков, чем мужские, увеличение размеров покровов женских цветков может происходить за счет усиления привлекательности для опылителей [4].

По мнению авторов, две функции покровов цветков – защита и привлечение – являются основными детерминантами размеров околоцветника или венчика у однополых цветков среди гинодиэичных видов. Авторы согласны с представлениями Хохлова и Зайцевой [13], что гормональная теория не вскрывает причины гинодиэичии. Однако она объясняет уменьшение размеров венчиков пестичных цветков.

В строении гинецея обоеполых и пестичных цветков *O. vulgare* отсутствуют качественные различия, отмечается лишь размерная дифференциация. Превращение тычинок в стаминодии в пестичных цветках никак коррелятивно не связано со строением гинецея. Напротив, пестичные цветки имеют лучше выраженную рыльцевую поверхность и более крупные лопасти завязи, чем у обоеполых. Увеличение воспринимающей поверхности рылец следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к перекрестному опылению, которое для них является единственным и неизбежным. Гейтоногамия или автогамия у них исключена.

Выводы

Выявлены различия в размерах частей венчика обоеполых и пестичных цветков у *O. vulgare*, что обусловлено, как предполагается, существованием согласованного роста или генетической корреляции между лепестками и тычинками, которые редуцируются в пестичных цветках, и дифференцированным выполнением околоцветником и его частей функций защиты генеративных органов и привлечения опылителей у разных половых типов цветков. Отсутствие достоверных различий между обоеполыми и пестичными цветками по размерам нижней губы венчика (посадочная площадка для насекомых-опылителей) и некоторым параметрам гинецея, по мнению авторов, следует рассматривать как приспособление пестичных цветков к ксеногамии. При уменьшении общих размеров трубки венчика и его верхней губы у пестичных цветков остаются почти неизменными те части цветка, которые отвечают за энтомофильное опыление *O. vulgare*. На примере *O. vulgare* четко видно, что ксеногамия обеспечивается целым рядом приспособлений: существованием двух типов цветков на разных особях, пространственной изоляцией (геркогамия) созревшего рыльца на длинном столбике выше пыльников, одновременным созреванием пыльцы и рыльца (четко выраженная протандрия) у обоеполых цветков этого вида.

Библиографический список

1. **Годин, В. Н.** О распространении гинодиэзии у цветковых растений / В. Н. Годин, Е. М. Демьянова // Ботанический журнал. – 2013. – Т. 98, № 12. – С. 1465–1487.
2. **Darwin, Ch.** The different forms of flowers on plants on the same species / Ch. Darwin. – London : J. Murray, 1877. – 352 p.
3. **Демьянова, Е. И.** Половой полиморфизм цветковых растений : автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Демьянова Е. И. – М., 1990. – 35 с.
4. **Delph, L. F.** Sexual dimorphism in flower size / L. F. Delph, L. F. Galloway, M. L. Stanton // American Naturalist. – 1996. – Vol. 148, № 2. – P. 299–320.
5. **Годин, В. Н.** Морфология цветков *Schizonepeta multifida* (Lamiaceae) в связи с половой дифференциацией / В. Н. Годин // Ботанический журнал. – 2009. – Т. 94, № 12. – С. 1784–1790.
6. **Деревинская, Т. И.** Ресурсное изучение душицы обыкновенной *Origanum vulgare* L. в Европейской части СССР и некоторые вопросы ее биологии : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Деревинская Т. И. – М., 1985. – 18 с.
7. **Нухимовский, Е. Л.** Морфология *Origanum vulgare* L. в естественных местобитаниях и при выращивании в Московской области / Е. Л. Нухимовский, О. А. Черкасов // Растительные ресурсы. – 1987. – Т. 23, вып. 3. – С. 345–356.
8. **Ietswaart, J. H.** A taxonomic revision of the genus *Origanum* / J. H. Ietswaart. – London : Leiden University Press, 1980. – 153 p.
9. **Демьянова, Е. И.** Распространение гинодиэзии у цветковых растений / Е. И. Демьянова // Ботанический журнал. – 1985. – Т. 70, № 10. – С. 1289–1301.
10. **Rivkin, L. R.** Why is gynodioecy a rare but widely distributed sexual system? Lessons from the Lamiaceae / L. R. Rivkin, A. L. Case, C. M. Caruso // New Phytologist. – 2016. – Vol. 211, № 2. – P. 688–696.
11. **Knuth, P.** Handbuch der Blüthenbiologie / P. Knuth. – Leipzig : Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898. – Bd. I. – 400 s.
12. **Верещагина, В. А.** О гинодиэзии душицы обыкновенной (*Origanum vulgare* L.) / В. А. Верещагина, Л. И. Маланина // Биологические науки. – 1974. – № 6. – С. 51–57.
13. **Хохлов, С. С.** Исследование гинодиэзии и возможности апомиксиса у некоторых видов семейства губоцветных / С. С. Хохлов, М. И. Зайцева // Апомиксис и

- цитозембриология растений. – Саратов : Изд-во Сарат. ун-та, 1975. – Вып. 3. – С. 3–16.
14. **Анисимова, А. Г.** Морфолого-анатомические особенности половых форм *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae) / А. Г. Анисимова, Е. И. Демьянова // Растительные ресурсы. – 2007. – Вып. 1. – С. 36–45.
 15. **Гордеева, Н. И.** Особенности полового полиморфизма растений *Origanum vulgare* в окрестности Академгородка Новосибирской области / Н. И. Гордеева // Растительный мир Азиатской России. – 2014. – № 3 (15). – С. 28–31.
 16. **Шмидт, В. М.** Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. – Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
 17. **Фёдоров, Ал. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок / Ал. А. Фёдоров, З. Т. Артюшенко. – Л. : Наука, 1975. – 351 с.
 18. **Первухина, Н. В.** Околоцветник покрытосеменных / Н. В. Первухина. – Л. : Наука, 1979. – 111 с.
 19. **Годин, В. Н.** Половая дифференциация у растений. Термины и понятия / В. Н. Годин // Журнал общей биологии. – 2007. – Т. 68, № 2. – С. 98–108.
 20. **Карташова, Н. Н.** Строение и функция нектарников цветка двудольных растений / Н. Н. Карташова. – Томск : Изд-во ТГУ, 1965. – 195 с.
 21. **Пономарев, А. Н.** К изучению гинодиэзии у растений / А. Н. Пономарев, Е. И. Демьянова // Ботанический журнал. – 1975. – Т. 60, № 1. – С. 3–15.
 22. **Alonso, C.** Early blooming's challenges: extended flowering season, diverse pollinator assemblage and the reproductive success of gynodioecious *Daphne laureola* / C. Alonso // Annals of Botany. – 2004. – Vol. 93, № 1. – P. 61–66.
 23. **Gange, A. C.** Arbuscular mycorrhizal fungi influence visitation rates of pollinating insects / A. C. Gange, A. K. Smith // Ecological Entomology. – 2005. – Vol. 30, № 5. – P. 600–606.
 24. **Годин, В. Н.** Морфология цветков *Potentilla bifurca* (Rosaceae) в связи с половой дифференциацией / В. Н. Годин, Е. А. Басаргин // Ботанический журнал. – 2007. – Т. 92, № 11. – С. 1508–1515.

References

1. Godin V. N., Dem'yanova E. M. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2013, vol. 98, no. 12, pp. 1465–1487.
2. Darwin Ch. *The different forms of flowers on plants on the same species*. London: J. Murray, 1877, 352 p.
3. Dem'yanova E. I. *Polovoy polimorfizm tsvetkovykh rasteniy: avtoref. dis. d-ra biol. nauk* [Gender polymorphism of flower plants: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Moscow, 1990, 35 p.
4. Delph L. F., Galloway L. F., Stanton M. L. *American Naturalist*. 1996, vol. 148, no. 2, pp. 299–320.
5. Godin V. N. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2009, vol. 94, no. 12, pp. 1784–1790.
6. Derevinskaya T. I. *Resursnoe izuchenie dushitsy obyknovennoy Origanum vulgare L. v Evropeyskoy chasti SSSR i nekotorye voprosy ee biologii: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [A resource study of *Origanum vulgare* L. in the European part of USSR and some issues of its biology: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow, 1985, 18 p.
7. Nukhimovskiy E. L., Cherkasov O. A. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 1987, vol. 23, iss. 3, pp. 345–356.
8. Ietswaart J. H. *A taxonomic revision of the genus Origanu*. London: Leiden University Press, 1980, 153 p.
9. Dem'yanova E. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1985, vol. 70, no. 10, pp. 1289–1301.

10. Rivkin L. R., Case A. L., Caruso C. M. *New Phytologist*. 2016, vol. 211, no. 2, pp. 688–696.
11. Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie* [Reference book of flower biology]. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1898, vol. I, 400 p.
12. Vereshchagina V. A., Malanina L. I. *Biologicheskie nauki* [Biological sciences]. 1974, no. 6, pp. 51–57.
13. Khokhlov S. S., Zaytseva M. I. *Apomixis i tsitoembriologiya rasteniy* [Apomixis and cytoembriology of plants]. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta, 1975, iss. 3, pp. 3–16.
14. Anisimova A. G., Dem'yanova E. I. *Rastitel'nye resursy* [Plant resources]. 2007, iss. 1, pp. 36–45.
15. Gordeeva N. I. *Rastitel'nyy mir Aziatskoy Rossii* [Flora of Asian Russia]. 2014, no. 3 (15), pp. 28–31.
16. Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Izd-vo Leningr. un-ta, 1984, 288 p.
17. Fedorov A. I., Artyushenko Z. T. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Tsvetok* [Atlas of descriptive morphology of higher plants]. Leningrad: Nauka, 1975, 351 p.
18. Pervukhina N. V. *Okolotsvetnik pokrytozemnykh* [Perianth of the angiosperms]. Leningrad: Nauka, 1979, 111 p.
19. Godin V. N. *Zhurnal obshchey biologii* [The journal of general biology]. 2007, vol. 68, no. 2, pp. 98–108.
20. Kartashova N. N. *Stroenie i funktsiya nektarnikov tsvetka dvudol'nykh rasteniy* [The structure and function of flower nectaries of dicotyledonous plants]. Tomsk: Izd-vo TGU, 1965, 195 p.
21. Ponomarev A. N., Dem'yanova E. I. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1975, vol. 60, no. 1, pp. 3–15.
22. Alonso C. *Annals of Botany*. 2004, vol. 93, no. 1, pp. 61–66.
23. Gange A. C., Smith A. K. *Ecological Entomology*. 2005, vol. 30, no. 5, pp. 600–606.
24. Godin V. N., Basargin E. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2007, vol. 92, no. 11, pp. 1508–1515.

Годин Владимир Николаевич

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

E-mail: godinvn@yandex.ru

Godin Vladimir Nikolaevich

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

Евдокимова Татьяна Александровна

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

E-mail: evdagr@gmail.com

Evdokimova Tatyana Aleksandrovna

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

УДК 581.461: 582.929: 57.017.55

Годин, В. Н.

Морфология обоеполых и пестичных цветков *Origanum vulgare* /
В. Н. Годин, Т. А. Евдокимова // Известия высших учебных заведений.
Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 3–13. DOI:
10.21685/2307-9150-2017-1-1

АРХИТЕКТУРНЫЕ ТИПЫ КРОН ЖЕНСКИХ И МУЖСКИХ ОСОБЕЙ *SALIX ACUTIFOLIA* L.

Аннотация.

Актуальность и цели. Одной из актуальных проблем ботаники является изучение разнообразия жизненных форм (биоморф) и архитектурных моделей растений. Авторы проанализировали архитектурные типы кроны женских и мужских особей *S. acutifolia* в зависимости от световых условий.

Материалы и методы. При изучении архитектурных модулей была использована авторская методика, основанная на трех признаках трехлетних побеговых систем: типе ветвления, размере зоны отмирания вегетативных побегов, долговечности вегетативных частей сережек (Недосеко, 2014, 2015).

Результаты. У *S. acutifolia* в структуре всех модельных ветвей мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – 1:2. Причем у мужских особей двулетние побеги в большем числе случаев развиваются из верхних смежных узлов трехлетних (1-я подгруппа ТПС), а у женских – из более нижних узлов трехлетних побегов (2-я подгруппа ТПС). В целом в составе кроны ассимилирующих годичных побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (361 побег у женских и 280 побегов у мужских особей). С учетом строения генеративных побегов, а также типа нарастания побегов у изученного вида авторы выделяют архитектурный модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками.

Выводы. В пределах кроны женских и мужских особей *S. acutifolia* верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (числом архитектурных типов ТПС) и количественно (долей участия архитектурных типов ТПС). У всех особей наибольшее число архитектурных типов характерно для верхних и средних модельных ветвей. Женские особи *S. acutifolia* по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более ажурные.

Ключевые слова: архитектурная модель; архитектурный тип; крона: трехлетняя побеговая система; модельная ветка: верхняя, средняя, нижняя.

О. И. Nedoseko, V. P. Viktorov

CROWN ARCHITECTURAL TYPES OF FEMININE AND MASCULINE SPECIES OF *SALIX ACUTIFOLIA* L.

Abstract.

Background. One of the topical problems of botany is the study of the diversity of life forms (biomorphs) and architectural models of plants. The authors analyzed the architectural types of crowns of feminine and masculine *S. acutifolia* individuals depending on the light conditions.

Materials and methods. When studying architectural modules, the authors used their own methodology, based on three signs of three-year shoot systems: type of branching, size of the vegetative shoots' die-off zone, durability of vegetative parts of aments (Nedoseko, 2014, 2015).

Results. *S. acutifolia* in the structure of all model branches of males is dominated by the type of TPS 1:1, and as for female ones – 1:2. Moreover, in male species, bi-year shoots develop in a greater number of cases from upper adjacent nodes of three-year shoots (first subgroup of TPN), and in female individuals – from lower

nodes of three-year shoots (second subgroup of TPN). In general, the composition of crowns of assimilating annual shoots in female individuals is 1,3 times greater than that of males (361 shoots for females and 280 shoots for males). Taking into account the structure of generative shoots, as well as taking into account the type of growth of shoots, the distinguish the architectural module developed on the basis of the acrotonia with one-stage drop-off aments.

Conclusions. Within the crowns of female and male *S. acutifolia*, the upper, middle and lower branches differ qualitatively (by the number of architectural types of TPN) and quantitatively (by the participation of architectural types of TPS). In all individuals the greatest number of architectural types is characteristic for upper and middle model branches. Female *S. acutifolia*, in compared with the male, is more branched and its crowns are more lacy.

Key words: architectural model, architectural type, crown, three-year-old shoot systems, model branch: upper, middle and lower.

Введение

В последнее время в морфологии растений усилилось изучение органов древесных растений с позиции «архитектурных моделей», предложенной и развиваемой F. Halle с соавторами [1–3 и др.]. Под «архитектурными моделями» авторы понимают некоторые строго определенные варианты формирования систем побегов у тропических деревьев.

Конструктивным особенностям деревьев посвящен уже не малый объем литературы [4, 1, 5, 6 и др.]. Дерево в надземной сфере состоит из двух основных частей: ствола и кроны. В понимании М. Т. Мазуренко, А. П. Хохрякова [5], крона – единство высшего порядка, совокупность ствола и ветвей. Ствол – важнейшая часть кроны, ее начало. Боковые ветви вместе со стволом в совокупности представляют собой крону [7]. Основной модуль многоствольных деревьев – крона [8, 9], для одноствольного дерева – ветвь от ствола [8], для кустарников – система побега формирования [10].

Крону дерева можно считать популяцией повторяющихся единиц (почек, листьев, побегов, цветков) с демографическими свойствами [11]. Элементы или модули структуры сгруппированы на разных уровнях интеграции. Первый уровень интеграции – побег, модулярная архитектурная единица [1]. Второй уровень интеграции – это архитектурные комплексы, которые вместе и формируют крону [11].

Изучение строения крон древесных растений способствует решению множества задач как практического, так и фундаментального характера, в том числе поможет решить проблемы адаптации растений к условиям внешней среды, прогнозировать биологическое состояние отдельных особей древесных видов в условиях городского загрязнения, парковых и садовых насаждений, а также лесных ценозов [12]. Модулярная структура растений используется при описании восстановления крон деревьев, поврежденных фитофагами [13].

Модулярную организацию и архитектуру видов ив Южного Урала изучила И. А. Гетманец [14]. Установлено, что на основе универсального модуля нарастания у кустарниковых и кустарничковых ив секции *Incubaseae* формируется трехосная система, а у древесных биоморф ив, кроме трехосной системы, редко отмечается и другая, с преобладанием только одного универсального модуля нарастания [14]. Выделенные системы соответствуют

системам типа «вилки» и «сучка» по Л. М. Шафрановой [15] и обязательно входят в состав основного модуля (двухлетней побеговой системы – ДПС).

И. А. Гетманец [14] считает, что «архитектурная модель» в роде *Salix* построена на основе двухлетней побеговой системы, которая соответствует элементарной побеговой системе (ЭПС), выделенной И. С. Антоновой [16] в кроне деревьев. Более универсальной системой модулей следует считать трехлетнюю систему, которая состоит из трехлетнего, двухлетнего (одного или нескольких) и нескольких годовичных побегов [17], поэтому трехлетнюю побеговую систему, как четырех- и пятилетние системы, можно рассматривать как «типичную ветвь», характеризующую особь. Такая ветвь отражает «архитектурную модель» вида и является архитектурным модулем [17, 18].

По мнению авторов, именно трехлетние побеговые системы (ТПС) являются наиболее конструктивными в плане архитектоники (в них не так сильно выражено обламывание ветвей, чем в 4-летних и более взрослых), и в то же время по сравнению с двухлетними побеговыми системами можно наблюдать, сколько побегов нарастания входит в модульную конструкцию. В трехлетних побеговых модулях можно более подробно проследить дальнейшую судьбу побегов нарастания, определить их более точное число в системе побега нарастания, так как конструктивные признаки определяются более долговечными осевыми органами растения [19].

Цель работы: разработать методику изучения архитектурных модулей видов *Salix*; на примере *S. acutifolia* изучить влияние световых условий на архитектуру крон, а также отличия в зависимости от половой принадлежности.

Методика исследования

Для классификации побеговых модулей, входящих в состав архитектурной модели, авторами разработана новая методика, с помощью которой изучали трехлетние побеговые системы (ТПС) молодых генеративных особей. При этом исследовали четырехлетние ветки, так как на них видно, от каких узлов отходят трехлетние побеги. ТПС изучали на модельных ветвях из верхней, средней и нижней части кроны. Всего было изучено по шесть особей (по три особи разного пола). В зависимости от освещенности в кроне выделяются три части (зоны): 1) верхняя часть (зона оптимального роста), находящаяся в наилучших световых условиях; 2) средняя часть кроны (зона максимального ветвления), уровень освещенности в этой зоне достаточный для поддержания нормального роста; 3) нижняя часть кроны (зона отмирания), уровень освещенности минимальный в пределах кроны, что определяет заторможенность ростовых процессов и преобладание процессов отмирания [20]. У каждого экземпляра в различных частях кроны определяли и учитывали общее число ТПС – трехлетних побеговых модулей (трехлетних веток).

У собранных веток детально изучали ход роста по годам, при этом фиксировали число трехлетних, двухлетних и однолетних побегов, их длину, а также указывали номера узлов, от которых они отходили, и общее число узлов на побеге. Также учитывали соотношение числа двухлетних побегов к числу трехлетних, на основании чего выделяли типы архитектурных модулей, их процентное соотношение.

Для обработки большого числа побеговых модулей в кронах видов ив авторы предлагают использовать в одной упрощенной формуле (формула

побегорасположения) соотношение числа побегов и номер узлов, от которых они отходят, например:

$$1\left(\frac{7}{9}\right) : 2\left(\frac{8,11}{13}\right) : 5\left(\frac{5,7,8}{11}; \frac{4,6}{9}\right).$$

Из этой формулы видно, что побегов текущего года 5, они отходят от узлов № 5, 7, 8 из 11-го первого двулетнего побега и узлов № 4, 6 из 9-го второго двулетнего побега. Двулетние побеги отходят от узлов № 8, 11 из 13 трехлетнего побега, а сам трехлетний отходит от 7-го узла из 9-го четырехлетнего.

Побеги, развивающиеся из спящих почек, обозначают в квадратных скобках, а силлептические – в фигурных:

$$1\left(\frac{10}{10}\right) : 2\left(\frac{9,10}{10}\right) : 4\left(\frac{9\{1\}}{9}; \frac{7\{1\}, 9,10}{10}\right);$$

$$1\left(\frac{6}{6}\right) : 2\left(\frac{9\{1\}, 10}{10}\right) : 5\left(\left[\frac{6}{10}\right]; \frac{9}{9}; \frac{6,9,10}{10}\right).$$

Одновременно с написанием формулы нужно зарисовывать схему данной побеговой системы. При этом удлиненные побеги рисуют одним цветом (красным), промежуточные – другим (зеленым), укороченные – третьим (черным). Границы годовых побегов на схеме показывают разрывами, а силлептические побеги зарисовывают на годовых без разрывов. Кроме того, на схеме нужно показывать угол отхождения побегов.

В предложенной методике целесообразно использовать несколько таблиц. Вначале создается сводная таблица, содержащая качественное и количественное соотношение типов и групп ТПС в составе верхних, средних и нижних модельных ветвей женских и мужских особей. А затем создаются частные таблицы, где для каждого типа ТПС приводятся группы и варианты ТПС. Тип ТПС (архитектурный модуль) показывает соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, например, 1:1, 1:2, 1:3 и т.д. Группа ТПС учитывает не только соотношение числа двулетних побегов к числу трехлетних, но и число побегов последнего года вегетации к числу двулетних. При этом каждый тип ТПС может содержать несколько групп ТПС. Например, тип ТПС 1:1 может содержать следующие группы: 1:1:1, 1:1:2, 1:1:3, 1:1:4. Вариант ТПС также учитывает силлептические побеги и побеги, развивающиеся из спящих почек, т.е. каждая группа ТПС может содержать несколько вариантов ТПС. Вариант ТПС хорошо виден на схеме побегорасположения. Именно в частных таблицах для каждого варианта ТПС указываются номера формул, которые затем оформляются в отдельной таблице. Эта методика вместе с предложенной ранее [20, 21] была использована в данной работе.

Архитектонику крон в роде *Salix* авторы изучили на примере *S. acutifolia* (высокий кустарник, высотой до 6–10 м).

Полевой материал собран в окрестностях д. Юркино Лысковского района Нижегородской области в течение 2013–2015 гг. Изучено шесть молодых генеративных особей (по три особи женского и мужского пола) жизненной формы эпигеогенно-геоксильного кустарника высотой 2,7–3,5 м. Всего изучено 186 ТПС.

Результаты исследования

В составе верхних модельных веток мужских особей было изучено 29 ТПС, относящихся к шести типам ТПС – 1:1 (15–51,73 %), 1:2 (7–24,14 %), 1:3 (4–13,8 %), 1:4 (1–3,45 %), 1:6 (1–3,45 %), 1:7 (1–3,45 %); у женских особей было изучено 35 ТПС, относящихся к четырем типам ТПС – 1:1 (14–40 %), 1:2 (18–51,43 %), 1:3 (2–5,72 %), 1:4 (1–2,86 %). Общими для особей разного пола являются четыре типа ТПС. Среди этих четырех типов в процентном отношении преобладают типы 1:1 и 1:2. Причем у женских особей преобладает тип 1:2, а у мужских – 1:1 (рис. 1).

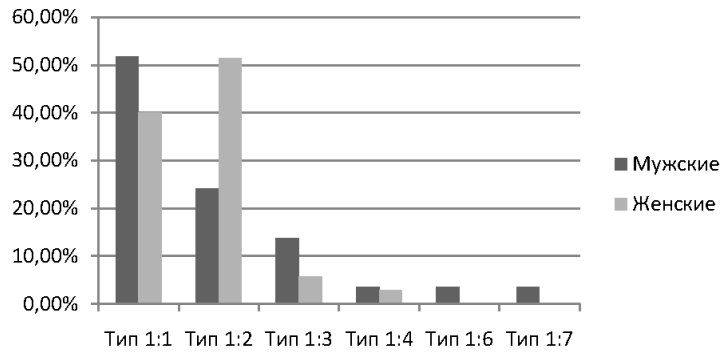


Рис. 1. Доля участия разных типов ТПС в структуре верхних модельных ветвей особей ивы остролистной

В составе верхних модельных ветвей ассимилирующих годовичных побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (137 побегов у женских и 104 побега у мужских особей).

В структуре срединных модельных веток мужских особей было исследовано 42 ТПС, относящихся к трем типам – 1:1 (22–52,38 %), 1:2 (15–35,72 %), 1:3 (5–11,91 %) (рис. 2); у женских особей было изучено 36 ТПС, относящихся к четырем типам – 1:1 (11–30,56 %), 1:2 (18–50 %), 1:3 (5–13,89 %), 1:5 (2–5,56 %). У женских особей преобладает тип 1:2, а у мужских особей – 1:1 (см. рис. 2), причем количество ассимилирующих годовичных побегов у женских особей немного больше, чем у мужских (137 побегов у женских и 122 побега у мужских особей).

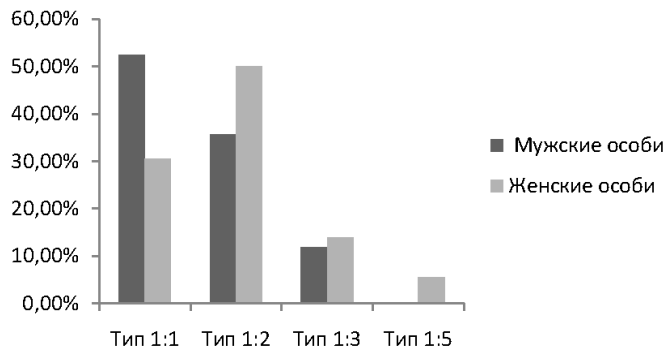


Рис. 2. Доля участия разных типов ТПС в структуре срединных модельных ветвей особей ивы остролистной

В составе нижних модельных веток мужских особей было исследовано 24 ТПС, относящихся к двум типам – 1:1 (15–62,5 %), 1:2 (9–37,5 %); у женских особей было изучено 20 ТПС, относящихся к трем типам – 1:1 (4–20 %), 1:2 (12–60 %), 1:3 (4–20 %) (рис. 3).

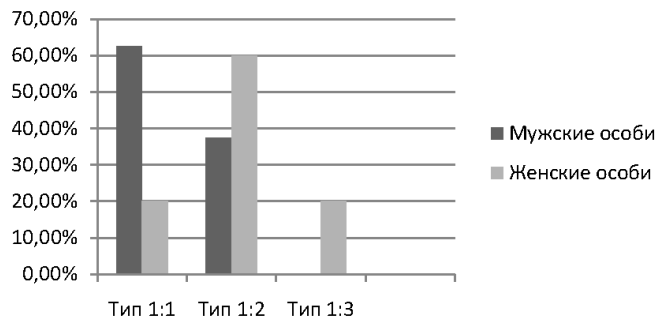


Рис. 3. Доля участия разных типов ТПС в структуре нижних модельных ветвей особей ивы остролистной

В структуре нижних модельных ветвей у женских особей преобладает тип 1:2, а у мужских – 1:1 (см. рис. 3), количество ассимилирующих годовичных побегов у женских особей в 1,6 раза больше, чем у мужских (87 побегов у женских и 54 побега у мужских особей).

Таким образом, у ивы остролистной в структуре всех модельных ветвей у мужских особей преобладает тип ТПС 1:1, а у женских – 1:2 (рис. 4).

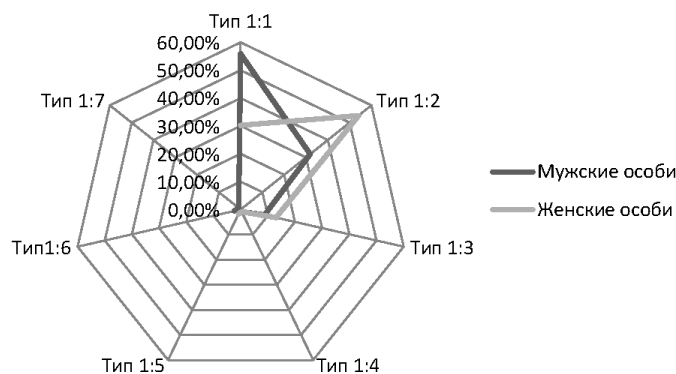


Рис. 4. Доля участия разных типов ТПС в структуре кроны модельных ветвей особей ивы остролистной

В целом в составе кроны ассимилирующих годовичных побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских (361 побег у женских и 280 побегов у мужских особей).

Анализируя формулы побегообразования ТПС (формат статьи не позволяет включить данную таблицу), можно видеть, что двулетние побеги отходят от трехлетних не всегда из верхних соседних узлов. В связи с этим авторы выделяют две подгруппы ТПС: 1-я подгруппа – двулетние побеги развиваются из верхних смежных узлов трехлетних; 2-я подгруппа – ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из более нижних узлов трехлетних побегов (рис. 5, 6).

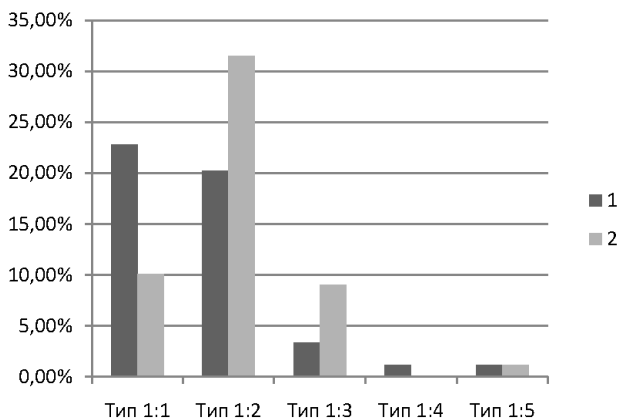


Рис. 5. Доля участия типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних смежных узлов (1-я подгруппа) или более нижних узлов (2-я подгруппа) трехлетних побегов женских особей ивы остролистной

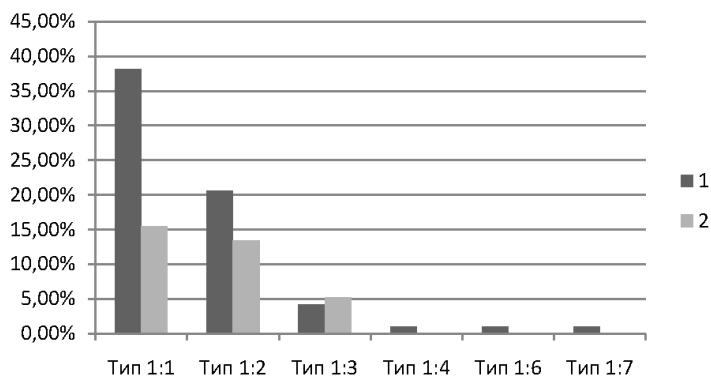


Рис. 6. Доля участия типов ТПС, в которых двулетние побеги развиваются из верхних смежных узлов (1-я подгруппа) или более нижних узлов (2-я подгруппа) трехлетних побегов мужских особей ивы остролистной

В типе ТПС 1:1 выявлено, что у мужских и женских особей в большинстве случаев двулетние побеги развиваются из верхних смежных почек трехлетних побегов (1-я подгруппа ТПС); в архитектурном типе 1:2 и 1:3 у женских особей преобладают двулетние побеги, развивающиеся из более нижних узлов трехлетних (2-я подгруппа ТПС), у мужских преобладают двулетние побеги, которые развиваются из верхних смежных почек трехлетних побегов (1-я подгруппа ТПС) (см. рис. 5, 6).

В целом у мужских особей по сравнению с женскими преобладают ТПС 1-й подгруппы.

В структуре ТПС ивы остролистной 10,2 % годовых побегов развиваются из спящих почек (19 ТПС из 186 ТПС).

У особей *S. acutifolia*, как и у всех представителей рода, наблюдается симподиальное нарастание. При этом нарастание – акросимподиальное, так как отмирает только один-два верхних метамера.

У *S. acutifolia* мужские сережки опадают скоро после цветения, женские – после созревания семян и опорожнения коробочек. Сережки опадают

обычно вместе со своей короткой ножкой и катафиллами, отчленяясь непосредственно от прошлогоднего побега. Поэтому генеративных однолетних побегов, сохраняющихся до осени, у *S. acutifolia* нет. С учетом строения генеративных побегов, а также типа нарастания побегов у изученного вида авторы выделяют архитектурный модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками. Предложенный архитектурный модуль характерен для высоких кустарников и деревьев рода *Salix* (*S. caprea*, *S. vinogradovii*, *S. dasyclados*, *S. acutifolia*, *S. viminalis*) (рис. 7).

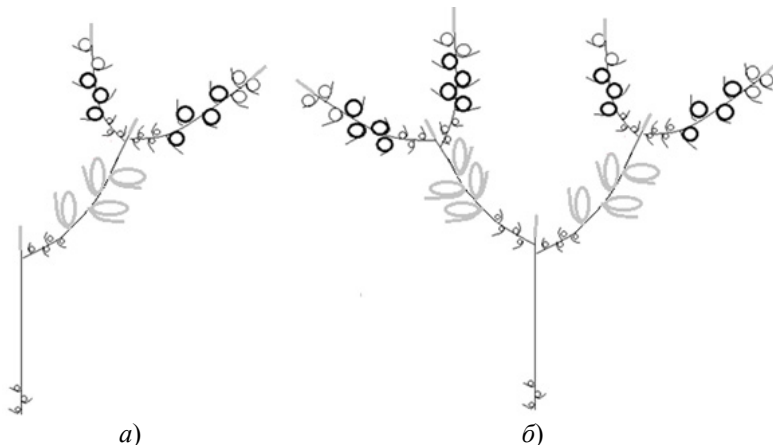


Рис. 7. Архитектурный модуль *S. acutifolia*, основанный на акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками: а – мужские особи; б – женские особи (серым цветом показаны отмирающие части побегов и опадающие части сережек)

Выводы

В пределах крон женских и мужских особей ивы остролистной верхние, срединные и нижние ветви отличаются качественно (числом архитектурных типов ТПС) и количественно (долей участия архитектурных типов ТПС). У всех особей наибольшее число архитектурных типов характерно для верхних и средних модельных ветвей.

В структуре всех модельных ветвей мужских особей преобладает архитектурный тип ТПС 1:1, а женских – 1:2. Причем у мужских особей в типе 1:1 и 1:2 двулетние побеги в большем числе случаев развиваются из верхних смежных узлов трехлетних (1-я подгруппа ТПС), а у женских в типах 1:2 и 1:3 – из более нижних узлов трехлетних побегов (2-я подгруппа ТПС). Это свидетельствует о том, что женские особи по сравнению с мужскими более разветвлены и их кроны более ажурные. В целом в составе кроны ассимилирующих годичных побегов у женских особей в 1,3 раза больше, чем у мужских. Женские растения в отличие от мужских тратят органические вещества не только на формирование цветков, но и образование семян и плодов, а для этого им нужна большая поверхность ассимиляции. Вероятно, поэтому женские растения более разветвлены по сравнению с мужскими.

Различные части кроны отличаются соотношением годичных ассимилирующих побегов: наибольшее их количество находится в средней и верхней частях кроны, а наименьшее – в нижней.

У ивы остролистной иногда ассимилирующие годичные побеги развиваются из спящих почек (10,2 %).

С учетом строения генеративных побегов, а также типа нарастания побегов у изученного вида авторы выделяют архитектурный модуль, развивающийся на базе акротонии с одноэтапно-оппадающими сережками.

Предложенную методику можно использовать для разработки архитектурных модулей не только в роде *Salix*, но и других древесных видов.

Библиографический список

1. **Halle, F.** Essay sur l'architecture et la dynamique de crossianci de arbretropicaux / F. Halle, R. A. Oldeman. – Paris, 1970. – 210 p.
2. **Halle, F.** The concept of architectural models in vascular plants / F. Halle // XII Международный ботанический конгресс : тез. докл. – Л. : Наука, 1975. – Т. 1. – С. 216.
3. **Tomlinson, F. B.** Branching and axis differentiation in tropical trees / F. B. Tomlinson // Tropical trees as living systems. – Cambridge : University Press, 1978. – P. 187–207.
4. **Серебряков, И. Г.** Экологическая морфология растений / И. Г. Серебряков. – М. : Высш. шк., 1962. – 378 с.
5. **Мазуренко, М. Т.** Классы метамеров / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52, № 3. – С. 409–421.
6. **Нухимовский, Е. Л.** Основы биоморфологии семенных растений / Е. Л. Нухимовский. – М. : Недра, 1997. – Т. 1. – 618 с.
7. **Мазуренко, М. Т.** Модульная организация дерева / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков // Конструкционные единицы в морфологии растений : материалы X школы по теоретической морфологии растений. – Киров, 2004. – С. 10–12.
8. **Антонова, И. С.** О модульной организации некоторых групп высших растений / И. С. Антонова, Н. Г. Лагунова // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60, № 1. – С. 49–59.
9. **Антонова, И. С.** Некоторые особенности строения побеговых систем и развития кроны генеративных деревьев *Tiliaplathyphyllos (Tiliaceae)* трех возрастных состояний в условиях умеренно континентального климата / И. С. Антонова, М. М. Шаровкина // Ботанический журнал. – 2012. – Т. 97, вып. 9. – С. 1192–1205.
10. **Мазуренко, М. Т.** К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны Восточной Сибири / М. Т. Мазуренко, А. П. Хохряков // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. – Владивосток, 1976. – С. 3–48.
11. **Maillette, L.** Structural dynamics of silver birch. 1. The fates of buds. Schobl of Plant Biologi U.C.N.W. Bangor. Gwyhead, V.K.L.L. 572 UW. / L. Maillette // Journal of Applied Ecologi. – 1982. – Vol. 19, № 1. – P. 203–218, 219–238.
12. **Антонова, И. С.** К вопросу о выделении архитектурных единиц кроны древесных растений умеренной зоны / И. С. Антонова, О. А. Белова // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века : материалы Всерос. конф. – Петрозаводск, 2008. – С. 94–96.
13. **Уткина, И. А.** Влияние архитектурных моделей растений на их взаимодействие с насекомыми-фитофагами / И. А. Уткина, В. В. Рубцов // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 262–266.
14. **Гетманец, И. А.** Экологическое разнообразие и биоморфология рода *Salix* L. Южного Урала : дис. ... д-ра биол. наук / Гетманец И. А. – Челябинск, 2011. – 330 с.
15. **Шафранова, Л. М.** Ветвление растений: процесс и результат / Л. М. Шафранова // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. – М. : Наука, 1981. – С. 179–213.

16. Антонова, И. С. Изучение побеговых систем некоторых представителей семейства *Ulmaceae* Mirb. / И. С. Антонова // Проблемы биологии растений : материалы Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения В. В. Писья-уковой. – СПб., 2006. – С. 232–235.
17. Гашева, Н. А. К методике структурного изучения побеговых модулей *Salix* / Н. А. Гашева // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2012. – № 12. – С. 99–110.
18. Байкова, Е. В. Использование концепции «архитектурная модель» при описании структуры растения / Е. В. Байкова // Современные подходы к описанию структуры растения / под ред. Н. П. Савиных, Ю. А. Боброва. – Киров : Изд-во ВятГУ, 2008. – С. 69–82.
19. Мазуренко, М. Т. Степень автономности модулей деревьев / М. Т. Мазуренко // Вестник Тверского государственного университета. Сер.: Биология и экология. – 2008. – Вып. 9. – С. 127–130.
20. Недосеко, О. И. Онторморфогенез *Salix pentandra* L., *Salix caprea* L., *Salix cinerea* L. : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Недосеко О. И. – М. : МПГУ, 1993. – 16 с.
21. Недосеко, О. И. Архитектоника ив на примере ивы остролистной / О. И. Недосеко // 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) / под общ. ред. д-ра биол. наук В. П. Викторова. – М. : МПГУ, 2014. – Т. 2. – С. 326–329.

References

1. Halle F., Oldeman R. A. *Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de arbres tropicaux* [An essay on architecture and dynamics of tropical tree growth]. Paris, 1970, 210 p.
2. Halle F. *XII Mezhdunarodnyy botanicheskiy kongress: tez. dokl.* [XII International botanical congress: report theses]. Leningrad: Nauka, 1975, vol. 1, p. 216.
3. Tomlinson F. B. *Tropical trees as living systems*. Cambridge: University Press, 1978, pp. 187–207.
4. Serebryakov I. G. *Ekologicheskaya morfologiya rasteniy* [Ecological morphology of plants]. Moscow: Vyssh. shk., 1962, 378 p.
5. Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. *Zhurnal obshchey biologii* [The journal of general biology]. 1991, vol. 52, no. 3, pp. 409–421.
6. Nukhimovskiy E. L. *Osnovy biomorfologii semennykh rasteniy* [Basic biomorphology of spermatophytes]. Moscow: Nedra, 1997, vol. 1, 618 p.
7. Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. *Konstruktivnyye edinitsy v morfologii rasteniy: materialy X shkoly po teoreticheskoy morfologii rasteniy* [Constructional units in plant morphology: proceedings of X school on theoretical morphology of plants]. Kirov, 2004, pp. 10–12.
8. Antonova I. S., Lagunova N. G. *Zhurnal obshchey biologii* [The journal of general biology]. 1999, vol. 60, no. 1, pp. 49–59.
9. Antonova I. S., Sharovkina M. M. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 2012, vol. 97, iss. 9, pp. 1192–1205.
10. Mazurenko M. T., Khokhryakov A. P. *Biologiya i produktivnost' rastitel'nogo pokrova Severo-Vostoka* [Biology and productivity of the plant cover of the North-East]. Vladivostok, 1976, pp. 3–48.
11. Maillette L. *Journal of Applied Ecology*. 1982, vol. 19, no. 1, pp. 203–218, 219–238.
12. Antonova I. S., Belova O. A. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v nachale XXI veka: materialy Vseros. konf.* [Fundamental and applied problems of botany in the early XXI century: proceedings of the All-Russian conference]. Petrozavodsk, 2008, pp. 94–96.

13. Utkina I. A., Rubtsov V. V. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology]. 2008, iss. 9, pp. 262–266.
14. Getmanets I. A. *Ekologicheskoe raznoobrazie i biomorfologiya roda Salix L. Yuzhnogo Urala: dis. d-ra biol. nauk* [Ecological diversity and biomorphology of the genus *Salix L.* of the South Urals: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. Chelyabinsk, 2011, 330 p.
15. Shafranova L. M. *Zhiznennye formy: struktura, spektry i evolyutsiya* [Life forms: structure, spectra and evolution]. Moscow: Nauka, 1981, pp. 179–213.
16. Antonova I. S. *Problemy biologii rasteniy: materialy Mezhdunar. konf., posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhdeniya V. V. Pis'yaukovoy* [Problems of plant biology: proceedings of the International conference commemorating the 100th anniversary of V. V. Pisyaukova]. Saint-Petersburg, 2006, pp. 232–235.
17. Gasheva N. A. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya* [Bulletin of ecology, dendrology and landscape studies]. 2012, no. 12, pp. 99–110.
18. Baykova E. V. *Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya* [Modern approaches to description of plant structures]. Kirov: Izd-vo VyatGU, 2008, pp. 69–82.
19. Mazurenko M. T. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series: Biology and ecology]. 2008, iss. 9, pp. 127–130.
20. Nedoseko O. I. *Ontomorfogenez Salix pentandra L., Salix caprea L., Salix cinerea L.: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Ontomorphogenesis of *Salix pentandra L., Salix caprea L., Salix cinerea L.*: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Moscow: MPGU, 1993, 16 p.
21. Nedoseko O. I. *Trudy IX Mezhdunarodnoy konferentsii po ekologicheskoy morfologii rasteniy, posvyashchennoy pamyati I. G. i T. I. Serebryakovykh (k 100-letiyu so dnya rozhdeniya I. G. Serebryakova)* [Proceedings of IX International conference on ecological morphology of plants, commemorating I. G. and T. I. Serebryakov (devoted to the 100th anniversary of I. G. Serebryakov)]. Moscow: MPGU, 2014, vol. 2, pp. 326–329.

Недосеко Ольга Ивановна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии, географии и химии,
Арзамасский филиал Нижегородского
государственного университета
им. Н. И. Лобачевского (Россия,
Нижегородская область, г. Арзамас,
ул. К. Маркса, 36)

E-mail: nedoseko@bk.ru

Викторов Владимир Павлович

доктор биологических наук, доцент,
заведующий кафедрой ботаники,
Московский педагогический
государственный университет
(Россия, г. Москва,
ул. Малая Пироговская, 1/1)

E-mail: vpviktorov@mail.ru

Nedoseko Ol'ga Ivanovna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of biology,
geography and chemistry, Arzamas Branch
of Lobachevsky State University
of Nizhny Novgorod (36 K. Marks street,
Arzamas, Nizhny Novgorod region,
Russia)

Viktorov Vladimir Pavlovich

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

УДК 582.623

Недосеко, О. И.

Архитектурные типы крон женских и мужских особей *Salix acutifolia* L. / О. И. Недосеко, В. П. Викторов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 14–25.
DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-2

**ВЛИЯНИЕ КОРМОВОЙ ДОБАВКИ НА ОСНОВЕ
ЗЕРНОВОГО МИЦЕЛИЯ ВЕШЕНКИ ОБЫКНОВЕННОЙ
(*PLEUROTUS OSTREATUS*) НА ОКИСЛИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ
И АКТИВНОСТЬ АНТИОКСИДАНТНЫХ ФЕРМЕНТОВ
В ПЛАЗМЕ КРОВИ КРОЛИКА ЕВРОПЕЙСКОГО
(*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*)**

Аннотация.

Актуальность и цели. Рассматривается возможность влияния зернового мицелия вешенки обыкновенной (*Pleurotus ostreatus*) на процессы окислительной модификации белков (ОМБ), перекисное окисление липидов (ПОЛ), а также на активность антиоксидантных ферментов каталазы и супероксиддисмутазы (СОД) в плазме крови кролика европейского (*Oryctolagus cuniculus*). Целью исследования являлось изучение возможности влияния зернового мицелия вешенки обыкновенной на процессы окислительной деструкции биополимеров и активности антиоксидантных ферментов.

Материалы и методы. Мицелий вешенки поступал в организм животных путем его скармливания в составе корма. ОМБ определялась путем регистрации продуктов – 2,4-динитрофенилгидразонов в плазме крови, ПОЛ при регистрации малонового диальдегида (МДА) и диеновых конъюгатов (ДК), определение СОД проводили методом, основанным на ее способности конкурировать с нитросиним тетразолием за супероксидные анион-радикалы, регистрация каталазы осуществлялась за счет снижения количества пероксида в пробе.

Результаты. Выявлено влияние зернового мицелия вешенки обыкновенной на ОМБ, ПОЛ, активность СОД и каталазы. Зафиксировано снижение продуктов ОМБ в течение исследуемого периода, при этом можно выделить два пика снижения: краткосрочный в течение первых трех суток – незначительное изменение 2,4-динитрофенилгидразонов, долгосрочное – зафиксированный после семи суток с момента смены рациона. Схожая картина наблюдается и с ПОЛ. СОД увеличивает свою активность в первые сутки эксперимента с последующим снижением. Активность каталазы изменяется незначительно.

Выводы. Показана зависимость между уровнем ОМБ, ПОЛ и активностью соответствующих ферментов и количеством съеденного мицелия в сторону уменьшения концентрации продуктов ОМБ, ПОЛ и активности ферментов.

Ключевые слова: зерновой мицелий, окислительная модификация белков (ОМБ), перекисное окисление липидов (ПОЛ), динитрофенилгидразоны, малоновый диальдегид, диеновые конъюгаты, супероксиддисмутазы, каталаза.

S. S. Tarasov

**INFLUENCE OF GRAIN MUCELIUM OF THE OYSTER
MUSHROOM (*PLEUROTUS OSTREATUS*) ON OXIDATIVE
DEGRADATION OF THE BIOPOLIMER AND ANTIOXIDANT
ENZYMES IN BLOOD PLASMA OF THE EUROPEAN RABBIT
(*ORYCTOLAGUS CUNICULUS*)**

Abstract.

Background. This work considers the influence of grain mucelium of oyster mushroom (*Pleurotus ostreatus*) on the oxidative modification of proteins (OMP),

lipid peroxidation (LPO), the activity of the dynamics of catalase and superoxide dismutase (SOD) in the blood plasma of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). The aim of the study is to examine the activity of antioxidant enzymes and to explore the possibility of the influence of the grain mycelium oyster mushroom on the processes of oxidative degradation of biopolymers.

Materials and methods. The mycelium of the oyster mushroom entered the animals' organisms with food. OMB was determined by registration of 2,4-dinitrophenylhydrazone products in the blood plasmas; LPO – by registration of malon dialdehyde (MDA) and diene conjugates (DC). SOD was determined through its ability to compete with nitroblue tetrazole of superoxide anion radicals; catalase was determined by reducing the amount of peroxide in the sample.

Results. The author determined the influence of grain mycelium of the oyster mushroom on OMB, LPO, SOD and catalase. A decrease of OMB products was registered during the study period, which can be divided into 2 peaks: a short-term during the first 3 days – no significant change in 2,4-dinitrophenylhydrazones, a long-term – recorded after 7 days from the date of the diet change. A similar pattern was observed with LPO. SOD increased its activity in the first day of the experiment, followed by a decrease. The catalase activity did not change significantly.

Conclusions. The author has shown a dependence between the level of OMB, LPO, catalase and SOD and the eaten grain mycelium, displaying a trend towards a decrease of the OMB and LPO concentration and the enzyme activity.

Key words: grain mycelium, oxidative modification of proteins (OMB), lipid peroxidation (LPO), malon dialdehyde, diene conjugates, superoxide dismutase, catalase.

Введение

Зерновой мицелий вешенки – типичный альтернативный кормовой компонент, его использование в кормлении животных представляется важным с нескольких позиций. Во-первых, в состав мицелия входят ценные вещества, которых нет в классических компонентах рациона, во-вторых, в процессе освоения мицелием зернового субстрата происходит ряд реакций, в частности, улучшающих усвоение зерна.

Известно, что рацион питания оказывает влияние на рост, развитие, физиологические и биохимические процессы организма, в частности на процессы биологического окисления [1]. Основными показателями окислительных процессов являются окислительная модификация белков (ОМБ), перекисное окисление липидов (ПОЛ), которые окисляются за счет реакций с активными формами кислорода (АФК) и образуют производные, а также активность антиоксидантных ферментов, в частности супероксиддисмутаза (СОД) и каталазы, осуществляющие утилизацию АФК и препятствующие процессам окислительной деструкции [2–4]. В связи с этим целью работы являлось: исследовать характер влияния мицелиальной добавки вешенки, выращенной на ячменном субстрате, на окисление белков и липидов, а также активность супероксиддисмутаза и каталазы в плазме крови кролика европейского. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

- 1) изучить характер влияния мицелия вешенки на процессы ОМБ в плазме крови кролика;
- 2) исследовать характер влияния мицелия вешенки на ПОЛ в плазме крови кролика;
- 3) установить динамику активности СОД и каталазы в зависимости от времени введения в рацион кормовой добавки на основе мицелия вешенки.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили на кроликах породы «Советская шиншилла» в возрасте от трех до пяти месяцев. Животных выращивали на кролиководческой ферме ООО «ВитаАс» в стандартных условиях. Рацион всех животных включал в себя: зерносмесь ячменя, овса и пшеницы, сено из лугового разнотравья, воду. Зерносмесь контрольной группы составляла следующее соотношение: 50 % ячменя, 25 % овса, 25 % пшеницы, а у экспериментальных животных ячмень был заменен на мицелий вешенки, выращенный на ячменном субстрате. Сформированные группы выделяли из общего стада и в течение двух недель вводили в их рацион корм, содержащий зерновой мицелий вешенки. Все животные имели в неограниченном количестве корма соответствующего рациона, т.е. могли потреблять столько корма, на сколько велика их физиологическая потребность. Всего в эксперименте было задействовано 15 животных, столько же кроликов было в контрольной группе. Забор крови проводили из ушной вены через 1, 3, 7 и 14 сут после смены рациона питания. Через такой же период времени забор крови проводили и у животных контрольной группы. Для получения плазмы кровь смешивали с антикоагулянтом и центрифугировали при 3000 g.

Определение содержания малонового диальдегида проводили методом, основанным на взаимодействии его с 2-тиобарбитуровой кислотой (ТБК) [5]. Определение содержания диеновых конъюгатов в плазме крови проводили путем добавления к 0,2 мл плазмы 2 мл смеси изопропанол/гептан (1:1) [6]. Активность СОД определяли по методике Е. Е. Дубининой, Л. А. Салтыковой, Л. Ф. Ефимовой (1983). Активность каталазы определяли по методу, основанному на способности данного фермента разлагать перекись водорода с образованием воды [7]. Определение карбонильных производных в плазме крови кролика проводили по модифицированной методике Е. Е. Дубининой [8]. Общий белок определяли биуретовым методом (метод Кингслея – Вейксельбаума) [9]. Статистическую обработку полученных результатов производили с помощью программы Microsoft Excel 2003 и Биостатистика вер. 4.03 методами параметрической статистики, включающей определение средней арифметической (M) и стандартного отклонения. Достоверность различий оценивали по t -критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони. Уровень значимости достоверности различий – 95 % [10].

Результаты и их обсуждение

При исследовании влияния зернового мицелия на процессы ОМБ установлено, что после введения в рацион данного компонента содержание продуктов ОМБ снижается (рис. 1). Зафиксированы два пика снижения: краткосрочный – зафиксированный в течение первых трех суток – незначительное изменение 2,4-денитрофенилгидразонов, долгосрочный – зафиксированный после семи суток с момента смены рациона, значительное снижение всех продуктов ОМБ ($P \leq 0,05$).

Вероятно, это связано с особенностями биохимического состава мицелия [11, 12], так как он содержит в значительном количестве аскорбиновую кислоту, токоферолы, каратиноиды, являющиеся низкомолекулярными антиоксидантами, способными в значительной степени улавливать АФК в плазме

крови и не давать им прореагировать с белковыми молекулами. Кроме этого, организм животных регулярно вырабатывает внеклеточные протеазы, расщепляющие окисленный белок плазмы крови, а низкомолекулярные антиоксиданты препятствуют его новообразованию, поэтому через две недели наблюдается существенное снижение продуктов ОМБ. При применении обычных комбикормов данный эффект не наблюдается, так как они не содержат в своем составе низкомолекулярные антиоксиданты.

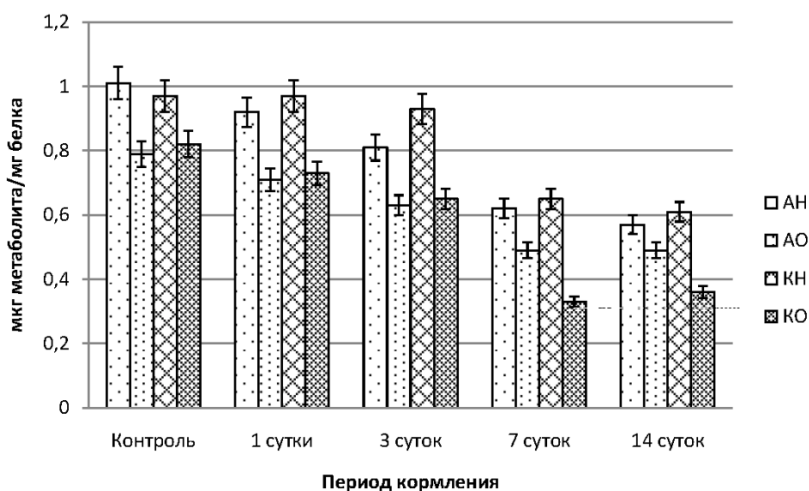


Рис. 1. Изменение уровня ОМБ в плазме крови кролика при добавлении в рацион кормовой добавки на основе зернового мицелия вешенки обыкновенной: АН – алифатические альдегид-денитрофенилгидразоны нейтрального характера; АО – алифатические альдегид-денитрофенилгидразоны основного характера; КН – алифатические кетон-денитрофенилгидразоны нейтрального характера; КО – алифатические кетон-денитрофенилгидразоны основного характера

С введением в рацион кролика мицелия вешенки наблюдается отчетливая картина снижения продуктов ПОЛ уже на третьи сутки (рис. 2). При этом зафиксировано снижение ДК на третьи и седьмые сутки, а МДА – на третьи и четырнадцатые соответственно ($P \leq 0,05$). Анализируя полученные данные, видим, что после проведения эксперимента концентрация продуктов ПОЛ становится существенно ниже по отношению к контролю. Это можно объяснить тем, что организм при наиболее рациональном питании имеет более крепкую иммунную систему, способен легче противостоять процессам ПОЛ, при этом в рационе имеется достаточное количество низкомолекулярных антиоксидантных веществ, что позволяет останавливать процессы ПОЛ, не затрачивая силы на синтез антиоксидантных ферментов. Полученные данные изменения уровня ОМБ и ПОЛ свидетельствуют о снижении процессов окислительной деструкции данных биополимеров в зависимости от наличия в рационе зернового мицелия вешенки обыкновенной.

Добавление зернового мицелия вешенки в рацион питания приводит к незначительному росту СОД на следующий день после смены рациона, при дальнейших наблюдениях за активностью данного фермента установлено статистически значимое снижение до уровня ниже контроля примерно на 20 %

($P \leq 0,05$) (рис. 3). Увеличение активности СОД в первый день, возможно, связано со сменой рациона питания, в связи с особым биохимическим составом мицелия, наличием в нем хитина и других свойственных для грибов веществ, не характерных для растений, которые являются рационом питания для кроликов в природе. Вероятно, некоторые соединения мицелия аналогичны таковым веществам патогенных микромицетов; возможно, вызывают специфические реакции иммунной системы и на короткое время активируют антигрибковый иммунитет, в связи с тем, что деятельность иммунной системы связана с респираторным взрывом, в результате чего образуются в большом количестве активные формы кислорода [13–15], на что организм вырабатывает антиоксидантные ферменты. Динамика каталазы статистически значимо не изменяется ($P \geq 0,05$). Вероятно, это связано с тем, что утилизируемые ею АФК – H_2O_2 – не генерируются клетками крови в большом количестве в нормальных условиях, а антиоксидантные вещества мицелия утилизируют АФК первого уровня, которые утилизирует СОД.

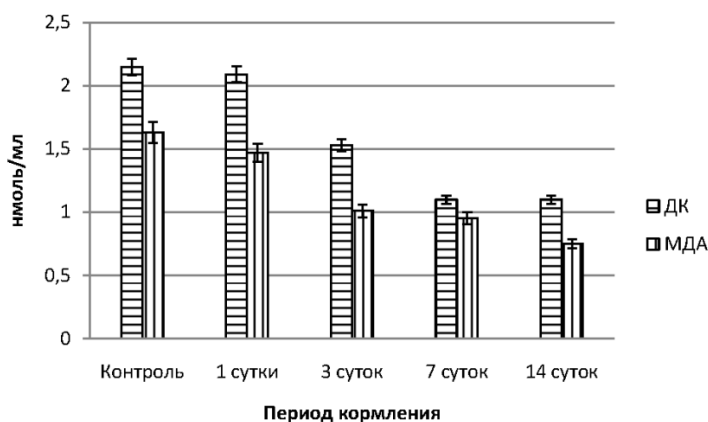


Рис. 2. Влияние кормовой добавки на основе зернового мицелия вешенки обыкновенной на ПОЛ в плазме крови кролика: ДК – диеновые конъюгаты; МДА – малонный диальдегид

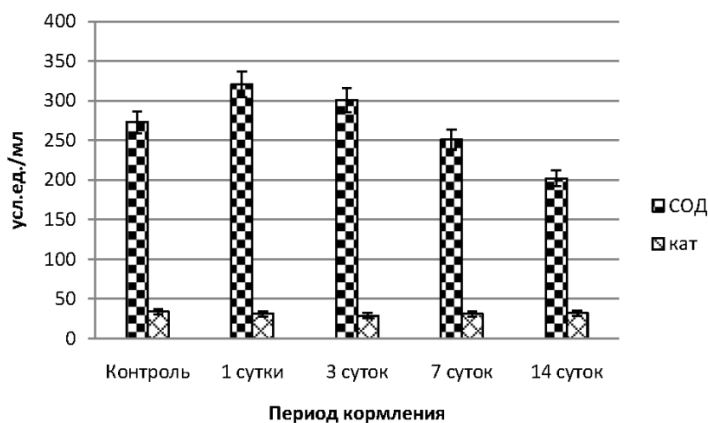


Рис. 3. Влияние кормовой добавки на основе зернового мицелия вешенки обыкновенной на активность антиоксидантных ферментов: СОД – супероксиддисмутаза; кат – каталаза

Выводы

1. Установлено снижение уровня окислительной модификации белков в плазме крови кролика при добавлении в рацион зернового мицелия вешенки обыкновенной по сравнению с зерносмесью. Так, к четырнадцатым суткам кормления мицелием наблюдается снижение всех продуктов окислительной модификации не менее чем на 35 % по отношению к контролю.

2. Наблюдается снижение перекисного окисления липидов при добавлении в рацион зернового мицелия вешенки обыкновенной по сравнению с зерносмесью. Уровень продуктов перекисного окисления липидов снижается более чем на 50 % по отношению к контролю.

3. Зафиксировано небольшое увеличение активности супероксиддесмутаза в первые сутки после смены рациона с последующим снижением примерно на 20 % по отношению к контролю.

4. Динамика активности каталазы статистически значимо не изменялась на протяжении всего времени эксперимента.

Библиографический список

1. **Тарасов, С. С.** Влияние разных типов питания на степень окислительной модификации белков плазмы крови кролика (*Oryctolagus cuniculus*) / С. С. Тарасов // Молодой ученый. – 2011. – Т. 1, № 12. – С. 116–120.
2. **Дубинина, Е. Е.** Продукты метаболизма кислорода в функциональной активности клеток / Е. Е. Дубинина. – СПб. : Медицинская пресса, 2006. – 396 с.
3. **Bergendi, L.** Chemistry, physiology and pathology of free radicals / L. Bergendi, L. Benes, Z. Duraskova, M. Ferensik // Life sci. – 1999. – Vol. 65, № 18/19. – P. 810–817.
4. **Frey, P. A.** Radical mechanisms of enzymatic catalysis / P. A. Frey // Annu. Rev. Biochem. – 2001. – Vol. 70. – P. 121–148.
5. **Стальная, И. Д.** Метод определения малонового диальдегида / И. Д. Стальная, Т. Г. Гаришвили // Современные методы в биохимии / под ред. В. Н. Ореховича. – М. : Медицина, 1997. – С. 66–68.
6. **Каган, В. Е.** Проблемы анализа эндогенных продуктов перекисного окисления липидов / В. Е. Каган, О. Н. Орлова, Л. Л. Прилипко – М. : Изд-во ВИНТИ АН СССР, 1986. – 136 с.
7. **Patterson, B. D.** An inhibitor of catalase induced by cold in chilling-sensitive plants / B. D. Patterson, L. A. Paune, Chen Yi-Zhu, P. Graham // Plant Physiology. – 1984. – Vol. 76, № 4. – P. 1014–1018.
8. **Дубинина, Е. Е.** Окислительная модификация белков сыворотки крови человека, метод ее определения / Е. Е. Дубинина, С. О. Бурмистров, Д. А. Ходов, И. Г. Поротов // Вопросы медицинской химии. – 1995. – Т. 41, вып. 1. – С. 24, 25.
9. **Мельников, В. В.** Лабораторные методы исследования в клинике / В. В. Мельников. – М. : Медицина, 1987. – 367 с.
10. **Гланц, С.** Медико-биологическая статистика / С. Гланц. – М. : Практика, 1999. – 459 с.
11. **Морозов, А. И.** Грибы: руководство по разведению / А. И. Морозов. – Донецк : Сталкер, 2000. – 304 с.
12. **Иванов, А. И.** Грибоводство / А. И. Иванов. – Пенза : РИО ПГСХА, 2015. – 96 с.
13. **Петрова, М. Д.** Открытие нейтрофильных внеклеточных ловушек – новый этап в изучении морфогенеза и функций нейтрофилов / М. Д. Петрова, М. Г. Шубин // Морфология. – 2011. – Т. 139, № 3. – С. 89–96.
14. **Ванько, Л. В.** Оксидативный стресс в генезе акушерских осложнений / Л. В. Ванько, В. Г. Сафронова, Н. К. Матвеева, Г. Т. Сухих. – М. : ГЭОТАР-Медиа, 2010. – 264 с.

15. **Alghamdi, A. S.** Seminal DNase frees spermatozoa entangled in neutrophil extracellular traps / A. S. Alghamdi, D. N. Foster // *Biol. Reprod.* – 2005. – Vol. 73. – P. 1174–1181.

References

1. Tarasov S. S. *Molodoy uchenyy* [The young scientist]. 2011, vol. 1, no. 12, pp. 116–120.
2. Dubinina E. E. *Produkty metabolizma kisloroda v funktsional'noy aktivnosti kletok* [Oxygen metabolism products in functional activity of cells]. Saint-Petersburg: Meditsinskaya pressa, 2006, 396 p.
3. Bergendi L., Benes L., Duraskova Z., Ferensik M. *Life sci.* 1999, vol. 65, no. 18/19, pp. 810–817.
4. Frey P. A. *Anny. Rev. Biochem.* 2001, vol. 70, pp. 121–148.
5. Stal'naya I. D., Garishvili T. G. *Sovremennye metody v biokhimii* [Modern methods in biochemistry]. Moscow: Meditsina, 1997, pp. 66–68.
6. Kagan V. E., Orlova O. N., Prilipko L. L. *Problemy analiza endogennykh produktov perekisnogo okisleniya lipidov* [Problems of analyzing endogenic products of lipid peroxidation]. Moscow: Izd-vo VINITI AN SSSR, 1986, 136 p.
7. Patterson B. D., Paune L. A., Yi-Zhu Chen, Graham P. *Plant Physiology.* 1984, vol. 76, no. 4, pp. 1014–1018.
8. Dubinina E. E., Burmistrov S. O., Khodov D. A., Porotov I. G. *Voprosy meditsinskoj khimii* [Problems of medical chemistry]. 1995, vol. 41, iss. 1, pp. 24, 25.
9. Mel'nikov V. V. *Laboratornye metody issledovaniya v klinike* [Laboratory research methods in clinics]. Moscow: Meditsina, 1987, 367 p.
10. Glants S. *Mediko-biologicheskaya statistika* [Biomedical statistics]. Moscow: Praktika, 1999, 459 p.
11. Morozov A. I. *Griby: rukovodstvo po razvedeniyu* [Fungi: cultivation guidance]. Donetsk: Stalker, 2000, 304 p.
12. Ivanov A. I. *Gribovodstvo* [Fungi cultivation]. Penza: RIO PGSKhA, 2015, 96 p.
13. Petrova M. D., Shubin M. G. *Morfologiya* [Morphology]. 2011, vol. 139, no. 3, pp. 89–96.
14. Van'ko L. V., Safronova V. G., Matveeva N. K., Sukhikh G. T. *Oksidativnyy stress v geneze akusherskikh oslozhneniy* [Oxidating stress in the genesis of obstetrical complications]. Moscow: GEOTAR-Media, 2010, 264 p.
15. Alghamdi A. S., Foster D. N. *Biol. Reprod.* 2005, vol. 73, pp. 1174–1181.

Tarasov Sergey Sergeevich

ассистент, кафедра ботаники, физиологии и защиты растений, Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия (Россия, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97)

E-mail: Tarasov_ss@mail.ru

Tarasov Sergei Sergeevich

Assistant, sub-department of botany, physiology and plant protection, Nizhny Novgorod State Agricultural Academy (97 Gagarina avenue, Nizhny Novgorod, Russia)

УДК 591.13:636.92+577.11

Тарасов, С. С.

Влияние кормовой добавки на основе зернового мицелия вешенки обыкновенной (*Pleurotus ostreatus*) на окислительные процессы и активность антиоксидантных ферментов в плазме крови кролика европейского (*Oryctolagus cuniculus*) / С. С. Тарасов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 26–32. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-3

Д. Э. Таджибаева, Т. К. Хабиллов

**НОВАЯ НАХОДКА КОЛОНИИ ЗИМУЮЩИХ БОЛЬШИХ
(*RHINOLOPHUS FERRUMEQUINUM* SCHREB., 1774)
И БУХАРСКИХ (*RHINOLOPHUS BOCHARICUS*
KAST. ET AKIM., 1917) ПОДКОВОНОСОВ
НА КУРАМИНСКОМ ХРЕБТЕ В ТАДЖИКИСТАНЕ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Подковоносы в Средней Азии, в частности в Таджикистане, изучены недостаточно, а находки их зимующих колоний до настоящего времени единичны. Цель данной работы – обобщить собственные и литературные данные о зимних находках крупных колоний подковоносов в Средней Азии и в Таджикистане.

Материалы и методы. Материалами послужили литературные данные и наши многолетние полевые работы на территории Северного Таджикистана.

Результаты. В Средней Азии до настоящего времени были найдены две крупные зимующие колонии большого *Rhinolophus ferrumequinum* Schreb., 1774 и бухарского *Rhinolophus bocharicus* Kast. et Akim., 1917 подковоносов. Первая находка была сделана в пещере 7 декабря 1953 г. в окрестностях Самарканда [1]. Здесь найдена колония больших и бухарских подковоносов, насчитывающая более тысячи зимующих зверьков. Вторая находка была сделана 23 декабря 1978 г. на Кураминском хребте в окрестностях пос. Алтын-Топкан на высоте 1550 м над уровнем моря, где в заброшенной штольне была обнаружена колония из 1000 особей обоих видов [2]. В ходе наших исследований, проведенных 7 января 2016 г., также в окрестностях пос. Алтын-Топкан, но уже на высоте 1240 м над уровнем моря, в одной из вновь обнаруженных штолен была найдена зимующая колония, состоящая примерно из 700 особей больших и бухарских подковоносов.

Выводы. В ходе проведенных исследований на Кураминском хребте в окрестностях пос. Алтын-Топкан обнаружено новое большое скопление зимующих больших и бухарских подковоносов. Отмечены некоторые экологические особенности их зимовки. В частности, было выяснено, что сроки окончания спячки приходятся на февраль и зависят от хода весны.

Ключевые слова: подковоносы, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus bocharicus*, зимовка, Кураминский хребет, Таджикистан.

D. E. Tadzhibaeva, T. K. Khabilov

**NEW FINDING OF A COLONY OF HIBERNATING HORSESHOE
BATS (*RHINOLOPHUS FERRUMEQUINUM* SCHREB., 1774
AND *RHINOLOPHUS BOCHARICUS* KAST. ET AKIM., 1917)
IN THE KURAMA MOUNTAIN RANGE IN TAJIKISTAN**

Abstract.

Background. Horseshoe bats of Central Asia, particularly in Tajikistan, are scarcely studied, and findings of their hibernating colonies have been very rare until the present times. The aim of this work is to compile the author's data and literature on findings of large hibernating colonies of horseshoe bats in Central Asia and Tajikistan.

Materials and methods. Materials for this work were obtained from literature and during many years of field research in northern Tajikistan by the authors.

Results. Until the present time, in Central Asia there have been found only three big hibernating colonies of horseshoe bats *Rhinolophus ferrumequinum* Schreb., 1774 and *Rhinolophus bocharicus* Kast. et Akim., 1917. The first hibernating colony was found in a cave near Samarkand [1] on December 7th, 1953. The colony of both species counted more than one thousand horseshoe bats. The second hibernating colony was found on December 23rd, 1978 [2] in the Kurama mountain range near Altyn-Topkan at the altitude of 1,550 m above the sea level, consisting of 1000 horseshoe bats located in an abandoned mine. On February 15th, 1980 in this mine, repeatedly, there were observed 1200–1300 horseshoe bats, which were located in the same place – 250 meters from the entrance. The third finding was made by the authors on January 7th, 2016, in an adit located near Altyn-Topkan, in Poi-Bulok to the right of the road, at the altitude of 1240 m above the sea level. Here the authors found about 700 of large and bukhara horseshoe bats.

Conclusions. In the course of the research in the Jurama mountain range near Altyn-Topkan the authors found a new large colony of hibernating horseshoe bats. The researchers marked some ecological features of their hibernation, in particular, it has been revealed that the hibernation usually ends in February depending on the course of spring.

Key words: horseshoe bats, *Rhinolophus ferrumequinum*, *Rhinolophus bocharicus*, hibernation, Kurama mountain range, Tajikistan.

В настоящее время зимовки представителей семейства подковоносых рукокрылых (Rhinolophidae) слабо изучены не только на территории Таджикистана, но и в целом в Средней Азии. Поэтому находки этих летучих мышей в зимний период представляют большой научный интерес, поскольку расширяют представления о масштабах этого явления у данной группы животных и могут служить удобным материалом для подробного изучения еще нераскрытых сторон их биологии.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили обобщения литературных данных и результаты собственных многолетних полевых исследований, проведенных на территории Северного Таджикистана.

Результаты и обсуждение

По данным литературы, за последние 63 года (1953–2016 гг.) в Средней Азии всего были найдены только три крупные колонии зимующих больших (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreb., 1774) и бухарских (*Rhinolophus bocharicus* Kast. et Akim., 1917) подковоносов. Эти находки были сделаны О. П. Богдановым [1], Т. К. Хабиловым [2] и авторами данной статьи в январе 2016 г. Ниже мы приводим подробное их описание, так как некоторые из них, на наш взгляд, остались незамеченными для специалистов-хироптерологов.

По данным О. П. Богданова [1], 7 декабря 1953 г. в одной из пещер, расположенной в окрестностях г. Самарканда, была обнаружена колония больших и бухарских подковоносов. Здесь на участке подземелья протяженностью около 8 м насчитано более 1000 зимующих зверьков. Они висели на потолке тремя группами, внутри которых были плотно прижаты друг к другу. В самой большой по численности группе подковоносов насчитано 684 особи,

в другой, находившейся в трех метрах от первой, зимовало 315 особей, а в третьей – 40 особей. К сожалению, автор не указывает в своей работе численное соотношение обоих видов, образовавших в этой пещере на зимовке столь крупное скопление. Вторая находка была сделана 23 декабря 1978 г. [2] на северо-западных склонах Кураминского хребта на высоте 1550 м над уровнем моря в заброшенной штольне, расположенной в окрестностях пос. Алтын-Топкан (современное название Зарнисор) Согдийской области. В этой штольне, примерно в 250 м от ее входа, на потолке было обнаружено скопление из 380 особей подковоносов. Второе скопление находилось в нескольких метрах от первого и насчитывало примерно 600–650 зимующих подковоносов. Всего было осмотрено 48 животных, 45 из которых оказались большими подковоносами (28 самцов : 27 самок) и только три бухарскими (все самки).

Спустя два года, 15 февраля 1980 г., эта же штольня была осмотрена повторно [3]. На этот раз в ней насчитывалось 1200–1300 зимующих подковоносов, которые располагались в тех же местах, что и в 1978 г., температура воздуха, где спали животные, была около +7 °С.

7 января 2016 г. нами была обследована еще одна капитальная штольня, также расположенная в окрестностях пос. Алтын-Топкан (совр. Зарнисор), но на высоте 1240 м над уровнем моря в местечке Пой-булок. Подземелье имеет три горизонта (яруса). Нижний горизонт начинается входом в подземелье и тянется около 500 м в виде длинной галереи высотой и шириной около 5 м. Затем идет поднятие вверх по наклонному ходу протяженностью около 300 м. Третий горизонт заканчивается бетонной стеной с маленьким окном посередине. Далее за окном следует короткий проход, который оканчивается залом с двумя небольшими, но широкими боковыми ходами. Первые одиночные бухарские подковоносы в количестве 10–12 особей начинали попадаться в этой штольне уже на удалении 250–300 м от входа. Животные располагались здесь неравномерно. В самом начале по бокам этого зала спали 6–8 одиночных особей, далее размещалась группа из 32 зверьков и еще чуть дальше – крупная группа примерно из 100 зверьков (рис. 1). В самых дальних частях зала на выступах потолка рядами и отдельными скоплениями висело 550–600 особей бухарского подковоноса, среди которых были отдельные особи больших подковоносов. По нашим подсчетам, общая численность зверьков в этой штольне составляла не менее 650–700 особей (рис. 2).



Рис. 1. Часть зимующей колонии бухарских подковоносов



Рис. 2. Зимующая колония бухарских и больших подковоносов

Наблюдения за колонией показали, что некоторые зверьки не спали и перелетали с места на место, но не разлетались широко по штольне, а оставались на тех же участках, где и зимовали. Эти перепархивания не были вызваны нашим посещением. Активность, по-видимому, была связана со спариванием подковоносов, которое, по данным Т. К. Хабилова [4], происходит в таких зимующих скоплениях регулярно. Также следует отметить, что все одиночные зверьки, которых мы наблюдали в самом начале штольни, спали очень крепко и не просыпались даже при нашем присутствии и освещении их фонарем.

Хотелось бы отметить один случай, который был зафиксирован в 1979 г. Т. К. Хабиловым [4] в заброшенной штольне, расположенной на высоте 1550 м над уровнем моря. В этой штольне среди большого количества зимующих подковоносов были обнаружены два спаривающихся зверька, существенно отличающихся по своим размерам. После осмотра оказалось, что мелким был самец, а более крупным – самка. Заметно различалось во время спаривания и поведение зверьков: самец был активен, а самка продолжала находиться в оцепенении. После поимки и осмотра у самки во влагалище обнаружена семенная жидкость. Лабораторные исследования подковоносов позже подтвердили, что спаривались именно два вида – самка большого подковоноса и самец бухарского подковоноса [4]. До сих пор остается неясным, что это – случайность или закономерность, которая происходит в таких крупных зимующих колониях с участием двух видов.

Во время обследования новой штольни в январе 2016 г. среди тесного скопления подковоносов нами было зафиксировано несколько пар таких же, как в предыдущем примере, разных по размерам зверьков, которые висели, прижавшись друг к другу. Предполагаем, что и в этом случае, возможно, было спаривание, однако, из-за большой высоты потолка зала не смогли достать этих зверьков и подтвердить наше предположение.

Эта же штольня была осмотрена авторами повторно 4 февраля 2016 г. При визуальном подсчете зимующих зверьков оказалось, что их численность уменьшилась примерно на 500 особей. В этот день температура воздуха в холде перед бетонной стеной зала была +3,6 °С, на полу +4,2 °С на высоте 1,5 м.

Позже 25 февраля 2016 г. авторы еще раз посетили это подземелье. На этот раз численность колонии уменьшилась еще почти в три раза. Было насчитано всего 210 подковоносов, которые располагались на потолке двумя группами по 135 и 75 зверьков на удалении 1,5–2 м друг от друга. В этом же зале находилось семь одиночных бухарских подковоносов, а на бетонной стене, закрывающей вход в зал, зимовали открыто самец кожановидного нетопыря *Hypsugo savii* (Bonaparte, 1837) и самка позднего кожана *Eptesicus serotinus* Schreber, 1774. В этот раз температура воздуха здесь была +9 °С на высоте 1,5 м и +7 °С у пола штольни. Все зверьки спали, однако при подходе к колонии наблюдали 2–3 летающих подковоносов. Температура воздуха снаружи штольни в этот день достигала +23 °С и в сумерках мы наблюдали лёт нетопыря-карлика *Pipistrellus pipistrellus* Schreber, 1774. Из этих данных следует, что хотя часть колонии и осталась на прежнем месте, большинство зверьков уже покинуло эту штольню, что связано с очень ранней весной и теплой погодой, которая установилась в феврале и вызвала пробуждение и цветение деревьев, и лёт насекомых, а в горах на высоте 2000 м над уровнем моря даже массовое цветение подснежников.

Таким образом, обнаруженное в январе 2016 г. скопление бухарского и большого подковоносов является третьей по численности крупной колонией подковоносов, найденной на зимовке в Средней Азии. Однако кроме этой колонии нами также были обнаружены еще две, но значительно меньше по численности. Так, 4 февраля 2016 г. была осмотрена штольня, которая располагалась недалеко от предыдущей на высоте 1280 м над уровнем моря. В этом подземелье удалось обнаружить семь одиночных больших подковоносов и 21 бухарских подковоносов, а также еще два скопления из 22 и 70 зимующих бухарских подковоносов, висевших на потолке в самом конце штольни. При осмотре этой же штольни ранее, 18 декабря 2015 г., авторы зарегистрировали 52 бухарских подковоносов и 20 больших подковоносов, причем бухарские подковоносы зимовали, образуя две небольшие группы.

5 февраля была осмотрена еще одна штольня, расположенная на высоте 1590 м над уровнем моря. В ходе обследования обнаружена зимовка 107 больших подковоносов, висевших по одиночке, а также еще четыре группы, которые состояли из 9, 6, 4 и 72 зверьков. Группы располагались на небольшом удалении друг от друга и примерно в 300 м от входа. Было добыто и осмотрено 13 зверьков, три из которых оказались самцами и 10 – самками. В этой же штольне также были отмечены зимующие поодиночке бухарские подковоносы – 15 особей (все самки), малые подковоносы *Rhinolophus hipposideros* (Borkhausen, 1797) – три особи (два самца и одна самка), азиатская широкоушка *Barbastella caspica* Satunin, 1908 (самец), ушан Стрелкова *Plecotus strelkovi* Spitzenberger, 2006 (самец), остроухая ночница *Myotis blythi* Tomes, 1857 (самка). Всего обнаружено 128 летучих мышей шести видов.

Выражаем свою глубокую благодарность взрывнику из пос. Алтын-Топкана (Зарнисор) Ш. Ш. Джумаеву за информацию о местонахождении штольни и обнаружении большой колонии рукокрылых.

Библиографический список

1. **Богданов, О. П.** Животные Узбекистана (пособие для учителей) / О. П. Богданов. – Ташкент, 1961. – С. 217–220.

2. **Хабиллов, Т. К.** Новое местонахождение крупной зимовки рукокрылых *Chiroptera*, *Rhinolophidae* в Таджикистане / Т. К. Хабилов // Известия Академии наук Таджикской ССР. – 1979. – № 2 (75). – С. 90–93.
3. **Хабиллов, Т. К.** Рукокрылые Северного Таджикистана и прилегающих горных хребтов : дис. ... канд. биол. наук / Хабилов Т. К. – Л., 1983. – 291 с.
4. **Хабиллов, Т. К.** Спаривание большого (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreb.) и бухарского (*Rhinolophus bocharicus* Kast. et Akim.) подковоносов (*Chiroptera*, *Rhinolophidae*) на зимовке / Т. К. Хабилов // Доклады Академии наук Таджикской ССР. – Душанбе, 1988. – Т. XXXI, № 1. – С. 62, 63.

References

1. Bogdanov O. P. *Zhivotnye Uzbekistana (posobie dlya uchiteley)* [Fauna of Uzbekistan (teaching aid)]. Tashkent, 1961, pp. 217–220.
2. Khabilov T. K. *Izvestiya Akademii nauk Tadjikskoy SSR* [Proceedings of the Academy of Sciences of Tajik SSR]. 1979, no. 2 (75), pp. 90–93.
3. Khabilov T. K. *Rukokrylye Severnogo Tadjikistana i prilegayushchikh gornykh khrebtov: dis. kand. biol. nauk* [Chiroptera of Northern Tajikistan and adjacent territories: dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Leningrad, 1983, 291 p.
4. Khabilov T. K. *Doklady Akademii nauk Tadjikskoy SSR* [Reports of the Academy of Sciences of Tajik SSR]. Dushanbe, 1988, vol. XXXI, no. 1, pp. 62, 63.

Таджибаева Дилбар Эргашовна

научный сотрудник, Институт естественных наук, Худжандский государственный университет им. академика Б. Гафурова (Республика Таджикистан, г. Худжанд, проезд Мавлонбекова, 1)

E-mail: dil.tadzhibaeva@gmail.com

Tadzhibaeva Dilbar Ergashovna

Researcher, Institute of Natural Sciences, Khujand State University named after academician B. Gafurov (1 Mavlonbekova lane, Khujand, the Republic of Tajikistan)

Хабиллов Толибджон Кадырович

доктор биологических наук, профессор, директор Института естественных наук, Худжандский государственный университет им. академика Б. Гафурова (Республика Таджикистан, г. Худжанд, проезд Мавлонбекова, 1)

E-mail: tk.khabilov@gmail.com

Khabilov Tolibjon Kadyrovich

Doctor of biological sciences, professor, director of the Institute of Natural Sciences, Khujand State University named after academician B. Gafurov (1 Mavlonbekova lane, Khujand, the Republic of Tajikistan)

УДК 599.4 [575.31]

Таджибаева, Д. Э.

Новая находка колонии зимующих больших (*Rhinolophus ferrumequinum* Schreb., 1774) и бухарских (*Rhinolophus bocharicus* Kast. et Akim., 1917) подковоносов на Кураминском хребте в Таджикистане / Д. Э. Таджибаева, Т. К. Хабилов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 33–38. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-4

БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ С МИКРООРГАНИЗМАМИ-УБИКВИСТАМИ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ

Аннотация.

Актуальность и цели. Исследования, лежащие в основе настоящей работы, посвящены изучению конкурентных взаимоотношений мицелиальных культур базидиомицетов и представителей контаминантной микрофлоры, в подавляющем большинстве реализующих убиквистическую стратегию существования. Данная проблема актуальна как с теоретических позиций, поскольку иллюстрирует важнейшие аспекты межвидовых взаимодействий на микробном уровне, так и с практических, поскольку ее решение будет способствовать оптимизации процессов работы с чистыми культурами микроорганизмов. Такой подход позволяет смоделировать взаимодействия, возникающие при совместном обитании (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи), которые способны оказывать влияние на распространение в субстрате, ход развития, биосинтетическую активность и другие стороны жизнедеятельности мицелия дереворазрушающих грибов в природе.

Материалы и методы. Объектами лабораторных экспериментов стали штаммы ксилотрофных грибов *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifolaf-rondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, известные своими лечебно-профилактическими свойствами и имеющие статус редких видов в составе микобиоты в Пензенской области. Методом прямых пассажей проводилось искусственное заражение культур базидиомицетов контаминантами (мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, актиномицетов рода *Streptomyces* и бактерий родов *Staphylococcus* и *Escherichia*). Эксперименты проводили с использованием общепринятых методов работы с мицелиальными культурами. Определение содержания эргостерина в мицелии грибов проводили газохроматографическим методом с дериватизацией в триметилсилильные производные. Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных "Statistica 6.0".

Результаты. Проведенные исследования связаны с изучением межвидовых взаимоотношений культур видов базидиальных грибов с различными микроорганизмами-конкурентами (плесневыми грибами, актиномицетами, бактериями). Искусственное заражение культур мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* выявило неоднозначные уровни конкурентоспособности у различных видов и на разных стадиях развития. Общей чертой для культур всех изученных видов была относительно низкая конкурентоспособность на стадии адаптации к субстрату и довольно значительная устойчивость на стадии логарифмического и стационарного роста. Установлено, что устойчивость к микробной контаминации и конкурентоспособность изученных видов базидиомицетов коррелируют с содержанием эргостерина в мицелии, что проявляется как на межвидовом и штаммовом уровнях, так и в динамике развития культур.

Выводы. Установлены различные уровни конкурентоспособности мицелия разных видов и штаммов ксилотрофных базидиомицетов по отношению

к микроорганизмам-убиквистам, показаны зависимость уровня толерантности от фазы развития культуры и его связь с содержанием эргостерина в мицелии.

Ключевые слова: ксилотрофные базидиомицеты, межвидовая конкуренция, грибные стерильные, чистые культуры.

G. V. Il'ina, D. Yu. Il'in, V. Yu. Il'in

BIOCHEMICAL ASPECTS OF INTERACTION BETWEEN XYLOTROPHIC BASIDIOMYCETES WITH UBIQUITOUS MICROORGANISMS IN THE CULTURE

Abstract.

Background. The present work is devoted to the study of competitive relationships between mycelial cultures of basidiomycetes and representatives of contaminant germs, which realize the ubiquitous strategy of existence in the vast majority. This problem is more relevant both from the theoretical positions, as it illustrates most important aspects of interspecific interactions at the microbial level, and from the practical ones – its solution will help to optimize the process of working with pure cultures of microorganisms. This approach allows to simulate the interactions that occur at cohabitation (competitive, allelopathic and other topical communication), which are able to influence the distribution of the substrate, the course of development, the biosynthetic activity and other aspects of life of the mycelium of wood-destroying fungi in the nature.

Materials and methods. The research objects of laboratory experiments were strains of xylotrophic fungi *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, known for their curative properties and having the status of rare species in the microbiota of Penza region. Using the method of direct passages the basidiomycete cultures were artificially infected by contaminants (mesophilic cultures of fast-growing fungi *Penicillium* genera, *Fusarium*, *Trichoderma*). Experiments were performed using standard methods with mycelial cultures. Ergosterol in the fungal mycelium was determined by gas chromatography with derivatization to trimethylsilyl derivatives. A statistical analysis was performed using the “Statistica 6.0” data processing and analyzing program.

Results. The research related to the study of interspecies relationships of crop species of basidiomycetes with various microorganism competitors (fungi, actinomycetes, bacteria). Artificial infecting of the cultures with mesophilic fast-growing culture of mold fungi genera *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma* has revealed mixed levels of competitiveness in different species and at different stages of development. A common feature for all crop species studied was relatively low competitiveness at the stage of adaptation of the substrate and fairly significant resistance at the stage of logarithmic and stationary growth. It has been found that the resistance to microbial contamination and competitiveness of Basidiomycete species studied correlates with the content of ergosterol in the mycelium, which is manifested at interspecies and strain levels, as well as in the dynamics of crop development.

Conclusions. The authors have established different levels of competitiveness of mycelia of different species and strains of xylotrophic basidiomycetes to ubiquitous microorganisms, showing the dependence of the level of tolerance at the stage of development of the culture and its relation to the content of ergosterol in the mycelium.

Key words: xylotrophic basidiomycetes, interspecific competition, fungal sterols, pure cultures.

Введение

Ксилотрофные грибы (разрушители древесины) – эколого-трофическая группа грибов, развивающихся в природных сообществах на древесном материале и участвующих в его разложении. Преимущественно ксилотрофы представлены макромицетными жизненными формами и широко распространены по всему земному шару. Они играют важную роль в процессах массо- и энергопереносов в лесных экосистемах, осуществляют минерализацию древесины, мобилизуя огромные депонированные запасы углерода в биогенный круговорот веществ, и, кроме того, способствуют формированию типичных лесных почв.

Значимость проводимых исследований, направленных на выявление и раскрытие многостороннего потенциала ксилотрофов, связана прежде всего с уникальными особенностями представителей этой группы. Многие современные работы, проводимые в этом направлении, ставят перед собой задачу поиска способов и возможностей культивирования грибов с высоким практическим потенциалом. При этом особое внимание со стороны ученых среди обширной группы ксилотрофов уделяется базидиомицетам рода *Ganoderma* Karst, которые характеризуются большим набором ценных фармакологических свойств и используются в качестве продуцентов веществ с выраженной физиологической активностью [1–4]. Одну из групп веществ, содержащихся во многих вегетативных частях грибного мицелия и являющихся биополимерами этих грибов, представляют глюкоканы, обладающие иммуномодулирующими, противоопухолевыми, противовирусными, гипогликемическими свойствами. Наиболее актуальными объектами современных исследований являются виды *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Grifola frondosa* (Dicks.) Gray, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr., *Sparassis crispa*, известные своими лечебно-профилактическими свойствами. Кроме того, они имеют статус редких видов в составе микобиоты природных сообществ Пензенской области [5–7].

Исследования, лежащие в основе настоящей работы, посвящены изучению конкурентных взаимоотношений мицелиальных культур базидиомицетов и представителей контаминантной микрофлоры, в подавляющем большинстве реализующих убиквистическую стратегию существования. Реализация такого научного подхода позволяет создать модель, воспроизводящую характерные механизмы межвидовых связей, складывающихся у различных видов микроорганизмов при их совместном обитании в естественных ценозах (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи). Эти взаимодействия могут играть определяющую роль в распространении и распределении живых объектов в субстрате, направлять ход развития, биосинтетическую активность и влиять на другие аспекты жизнедеятельности мицелия деструктивных грибов в природе. Кроме того, выявленные особенности взаимодействия микроорганизмов могут приниматься во внимание в ходе реализации процессов реинтродукции коллекционных видов грибов в природные сообщества. В этом случае учет и прогноз фазово-возрастного статуса культуры, непосредственно обусловленного соответствующими биохимическими процессами и, как следствие, способностью к поддержанию своей биологической целостности и индивидуальности, могут играть определяющую роль в успешном достижении поставленной цели.

Материалы и методы исследования

Серия лабораторных экспериментов предполагала использование трех природных изолятов *G. lucidum* (штаммы G1+, GD-10, GM-11), трех изолятов *S. crispa* (штаммы SC-10, АИ-10, АИ-11), изолят *G. frondosa* (штамм Grf-11). Посредством микробиологических пассажей проводилось целенаправленное заражение культур базидиомицетов контаминантной микрофлорой, а именно: мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*. Изучение развития грибов проводилось с использованием общепринятых в микологии методов [8–10].

Содержание эргостерина в мицелии изучали газохроматографическим методом в виде триметилсилильных дериватов. В качестве хроматографического стандарта использовали препарат эргостерина фирмы «Мерк». Исходные образцы в виде воздушно-сухого мицелия измельчали с кварцевым песком, затем проводили омыление 25 % КОН при кипячении с обратным холодильником. Следующей процедурой была пятикратная последовательная экстракция эфиром, затем растворяли пробы в пиридине и обрабатывали триметилхлорсиланом. В работе использовались хроматографы «Кристалл-2000М», колонки диаметром 3 мм, неполярная фаза SE-30. Повторность определений трехкратная. Статистическая обработка проводилась с помощью программы для обработки и анализа данных “Statistica 6.0”.

Результаты и их обсуждение

В нативных условиях мицелий дереворазрушающих грибов находится в постоянном контакте с обширным комплексом микроорганизмов различных эколого-трофических групп, локализованных на разных природных объектах: участвующих в разложении древесины, микроорганизмами – сапрофитами, почвенными, условно-патогенными, населяющими шерсть, кожные и слизистые покровы животных, обитающих в лесных биотопах. При этом взаимодействия, возникающие при совместном обитании (конкурентные, аллелопатические и другие топические связи), способны влиять на распространение в субстрате, ход и направление развития, биосинтетическую активность и другие стороны жизнедеятельности мицелия грибов – ксилотрофов. По этой причине интерес представляет собой выявление различных сторон взаимодействия и прежде всего способности к конкуренции штаммов изученных видов по отношению к культурам контаминантов.

Заражение культур базидиомицетов контаминантной микрофлорой (мезофильными быстрорастущими культурами плесневых грибов родов *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*) выявило неоднозначную конкурентоспособность макромицетов. Причем, помимо систематической принадлежности, конкурентный потенциал определялся стадиями развития культур. Так, культура штамма Grf-11 *G. frondosa* после совместного инкубирования с видами – контаминантами – долгое время сосуществовала с большинством конкурентов. Серии опытов с контаминантами разной систематической принадлежности свидетельствуют, что культура ксилотрофа не погибает, но снижает свой жизненный статус и заметно теряет способность к самоочищению. В проводимых экспериментах результатом было получение устойчивых смешанных культур. В ходе проводимых наблюдений фиксировались факты, что при

совместном пребывании двух видов на одной среде, при достаточно низких скоростях роста культура штамма Grf-11 *G. frondosa* перекрывала колонии контаминантов, например актиномицетов, подавляя их развитие. Тем не менее культура оставалась совместной, и последующие пассажи в большинстве случаев приводили к росту контаминанта.

Цикл экспериментов по искусственной контаминации штаммов вида *S. crispa* показал, что использованные в работе плесневые формы затормаживают развитие культур всех изученных штаммов в лаг-фазе и тропофазе. На стадии перехода культуры к идиофазе рост контаминанта практически полностью подавлялся. При изучении взаимодействия изолята SC-10 *S. crispa* с модельными культурами *Penicillium sp.* и *Fusarium sp.* установлены выраженные взаимозависимости в реализации динамических стратегий развития культур (рис. 1, 2).

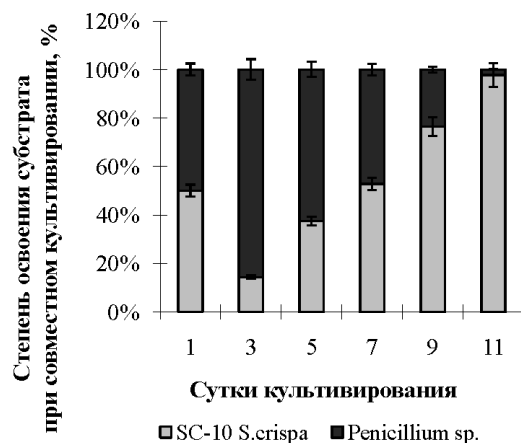


Рис. 1. Динамика совместного развития культур грибов *Penicillium sp.* на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

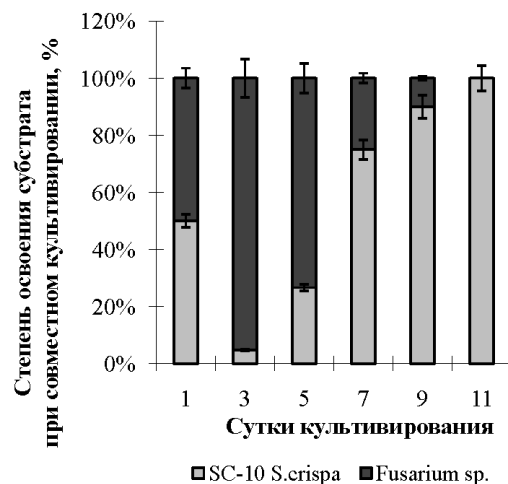


Рис. 2. Динамика совместного развития культур грибов *Fusarium sp.* на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Обнаруженные особенности можно рассматривать как демонстрацию взаимодействия видов по типу «эксплерент-виолент». Совместное выращивание других коллекционных изолятов вида *S. crispa* поочередно с различными представителями, позиционируемыми как контаминантная микрофлора, как актиномицетами, так и истинными бактериями, позволило получить сходные, по сути, итоговые результаты. Конкретно, в ходе серии экспериментов с разными контаминантами неоднократно обнаруживалось самостоятельное полное очищение культур *S. crispa*. Последующие пассажи такой культуры, сопровождающиеся микробиологическим контролем, подтвердили действительную чистоту культуры. Это может свидетельствовать в пользу имеющих в литературе сведений о выраженном антибиотическом действии спарассола – метаболита *S. crispa*, относимого к вторичным и имеющим онтогенетическую принадлежность к идиофазе [11–13].

Самостоятельным направлением исследований было изучение устойчивости к контаминантам культуры *G. lucidum*. Причиной выделения в приоритетную категорию культур данного вида является то, что штаммы данного вида могут иметь склонность к плодоношению в искусственных условиях. Тем не менее разработка режимов культивирования с целью получения плодовых тел предполагает учет всех возможных факторов, потенциально способных влиять на жизненный статус мицелия, проявляющегося в скорости субстрата, формировании базидиом, и урожайность плодовых тел [14]. При этом важным биотическим фактором, определяющим развитие гриба в культуре, может быть эксплерентная мезофильная микрофлора. В этой связи представляется важным проведение исследований конкурентоспособности. На начальном этапе совместного развития штаммов *G. lucidum* с культурами контаминантов, а именно, в период лаг-фазы, установлено, что первые имеют низкую конкурентоспособность и их развитие легко подавляется плесневыми грибами, причем самой агрессивной конкурентной формой оказалась культура рода *Trichoderma* sp. (рис. 3).

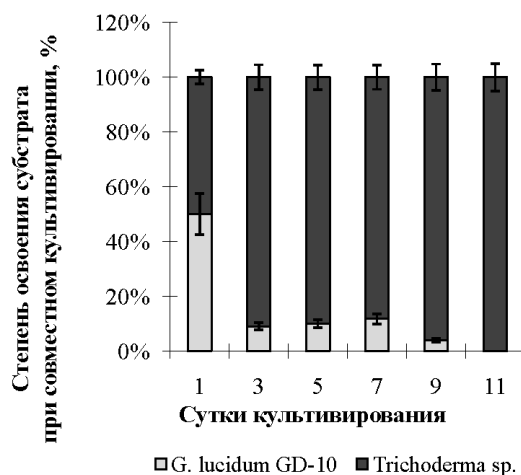


Рис. 3. Динамика совместного развития культур грибов *Trichoderma* sp. на агаре (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Осуществление заражения контаминантными видами чистых культур *G. lucidum*, находящихся на логарифмической или стационарной стадии роста, позволило установить факт значительной устойчивости штаммов базидиомицета, формирования равновесной совместной культуры, обусловленной остановкой распространения колонии конкурента (рис. 4).

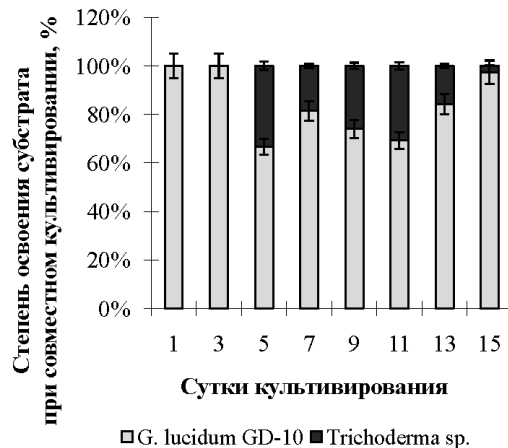


Рис. 4. Динамика совместного развития культур грибов на агаре, контаминант инокулирован на пятые сутки роста базидиомицета (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

Из полученных результатов следует, что биосинтез метаболитов антибиотической природы в мицелии *G. lucidum* активизируется на этапе динамической стабилизации развития культуры. По-видимому, это зависит от общей перестройки у культуры обменных процессов, обусловленных истощением основных трофических ресурсов, а также влиянием метаболитов со стороны контаминанта, что также может обеспечивать «триггерный» эффект в переключении обменных процессов на биохимические пути определенной направленности.

Установление биохимических основ взаимодействия между различными культурами может способствовать выработке прогрессивного подхода к выращиванию, а также установлению ряда механизмов топических взаимодействий микроорганизмов в естественной среде обитания. Поэтому для установления причинно-следственных связей, лежащих в основе приведенных ранее фактов, обусловленных биохимическими перестройками, происходящими в мицелии базидиомицетов при взаимодействии с контаминантами, были проведены исследования, касающиеся биохимических превращений важнейшего грибного метаболита – эргостерина. Важнейшими маркерными веществами *G. Lucidum*, относимыми к вторичным метаболитам, являются различные производные данного стерина. У веществ данной категории отмечается, в первую очередь, различная величина окисленности и замещенности углеводородной цепи эргостерина в положении С-17. Как правило, они объединяются общим определением – ганодеровые кислоты [15]. Они могут играть разностороннюю роль в обменных процессах и определять физиолого-биохимический статус грибного организма, в том числе вносить вклад

в формирование конкурентного потенциала по отношению к контаминантной микрофлоре. В этой связи актуально изучение некоторых сторон метаболизма эргостерина и, в первую очередь, интенсивности его биосинтеза и накопления в соответствующих грибных структурах. Авторами были проведены исследования по изучению динамики и накопления этого стерина в грибном мицелии, выращенном в условиях как чистой культуры, так и в сочетании с контаминантами, относящимися к разным систематическим категориям. Итоги исследования выявили в ряде случаев отчетливую зависимость между возрастными фазами развития мицелия, его морфологическими особенностями и, соответственно, биохимическим статусом. Так, было отмечено, что на начальных этапах культивирования мицелия *G. lucidum* отмечается относительно невысокое содержание эргостерина. При этом обнаруживалась слабая конкуренция к большинству модельных контаминантных видов. По прошествии нескольких суток содержание эргостерина возрастало (рис. 5).

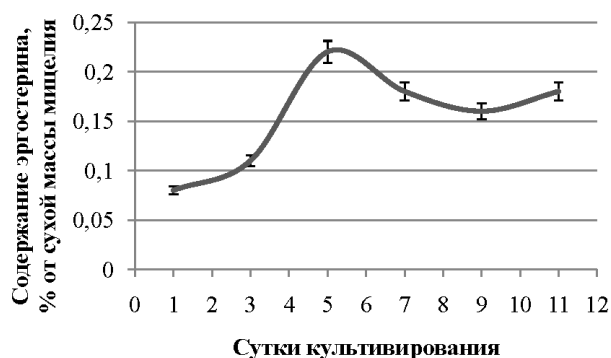


Рис. 5. Динамика содержания эргостерина в мицелии *G. lucidum* штамм GD-10 (26 °С, повторность трехкратная, $p < 0,05$, повторность трехкратная, планки погрешностей – ошибка средней)

При этом фиксировалось незначительное увеличение устойчивости. Также следует отметить, что на этих этапах развития в мицелии не происходило каких-либо морфологических изменений. Формирование максимального конкурентного потенциала отмечалось после некоторого снижения эргостерина в мицелии при одновременном изменении культурально-морфологических свойств, а именно: на этом этапе развития отмечалось образование коричневой пленки на поверхности колонии.

Выявленные особенности взаимного влияния мицелия изученных видов ксилотрофных базидиомицетов с культурами – контаминантами, проявляющимися преимущественно эксплерентную жизненную стратегию развития, следует принимать во внимание при разработке и осуществлении мероприятий в сфере реинтродукции редких видов базидиомицетов в природные сообщества.

Выводы

1. Установлены различные уровни конкурентоспособности мицелия разных видов и штаммов ксилотрофных базидиомицетов по отношению к микроорганизмам-убиквистам.

2. Конкурентоспособность мицелия *G. lucidum* изменяется в зависимости от фазы развития мицелия: от минимальной на этапе фазы адаптации к субстрату до высокой на стадии стационарного роста.

3. Показана связь уровня толерантности *G. lucidum* к контаминантной микрофлоре с динамикой содержания эргостерина в мицелии.

Библиографический список

1. **Shiao, M. S.** Natural products and biological activities of *Ganoderma lucidum* / M. S. Shiao / Am. Chem. Soc. – 1994. – P. 342–354.
2. **Sliva, D.** Ganoderma lucidum cancer research / D. Sliva // Leuk. Res. – 2006. – Vol. 30. – P. 767, 768.
3. **Краснопольская, Л. М.** Система скрининга экстрактов базидиальных грибов, обладающих противоопухолевой активностью / Л. М. Краснопольская, И. В. Белицкий, А. В. Автономова // Успехи медицинской микологии. – 2005. – Т. 5. – С. 192–195.
4. **Zhong, J. J.** Secondary metabolites from higher fungi: discovery, bioactivity, and bioproduction / J. J. Zhong, J. H. Xiao // Adv. Biochem. Eng. Biotechnol. – 2009. – P. 139–150.
5. **Гарибова, Л. В.** Региональные коллекции мицелиальных культур как возможность сохранения природного разнообразия базидиомицетов, а также их физиолого-биохимических особенностей / Л. В. Гарибова, Г. В. Ильина // Иммунопатология, аллергология, инфектология. – 2009. – № 1. – С. 38, 39.
6. Проблемы сохранения видов ксилотрофных базидиомицетов, занесенных в Красную книгу Пензенской области / Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин, М. И. Морозова, А. И. Иванов, Л. В. Гарибова // Нива Поволжья. – 2012. – № 4 (25). – С. 20–26.
7. **Ильина, Г. В.** Ксилотрофные базидиомицеты в чистой культуре : моногр. / Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин. – Пенза : РИО ПГСХА, 2013. – 206 с.
8. **Бухало, А. С.** Высшие съедобные базидиомицеты в чистой культуре / А. С. Бухало. – Киев : Наукова думка, 1988. – 144 с.
9. **Бисько, Н. А.** Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубоководной культуре / Н. А. Бисько, А. С. Бухало, С. П. Вассер. – Киев : Наукова думка, 1983. – 312 с.
10. **Stalpers, J. A.** Identification of wood – inhabiting Aphyllphorales in pure culture / J. A. Stalpers // Stud. Mycol. – 1978. – № 16. – 248 p.
11. **Степанова, Н. Т.** Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н. Т. Степанова, В. А. Мухин. – М. : Наука, 1979. – 100 с.
12. Устойчивость к микробной контаминации и антибиотическая активность культур ксилотрофных базидиомицетов / Д. Ю. Ильин, Г. В. Ильина, С. А. Сашенкова, Н. А. Митрофанова, Н. В. Шкаев, О. А. Дворянинова // Нива Поволжья. – 2014. – № 2 (31). – С. 15–21.
13. **Ильина, Г. В.** Изучение антимикробной активности местных штаммов *Laetigium sulphureus* Bond, et Sing / Г. В. Ильина, Ю. С. Лыков, А. А. Костычев // Иммунопатология, аллергология, инфектология. – 2009. – № 2. – С. 178, 179.
14. **Ильина, Г. В.** Эколого-физиологический потенциал природных изолятов ксилотрофных базидиомицетов : дис. ... д-ра биол. наук / Ильина Г. В. – 2011. – 432 с.
15. **Smith, J. E.** Medicinal mushrooms: their therapeutic properties and current medical usage with special emphasis on cancer treatments / J. E. Smith, N. J. Rowan, R. Sullivan. – Glasgow : University of Strathclyde, 2002. – 256 p.

References

1. Shiao M. S. *Am. Chem. Soc.* 1994, pp. 342–354.
2. Sliva D. *Leuk. Res.* 2006, vol. 30, pp. 767, 768.
3. Krasnopol'skaya L. M., Belitskiy I. V., Avtonomova A. V. *Uspekhi meditsinskoj mikologii* [Advances of medical mycology]. 2005, vol. 5, pp. 192–195.
4. Zhong J. J., Xiao J. H. *Adv. Biochem. Eng. Biotechnol.* 2009, pp. 139–150.
5. Garibova L. V., Il'ina G. V. *Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya* [Immunopathology, allergology, infectology]. 2009, no. 1, pp. 38, 39.
6. Il'ina G. V., Il'in D. Yu., Morozova M. I., Ivanov A. I., Garibova L. V. *Niva Povolzh'ya* [Fields of Volga region]. 2012, no. 4 (25), pp. 20–26.
7. Il'ina G. V., Il'in D. Yu. *Ksilotrofnye bazidiomitsety v chistoy kul'ture: monogr.* [Xylo-trophic basidiomycetes in the pure culture: monograph]. Penza: RIO PGSKhA, 2013, 206 p.
8. Bukhalo A. S. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v chistoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in the pure culture]. Kiev: Naukova dumka, 1988, 144 p.
9. Bis'ko, N. A., Bukhalo A. S., Vasser S. P. *Vysshie s"edobnye bazidiomitsety v poverkhnostnoy i glubinnoy kul'ture* [Higher edible basidiomycetes in the surface and submerged cultures]. Kiev: Naukova dumka, 1983, 312 p.
10. Stalpers J. A. *Stud. Mycol.* 1978, no. 16, 248 p.
11. Stepanova N. T., Mukhin V. A. *Osnovy ekologii derevorazrushayushchikh gribov* [Basic ecology of tree-destructing fungi]. Moscow: Nauka, 1979, 100 p.
12. Il'in D. Yu., Il'ina G. V., Sashenkova S. A., Mitrofanova N. A., Shkaev N. V., Dvoryaninova O. A. *Niva Povolzh'ya* [Filed of Volga region]. 2014, no. 2 (31), pp. 15–21.
13. Il'ina G. V., Lykov Yu. S., Kostychev A. A. *Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya* [Immunopathology, allergology, infectology]. 2009, no. 2, pp. 178, 179.
14. Il'ina G. V. *Ekologo-fiziologicheskij potentsial prirodnykh izolyatov ksilotrofnikh bazidiomitsetov: dis. d-ra biol. nauk* [Ecological and physiological potential of isolates of xylo-trophic basidiomycetes: dissertation to apply for the degree of the doctor of biological sciences]. 2011, 432 p.
15. Smith J. E., Rowan N. J., Sullivan R. *Medicinal mushrooms: their therapeutic properties and current medical usage with special emphasis on cancer treatments*. Glasgow: University of Strathclyde, 2002, 256 p.

Ильина Галина Викторовна

доктор биологических наук, профессор,
кафедра биологии животных
и ветеринарии, Пензенский
государственный аграрный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Ильин Дмитрий Юрьевич

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра биологии животных
и ветеринарии, Пензенский
государственный аграрный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Ботаническая, 30)

E-mail: g-ilyina@yandex.ru

Il'ina Galina Viktorovna

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of animal biology
and veterinary science, Penza State
Agrarian University (30 Botanicheskaya
street, Penza, Russia)

Il'in Dmitriy Yur'evich

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of animal biology
and veterinary science, Penza State Agrarian
University (30 Botanicheskaya street,
Penza, Russia)

Ильин Владимир Юрьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: iljin_bat@mail.ru

I'in Vladimir Yurievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 574.24

Ильина, Г. В.

Биохимические аспекты взаимодействия ксилотрофных базидиомицетов с микроорганизмами-убиквистами в условиях культуры / Г. В. Ильина, Д. Ю. Ильин, В. Ю. Ильин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 39–49. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-5

МЕЗОСТРУКТУРА ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА РАЗНЫХ СОРТОВ КАРТОФЕЛЯ

Аннотация.

Актуальность и цели. Изучались структурно-функциональные особенности организации фотосинтетического аппарата разных сортов картофеля с целью выяснения взаимосвязи анатомо-морфологических и физиологических особенностей растений, а также их влияния на величину и качество урожая.

Материалы и методы. Исследование проводилось на растениях картофеля сортов «Матушка», «Теща» и «Батя». Организация фотосинтетического аппарата на уровне листа рассматривалась на основе анализа его мезоструктуры. Определение содержания пигментов проводили спектрофотометрическим методом. Интенсивность фотосинтеза определяли фотоэлектроколориметрическим методом.

Результаты. Установлено, что мезоструктура фотосинтетического аппарата тесно связана с физиологическими особенностями изучаемых сортов картофеля. Был произведен сравнительный анализ изучаемых сортов по комплексу анатомо-морфологических и физиологических особенностей, а также показателю продуктивности.

Выводы. Четко прослеживается влияние особенности организации мезоструктуры на физиологические процессы растений. Величина и качество урожая картофеля зависят от сортовых особенностей растений, организации мезоструктуры фотосинтетического аппарата и интенсивности физиологических процессов.

Ключевые слова: картофель, мезоструктура фотосинтетического аппарата, интенсивность фотосинтеза, урожайность.

A. O. Belyaeva, S. A. Soldatov, G. A. Karpova, V. N. Khryanin

MESOSTRUCTURE OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF DIFFERENT POTATOE VARIETIES

Abstract.

Background. The paper investigates the structural and functional features of organization of the photosynthetic apparatus of different potatoe varieties in order to clarify the relationships of anatomical and morphological and physiological characteristics of the plants, as well as their impact on the value and quality of the crop.

Materials and methods. The research was carried out on potato plant varieties of “Matushka”, “Tescha” and “Batja”. The organization of the photosynthetic apparatus at the leaf level was considered on the basis of an analysis of its mesostructure. The pigment content was determined by spectrophotometry. The photosynthesis intensity was determined by photoelectrocolorimetry.

Results. It has been established that the mesostructure of the photosynthetic apparatus is closely related to the physiological characteristics of potato varieties studied. The studied varieties were comparatively analyzed by a complex of anatomical and morphological and physiological characteristics, as well as by the productivity index.

Conclusions. The special organization of the mesostructure influence the physical processes in the plants. The scale and quality of the potato crop depends on varietal characteristics of the plants, especially the organization of the mesostructure of the photosynthetic apparatus and the intensity of physiological processes.

Key words: potatoes, mesostructure photosynthetic apparatus, the intensity of photosynthesis, productivity.

Введение

Картофель принадлежит к числу важнейших сельскохозяйственных культур. Урожайность картофеля в нашей стране остается на достаточно низком уровне. Изучению физиологии данной культуры уделено гораздо меньше внимания, чем физиологии зерновых культур и сахарной свеклы. При создании оптимальных условий культивирования интенсивность фотосинтеза картофеля может достигать 100 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$. Согласно литературным данным интенсивность фотосинтеза растений картофеля при культивировании и в полевых условиях не превышает 10–20 мг $\text{CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{ч}$ [1–4].

Высокую продуктивность растения должен обеспечивать хорошо развитый фотосинтетический аппарат. Анатомическое строение листьев, содержание основных фотосинтетических пигментов соответствуют наиболее эффективному прохождению процесса фотосинтеза. Структура листа и интенсивность фотосинтеза оказываются тесно связанными.

Цель исследования – изучить особенности организации мезоструктуры фотосинтетического аппарата разных сортов картофеля.

Материалы и методы исследования

Объект исследования – сорта картофеля, районированные в Пензенской области: среднеранние сорта «Теща» и «Матушка», среднеспелый сорт «Батя».

Данные сорта картофеля выделяются повышенным содержанием крахмала в клубнях растений, что, несомненно, должно быть связано с активностью фотосинтетического аппарата. Так, у растений сорта «Теща» в клубнях накапливается до 23,0 % крахмала, у сорта «Матушка» – до 26,2 %, у сорта «Батя» – до 30,3 %. Для сравнения, заявленное разработчиками содержание крахмала у наиболее известных и распространенных в Пензенской области сортов картофеля составляет: до 13 % у сорта «Жуковский ранний», до 20 % у сорта «Утенок», до 19 % у сорта «Даренка», до 18 % у сорта «Русский сувенир».

Посадка картофеля производилась квадратно-гнездовым способом (60×60 см). Размер учетной делянки – 5 м². Повторность опыта – четырехкратная. Полевые опыты закладывались при стандартной агротехнике. Удобрения не вносились. Почва опытного участка – чернозем выщелоченный среднесуглинистый.

Мезоструктура фотосинтетического аппарата листа проводилась согласно стандартной методике. На основе анализа мезоструктуры расчетным путем можно получить большое число показателей, важных для понимания организации фотосинтетического аппарата. Площадь листьев определяли методом высечек [5, 6].

Для характеристики сортов использовались такие показатели, как листовая индекс и степень облиственности [7].

Определение содержания пигментов проводили спектрофотометрическим методом [5].

Интенсивность фотосинтеза определяли фотоэлектроколориметрическим методом [8].

Интенсивность дыхания определяли титрометрическим методом по количеству выделенного углекислого газа [8].

Результаты исследований были подвергнуты статистической обработке по общепризнанным методикам [9, 10].

Результаты и их обсуждение

Листья картофеля прерывисто-непарноперисторассеченные. Каждый такой лист состоит из конечной доли и нескольких пар боковых долей, размещенных одна против другой, и промежуточных долек между ними (табл. 1).

Таблица 1
Структурные характеристики листьев картофеля разных сортов
($M \pm m$, $n^1 = 20$, $n^2 = 50$, $n^3 = 100$)

Показатель	Сорт картофеля		
	«Теща»	«Матушка»	«Батя»
Площадь одного листа, см ²	74,96 ± 3,75	45,73 ± 2,29	74,41 ± 3,72
Толщина листа, мкм	430,8 ± 10,4	405,0 ± 6,9	487,5 ± 15,0
Толщина слоя палисадной паренхимы, мкм	180,4 ± 4,4	175,2 ± 4,8	222,2 ± 6,8
Толщина слоя губчатой паренхимы, мкм	250,4 ± 11,1	229,8 ± 9,2	256,3 ± 18,4
Общее количество фотосинтезирующих клеток в единице площади листа, тыс./см ² ; n^1	27,0 ± 0,7	24,4 ± 0,6	23,3 ± 1,1
Палисадная паренхима, тыс./см ² ; n^1	9,3 ± 0,3	8,4 ± 0,3	8,2 ± 0,3
Губчатая паренхима, тыс./см ² ; n^1	17,7 ± 0,5	16,0 ± 0,3	15,1 ± 0,8
Объем клеток палисадной паренхимы, ·10 ³ мкм ³ ; n^2	36,78 ± 3,56	51,02 ± 2,74	28,42 ± 1,42
Объем клеток губчатой паренхимы, ·10 ³ мкм ³ ; n^2	89,60 ± 5,99	47,20 ± 3,51	60,20 ± 4,68
Число хлоропластов в клетке палисадной паренхимы, шт.; n^3	45,4 ± 0,4	53,7 ± 0,4	36,1 ± 0,4
Число хлоропластов в клетке губчатой паренхимы, шт.; n^3	22,1 ± 0,6	20,2 ± 0,4	17,0 ± 0,3

Площадь листьев у растений сорта «Теща» составила 74,96 см², сорта «Батя» – 74,41 см². Это на 63 % выше, чем у растений сорта «Матушка» (45,73 см²).

Одновременно с площадью листьев измеряли толщину листовой пластинки у конечной доли листа. У сорта «Батя» была зафиксирована наибольшая толщина листа (на 10 % больше, чем у сорта «Теща» и на 15 % больше, чем у сорта «Матушка»). Соотношение (в %) толщины слоя палисадной и губчатой паренхимы: у сорта «Теща» – 42/58; у сорта «Матушка» – 43/57; у сорта «Батя» – 46/54. Таким образом, у среднеспелого сорта толщина слоя

столбчатого мезофилла была максимальной среди изучаемых сортов картофеля. У растений сорта «Теща» наблюдалось увеличение толщины губчатого мезофилла.

У растений сорта «Теща» общее количество фотосинтезирующих клеток в единице площади листа оказалось выше на 10 и 14 % по сравнению с сортами «Матушка» и «Батя» соответственно.

Листовые пластинки имеют мезофилльную структуру. Для картофеля характерен дорзовентральный тип строения фототрофных тканей листа. Мезофилл представлен палисадной и губчатой паренхимой. Клетки столбчатого мезофилла расположены в один слой. Распределение количества клеток между палисадным и губчатым мезофиллом у всех трех сортов оказалось одинаковым: 34 / 66 %.

Объем клеток столбчатого мезофилла был максимальным у сорта «Матушка» – $51 \cdot 10^3$ мкм, что на 28 и 44 % выше, чем у сортов «Теща» и «Батя» соответственно. Увеличенный размер клеток столбчатого мезофилла сказался на количестве хлоропластов в них. Число хлоропластов в клетках палисадной паренхимы у растений сорта «Матушка» оказалось на 16 % выше, чем у сорта «Теща», и на 33 % выше, чем у сорта «Батя». Размер хлоропластов в клетках растений сорта «Матушка» – 27 мкм³, сорта «Теща» – 46 мкм³, сорта «Батя» – 51 мкм³.

Клетки губчатого мезофилла у растений сорта «Теща» – $90 \cdot 10^3$ мкм³. Это на 33 и 47 % больше, чем у сортов «Батя» и «Матушка» соответственно. Количество хлоропластов в клетках губчатого мезофилла у сорта «Теща» оказалось больше, чем у сорта «Матушка» на 9 %, и больше, чем у сорта «Батя» на 23 % (табл. 2).

Таблица 2

Показатели мезоструктуры листьев картофеля разных сортов
($M \pm m, n^3 = 100$)

Показатель	Сорт картофеля		
	«Теща»	«Матушка»	«Батя»
Объем хлоропласта, мкм ³ ; n^3	46,0 ± 7,0	27,0 ± 2,0	51,0 ± 7,0
Поверхность наружной мембраны хлоропласта, мкм ²	62,0 ± 3,1	43,5 ± 2,2	66,5 ± 3,3
Количество хлоропластов в единице площади листа, млн/см ²	8,1 ± 0,4	7,7 ± 0,4	5,5 ± 0,3
Объем клетки палисадной паренхимы, соответствующий одному хлоропласту, мкм ³	810,0 ± 40,5	950,1 ± 47,5	787,3 ± 39,4
Объем клетки губчатой паренхимы, соответствующий одному хлоропласту, мкм ³	4054,3 ± 202,7	2336,6 ± 116,8	3541,2 ± 177,1

Организация мезоструктуры фотосинтетического аппарата также рассматривалась на тканевом и клеточном уровнях организации.

Объем клетки паренхимы, соответствующий одному хлоропласту, – это отношение объема клетки к числу хлоропластов в ней. Этот показатель

свидетельствует об объеме клетки, который обеспечивается метаболитами, субстратами дыхания, АТФ и НАДФ·Н₂ за счет деятельности одного хлоропласта. Полученные данные показывают, что в клетках палисадной паренхимы наиболее активно функционируют хлоропласты у сорта «Матушка». Их активность превышала таковую у сорта «Теща» на 15 %, у сорта «Батя» – на 17 %.

Активность хлоропластов губчатой паренхимы у сорта «Матушка», наоборот, была самой низкой. Этот показатель был максимальным у сорта «Теща».

По типу фотосинтетического метаболизма картофель относится к С3-растениям. Первичным продуктом фиксации СО₂ является 3-фосфоглицериновая кислота. До 95 % поглощаемого при фотосинтезе СО₂ используется на синтез сахарозы и крахмала.

Содержание фотосинтетических пигментов в листьях картофеля зависит от сорта. В наших опытах растения сорта «Матушка» выделялись повышенным содержанием хлорофиллов, что в конечном итоге оказало влияние на содержание крахмала в клубнях растений. Среди среднеранних сортов картофеля повышенное содержание крахмала (до 26 %) наблюдалось у сорта «Матушка». Здесь крахмальные зерна имели средний размер 80×104 мкм. У сорта «Теща» содержание крахмала достигало 23 %, размеры крахмальных зерен были 73×95 мкм.

У среднеспелого сорта интенсивность фотосинтеза была в 1,8–2,3 раза выше, чем у среднеранних сортов. Таким образом, высокий уровень продуктивности у сорта «Батя» мог быть обеспечен не только высоким уровнем листового индекса, но и повышенной интенсивностью фотосинтеза. Здесь крахмальные зерна были самыми крупными – 118·159 мкм. Содержание крахмала достигало до 30 % (табл. 3).

Таблица 3

Особенности функционирования фотосинтетического аппарата картофеля разных сортов ($M \pm m, n = 4-5$)

Показатель	Сорт картофеля		
	«Теща»	«Матушка»	«Батя»
Содержание хлорофилла в единице площади листа, мг/дм ²	18,64 ± 2,24	32,30 ± 2,84	22,17 ± 2,06
Интенсивность фотосинтеза, мг СО ₂ на 1 дм ² листа за 1 ч	5,38 ± 0,27	6,79 ± 0,34	12,29 ± 0,61
Ассимиляционное число, мг СО ₂ /мг хлорофилла·ч	6,99 ± 0,35	4,44 ± 0,22	12,29 ± 0,61
Индекс поверхности наружных мембран хлоропластов, см ² на 1 см ² листа	502,2 ± 25,1	335,0 ± 16,8	365,8 ± 18,3
Интенсивность фотосинтеза, ·10 ⁻³ мг СО ₂ на 1 дм ² наружных мембран хлоропластов	10,71 ± 0,54	20,27 ± 1,01	33,60 ± 1,68
Относительный объем хлоропластов в клетке палисадной паренхимы, %	5,7 ± 0,3	2,8 ± 0,1	6,5 ± 0,3
Относительный объем хлоропластов в клетке губчатой паренхимы, %	1,1 ± 0,6	1,1 ± 0,1	1,4 ± 0,1

Результаты показали, что максимальное ассимиляционное число было у растений сорта «Батя» – 12,29 мг CO₂/мг хлорофилла·ч. Это было обусловлено прежде всего высоким уровнем фотосинтетической активности. Наименьшее значение ассимиляционного числа было зафиксировано у растений картофеля сорта «Матушка» – 4,44 мг CO₂/мг хлорофилла·ч. Это связано с повышенным содержанием хлорофиллов (в 1,53–1,99 раза выше, чем у растений других сортов). При этом интенсивность фотосинтеза находилась на уровне другого среднераннего сорта – «Теща».

Относительный объем хлоропластов в клетке – это суммарный объем всех хлоропластов в процентах к объему клетки. В процессе роста листа у мезофитных растений относительный объем хлоропластов снижается от 25–30 до 3–5 % за счет того, что растяжение клетки происходит быстрее, чем увеличение хлоропластов в ней. При дефиците света этот показатель, наоборот, увеличивается, так как объем клетки уменьшается сильнее, чем число хлоропластов. В нашем опыте относительный объем хлоропластов находится в пределах 7 %. Это говорит о достаточном уровне освещенности для растений. На момент опытов данный показатель оказался равен 27 666,7 лкс. Если анализировать относительный объем хлоропластов в клетке у разных сортов, то можно предположить, что клетки мезофилла листа у растений сорта «Матушка» достигли максимального размера, поэтому показатель здесь самый низкий – 2,8 %. У растений сорта «Теща» он составил – 5,7 %, у растений сорта «Батя» – 6,5 %.

Индекс поверхности наружных мембран хлоропластов – это произведение поверхности мембран хлоропластов на число пластид в 1 см² листа. Этот показатель имеет значение для расчета скорости трансмембранного переноса CO₂ при фотосинтезе, а также оттока ассимилятов из хлоропластов. Если рассчитать фотосинтез на 1 дм² наружных мембран хлоропластов, то по нему можно судить о скорости диффузии CO₂ через наружную мембрану хлоропласта. Так как скорость обратного потока ассимилятов из хлоропласта в цитоплазму соизмерима со скоростью поступления CO₂ в хлоропласт, то этот прием можно использовать для определения скорости ближнего транспорта ассимилятов в системе хлоропласт – цитоплазма (табл. 4).

Таблица 4

Показатели продуктивности разных сортов картофеля
($M \pm m, n = 4$)

Сорт	Количество клубней у одного растения, шт.	Масса товарных клубней у одного растения, г	Масса нетоварных клубней у одного растения, г	Масса клубня, г	Расчетная урожайность, ц/га (при средней густоте посева 27,5 тыс. растений на 1 га; схема посадки 60×60)
«Теща»	8,7 ± 0,8	571,2 ± 81,7	89,1 ± 17,2	75,9 ± 3,8	181,6
«Матушка»	7,6 ± 0,7	904,3 ± 71,7	39,1 ± 11,4	124,1 ± 6,2	259,4
«Батя»	12,5 ± 1,9	1000,0 ± 50,0	80,0 ± 4,0	86,4 ± 4,3	297,0

Величина и качество урожая картофеля зависят от многих факторов. Важнейшими из них являются погодные условия, свойства почвы, агротехника, сорт.

В наших опытах максимальная урожайность клубней была получена у растений сорта «Батя» – 297 ц/га. Средняя масса клубня составила – 86,4 г. Среднее количество клубней у одного растения – 12,5 шт. Масса нетоварных клубней – 8 % от общей урожайности.

Наиболее сбалансированный урожай показал сорт «Матушка». Расчетная урожайность – 259,4 ц/га, средняя масса клубня – 124,1 г, масса нетоварных клубней от общей урожайности – 4,3 %.

У сорта «Теща» расчетная урожайность составила 181,6 ц/га, средняя масса клубня – 75,9 г, масса нетоварных клубней от общей урожайности – 15,6 %.

Заключение

Обобщая данные, полученные при исследовании разных сортов, следует отметить, что у каждого изученного сорта существуют свои достоинства и определенные недостатки. Также четко прослеживается влияние особенности организации мезоструктуры на физиологические процессы растений. Эти особенности в конечном итоге определяют величину и качество урожая.

Библиографический список

1. **Грязнов, В. П.** Сравнительная оценка фотосинтетической продуктивности некоторых новых сортов картофеля, выращиваемых в условиях Белогорья / В. П. Грязнов // Научные ведомости. – 2006. – № 3 (23). – Вып. 4. – С. 129–132.
2. **Дубин, С. В.** Факторы высокой урожайности картофеля / С. В. Дубин // Генетические и агротехнологические ресурсы повышения качества продовольственного и технического картофеля : сб. материалов Третьей науч.-практ. конф. – М. : МГУ, 2013. – С. 16–19.
3. **Кабунин, А. А.** Вопросы селекционной работы с картофелем / А. А. Кабунин // Генетические и агротехнологические ресурсы повышения качества продовольственного и технического картофеля : сб. материалов Третьей науч.-практ. конф. – М. : МГУ, 2013. – С. 22–25.
4. **Мокроносов, А. Т.** Онтогенетический аспект фотосинтеза / А. Т. Мокроносов. – М. : Наука, 1981. – 196 с.
5. **Гавриленко, В. Ф.** Большой практикум по фотосинтезу : учеб. пособие для студ. вузов / В. Ф. Гавриленко, Т. В. Жигалова. – М. : Академия, 2003. – 256 с.
6. **Кошкин, Е. И.** Частная физиология полевых культур / Е. И. Кошкин, Г. Г. Гаутаулина, А. Б. Дьяков [и др.]. – М. : КолосС, 2005. – 344 с.
7. **Цубербиллер, Е. А.** Пути повышения урожайности картофеля / Е. А. Цубербиллер. – Л. : Гидрометиздат, 1969. – 45 с.
8. **Викторов, Д. П.** Практикум по физиологии растений / Д. П. Викторов. – Воронеж : Изд-во ВГУ, 1991. – 160 с.
9. **Зайцев, В. В.** Элементарная математика / В. В. Зайцев. – М. : Наука, 1973. – 591 с.
10. **Шмидт, В. М.** Математические методы в ботанике / В. М. Шмидт. – Л. : Изд-во ЛГУ, 1984. – 288 с.

References

1. Gryaznov V. P. *Nauchnye vedomosti* [Scientific bulletin]. 2006, no. 3 (23), iss. 4, pp. 129–132.

2. Dubin S. V. *Geneticheskie i agrotekhnologicheskie resursy povysheniya kachestva prodovol'stvennogo i tekhnicheskogo kartofelya: sb. materialov Tret'ey nauch.-prakt. konf.* [Genetic and agrotechnological resources of food and technical potato quality improvement: proceedings of III Scientific and practical conference]. Moscow: MGU, 2013, pp. 16–19.
3. Kabunin A. A. *Geneticheskie i agrotekhnologicheskie resursy povysheniya kachestva prodovol'stvennogo i tekhnicheskogo kartofelya: sb. materialov Tret'ey nauch.-prakt. konf.* [Genetic and agrotechnological resources of food and technical potato quality improvement: proceedings of III Scientific and practical conference]. Moscow: MGU, 2013, pp. 22–25.
4. Mokronosov A. T. *Ontogeneticheskiy aspekt fotosinteza* [Ontogenetic aspects of photosynthesis]. Moscow: Nauka, 1981, 196 p.
5. Gavrilenko V. F., Zhigalova T. V. *Bol'shoy praktikum po fotosintezu: ucheb. posobie dlya stud. vuzov* [A great tutorial on photosynthesis: tutorial for university students]. Moscow: Akademiya, 2003, 256 p.
6. Koshkin E. I., Gataulina G. G., D'yakov A. B. *Chastnaya fiziologiya polevykh kul'tur* [Particular physiology of field cultures]. Moscow: KolosS, 2005, 344 p.
7. Tsuberbiller E. A. *Puti povysheniya urozhaynosti kartofelya* [Ways to increase potato crops]. Leningrad: Gidrometizdat, 1969, 45 p.
8. Viktorov D. P. *Praktikum po fiziologii rasteniy* [Plant physiology tutorial]. Voronezh: Izd-vo VGU, 1991, 160 p.
9. Zaytsev V. V. *Elementarnaya matematika* [Elementary mathematics]. Moscow: Nauka, 1973, 591 p.
10. Shmidt V. M. *Matematicheskie metody v botanike* [Mathematical methods in botany]. Leningrad: Izd-vo LGU, 1984, 288 p.

Беляева Анна Олеговна

магистрант, Пензенский
государственный университет
(Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: Anuta131936@mail.ru

Belyaeva Anna Olegovna

Master's degree students, Penza State
University (40 Krasnaya street, Penza,
Russia)

Солдатов Сергей Александрович

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

E-mail: Soldatov_SA@mail.ru

Soldatov Sergey Aleksandrovich

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

Карпова Галина Алексеевна

доктор сельскохозяйственных наук,
доцент, заведующий кафедрой общей
биологии и биохимии, Пензенский
государственный университет (Россия,
г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: egf-kaf-bot@yandex.ru

Karpova Galina Alekseevna

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

Хрянин Виктор Николаевич

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

E-mail: viktor.khryanin@gmail.com

Khryanin Viktor Nikolaevich

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

УДК 581.1+581.8+633.491

Беляева, А. О.

Мезоструктура фотосинтетического аппарата разных сортов картофеля / А. О. Беляева, С. А. Солдатов, Г. А. Карпова, В. Н. Хрянин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 50–58. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-6

УДК 57.087.3

DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-7

Р. Ш. Валиев, Л. Н. Ольшанская, Л. С. Иванченко

ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ ХЛОРОФИЛЛОВ В ЛИСТЕЦАХ РЯСКОВЫХ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ФОТОИЗОБРАЖЕНИЙ ДЛЯ КОНТРОЛЯ КАЧЕСТВА ВОДЫ¹

Аннотация.

Актуальность и цели. Представители семейства рясковых активно используются в лабораторной практике для тестирования качества воды. Цель исследования – разработка общего алгоритма, позволяющего количественно определять хлорофиллы в тканях листецов рясковых на основе анализа фотоизображений для контроля качества воды в лабораторных условиях.

Материалы и методы. Исследования проводили на аквариумной культуре ряски крошечной *Lemna perpusilla* Тогг. в сульфатных растворах меди и кадмия с концентрациями катионов металлов 1 мг/л. Содержание хлорофиллов в тканях листецов определяли фотоколориметрическим методом в спиртовых вытяжках. Яркости цветовых каналов на фотографиях растений устанавливали в программе ImageJ. Построение математических моделей выполняли в статистической среде R.

Результаты. Полученные результаты показали заметное снижение содержания хлорофилла *a* в листецах уже спустя сутки пребывания растений в сульфатном растворе меди с концентрацией металла 1 мг/л. Концентрация хлорофилла *b* в растениях возрастала в тех же условиях в течение первых двух суток, после чего наблюдалось плавное снижение его содержания к восьмым суткам исследования. Наиболее изменчивыми цветовыми каналами на фотографиях являлись зеленый и синий; доля красного цвета на фотографиях растений ряски практически не менялась. На основе полученных данных были построены регрессионные модели, связывающие концентрации фотосинтетических пигментов и яркости цветовых каналов. Адекватность моделей была проверена в эксперименте по действию на ряску раствора кадмия, $C_{Cd} = 1$ мг/л.

Выводы. На основе проведенного анализа выбрана оптимальная модель и предложен общий алгоритм, позволяющий количественно оценивать содержание зеленых пигментов в листецах рясковых на основе анализа фотоизображений.

Ключевые слова: рясковые, хлорофилл, фотоизображения, регрессионная модель.

R. Sh. Valiev, L. N. Olshanskaya, L. S. Ivanchenko

ESTIMATING CHLOROPHYLL CONTENT IN THE DUCKWEED FRONDS BY EXAMINATION OF PHOTO-IMAGES FOR WATER QUALITY CONTROL

Abstract.

Background. Representatives of the duckweed family are actively used for water quality testing in laboratory practices. The aim of this study is to develop a general

¹ Работа поддержана Министерством образования и науки Российской Федерации в рамках проектной части государственного задания № госрегистрации 114112570078.

algorithm for quantitative estimation of the total chlorophyll in the duckweed frond tissues by analyzing photo-images for water quality control in laboratory conditions.

Materials and methods. The research was conducted on the aquarium culture of *Lemna perpusilla* in sulfate solutions of copper and cadmium, $C_{Me} = 1 \text{ mg/l}$. The chlorophyll content was determined using the photocolometric method in alcoholic extracts. The brightness of color channels on the photos of the plants was established in ImageJ program. Mathematical models were built using the R statistical language and environment.

Results. The obtained results showed a notable decreasing of the chlorophyll *a* content in the fronds after a day-long exposure of the plants to copper sulfate solution. In the same conditions the concentration of chlorophyll *b* was increasing for the first two days, after that a gradual decline of its content was observed till the eighth day of the study. The green and blue channels were the most variable color channels on the photos; the proportion of the red color on the photos of the duckweed plant was almost unchanged. Based on the data, some regression models linking the concentrations of the photosynthetic pigments and the brightness of the color channels were built. The adequacy of the models was tested in an experiment on an impact of cadmium solution on the duckweed.

Conclusions. The authors have suggested a general algorithm allowing to build dependencies for quantitative estimation of green pigments in the duckweed fronds based on the photo image analysis.

Key words: duckweed family, chlorophyll, photo image, regression model.

Введение

В связи с возрастающим уровнем загрязнения водных объектов особую важность получают проблемы очистки и тестирования качества воды. Для решения последней задачи активно используются представители семейства рясковых. К настоящему моменту разработаны методы оценки качества воды на основе реакций рясковых на различные токсиканты [1–3]. Спектр ответных реакций данных растений на присутствие тяжелых металлов, гербицидов, пестицидов и других достаточно широк: нарушение целостности групп листочков, развитие хлорозов и некрозов, снижение скорости вегетативного размножения, уменьшение линейных размеров. Развитие хлороза, сопровождающееся снижением содержания хлорофилла, проявляется в снижении интенсивности фотосинтеза и является важным и легко регистрируемым признаком наличия загрязняющих веществ в воде. Точная количественная оценка концентрации хлорофиллов в растительных тканях проводится достаточно трудоемкими лабораторными методами [4]. Вместе с тем существует возможность достаточно точного определения количества фотосинтетических пигментов по фото- или видеоизображениям зеленых частей растений [5–8]. Данные методы относятся к неразрушающим и позволяют проводить большое количество анализов за короткое время либо отслеживать динамику пигментного состава в реальном времени.

Целью настоящей работы явилась разработка общего алгоритма, позволяющего количественно определять хлорофиллы в тканях листочков рясковых по фотоизображениям и оценивать качество воды.

Материалы и методы

Объектом исследования являлось высшее водное растение ряска крошечная *Lemna perpusilla* Torr. Идентификацию вида проводили по [9]. Ряска крошечная обитает в Северной и Южной Америках, некоторых странах

Африки, Юго-Восточной Азии и Австралии, на территории России не встречается, поэтому авторами была использована аквариумная культура.

Для проведения эксперимента растения выращивали на среде Хоаглана следующего состава (г/л): $MgSO_4$ – 0,12; $Ca(NO_3)_2$ – 0,38; KH_2PO_4 – 0,07; KNO_3 – 0,25; $FeCl_3$ (в виде хелата с ЭДТА) – 0,006, pH = 5,8 [10].

Культивирование проводили в нестерильных условиях, при комбинированном освещении и температуре 23 ± 2 °С. Замену питательной среды проводили еженедельно.

Окислительный стресс для растений, который вызывает разрушение фотосинтетических пигментов, создавали с помощью растворов, содержащих ионы тяжелых металлов Cu^{2+} и Cd^{2+} в концентрации 1 мг/л. Ряску с питательной среды пересаживали на чашки Петри с указанными растворами. В варианте с медью фотографирование чашек с растениями с последующим анализом содержания хлорофиллов проводили через: 0, 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8 сут. В варианте с кадмием – через одни и семь суток. Содержание хлорофиллов в растениях ряски проводили фотоколориметрическим методом в спиртовых вытяжках в соответствии с [4].

Определение значений яркости цветовых каналов выполняли в программе ImageJ. Построение графиков, а также математических моделей, отражающей связи между яркостью цветовых каналов и содержанием хлорофиллов в листецах ряски проводили в статистической среде R [11].

Для количественной оценки степени развития хлороза листецов в процессе пребывания в растворах металлов использовали компьютерный анализ фотографий. В работах [5–8] установлено, что имеются корреляции, связи между содержанием хлорофилла в листьях и яркостью цветовых каналов на фотографиях, полученных с этих листьев. Таким образом, измеряя среднюю яркость канала (например, зеленого) на фотографии, можно количественно оценить содержание хлорофиллов в листецах ряски в различных условиях. Для этого чашки с листецами ряски, установленные на темном фоне, фотографировали цифровым фотоаппаратом с фиксированной светочувствительностью ISO 100, разрешением 4096×3072 , с расстояния ~ 10 см. Свет в помещении был искусственный ~ 350 лк, источник – потолочные лампы дневного света. Замеры освещенности проводили люксметром «ТКА-ПКМ» (02). Полученные фотографии в виде сжатых JPG-файлов загружали в компьютер и обрабатывали в программе ImageJ. Обработка заключалась в выделении изображений листецов и замене фона на черный цвет. После этого с помощью инструмента Histogram получали данные о средней интенсивности каждого канала: красного, зеленого и синего. Результаты заносили в программу Excel 2010 и вычисляли суммарную яркость листецов и долю каждого канала.

Результаты и их обсуждение

Пребывание растений ряски крошечной в растворе меди в отличие от контроля сопровождалось разъединением групп листецов, развитием хлороза и некроза (рис. 1). Уже после 24 ч нахождения в растворе меди наблюдалось значительное снижение интенсивности зеленой окраски листецов. Интересно отметить, что характер развития зон хлороза у материнских и дочерних листецов имел различия: если у материнских разрушение пигментов шло достаточно равномерно по всей площади, то у дочерних хлорозу

подвергался преимущественно дистальный край, в то время как зона у основания оставалась зеленой даже на 4–5 сут.

Такая устойчивость может определяться либо различной чувствительностью вегетативных и меристематических тканей растений к химическим агентам [12–14], либо аккумуляцией ионов меди различными тканями листочков, что было показано ранее в ходе гистохимических исследований [15].

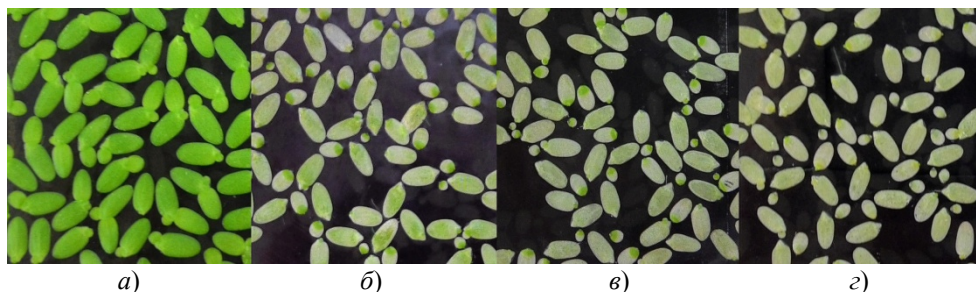


Рис. 1. Внешний вид листочков ряски крошечной во время пребывания в растворе меди, $C_{Cu^{2+}} = 1$ мг/л: а – исходная ряска (контроль) в начальное время; б – спустя одни сутки; в – спустя четверо суток; з – спустя восемь суток

Исследованная авторами динамика содержания хлорофиллов в тканях ряски крошечной представлена на рис. 2.

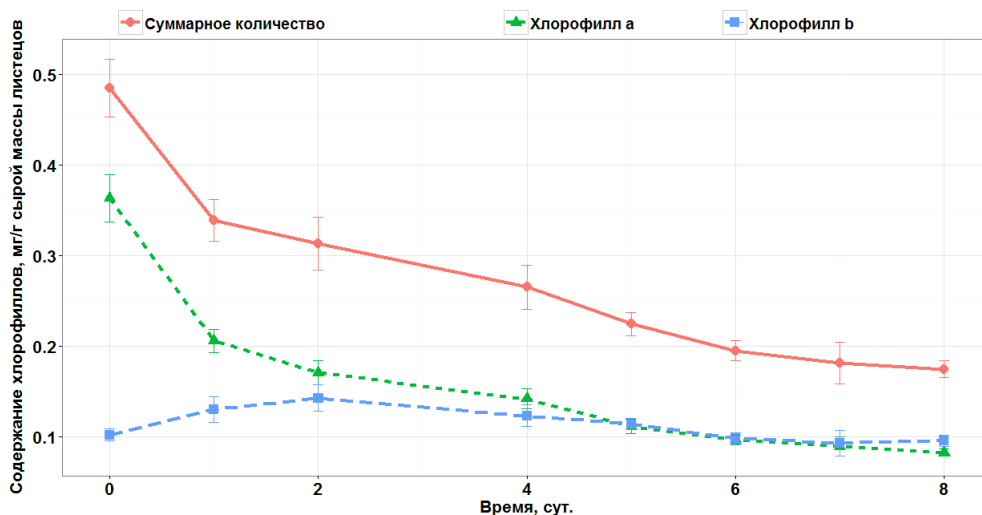


Рис. 2. Динамика фотосинтетических пигментов в листочках ряски крошечной в зависимости от времени пребывания в растворе меди, $C_{Cu^{2+}} = 1$ мг/л. Представлены средние значения ($n = 3$) и их стандартные ошибки

Необычная динамика хлорофилла *b* может быть объяснена особой ролью этого пигмента в растениях. Эта форма хлорофилла выполняет вспомогательную функцию в фотосинтезе и обладает большей устойчивостью к тяжелым металлам [16]. Установлено, что в листочках ряски малой в условиях окислительного стресса, вызванного катионами меди, разрушение этого хлорофилла протекает с меньшей скоростью, чем хлорофилла *a*. Можно

предположить, что для компенсации этих потерь и сохранения интенсивности процесса фотосинтеза клетки могут увеличивать синтез хлорофилла *b*.

Изменения яркости цветочных каналов на фотографиях листочков ряски показаны на рис. 3.

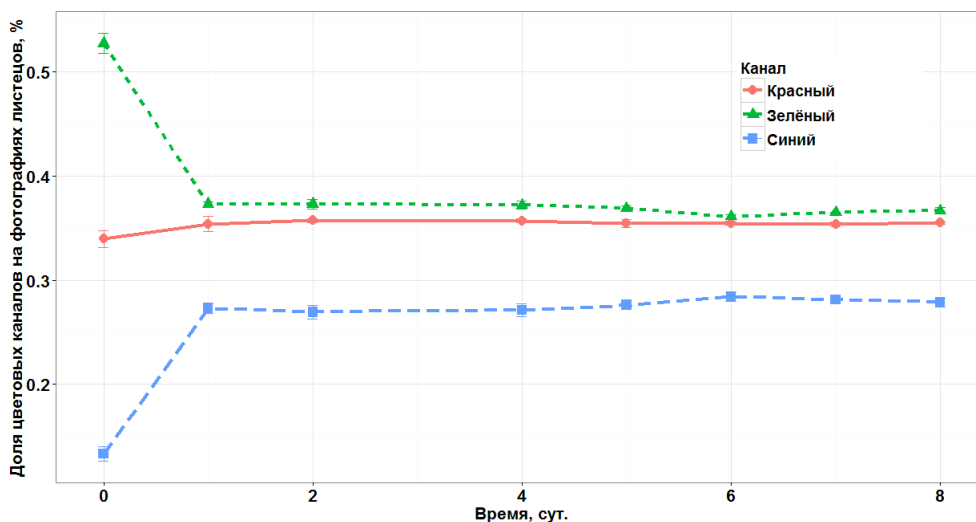


Рис. 3. Динамика изменения цветочных каналов на фотографиях листочков ряски крошечной в зависимости от времени пребывания в растворе меди, $C_{Cu^{2+}} = 1$ мг/л. Представлены средние значения ($n = 3$) и их стандартные отклонения

Из рис. 3 следует, что в течение первых суток происходит падение доли зеленого канала (цвета), некоторое повышение количества красного цвета и существенное повышение доли синего канала (цвета) на фотографиях. Полученные результаты находятся в хорошем соответствии с наблюдаемым внешним видом листочков (см. рис. 1) и с результатами количественного анализа по содержанию пигментов (см. рис. 2).

До построения и сравнения моделей между собой был проведен корреляционный анализ. Изучались связи между содержанием хлорофиллов и различными значениями яркостей основных цветов, а также их отношениями:

$$r; g; b; R - B; R - G; G - R; G - B; B - G; R / B = (R - B) / (R + B);$$

$$G / B = (G - B) / (G + B); R / G = (R - G) / (R + G),$$

где r , g и b — средние яркости каналов; R , G и B — их доли.

Установлено, что высокая положительная корреляция наблюдалась между содержанием хлорофиллов и $R - B$, $G - B$ и $G - R$, G / B , R / B .

Динамики содержания хлорофиллов и изменения цветочных каналов во времени носили нелинейный характер (см. рис. 2, 3). В связи с этим в моделях применялось преобразование переменных: вычисление натуральных логарифмов и возведение в степень.

Ниже приведен программный код на языке R для построения различных регрессионных моделей [11]:

```
model1 = lm (ChS$x~log (G - B));
```

```
model2 = lm (ChS$x~log (R - B));
```

```
model3 = lm (ChS$x~log (R - B) + poly (G - B, 3, raw = T));
```

$$\text{model4} = \text{lm}(\text{ChS}\$x \sim \log(G/B) + b);$$

$$\text{model5} = \text{lm}(\text{ChS}\$x \sim \log(R - B) + \log(G/B)).$$

Здесь: model№ – имя переменной, в которой будут сохранены данные модели; lm () (linear model) – функция, выполняющая вычисление коэффициентов уравнения регрессии, проверку их значимости, а также проверку значимости модели в целом; знак тильда ~ выражает зависимость между переменными; log () – натуральный логарифм; poly (,3) – полином третьей степени; ChS\$x – переменная, хранящая данные о содержании хлорофиллов; B – G, R – B и т.д. – различные комбинации яркостей каналов.

Данные по коэффициентам детерминации, F-критериям и p-значениям моделей приведены в табл. 1.

Таблица 1

Критерии качества моделей

Модель	R^2	F-критерий	p-значение	Критический F для $\alpha = 0,05$ и степеней свободы $df_1 = 1$ и $df_2 = 6$ 5,99
Модель 1	0,7989	23,84	0,00276	
Модель 2	0,7998	23,97	0,00272	
Модель 3	0,9965	215,60	0,00051	
Модель 4	0,9319	34,22	0,00121	
Модель 5	0,8017	10,11	0,01751	

Анализ результатов показал, что наибольшим соответствием расчетных значений действительным содержаниям пигментов, а также соответствием общим критериям линейных моделей обладают модели 3 и 4.

В табл. 2 приведены коэффициенты моделей.

Таблица 2

Коэффициенты моделей

	Значение коэффициента	Стандартная ошибка	t-критерий	p-значение
1	2	3	4	5
Модель 1				
Свободный член	0,67	0,08272	8,058	0,000195
log (G – B)	0,18	0,03660	4,882	0,002760
Модель 2				
Свободный член	0,92	0,13429	6,880	0,000465
log (R – B)	0,27	0,05497	4,896	0,002722
Модель 3				
Свободный член	–3,44	0,55206	–6,230	0,00834
log (R – B)	–1,53	0,22801	–6,724	0,00672
G – B	1,64	0,20872	7,856	0,00430
(G – B) ²	–0,29	0,02797	–10,369	0,00191
(G – B) ³	–0,10	0,01108	–8,936	0,00296

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5
Модель 4				
Свободный член	0,50	0,05351	9,303	0,000241
$\log(G/B)$	0,27	0,03770	7,229	0,000790
b	0,01	0,00388	3,093	0,027064
Модель 5				
Свободный член	0,63	1,37538	0,455	0,668
$\log(R-B)$	0,03	1,11829	0,023	0,983
$\log(G/B)$	0,16	0,75468	0,218	0,836

Уравнения для моделей в конечной форме

$$C_{\text{хл.а}} = 0,67 + 0,18 \log_e(G-B); \quad (1)$$

$$C_{\text{хл.а}} = 0,92 + 0,27 \log_e(R-B); \quad (2)$$

$$C_{\text{хл.а}} = -3,44 - 1,53 \log_e(R-B) + 1,64 \cdot (G-B) - \\ - 0,29 \cdot (G-B)^2 - 0,1 \cdot (G-B)^3; \quad (3)$$

$$C_{\text{хл.а}} = 0,50 + 0,27 \log_e \left(\frac{G-B}{G+B} \right) + 0,01; \quad (4)$$

$$C_{\text{хл.а}} = 0,63 + 0,03 \log_e(R-B) + 0,16 \log_e \left(\frac{G-B}{G+B} \right). \quad (5)$$

Значения коэффициентов уравнения больше (по модулю) своих ошибок, вероятность принятия нулевой гипотезы о равенстве коэффициентов нулю (p -значение) во всех случаях меньше критического уровня значимости 0,05, что свидетельствует о соответствии моделей экспериментальным данным. Формально модель 3 лучше описывает данные, чем модель 4. Вместе с тем можно отметить, что модель 3 сложна, имеет место проблема мультиколлинеарности, которая повышает доверительные интервалы для параметров модели и затрудняет интерпретацию отдельных регрессионных коэффициентов. Действительно, отрицательный свободный член модели 3 в некоторых случаях может приводить к бессмысленным результатам.

В модели 4 присутствует натуральный логарифм отношения $(G-B)/(G+B)$. Если доли зеленого и синего цветовых каналов будут равны, уравнение (4) не будет иметь решения. Однако здесь можно оценить вероятность такого исхода. Предположим, что доля зеленого и синего канала может принимать любое целое значение в интервале от 10 (меньше зарегистрированного нами – 13 % – для синего канала) до 55 % (максимум для зеленого канала был равен 53 %). Вероятность того, что зеленый или синий цвет будет иметь определенное значение яркости, составляет $1/(55-10) = 1/45$. Вероятность того, что у двух этих каналов одновременно будет одинаковая яркость: $1/45 \cdot 1/45 = (1/45)^2 \approx 0,0005$.

Для вычисления концентраций хлорофиллов a и b также были построены регрессионные модели:

$$C_{\text{хл.а}} = 0,40 + 0,23 \frac{G - B}{G + B} + 0,01b ; \quad (6)$$

$$C_{\text{хл.б}} = 0,11 - 0,01(G - B) - 0,04(G - B)^2 - 0,02(G - B)^3 . \quad (7)$$

Модели соответствуют основным критериям, предъявляемым к линейным моделям: для уравнения (6) $R^2 = 0,956$, $F = 54,44$, $p = 0,0004$; для уравнения (7) $R^2 = 0,950$, $F = 25,37$, $p = 0,0046$.

Таким образом, хорошим соответствием экспериментальным данным обладает модель 4.

Для апробации моделей был поставлен следующий эксперимент. Листцы ряски крошечной высаживали в чашки Петри с сульфатным раствором кадмия ($C_{\text{Cd}^{2+}} = 1$ мг/л). После выдержки растений в течение одних и семи суток (на рис. 4 видно, что модель 4 на седьмые сутки дает наибольшее отклонение от данных лабораторного анализа) листцы фотографировали и отбирали для лабораторного исследования на содержание пигментов по методике, описанной выше. Далее проводили расчет количества хлорофиллов по уравнениям моделей (см. табл. 2). Полученные результаты приведены в табл. 3.

Таблица 3

Результаты лабораторных анализов и расчетов содержания хлорофиллов в тканях листцов ряски после их пребывания в растворе кадмия

		Содержание хлорофиллов, мг/г сырой массы листцов	
		Вычисленное	Полученное по результатам лабораторного анализа
1 сут	Модель 1	0,46 ± 0,00*	0,42 ± 0,02
	Модель 2	0,50 ± 0,02*	
	Модель 3	-0,53*	
	Модель 4	0,44 ± 0,04	
	Модель 5	0,47 ± 0,01*	
7 сут	Модель 1	0,28 ± 0,03*	0,33 ± 0,02
	Модель 2	0,28 ± 0,02*	
	Модель 3	0,31 ± 0,03	
	Модель 4	0,31 ± 0,03	
	Модель 5	0,28 ± 0,03*	

Примечание. * – отмечены значимые различия от результатов лабораторного анализа.

Модель 3 дает отрицательный результат для измерений, выполненных через одни сутки после начала действия кадмия. Модель 4 позволяет получить результаты, согласующиеся с данными лабораторного анализа ($H = 1,344$,

$p = 0,246$ – одни сутки; $H = 3$, $p = 0,08$ – седьмые сутки). Таким образом, по совокупности критериев можно заключить, что модель 4 лучше других подходит для расчетов содержания хлорофиллов в тканях листочков ряски.

Общий алгоритм определения суммарного содержания хлорофиллов в ряске

На основании проведенных исследований, а также обобщая опыт авторов [4–8], можно предложить следующий порядок действий для количественной оценки зеленых пигментов на основе анализа фотоизображений.

1. Необходимо получить модель, описывающую зависимость яркости цветочных каналов и концентрации хлорофиллов в растениях. Для чего необходимо тест-объекты поместить в раствор, который вызовет в клетках разрушение фотосинтетических пигментов (например, раствор тяжелого металла). В течение определенного времени ежедневно проводить фотосъемку растений. Если исследование содержания пигментов проводится в динамике, условия освещенности в помещении должны быть одинаковыми в разное время суток. В настройках фотоаппарата необходимо выставить фиксированное значение светочувствительности ISO (лучше выбирать невысокие значения 100–200 единиц) для предотвращения повышенной дисперсии яркости цветочных каналов. Разрешение фотографий также должно быть одинаковым. После фотографирования проводится анализ материала на содержание хлорофиллов.

2. Полученные снимки в виде графических файлов загружаются в компьютер, после чего обрабатываются в программе (например, ImageJ), позволяющей получить информацию о средних значениях яркости основных цветов – красного, зеленого и синего.

Полученные данные по концентрации хлорофиллов и яркостях цветочных каналов используются для непосредственного построения регрессионной модели. В исследовании наиболее информативными показателями были отношение долей зеленого и синего цветов, а также яркость синего канала. Полученная зависимость может быть использована для расчетов.

Библиографический список

1. **Patel, D. K.** Phytoremediation potential of duckweed (*Lemna minor* L.: a tiny aquatic plant) in the removal of pollutants from domestic wastewater with special reference to nutrients / D. K. Patel, V. K. Kanungo // *The bioscan*. – 2010. – № 5 (3). – P. 355–358.
2. **Khellaf, N.** Growth response of the duckweed *Lemna minor* to heavy metal pollution / N. Khellaf, M. Zerdaoui // *Iranian journal of environmental health science & engineering*. – 2009. – Vol. 6, № 3. – P. 161–166.
3. Observation Parameters of the Duckweed Growth Inhibition Test Frond number – Total Frond Area – Dry weight. – URL: www.Lemnatec.com/Literatur/LT001.pdf
4. **Воробьев, В. Н.** Практикум по физиологии растений : учеб.-метод. пособие / В. Н. Воробьев, Ю. Ю. Невмержицкая, Л. З. Хуснетдинова, Т. П. Якушенкова. – Казань : Казанский университет, 2013. – 80 с.
5. **Kawashima, Sh.** An Algorithm for Estimating Chlorophyll Content in Leaves Using a Video Camera / Sh. Kawashima, M. Nakatani // *Annals of Botany*. – 1998. – № 81. – P. 49–54.
6. Use of digital webcam images to track spring green-up in a deciduous broadleaf forest / A. D. Richardson, J. P. Jenkins, B. H. Braswel, D. Y. Hollinger, S. V. Ollinger, M.-L. Smith // *Oecologia*. – 2007. – Vol. 152, № 2. – P. 323–334.

7. **Shibghatallah, M. A. H.** Measuring Leaf Chlorophyll Concentration from Its Color: A Way in Monitoring Environment Change to Plantations / M. A. H. Shibghatallah, S. N. Khotimah, S. Suhandono. – URL: <http://arxiv.org/pdf/1305.1148v2.pdf>
8. **Padmaja, V.** Evaluation of leaf chlorophyll content by a non-invasive approach / V. Padmaja, A. K. Dey // International journal of innovative research in electrical, electronics, instrumentation and control engineering. – 2015. – Vol. 3, № 7. – P. 7–10.
9. **Les, D. H.** Systematics of the Lemnaceae (duckweeds): inferences from micromolecular and morphological data / D. H. Les, E. Landolt, D. J. Crawford // Plant Systematics and Evolution. – 1997. – Vol. 204. – P. 161–177.
10. Synthetic Media for Growing Duckweeds. – URL: <http://www.mobot.org/jwcross/duckweed/duckweed2.htm>
11. R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – URL: <https://www.R-project.org/> (дата обращения: 13.05.2016).
12. **Chiu, M. M.** Ultrastructural Study on *Lemna perpusilla* / M. M. Chiu, R. H. Falk // Cytologia. – 1971. – Vol. 40. – P. 313–322.
13. **Галицкая, А. А.** Эколого-биохимическая адаптация *Wolffia arrhiza* L. к абиотическим и биотическим факторам среды : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.02.08 ; 03.01.04 / Галицкая А. А. – Саратов, 2012. – 20 с.
14. **Галицкая, А. А.** Исследование адаптации *Wolffia arrhiza* (Linnaeus, 1771) Horkelex Wimmer к различным минеральным и биогенным поллютантам на примере тяжелых металлов и антибиотиков / А. А. Галицкая, Н. Ю. Селиванов, О. Г. Селиванова, О. И. Соколов // Известия Саратовского университета. Сер.: Химия. Биология. Экология. – 2012. – Т. 12. – Вып. 1. – С. 36–41.
15. **Валиев, Р. Ш.** Изучение ответных реакций ряски крошечной *Lemna perpusilla* Torr. на медь / Р. Ш. Валиев, Л. Н. Ольшанская, Л. В. Головина // Научные перспективы XXI века. Достижения и перспективы нового столетия : материалы III Междунар. науч.-практ. конф. (г. Новосибирск, 15–16 августа 2014 г.). – Новосибирск : Международный научный институт «Educatio», 2014. – Ч. 5. – С. 155–159.
16. Effects of copper and cadmium on heavy metal polluted waterbody restoration by duckweed (*Lemna minor*) / H. Wenhua, C. Xiao, S. Guanling, W. Qunhui, Ch. Ch. Chein // Plant physiology and biochemistry. – 2007. – № 45. – P. 62–69.

References

1. Patel D. K., Kanungo V. K. *The bioscan*. 2010, no. 5 (3), pp. 355–358.
2. Khellaf N., Zerdaoui M. *Iranian journal of environmental health science & engineering*. 2009, vol. 6, no. 3, pp. 161–166.
3. *Observation Parameters of the Duckweed Growth Inhibition Test Frond number – Total Frond Area – Dry weight*. Available at: www.Lemnatec.com/Literatur/LT001.pdf
4. Vorob'ev V. N., Nevmerzhitskaya Yu. Yu., Khusnetdinova L. Z., Yakushenkova T. P. *Praktikum po fiziologii rasteniy: ucheb.-metod. posobie* [Plant physiology tutorial: workbook]. Kazan: Kazanskiy universitet, 2013, 80 p.
5. Kawashima Sh., Nakatani M. *Annals of Botany*. 1998, no. 81, pp. 49–54.
6. Richardson A. D., Jenkins J. P., Braswel B. H., Hollinger D. Y., Ollinger S. V., Smith M.-L. *Oecologia*. 2007, vol. 152, no. 2, pp. 323–334.
7. Shibghatallah M. A. H., Khotimah S. N., Suhandono S. *Measuring Leaf Chlorophyll Concentration from Its Color: A Way in Monitoring Environment Change to Plantations*. Available at: <http://arxiv.org/pdf/1305.1148v2.pdf>
8. Padmaja V., Dey A. K. *International journal of innovative research in electrical, electronics, instrumentation and control engineering*. 2015, vol. 3, no. 7, pp. 7–10.

9. Les D. H., Landolt E., Crawford D. J. *Plant Systematics and Evolution*. 1997, vol. 204, pp. 161–177.
10. *Synthetic Media for Growing Duckweeds*. Available at: <http://www.mobot.org/jwccross/duckweed/duckweed2.htm>
11. *R Core Team (2015). R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at: <https://www.R-project.org/> (accessed May 13, 2016).
12. Chiu M. M., Falk R. H. *Cytologia*. 1971, vol. 40, pp. 313–322.
13. Galitskaya A. A. *Ekologo-biokhimicheskaya adaptatsiya Wolffia arrhiza L. k abioticheskim i bioticheskim faktoram sredy: avtoref. dis. kand. biol. nauk: 03.02.08; 03.01.04* [Ecological and biochemical adaptation of *Wolffia arrhiza L.* to abiotic and biotic environmental factors: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Saratov, 2012, 20 p.
14. Galitskaya A. A., Selivanov N. Yu., Selivanova O. G., Sokolov O. I. *Izvestiya Saratovskogo universiteta. Ser.: Khimiya. Biologiya. Ekologiya* [Proceedings of Saratov University: Series: Chemistry. Biology. Ecology]. 2012, vol. 12, iss. 1, pp. 36–41.
15. Valiev R. Sh., Ol'shanskaya L. N., Golovina L. V. *Nauchnye perspektivy XXI veka. Dostizheniya i perspektivy novogo stoletiya: materialy III Mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (g. Novosibirsk, 15–16 avgusta 2014 g.)* [Scientific prospects of the XXI century. Achievements and prospects of the new century: proceedings of III International scientific and practical conference (Novosibirsk, 15th–16th of August 2014)]. Novosibirsk: Mezhdunarodnyy nauchnyy institut «Education», 2014, part 5, pp. 155–159.
16. Wenhua H., Xiao C., Guanling S., Qunhui W., Chein Ch. Ch. *Plant physiology and biochemistry*. 2007, no. 45, pp. 62–69.

Валиев Ренат Шавкатович

инженер, кафедра экологии и дизайна, Энгельский технологический институт (филиал), Саратовский государственный технический университет им. Ю. А. Гагарина (Россия, г. Саратов, ул. Политехническая, 77)

E-mail: rw_84@mail.ru

Valiev Renat Shavkatovich

Engineer, sub-department of ecology and design, Engels Technological Institute (branch), Yuri Gagarin State Technical University of Saratov (77 Politekhnikeskaya street, Saratov, Russia)

Ольшанская Любовь Николаевна

доктор химических наук, профессор, заведующий кафедрой экологии и дизайна, Энгельский технологический институт (филиал), Саратовский государственный технический университет им. Ю. А. Гагарина (Россия, г. Саратов, ул. Политехническая, 77)

E-mail: ecos123@mail.ru

Olshanskaya Ljubov' Nikolaevna

Doctor of chemical sciences, professor, head of sub-department of ecology and design, Engels Technological Institute (branch), Yuri Gagarin State Technical University of Saratov (77 Politekhnikeskaya street, Saratov, Russia)

Иванченко Любовь Сергеевна

студентка, Энгельский технологический институт (филиал), Саратовский государственный технический университет им. Ю. А. Гагарина (Россия, г. Саратов, ул. Политехническая, 77)

E-mail: ecos123@mail.ru

Ivanchenko Ljubov' Sergeevna

Student, Engels Technological Institute (branch), Yuri Gagarin State Technical University of Saratov (77 Politekhnikeskaya street, Saratov, Russia)

УДК 57.087.3

Валиев, Р. Ш.

Оценка содержания хлорофиллов в листьях рясовых на основе анализа фотоизображений для контроля качества воды / Р. Ш. Валиев, Л. Н. Ольшанская, Л. С. Иванченко // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 59–70. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-7

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ И РЕДКИЕ ЖИВОТНЫЕ ОКСКО-ДОНСКОЙ РАВНИНЫ В ПРЕДЕЛАХ ПЕНЗЕНСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация.

Актуальность и цели. Сведения о растительности и редких животных Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области немногочисленны. Настоящая публикация ставит своей целью обнародование данных о современном состоянии растительности и животном мире Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области.

Материалы и методы. Исследования проводились на северо-западе области в Земетчинском районе. Изучение флористического состава и структуры широколиственных лесов проводили при маршрутных и стационарных исследованиях на пробных площадях размером 100 м². Структурное разнообразие сообществ оценивали по соотношению эколого-ценотических групп видов в составе растительного покрова.

Результаты. Современный растительный покров Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области представлен в основном лесами. Преобладают березняки и осинники, сосняки занимают около четверти территории, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого около 10 %. Незначительными по площади участками встречаются липняки, кленовики (из клена остролистного). Вблизи родников, ручьев, по поймам малых рек формируются черноольшаники, вокруг болот (большой частью со следами антропогенной деятельности – осушением) – ивняки. Проведена классификация растительности, отмечены приуроченности выделенных классификационных единиц к типам местности.

Выводы. Интенсивная хозяйственная деятельность на Окско-Донской равнине привела к существенной трансформации растительного покрова. Значительная часть водораздельных территорий распахана и преобразована в сельхозугодья. Редкими для Пензенской области являются сосняки бореальные. В составе их сообществ отмечены очень редкие для области виды. На Окско-Донской равнине в пределах Пензенской области выявлено обитание 12 редких для области видов беспозвоночных (из них пять занесено в Красную книгу РФ) и 25 видов редких позвоночных (из них восемь – в Красной книге РФ).

Ключевые слова: Окско-Донская равнина, эколого-ценотические группы, классификация растительности, редкие виды растений и животных, сосняки, березняки, широколиственные леса, осинники, черноольшаники.

N. A. Leonova, V. Yu. Il'in

VEGETATION AND RARE ANIMALS OF THE OKA-DON PLAIN WITHIN PENZA REGION

Abstract.

Background. The information on the vegetation and rare animals of the Oka-Don plain within Penza region is scarce. This publication aims at disclosing data on the current state of the flora and fauna of the Oka-Don plain within Penza region.

Materials and methods. Investigations were carried in the north-western region in Zemetchinsky district. The study of the floristic composition and structure of deciduous forests was carried at block and stationary studies on plots of 100 m². The structural diversity of the communities was evaluated by the ratio of ecologic-coenotic groups of species in the composition of vegetation.

Results. The contemporary vegetation of the Oka-Don plain within Penza region is represented mainly by forest. Birch and aspen forests dominate, pine forests occupy about a quarter of the territory, broad-leaved forests with high participation of the English oak – about 10 %. Small area sites feature lindens, maples (from *Acer platanoides*). Alders grow near springs, streams along floodplains of small rivers, willows – around bogs (mostly with traces of human activity – dehumidification). The authors compiled the vegetation classification, marked allocations of classification units to the types of terrain.

Conclusions. The intensive economic activity in the Oka-Don plain has led to a substantial transformation of vegetation. A large part of the watershed area has been plowed and converted to farmlands. Rare for Penza region are boreal pine forests. Their communities include some very rare species for the region. On the Oka-Don plain within Penza region the authors have revealed habitation of 12 rare species of invertebrates (5 of them are registered in the Red Book of the Russian Federation) and 25 species of rare vertebrates (8 of them are registered in the Red Book of the Russian Federation).

Key words: Oka-Don plain, ecologic-coenotic groups, classification of vegetation, fauna, rare plant and animal species, pine, birch, deciduous forests, aspen and alder forests.

Введение

Краевая часть Окско-Донской равнины (низменности) расположена на северо-западе Пензенской области (Земетчинский район). Согласно ботанико-географическому районированию территория принадлежит Цнинскому району, наиболее богатому по комплексу редких (преимущественно, лесных и болотных) видов [1]. Абсолютные отметки до 180 м. Здесь распространены ландшафты водно-ледниковых равнин, формирование которых связано с деятельностью ледника и накоплением толщи разнозернистых кварцевых флювиогляциальных песков с галькой, мелкими валунами и тонкими прослоями суглинков [2]. Преобладают водораздельные типы местности [3]. Первый тип – слабодренируемые, слабоволнистые междуречья, сложенные мощной толщиной флювиогляциальных отложений, залегающих на моренных суглинках с дерново-подзолистыми и серыми лесными почвами. На водоразделах среднезернистые и мелкозернистые пески подвержены суффозионным процессам (вымыванию мелких частиц с образованием просадочных форм округлой и овальной формы), это обуславливает образование вкраплений гидроморфных западин. В рисунке ландшафта сочетаются гидрогенные ландшафты суффозионных западин и литогенные ландшафты межзападинных пространств. Второй тип – слабоволнистые междуречные пространства, сложенные маломощными флювиогляциальными отложениями с серыми лесными и черноземными почвами. В отличие от 1-го типа здесь большую роль в процессах почвообразования играют близко залегающие моренные суглинки, уменьшается роль суффозионных рельефообразующих процессов и увеличивается роль эрозионных и оползневых процессов. В ландшафтном рисунке сочетаются водоразделы, поймы малых рек и ручьев, ложбины стока на склонах речных долин, межбалочные пространства.

Сведения о растительности и редких животных Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области немногочисленны. Изучение растительности части этой территории было проведено В. В. Алехиным [4] в начале XX в. Структура растительного покрова и данные о распространении животных в общих чертах отражены на «Карте растительности» Пензенской области и «Зоогеографической карте» [5].

Настоящая публикация ставит своей целью обнаружение данных о современном состоянии растительности и животных Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области.

Объект и методы исследований

Изучение растительности и животных Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области проводили детально-маршрутным методом. В течение 2011–2016 гг. были проведены полные геоботанические описания (более 800) на пробных площадях (ПП) размером 100 (10×10) м². Принято следующее деление на ярусы: ярус *A* – генеративные и сенильные деревья высотой 15 м и более, ярус *B* – виргинильные деревья и виргинильные и генеративные особи кустарников, высотой более 1 м, ярус *C* – имматурные особи деревьев, кустарников, кустарнички и травы, ярус *D* – мхи и лишайники. Для каждого растения отмечали возрастное состояние, происхождение (семенное или вегетативное), высоту, принадлежность к ярусу, жизненность [6]. Названия сосудистых растений приведены по С. К. Черепанову [7], животных – согласно Красной книге Пензенской области [8].

Полученные описания послужили основой для установления синтаксонов растительности по доминантному принципу с учетом эколого-ценотических групп (ЭЦГ), а также в соответствии с принципами флористической классификации [9, 10].

Для анализа структуры травяно-кустарничкового яруса все виды сосудистых растений были разделены на восемь ЭЦГ: неморальная (Nm), бореальная (Br), нитрофильная (Nt), олиготрофная (Og), боровая (Pn), степная (St), лугово-опушечная (Md), водно-болотная (Wt) на основе экологических групп А. А. Ниценко [11] с учетом исторических свит Г. М. Зозулина [12, 13]. Под эколого-ценотическими группами в данной работе понимаются крупные группы экологически близких видов, в своем генезисе связанные с разными типами сообществ.

Результаты и обсуждение

Современный растительный покров Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области представлен в основном лесами. Травяная растительность (остепненные, мезофитные и гигрофитные луга) встречается по долинам рек, склонам оврагов.

Значительная часть водораздельных территорий (особенно междуречные пространства, сложенные маломощными флювиогляциальными отложениями) распаханна и преобразована в сельхозугодья (часть из которых в настоящее время заброшена). Лесистость территории составляет около 40 %. За последние 12 лет площадь лесов существенно не изменилась [14]: «лесные потери» за счет вырубki и пожаров практически полностью компенсируются

территориями «лесной прибыли» – естественного зарастания залежей в основном *Betula pendula* и значительно меньше *Pinus sylvestris*.

С учетом видовой принадлежности доминантов древесного яруса были выделены следующие формации и группа формаций: сосняки – эдификатор древостоя *Pinus sylvestris*, осинники – леса с преобладанием *Populus tremula*, березняки – леса с доминированием *Betula pendula* и *B. pubescens*, ольшаники (черноольшаники) – леса с доминированием *Alnus glutinosa* и группа формаций широколиственных лесов – леса с преобладанием *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior*.

В настоящее время **сосновые леса** встречаются только на междуречных пространствах, сложенных мощной толщей флювиогляциальных отложений. На долю сосняков приходится до четверти лесопокрытой площади, из них около 30 % – культуры разного возраста, т.е. имеют искусственное происхождение. Подробных сведений о составе и состоянии сосновых лесов в прошлом веке на территориях водно-ледниковых равнин, вошедших в состав Пензенской области в современных границах, не много. В. В. Алехин [4], ссылаясь на малую изученность сосняков Тамбовской губернии, отмечает их приуроченность к «песчаным пространствам, по большей части к долинам рек». Однако им подчеркивается, что на всей территории Тамбовской губернии «сосновые леса обнаруживают уменьшение их площади, сменяясь лиственными различных типов, но процесс этот всецело, по-видимому, обязан разрушительной деятельности человека – срубленный сосновый бор иногда естественным путем совершенно не возобновляется» [4].

В древесном ярусе сосняков, помимо *Pinus sylvestris*, часто присутствуют *Betula pendula*, а также *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Quercus robur*. Характерной особенностью формации сосновых лесов является наличие зеленых мхов, образующих иногда достаточно сформированный ярус.

Сосновые леса с доминированием в напочвенном покрове видов бореальной ЭЦГ (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Molinia caerulea*) – *сосняки бореальные* – занимают значительные площади (около 40 % от площади, занятой сосновыми лесами) и встречаются только на водораздельных поверхностях между суффозионными западинами. Отличительной чертой бореальных сосняков Окско-Донской равнины является доминирование в напочвенном покрове кустарничков и участие зеленых мхов при полном отсутствии вечнозеленых травянистых растений. На видовой состав и обилие зеленых мхов значительное влияние оказала хозяйственная деятельность и пожары. Из видов зеленых мхов наиболее часто и с большим обилием в бореальных сосняках встречается *Polytrichum commune*, очевидно, благодаря способности развиваться после пожаров характерны также *Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*. По микрозападинам небольшими куртинами отмечается *Sphagnum girgensohnii*. Только в составе бореальных сосняков отмечаются очень редкие для Пензенской области виды – *Rubus nessensis*, *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris* [15]. Причем, если для первых двух отмеченных видов это одно из двух местообитаний на территории области, сохранившихся до настоящего времени, то *Calluna vulgaris* на территории области больше нигде не отмечается. Популяции *Rubus nessensis* в этих условиях многочисленные полночленные, и вид играет существенную роль в подлеске (на остальной территории области вид очень малочислен и отмечен только еще в одном

местообитании). Группу бореальных сосняков образуют ассоциации с доминированием *Molinia caerulea* и *Vaccinium myrtillus*.

Исходя из эколого-флористической классификации, рассматриваемые бореальные сосняки предварительно отнесены авторами к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядку *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Ассоциация *Molinia caeruleae* – *Pinetum sylvestris* (Schmid. 1936) em Mat. 1973

Ассоциация имеет достаточно высокое сходство с ассоциациями, описанными в Брянской области [16–18].

Сосняки с содоминированием в травяно-кустарничковом ярусе видов неморальной и бореальной ЭЦГ – *сосняки неморально-бореальные* – характерны для приводораздельных склонов северной, восточной, западной экспозиций и достаточно широко представлены на рассматриваемой территории. Все они изменены хозяйственной деятельностью: рубками, выпасом, а также достаточно частыми пожарами. Группу неморально-бореальных сосняков образуют ассоциации: *сосняки разнотравно-молиновые* и *сосняки разнотравные*. В древостое часто выделяются два яруса: первый образован *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, реже с участием *Populus tremula*, второй представлен порослевыми особями *Quercus robur*. В зависимости от положения в рельефе состав и выраженность подлеска сильно варьируют: на выровненных поверхностях с близким расположением грунтовых вод он образован *Frangula alnus* (доминант) и *Sorbus aucuparia*, в верхних частях приводораздельных склонов – *Corylus avellana*; а на слабопологих склонах, как правило, северной экспозиции подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются *Trientalis europaea*, *Convallaria majalis*, *Pteridium aquilinum*, *Molinia caerulea*. Моховой покров выражен слабо.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые неморально-бореальные сосняки предварительно отнесены авторами к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядку *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Ассоциация *Quercus roboris-Pinetum sylvestris* J. Mat. 1988 sensu Morozova 1999

Ассоциация имеет достаточно высокое сходство с ассоциациями, описанными в Брянской и Московской областях [16, 19].

Растительные сообщества с доминированием видов неморальной ЭЦГ – *сосняки неморальные* – не часто встречаются на Окско-Донской равнине в пределах Пензенской области и приурочены к слабопологим приводораздельным склонам. Фитоценозы относятся к одной ассоциации *сосняки волосистоосоковые*. Древесный ярус образован *Pinus sylvestris* и *Quercus robur* (дуб черешчатый может образовывать и второй древесный ярус и имеет порослевое происхождение). Неморальные сосняки наиболее сильно подвержены рубкам разной степени интенсивности среди всех сосновых лесов. Подлесок хорошо выражен и образован *Euonymus verrucosa* и *Corylus avellana* в разных сочетаниях и с участием *Acer tataricum* и *Rubus idaeus*. Характерен интенсивный виргинильный подрост: *Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Populus*

tremula, изредка *Betula pendula*. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Convallaria majalis*, *Lathyrus vernus*. Моховой покров отсутствует.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые бореальные сосняки предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski et al. 1928

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

Ассоциация *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003

Сосняки с высоким участием видов бореальной и боровой ЭЦГ редки на рассматриваемой территории, встречаются спорадически небольшими по площади пятнами на верхних частях приводораздельных склонов южной экспозиции. Сообщества формируются после различных антропогенных воздействий, чаще низовых пожаров, находятся на различных этапах сукцессионного развития. В эту группу ассоциаций отнесены и сосняки лесокультурного происхождения. Отличительной особенностью этой группы является присутствие в напочвенном покрове зеленых мхов и *Cladonia rangiferina*. Растительные сообщества представлены ассоциациями *сосняки зеленомошные*, *сосняки лишайниково-зеленомошные*, *сосняки наземноейниковые*, *сосняки узколистномятликово-наземноейниковые*, *сосняки разнотравные*, *сосняки кустарничково-мертвопокровные*.

Древесный ярус образован *Pinus sylvestris* с участием *Betula pendula*, как правило, достаточно разреженный (сомкнутость 0,4–0,5). Подлесок выражен очень слабо, образован единичными растениями *Frangula alnus* или отсутствует совсем. Характерен подрост *Pinus sylvestris*, *Betula pendula* и *Sorbus aucuparia*. Для сообществ культурного происхождения характерен выраженный подлесок из *Sambucus racemosa* или *Caragana arborescens*. В травяном покрове встречаются *Calamagrostis epigeios*, *Carex digitata*, *Poa angustifolia*, *Hieracium umbellatum*. Напочвенный покров может быть хорошо выражен (ОПП 50–60 до 85 %) и образован лишайниками (доминирует *Cladonia rangiferina*) и зелеными мхами (*Dicranum scoparium*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*).

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые борово-бореальные сосняки, очевидно, следует относить к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Sissingh et Vlieger 1939

Порядку *Piceetalia excelsae* Pawłowski, Sokolowski et Wallisch 1928

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Ассоциация *Cladonio rangiferinae-Pinetum sylvestris* Juraszek 1927

Отмеченные растительные сообщества обнаруживают сходство с ассоциацией *Cladonio-Pinetum sylvestris* Juraszek 1927, выделенной для сухих сосновых лесов Польши [20] и Брянской области [17], но отличаются от нее низким разнообразием лишайников и отсутствием ряда диагностических видов этой ассоциации.

А также относятся к:

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

Порядок *Fagetalia sylvaticae* Pawłowski et al. 1928

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

Ассоциация *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris* Bulokhov et Solomeshch 2003

В сосновых лесах отмечено четыре редких для области вида животных [8], из них два – представители насекомых: совка роскошная – *Stauropora celsia* и сколия степная – *Scolia hirta*, и два – орнитофауны: дятел трёхпалый – *Picoides tridactylus* и сорокопуд серый – *Lanius excubitor*.

Современные **широколиственные леса** в ландшафтах водно-ледниковых равнин имеют значительно меньшее распространение, чем сосняки. Сообщества с доминированием в древостое *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Tilia cordata*, *Fraxinus excelsior* отмечены на слабоволнистых междуречных пространствах, сложенных маломощными флювиогляциальными отложениями (второй тип местности).

Данных о состоянии широколиственных лесов этих территорий в прошлом веке очень мало. В. В. Алехин [4], исследуя растительный покров восточной части Тамбовской губернии, подробных характеристик широколиственных лесов не приводит, но отмечает, что в имении кн. Долгорукой, к югу от Земетчино, есть дубовая роща «Дубрава», состоящая исключительно из старых дубов без примеси других деревьев и почти без подлеска. На южной опушке рощи им отмечены представители степной флоры: *Eremogone saxatilis*, *Artemisia armeniaca*, *Galium tinctorium*, *Campanula bononiensis*, *Carex montana*, *Centaurea scabiosa*, *Securigera varia*, *Geranium sanguineum*, *Inula hirta*, *Potentilla alba*, *Pyrethrum corymbosum*, *Phlomis tuberosa*, *Salvia pratensis*, *Thalictrum minus*, *Trifolium alpestre*, *Veronica spuria* и др.

Широколиственные леса неморальные характерны для водораздельных поверхностей второго типа местности и встречаются небольшими по площади участками на приводораздельных склонах северной, восточной и западной экспозиций первого типа местности.

Древесному ярусу, помимо *Quercus robur*, характерны *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Fraxinus excelsior* (по высоким элементам рельефа), *Betula pendula*, одиночные деревья *Pinus sylvestris*. Часто древостой представлен двумя ярусами. Густой подлесок образуют *Corylus avellana*, *Euonymus verrucosa*, *Acer tataricum*, иногда формируется плотный полог из виргинильного подроста *Acer platanoides* и *Tilia cordata*. Сложный древостой, плотный подлесок и подрост создают сильное затенение напочвенного покрова, в котором преобладают теневыносливые неморальные виды: абсолютным доминантом является *Carex pilosa*, встречаются *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Glechoma hederacea*. Моховой покров отсутствует. Растительные сообщества представлены ассоциациями: *дубравы волосистоосоковые*, *дубравы лециново-волосистоосоковые*, *ясене-дубняк лециново-волосистоосоковый*.

Широколиственные леса бореально-неморальные встречаются преимущественно в пределах второго типа местности по межбалочным пространствам и ложбинам стока. Очень редко небольшими по площади участками отмечены на приводораздельных склонах первого типа местности. Древесный ярус, как правило, сложного строения и сложения. В I ярусе, помимо *Quercus robur*, встречаются *Populus tremula*, реже – *Fraxinus excelsior* и *Betula pendula* (по высоким элементам рельефа), во II ярусе – характерны *Acer*

platanoides, *Tilia cordata*, реже – *Ulmus glabra*. Сомкнутость древостоя составляет 0,7–0,95.

Хорошо выраженный подлесок образуют *Corylus avellana* (доминант), *Euonymus verrucosa*. Характерен подрост *Sorbus aucuparia* всех прегенеративных возрастных состояний. В большинстве геоботанических описаний в травяно-кустарничковом ярусе доминируют травянистые растения неморальной ЭЦГ, однако достаточно высокое по обилию участие бореального подраста *Sorbus aucuparia* в составе яруса не позволяет рассматривать их в составе неморальных широколиственных лесов и отнести к группе широколиственных лесов бореально-неморальных.

Доминантами напочвенного покрова в этой группе являются *Aegopodium podagraria*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*, встречаются *Asarum europaeum*, *Lathyrus vernus*. Группу бореально-неморальных широколиственных лесов образуют следующие ассоциации: дубравы лециново-разнотравные, ясене-дубняки лециново-разнотравные, дубо-липняки лециново-снытевые, липняки разнотравные.

Широколиственные леса лугово-неморальные отмечены в пределах второго типа местности. Они образовались в результате хозяйственной деятельности: выборочной рубки в неморальных широколиственных лесах, выпаса крупного рогатого скота, что привело к осветлению нижних ярусов, вытаптыванию напочвенного покрова и внедрению луговых видов. Лугово-неморальные широколиственные леса образованы одной ассоциацией – дубрава разнотравная, занимающей незначительные площади, и представлены небольшим числом описаний. В разреженном древесном ярусе (сомкнутость 0,3–0,4), помимо *Quercus robur*, единично встречаются средневозрастные генеративные особи *Pinus sylvestris*. Подлесок не выражен. Наблюдается инвазия неморальных и борových кустарников: характерен многочисленный подрост *Euonymus verrucosa*, *Lonicera xylosteum*, *Acer tataricum*, *Rubus idaeus* прегенеративных возрастных состояний. В сильно разреженном напочвенном покрове доминантов нет, встречаются *Fragaria vesca*, *Carex pilosa*, *Lysimachia nummularia*, *Galium aparine*.

Исходя из эколого-флористической классификации все широколиственные леса предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок *Fagetalia sylvatica* Pawłowski et al. 1928

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

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

В настоящее время **осиновые леса** достаточно широко распространены в лесостепных ландшафтах водно-ледниковых равнин. Это, как правило, производные леса, сформировавшиеся после вырубки дубрав и сосняков. В целом осиновые леса занимают значительно большие площади на слабо-волнистых междуречных пространствах, сложенных маломощными флювиогляциальными отложениями (второй тип местности).

Осинники неморальные, встречающиеся на всей территории Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области, являются наиболее распространенными растительными сообществами среди осиновых лесов этой

территории. Древесный ярус образован *Populus tremula* с участием *Quercus robur*, *Betula pendula*, реже *Fraxinus excelsior*, часто отмечается наличие второго древесного яруса из *Tilia cordata* и *Acer platanoides*. В подлеске характерно доминирование *Corylus avellana*, образующей достаточно плотный полог. Значительно реже отмечаются сообщества с участием в подлеске *Acer platanoides* и *Tilia cordata*. Доминантами травяно-кустарничкового яруса являются *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, встречаются также *Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*. Моховой покров отсутствует.

Характеризуют группу следующие ассоциации: *осинники волосистоосоковые*, *осинники лециново-волосистоосоковые*, *осинники лециново-снытево-волосистоосоковые*, *ясене-осинники лециново-снытевые*.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые неморальные осинового леса предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок *Fagetalia sylvatica* Pawłowski et al. 1928

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

Ассоциация *Mercurialo perennis-Quercetum roboris* Bulokhov et Solomeshch 2003
Фация *Populeosum tremulae*

Осинники бореальные приурочены к водораздельным пространствам и водораздельным склонам первого типа местности, занимают небольшие площади.

Древостой часто двухярусные: *Populus tremula* и *Betula pendula* образуют I ярус, молодые генеративные особи *Quercus robur* – во II ярусе. Подлесок образован *Frangula alnus*, иногда с невысоким участием *Sorbus aucuparia* и *Lonicera xylosteum*.

В травяно-кустарничковом ярусе абсолютным доминантом является *Molinia caerulea*, с высоким постоянством встречаются *Maianthemum bifolium*, *Convallaria majalis*, *Calamagrostis canescens*, *Melampyrum pratense* и *nemorosum*, *Orthilia secunda*. В 60 % описаний отмечено участие мхов: *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum magellanicum*, образующих одиночные куртины небольшого размера.

Группу характеризуют следующие ассоциации: *осинники разнотравно-молиниевые* и *осинники молиниевые*.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые бореальные осинового леса предварительно отнесены авторами к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядку *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Ассоциация *Molinio caeruleae – Pinetum sylvestris* (Schmid. 1936) em Mat. 1973
Фация *Populeosum tremulae*

Леса с доминированием **березы** (*Betula pendula*, *B. pubescens*) преобладают в настоящее время в ландшафтах водно-ледниковых равнин модельной территории. Как и осинники, березняки – это производные насаждения, формирующиеся по вырубкам, заброшенным залежам, сенокосам, гарям.

Березняки бореальные, достаточно широко представленные в пределах первого типа местности, формируются по периферии заболоченных понижений,

травяных болот. В древесном ярусе, помимо *Betula pendula*, встречается *Pinus sylvestris*; в подлеске – *Salix myrsinifolia*, *Frangula alnus*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Molinia caerulea*, *Vaccinium myrtillus*. Отмечается участие значительного числа видов водно-болотной ЭЦГ с невысоким обилием: *Calamagrostis canescens*, *Juncus effusus*, *J. filiformis*, *Phragmites australis*.

Моховой покров разреженный, образован *Polytrichum commune* и *Sphagnum girgensohnii*, образующими куртины разных размеров.

Группу бореальных березняков образуют ассоциации: *березняки молиниевые* и *березняки ивово-молиниевые*.

Березняки с высоким участием неморальных и бореальных видов встречаются достаточно часто небольшими по площади участками на водораздельных поверхностях и приводораздельных склонах первого типа местности. Их образование связано с рубками бореальных сосняков. Отмеченные березняки представлены ассоциациями – *березняки черничниковые* и *березняки лециново-волосистоосоковые*. В древостое первой ассоциации, помимо *Betula pendula* с участием *Pinus sylvestris*, образующим I древесный ярус, характерен *Quercus robur* – во II. Подлесок выражен слабо и образован *Frangula alnus*. Характерен подрост *Pinus sylvestris* и неморальных видов деревьев: *Tilia cordata* и *Quercus robur*. В разреженном травяно-кустарничковом ярусе преобладают виды бореальной ЭЦГ: *Vaccinium myrtillus* (доминант), *Molinia caerulea*, *Melampyrum pratense*, *Vaccinium vitis-idaea*, при полном отсутствии травянистых видов других ЭЦГ. Однако участие в сложении яруса подроста неморальных видов деревьев с высоким постоянством и обилием – *Tilia cordata*, *Populus tremula* – не позволяет отнести эти леса к бореальным, а рассматривать их как переходные в составе неморально-бореальной группы. Моховой покров отсутствует.

Исходя из эколого-флористической классификации березняки бореальные и березняки с высоким участием неморальных и бореальных видов предвательно отнесены авторами к:

Классу *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939

Порядку *Pinetalia sylvestris* Oberdorfer 1957

Союзу *Dicrano-Pinion sylvestris* (Libbert 1933) Matuszkiewicz 1962

Ассоциация *Molinio caeruleae – Pinetum sylvestris* (Schmid. 1936) em Mat. 1973

Фация *Betuleosum pendulae*

Сообщества ассоциации *березняки лециново-волосистоосоковые* значительно реже в отличие от предыдущей ассоциации встречаются в ландшафтах водно-ледниковых равнин в пределах модельной территории и занимают небольшие территории на водораздельных поверхностях второго типа местности. Древостой сложного строения: I древесный ярус образован *Betula pendula* с единичным участием *Populus tremula*, во II – *Tilia cordata*. Подлесок хорошо выражен и образован *Corylus avellana* с участием *Euonymus verrucosa*. Характерен виргинильный подрост *Acer platanoides*. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют виды неморальной ЭЦГ: *Carex pilosa* (доминант), *Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Convallaria majalis*, *Pulmonaria obscura*, встречаются бореальные виды: *Solidago virgaurea*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*. Моховой покров отсутствует.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые бореально-неморальные предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок *Fagetalia sylvatica* Pawłowski et al. 1928

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

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

Фация *Betuleosum pendulae*

Березняки неморальные преобладают в ландшафтах водно-ледниковых равнин: на территории первого типа местности занимают значительные пространства особенно на водораздельных склонах, встречаются небольшими по площади участками на водораздельных поверхностях первого и второго типов местности. Несмотря на обширные территории, занимаемые сообществами этой группы, они отличаются сходством флористического состава и структуры. Для неморальных березняков свойственны признаки дубовых лесов, после рубок которых они и образовались. Для неморальных березняков характерно присутствие и даже высокое обилие *Tilia cordata*, которая входит в состав подлеска и часто его целиком образует. В травянистом ярусе преобладают неморальные виды, причем с доминированием *Carex pilosa* и содоминированием *Aegopodium podagraria*.

Березняки неморальные представлены ассоциацией *березняки снытево-волосистоосоковые*. В древесном ярусе *Betula pendula* с единичным участием *Populus tremula*. Подлесок образован виргинильными особями *Tilia cordata* разной степени сомкнутости (20–60 %). При невысоком проективном покрытии липы в сложении яруса принимают участие также *Corylus avellana*, *Quercus robur*, изредка *Pyrus communis* (на верхних элементах рельефа преимущественно южной экспозиции). В травяно-кустарничковом ярусе доминируют неморальные виды. С высоким постоянством отмечены: *Carex pilosa* (доминант), *Aegopodium podagraria*, *Lathyrus vernus*, *Convallaria majalis*, *Convallaria majalis*, *Melica nutans*, *Stellaria holostea*. Моховой покров отсутствует.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые бореально-неморальные предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок *Fagetalia sylvatica* Pawłowski et al. 1928

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

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

Фация *Betuleosum pendulae*

Березняки олиготрофные, приуроченные к суффозионным понижениям на водораздельных поверхностях первого типа местности, встречаются в древесном ярусе *Betula pubescens*, иногда с участием *Pinus sylvestris*. Древостой очень разреженный (сомкнутость 0,2–0,4). Подлесок выражен слабо (ОПП до 0,2), образован видами ив: *Salix aurita* и *Salix myrsinifolia* с участием *Pinus sylvestris*, иногда отсутствует. В травянистом ярусе доминируют виды олиготрофной ЭЦГ (*Eriophorum vaginatum* – доминант), высоко участие водноболотных видов (*Calamagrostis canescens* – доминант), присутствуют бореальные и нитрофильные. Хорошо развит моховой покров из *Sphagnum*

magellanicum с участием *Sphagnum fallax*, по приствольным повышением встречается *Polytrichum commune*. Отличительной особенностью этой группы ассоциаций является низкое видовое богатство – 4–11 видов на 100 м² и большое флористическое и структурное однообразие.

Группу олиготрафных березняков образуют следующие ассоциации: березняки осоково-пушицевые, березняки вейниковые, березняки разнотравно-вейниковые.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые олиготрофные березняки предварительно отнесены авторами к:

Класс *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et Tx. ex Westhof et al. 1946

Порядок *Sphgno-Betuletalia* Scamoni et Passarge 1959

Союз *Betulion pubescentis* Lohm. et Tx. ex Oberdorffr 1957

Ассоциация *Vaccinio uliginosi-Betuletum pubescentis* Libb. 1933

В лиственных лесах отмечено шесть редких видов беспозвоночных, относящихся к классу Насекомые: красотелы пахучий – *Calosoma sycophanta* и бронзовый – *C. inquisitor*, жук-олень – *Lucanus cervus*, неполнокрыл большой – *Necydalis major* (отряд *Coleoptera*), мнемозина – *Driopa mnemosyne* (отряд *Lepidoptera*), пчела-плотник – *Xylocopa valga* (Отряд *Hymenoptera*). Восемь редких видов позвоночных представлены двумя классами: Птицы и Млекопитающие. К первому относятся: осоед обыкновенный – *Pernis apivorus*, орёл-карлик – *Hieraaetus pennatus*, дятел седой – *Picus canus*, клинтух – *Columba oenas*, филин – *Bubo bubo*, сплюшка – *Otus scops*, неясыть серая – *Strix aluco*, ко второму – вечерница гигантская – *Nyctalus lasiopterus*.

В смешанных лесах (сосново-широколиственных) обитает еще один редкий вид насекомых – павлиноглазка малая – *Eudia pavonia* (отряд *Lepidoptera*).

Черноольшаники встречаются в поймах рек, ручьев во всех ландшафтах водно-ледниковых равнин модельной территории. Древесный ярус образован *Alnus glutinosa*, иногда имеется примесь *Populus tremula* или *Betula pendula*. На некоторых участках наблюдается II древесный ярус из неморальных видов деревьев: *Quercus robur* и *Tilia cordata*. В подлеске часто встречается *Padus avium*, *Frangula alnus*, *Ribes nigrum*.

Ольшаники нитрофитные – наиболее крупная группа по числу описаний среди ольховых лесов. Доминантами в травянистом покрове являются *Urtica dioica*, *Scirpus sylvaticus*, *Filipendula ulmaria*, *Deschampsia cespitosa*, *Matteuccia struthiopteris*, образующие соответствующие ассоциации.

Ольшаники неморально-нитрофитные занимают приподнятые участки пойм лесных рек по ложбинам приводораздельных склонов первого типа местности. Более 40 % флоры этих лесов составляют нитрофитные виды, в проективном покрытии травянистого яруса их доля составляет более 60 %. Отсутствие длительного затопления способствует развитию неморальной флоры (участие в проективном покрытии травянистого яруса более 30 %). Группу образуют следующие ассоциации: *черноольшаники разнотравно-крупные*, *черноольшаники снытево-крупные*.

Древостой сложного строения. I древесный ярус образован *Alnus glutinosa* с участием *Betula pendula*, *Populus tremula*, возможно единичное присутствие *Pinus sylvestris*. Во II – *Quercus robur* с примесью *Ulmus glabra*,

реже *Tilia cordata*. Подлесок хорошо сформирован, доминирует *Padus avium* с участием *Ribes nigrum*, *Salix caprea*, *Frangula alnus*, *Sorbus aucuparia*, значительно реже *Corylus avellana*. Характерен интенсивный подрост *Ulmus glabra*, на некоторых участках присутствует подрост *Tilia cordata*. Доминантами в травостое являются *Aegopodium podagraria*, *Urtica dioica*, образующие соответствующие ассоциации, встречаются также *Scirpus sylvaticus*, *Glechoma hederacea*, *Ranunculus repens*.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые нитрофитные и неморально-нитрофитные ольшаники предварительно отнесены авторами к:

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

Порядок **Fagetalia sylvatica** Pawłowski et al. 1928

Союз **Alnion incanae** Pawłowski, Sokołowski et Wallisch 1928

Ассоциация **Urtico dioicae-Alnetum glutinosae** Bulokhov et Solomeshch 2003

Ольшаники водно-болотные, приуроченные к поймам малых рек, второго типа местности, а также местности, непосредственно примыкающей к урезу воды. Группа представлена небольшим числом описаний и не часто встречается в ландшафтах водно-ледниковых равнин. Древесный ярус одно-видовой и образован *Alnus glutinosa*, редко единично присутствует *Betula pendula*. Подлесок отсутствует. Доминантами в травянистом покрове являются *Carex pseudocyperus*, *Phragmites australis*, *Carex acuta*, образующие соответствующие ассоциации, довольно обычны *Typha latifolia*, *Calla palustris*, *Scirpus sylvaticus*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*, *Iris pseudacorus*, *Persicaria hydropiper*.

Исходя из эколого-флористической классификации рассматриваемые неморально-нитрофитные ольшаники предварительно отнесены авторами к:

Класс **Alnetea glutinosae** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1943

Порядок **Alnetalia glutinosae** Tx. 1937

Союз **Alnion glutinosae** Malcuit 1929

Ассоциация **Carici elongatae-Alnetum glutinosae** Koch 1926 ex Tx. 1931

По заболоченным лесам, поймам малых рек и ручьев отмечены редкие виды насекомых: огневка трескучая – *Psophus stridulus*; плавунец широкий – *Dytiscus latissimus*; пиявки: пиявка медицинская – *Hirudo medicinalis*; земноводных: лягушки прудовая – *Pelophylax lessonae* и травяная – *Rana temporaria*; птиц: лунь полевой – *Circus cyaneus*, журавль серый – *Grus grus*, кроншнеп большой – *Numenius arquata*, дупель – *Gallinago media*, веретенник большой – *Limosa limosa*, крачка чёрная – *Chlidonias niger*; млекопитающих: выхухоль русская – *Desmana moschata*, выдра речная – *Lutra lutra*, норка европейская – *Mustela lutreola*.

Помимо отмеченных видов, в разные сезоны года на рассматриваемой территории не регулярно встречаются следующие редкие позвоночные: из птиц змеяя – *Circaetus gallicus*, подорлик большой – *Aquila clanga*, могильник – *Aquila heliaca*; из млекопитающих рысь – *Felis lynx*.

Выводы

Интенсивная хозяйственная деятельность на Окско-Донской низменности в пределах Пензенской области привела к существенной трансформации растительного покрова. Все сообщества в значительной степени изменены

хозяйственной деятельностью: многократными рубками, распашкой, выпасом, а также пожарами разной степени интенсивности. Значительная часть водораздельных территорий распашана и преобразована в сельхозугодья.

В современном растительном покрове преобладают производные (вторичные) леса – березняки (42,5 %) и осинники (18,9 %), сосняки занимают около 25,4 % территории, широколиственные леса с высоким участием дуба черешчатого – 10,2 %. Незначительными по площади участками встречаются липняки (0,45 %), кленовики (из клена остролистного 0,01 %). Вблизи родников, ручьев, по поймам малых рек формируются черноольшаники (1,7 %), вокруг болот (большей частью со следами антропогенной деятельности – осушением) – ивняки (0,03 %). Отмечаются культуры ели сибирской (0,06 %), лиственницы (0,16 %), ясеня обыкновенного (0,23 %), тополей (0,23 %), кедра (0,01 %).

Редкими для Пензенской области являются сосняки бореальные. В составе их сообществ отмечены очень редкие для области виды: *Rubus nessesis*, *Ledum palustre*, *Calluna vulgaris*. Популяции *Rubus nessesis* в этих условиях многочисленны полночленные, и вид играет существенную роль в подлеске. *Calluna vulgaris* на территории области больше нигде не отмечается.

На Окско-Донской равнине в пределах Пензенской области выявлено обитание 12 редких для области видов беспозвоночных (из них пять занесены в Красную книгу РФ [21]) и 25 видов редких позвоночных (из них восемь – в Красной книге РФ [21]).

Библиографический список

1. Определитель растений Тамбовской области / А. П. Сухоруков, С. А. Баландин, В. А. Агафонов, Ю. Е. Алексеев, И. О. Бузунова [и др.] ; под ред. А. П. Сухорукова. – Тула, 2010. – 350 с.
2. **Артемова, С. Н.** Морфологическая структура ландшафтов Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области / С. Н. Артемова, Н. А. Леонова // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. – 2011. – № 25. – С. 644–650.
3. **Леонова, Н. А.** Бореальные сосняки Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области / Н. А. Леонова // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2014. – № 2 (6). – С. 57–67.
4. **Алехин, В. В.** Введение во флору Тамбовской губернии (Ботанический очерк) / В. В. Алехин – М., 1915. – 97 с.
5. Географический атлас Пензенской области. – Пенза : Облиздат, 2005. – 60 с.
6. **Воронцова, Л. И.** Выделение трех уровней жизненного состояния в онтогенезе особей и применение этого метода для характеристики ценопопуляции / Л. И. Воронцова, Л. Е. Гатцук, А. А. Чистякова // Подходы к изучению ценопопуляций и консорциев. – М. : МГПИ, 1987. – С. 7–24.
7. **Черепанов, С. К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) / С. К. Черепанов. – СПб. : Мир и семья, 1995. – 992 с.
8. Красная книга Пензенской области. Т. 2. Животные / науч. ред. В. Ю. Ильин. – Пенза : Пензенская правда, 2005. – 300 с.
9. **Миркин, Б. М.** Растительность России в ареале синтаксономии Браун-Бланке: развитие подхода и результаты / Б. М. Миркин, А. И. Соломещ, С. Е. Журавлева // Журнал общей биологии. – 2000. – Т. 61, № 1. – С. 5–21.
10. **Миркин, Б. М.** Наука о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : Гилем, 1998. – 413 с.

11. **Ниценко, А. А.** Об изучении экологической структуры растительного покрова / А. А. Ниценко // Ботанический журнал. – 1969. – Т. 54. – 221 с.
12. **Зозулин, Г. М.** Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном государственном заповеднике / Г. М. Зозулин // Труды Центрально-Черноземного государственного заповедника. – 1955. – Вып. 3. – С. 102–234.
13. **Зозулин, Г. М.** Исторические свиты растительности европейской части СССР / Г. М. Зозулин // Ботанический журнал. – 1973. – Т. 58, № 8. – С. 1081–1092.
14. High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change / M. C. Hansen, P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, J. R. G. Townshend // Science. – 2013. – 15 November. – P. 850–853.
15. Красная книга Пензенской области. Ч. I. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения / под ред. А. И. Иванова. – Пенза : Пензенская правда, 2013. – 300 с.
16. **Морозова, О. В.** Леса заповедника «Брянский лес» и Неруссо-Десянского полевья (синтаксономическая характеристика) / О. В. Морозова. – Брянск, 1999. – 98 с.
17. **Булохов, А. Д.** Эколого-флористическая классификация лесов Южного Нечерноземья России / А. Д. Булохов, А. И. Соломещ. – Брянск : Изд-во БГУ, 2003. – 359 с.
18. **Семенищенков, Ю. А.** Фитоценотическое разнообразие Судость-Десянского междуречья / Ю. А. Семенищенков. – Брянск : РИО БГУ, 2009. – 400 с.
19. **Заугольнова, Л. Б.** Распространение и классификация неморально-бореальных лесов / Л. Б. Заугольнова, О. В. Морозова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. – М. : Наука, 2004. – Т. 2. – С. 13–61.
20. **Matuszkiewicz, W.** Die Karte der potentiellen natürlichen Vegetation von Polen / W. Matuszkiewicz // Braun-Blanquetia. – 1984. – Vol. 1. – 99 p.
21. Красная книга Российской Федерации (животные) / под ред. В. И. Данилова-Данильян. – М. : АСТ : Астрель, 2001. – 863 с.

References

1. Sukhorukov A. P., Balandin S. A., Agafonov V. A., Alekseev Yu. E., Buzunova I. O. *Opredelitel' rasteniy Tambovskoy oblasti* [Identification guide for plants in Tambov region]. Tula, 2010, 350 p.
2. Artemova S. N., Leonova N. A. *Izvestiya Penzenskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta im. V. G. Belinskogo* [Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V. G. Belinsky]. 2011, no. 25, pp. 644–650.
3. Leonova N. A. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* [University proceedings. Volga region. Natural sciences]. 2014, no. 2 (6), pp. 57–67.
4. Alekhin V. V. *Vvedenie vo floru Tambovskoy gubernii (Botanicheskiy ocherk)* [Introduction into the flora of Tambov province (A botanical essay)]. Moscow, 1915, 97 p.
5. *Geograficheskiy atlas Penzenskoy oblasti* [Geographical atlas of Penza region]. Penza: Oblizdat, 2005, 60 p.
6. Vorontsova L. I., Gattsuk L. E., Chistyakova A. A. *Podkhody k izucheniyu tsenopopulyatsiy i konsortsiy* [Approaches to studying coenopopulations and consortia]. Moscow: MGPI, 1987, pp. 7–24.
7. Cherepanov S. K. *Sosudistye rasteniya Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (v predelakh byvshego SSSR)* [Vascular plants of Russia and adjacent states (within former USSR)]. Saint-Petersburg: Mir i sem'ya, 1995, 992 p.
8. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. T. 2. Zhivotnye* [The Red Book of Penza region. Vol. 2. Animals]. Sci. ed. V. Yu. Il'in. Penza: Penzenskaya pravda, 2005, 300 p.

9. Mirkin B. M., Solomeshch A. I., Zhuravleva S. E. *Zhurnal obshchey biologii* [The journal of general biology]. 2000, vol. 61, no. 1, pp. 5–21.
10. Mirkin B. M., Naumova L. G. *Nauka o rastitel'nosti* [Vegetation science]. Ufa: Gilem, 1998, 413 p.
11. Nitsenko A. A. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1969, vol. 54, 221 p.
12. Zozulin G. M. *Trudy Tsentral'no-Chernozemnogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Central-Chernozem State Nature Reserve]. 1955, iss. 3, pp. 102–234.
13. Zozulin G. M. *Botanicheskiy zhurnal* [Botanical journal]. 1973, vol. 58, no. 8, pp. 1081–1092.
14. Hansen M. C., Potapov P. V., Moore R., Hancher M., Turubanova S. A., Tyukavina A., Thau D., Stehman S. V., Goetz S. J., Loveland T. R., Kommareddy A., Egorov A., Chini L., Justice C. O., Townshend J. R. G. *Science*. 2013, 15 November, pp. 850–853.
15. *Krasnaya kniga Penzenskoy oblasti. Ch. I. Griby, lishayniki, mkhi, sosudistye rasteniya* [The Red Book of Penza region. Part 1. Fungi, lichens, mosses, vascular plants]. Ed. by A. I. Ivanov. Penza: Penzenskaya pravda, 2013, 300 p.
16. Morozova O. V. *Lesa zapovednika «Bryanskiy les» i Nerusso-Desnyanskogo poles'ya (sintaksonomicheskaya kharakteristika)* [Forests of the nature reserve “Bryansky forest” and Nerusso-Desnyanskoe woodlands (syntaxonomic characteristic)]. Bryansk, 1999, 98 p.
17. Bulokhov A. D., Solomeshch A. I. *Ekologo-floristicheskaya klassifikatsiya lesov Yuzhnogo Nechernozem'ya Rossii* [Ecological and floristic classification of forests of the South Non-Chernozem Area of Russia]. Bryansk: Izd-vo BGU, 2003, 359 p.
18. Semenishchenkov Yu. A. *Fitotsenoticheskoe raznoobrazie Sudost'-Desnyanskogo mezhdurech'ya* [Phytocoenotic diversity of the Sudist-Desnyanskoe interfluve]. Bryansk: RIO BGU, 2009, 400 p.
19. Zaugol'nova L. B., Morozova O. V. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v golotsene i sovremennost'* [East-European forests: history in the Holocene and modern time]. Moscow: Nauka, 2004, vol. 2, pp. 13–61.
20. Matuszkiewicz W. *Braun-Blanquetia*. 1984, vol. 1, 99 p.
21. *Krasnaya kniga Rossiyskoy Federatsii (zhivotnye)* [The Red Book of the Russian Federation (animals)]. Ed. by V. I. Danilov-Danil'yan. Moscow: AST: Astrel', 2001, 863 p.

Леонова Наталья Алексеевна

кандидат биологических наук, доцент,
кафедра ботаники, физиологии
и биохимии растений, Пензенский
государственный университет (Россия,
г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: na_leonova@mail.ru

Leonova Natal'ya Alekseevna

Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of botany,
physiology and biochemistry of plants,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Ильин Владимир Юрьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: iljin_bat@mail.ru

Il'in Vladimir Yurievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 574.47, 591.9

Леонова, Н. А.

Растительный покров и редкие животные Окско-Донской равнины в пределах Пензенской области / Н. А. Леонова, В. Ю. Ильин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 71–87. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-8

**НАХОДКИ ВИДОВ ГРУППЫ «МЕЛКИХ НОЧНИЦ»
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE, MYOTIS)
В ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЮЖНОГО УРАЛА
И НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ**

Аннотация.

Актуальность и цели. Группа «мелких ночниц» всегда вызывала интерес у специалистов, как в вопросах таксономии, так и географического распространения. На территории европейской России и Урала обитают три морфологически сходных ее представителя: *Myotis mystacinus*, *M. davidii* и *M. brandtii*. Все три вида встречаются на территории Южного Урала, где за последние два десятилетия накопилось достаточно сведений о находках этих видов, которые требуют обобщения и систематизации. В связи с этим целью работы было описание всех известных к настоящему времени мест обнаружения в южной части Южного Урала и на сопредельных территориях видов группы «мелких ночниц» и выявление закономерностей их распространения.

Материалы и методы. Материалами для работы послужили сведения, полученные за период 1991–2003 гг. в ходе собственных многолетних полевых исследований, из литературных источников, а также данных из коллекционных фондов ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург). Район исследований охватывает территории Оренбургской области и южные районы Республики Башкортостан, а также восточные районы Западно-Казахстанской области, северо-восточные районы Атырауской области и северо-западные районы Актюбинской области Казахстана.

Результаты. В статье указаны все известные на сегодняшний день в исследуемом регионе места находок представителей группы «мелких ночниц». Обитание *M. mystacinus* и *M. brandtii* преимущественно охватывает горно-лесную часть Южного Урала с севера на юг вплоть до р. Сакмара. Здесь зарегистрировано наибольшее количество их встреч и учтено максимальное число особей. Везде оба вида встречаются практически в одних и тех же биотопах. Однако, несмотря на общий характер распространения, по показателю встречаемости *M. mystacinus* ($n = 27$) все же в два раза уступает *M. brandtii* ($n = 45$). Южнее Оренбургской области из-за достаточно сильной аридизации климата и отсутствия подходящих для обитания стадий эти виды не встречаются. Распространение *M. davidii* связано исключительно с аридными ландшафтами. Все известные находки ($n = 10$) сделаны в зонах оренбургских и казахских степей и казахских полупустынь. С древесной растительностью этот вид не связан, а вокруг мест его обнаружения преобладали открытые степные или пойменные стадии. Вместе с тем близость леса степную ночницу не пугает. Кроме того, все места обнаружения *M. davidii* расположены в районах обнажений коренных пород, где выражены многочисленные эрозионные и карстовые проявления. Предполагается, что среднее течение р. Сакмара может быть районом совместного обитания всех трех видов, однако для этого требуются дополнительные исследования.

Выводы. В пределах южной части Южного Урала и на сопредельных территориях установлено 82 места находок *M. mystacinus*, *M. davidii* и *M. brandtii*. Наибольшее количество встреч зарегистрировано у *M. mystacinus* и *M. brandtii*, которые преимущественно распространены в горно-лесной части. Южнее

Оренбургской области из-за аридизации климата эти виды не встречаются. Распространение *M. davidii* связано исключительно с аридными ландшафтами, а все его находки сделаны в зонах оренбургских и казахских степей и казахских полупустынь.

Ключевые слова: рукокрылые, Chiroptera, *Myotis mystacinus*, *Myotis davidii*, *Myotis brandtii*, распространение, Южный Урал, Мугоджары.

N. M. Kurmaeva, D. G. Smirnov, V. Yu. Il'in

FINDINGS OF SPECIES OF THE “SMALL BROWN BAT” GROUP (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE, *MYOTIS*) IN THE SOUTH OF THE SOUTHERN URALS AND ADJACENT AREAS

Abstract.

Background. The “small brown bat” group has always aroused an interest of professionals, both in matters of taxonomy and geographic distribution. The territory of European Russia and the Urals are inhabited by three morphologically similar representative of the said group: *Myotis mystacinus*, *M. davidii* and *M. brandtii*. All three species are found in the Southern Urals. Over the past two decades, there has accumulated enough information about these types of findings that require generalization and systematization. In this regard, the aim of the work is to describe all currently known discovery sites of small brown bat species in the southern areas of the Southern Urals and to reveal their distribution regularities.

Materials and methods. The research materials consisted of the information obtained over the period of 1991–2003 in the course of the authors' own long-term field studies, literature, as well as data from the funds of the Zoological Institute (St. Petersburg). The study area covered the territory of Orenburg region and southern regions of the republic of Bashkortostan, as well as the eastern regions of the West Kazakhstan region, north-eastern regions of Atyrau region and the north-west of Aktobe region of Kazakhstan.

Results. The article shows all known to date discoveries of representatives of the “small brown bat” group in the studied region. The habitat of *M. mystacinus* and *M. brandtii* covers mostly all mountain-forests of the Southern Urals, from the north to the south down to the river Sakmara. It was there that the researchers met them most often and recorded the maximum number of individuals. Everywhere, both species were found in almost the same habitats. However, despite the general nature of the spread, in terms of occurrence *M. mystacinus* ($n = 16$) was still twice inferior to *M. brandtii* ($n = 31$). To the south of the Orenburg region due to a rather strong arid climate and a lack of suitable habitat, these species do not occur. The distribution of *M. davidii* is linked to arid landscapes. All known findings ($n = 10$) were made in the areas of Orenburg and Kazakh steppes and semi-deserts. This species is not bound to woody vegetation, the places of its discovery were dominated by open steppes or floodplains. However, they are not afraid of forests. In addition, all *M. davidii* occurrence places were located in areas of bedrock outcrops with many expressed erosion and karst manifestations. It is assumed that the middle reaches of the Sakmara area can be a co-habitation of all three species, but this requires further investigation.

Conclusions. In the southern part of the Southern Urals and adjacent territories the authors have established 57 places of occurrence of *M. mystacinus*, *M. davidii* and *M. brandtii*. The greatest number of occurrences was reported by *M. mystacinus* and *M. brandtii*, which were mainly distributed in the mountain forest part. To the

south of Orenburg region due to the arid climate these species do not occur. The distribution of *M. davidii* is linked to the arid landscapes. All known findings were made in the areas of Orenburg and Kazakh steppes and semi-deserts.

Key words: bats, Chiroptera, *Myotis mystacinus*, *Myotis davidii*, *Myotis brandtii*, distribution, Southern Urals, Mugodzhary.

Введение

Группа «мелких ночниц» всегда вызывала интерес у специалистов, как в вопросах таксономии, так и географического распространения. На территории европейской России и Урала обитают три морфологически близких ее представителя. Первые два вида *Myotis mystacinus* (Kuhl, 1817) и *M. davidii* (Kuhl, 1817) в составе группы “*mystacinus*” входят в подрод африканских ночниц (*Chrysopteron*), тогда как третий – *M. brandtii* (Eversmann, 1845) не относится к этой группе и входит в подрод американо-азиатских ночниц (*Aeogestes*) [1–3]. *M. brandtii* и *M. mystacinus* являются типично лесными видами, встречающимися в северной и средней полосе [4, 5], где их обитание приурочено к возвышенностям и районам с выраженными карстовыми формами рельефа [6]. В то же время не исключены находки и на удалении от этих районов. Первый из них достаточно широко распространен, везде обычный, но не многочисленный вид. Второй – распространен спорадически, относительно редок, в заметном количестве нигде не встречается. *M. davidii* также имеет широкое распространение, однако в отличие от предыдущих видов населяет не лесные, а аридные ландшафты от зоны лесостепей до пустынь, где встречается по открытым местам с хорошо выраженными карстовыми формами рельефа.

Территория Южного Урала имеет оригинальное географическое положение, поскольку сочетает широкое разнообразие природных зон и ландшафтов, которое существенно отражается на видовом составе и характере распространения рукокрылых, в том числе и группы «мелких ночниц». За последние два десятилетия по южноуральскому региону накопилось достаточно сведений о находках этих представителей рода *Myotis*, что требует детального их обобщения и систематизации. В связи с этим целью работы было описание всех известных к настоящему времени мест обнаружения в южной части Южного Урала и на сопредельных территориях видов группы «мелких ночниц» и выявление особенностей их распространения.

Материал и методы

Материалами для данной работы послужили собственные полевые исследования, которые проводили в период с 1991 по 2003 г., а также сведения из литературных источников и материалы коллекционного фонда ЗИН РАН (г. Санкт-Петербург). Район исследований охватывает территории Оренбургской области и южные районы Республики Башкортостан, а также восточные районы Западно-Казахстанской области, северо-восточные районы Атырауской области и северо-западные районы Актыубинской области Казахстана.

Работы проводили в летнее время. Ночью рукокрылых добывали японскими паутинными сетями. Для их установки применяли общепринятые

методы их растягивания между стойками с оригинальными приемами (URL: <https://www.youtube.com/>). В качестве стоек использовали титановые стойки и телескопические удочки длиной 7–9 м, привязанные к вбитым в землю металлическим кольям. В дневное время проводили поиски рукокрылых в потенциальных для них убежищах (пещеры, постройки человека, дупла, трещины в обнажениях породы и т.п.). С целью определения видов рукокрылых в полете использовали ультразвуковые детекторы системы Skye Instruments *SBR-1210* (Великобритания) и Pettersson Elektronik *D 100* (Швеция) с последующей обработкой сигналов в программе Avisoft-SONAGRAPH. Часть отловленных особей взята для пополнения коллекции кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета.

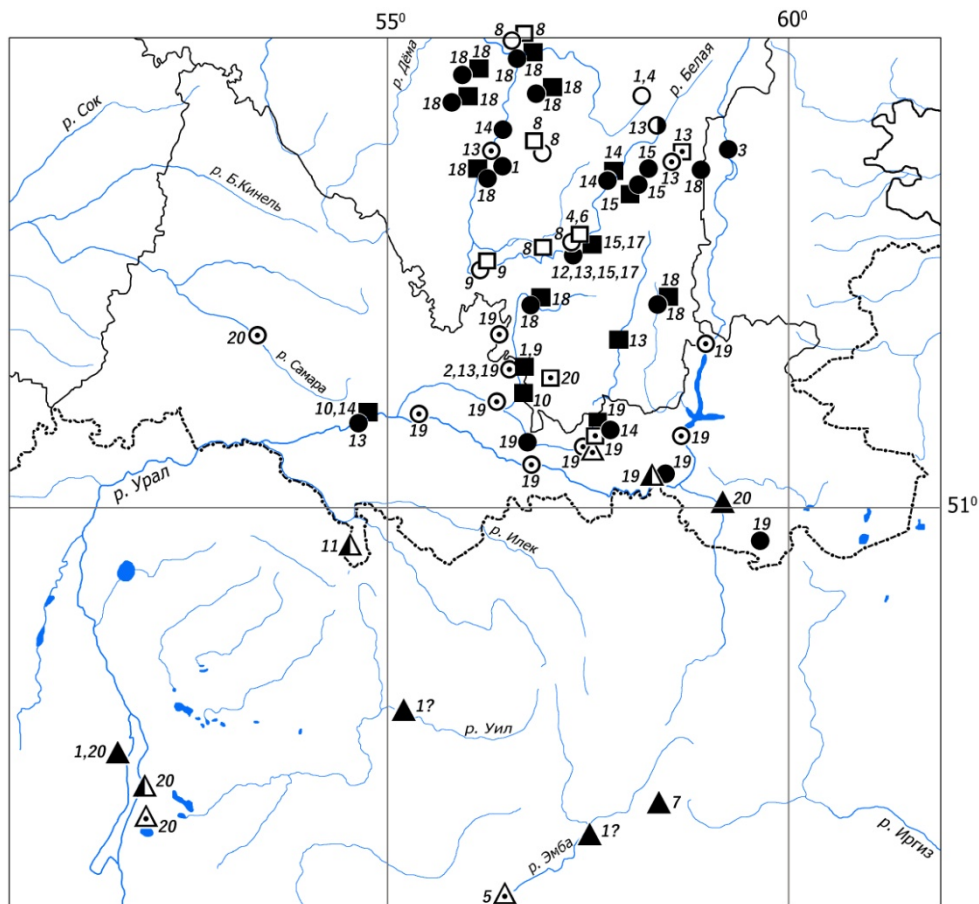
Результаты

Согласно оригинальным данным и анализу литературных источников в пределах южной части Южного Урала и на прилегающих территориях отмечено обитание 17 видов рукокрылых семейства гладконосых, или обыкновенных летучих мышей (*Vespertilionidae* Gray, 1824), три из которых относятся к группе «мелких ночниц»: *M. davidii*, *M. mystacinus* и *M. brandtii*.

***Myotis davidii* – степная ночница.** Широкий ареал этого вида охватывает юг и юго-восток Европы, Нижнее Поволжье, Оренбургскую область, Кавказ, Малую, Западную, Среднюю и Центральную Азию, Гималаи, Забайкалье, Западный и Северный Китай и Корею. Через территорию Оренбургской области проходит северная граница распространения *M. davidii*.

Места находок. Первая поимка степной ночницы на юге Оренбургской области сделана в мае 1996 г. – один взрослый самец был отловлен паутиной сетью у меловых останцов в 10–12 км к юго-западу от пос. Троицк Соль-Илецкого района [7], а 14 июня 2002 г. в горизонтальных щелях скальных обнажений на правом берегу р. Камсак в окрестностях пос. Ащебутак Домбаровского района был обнаружен очень мелкий помет, по мнению авторов, принадлежащий животным этого вида (рис. 1). В 2015 г. одна взрослая самка отловлена в пойме р. Сакмара в г. Кувандык и один взрослый самец в пойме р. Урал в окрестностях с. Хабарное [8]. Косвенным подтверждением обитания *M. davidii* в северных предгорьях Мугоджар служит находка на станции Тас Западно-Казахской железной дороги очень мелкого помета, который вероятно относится к особям этого вида [9]. На смежных территориях *M. davidii* отлавливали и регистрировали в нескольких точках Северо-Западного Казахстана. Так, 4 августа 1991 г. кормящихся зверьков этого вида авторы наблюдали на правом берегу р. Урал в окрестностях с. Калмыково (в настоящее время с. Тайпак Акжайкского района Западно-Казахстанской области). На следующий день, 5 августа 1991 г., два взрослых самца обнаружены за вывеской школы-интерната в пос. Харькино (ныне с. Шабдаржап Акжайкского района Западно-Казахстанской области). В этот же день девять взрослых самцов и четыре взрослые самки были пойманы паутиными сетями на северном берегу у оз. Индер (Атырауская область). Кроме того, находки этого вида известны из среднего течения р. Эмба, где 11 мая 1977 г. в 70 км ниже от пос. Жаркамыс (ныне Самырский район Западно-Казахстанской области) была обнаружена колония из 13 особей, в том числе четыре самца и шесть беременных самок [10]. В коллекциях ЗИН РАН также хранятся экземпляры,

добытые в пос. Калмыково (ныне с. Тайпак) на р. Урал и в пос. Сага на р. Уил. В последнем случае у коллекторов, вероятно, в написании локалитета была допущена ошибка, так как поселка с названием «Сага» на р. Уил никогда не было, однако поселок с таким названием существует в 200 км юго-восточнее в пойме р. Эмба.



--- - граница между Российской Федерацией и Казахстаном

⊙ - 1а, ● - 1б, ○ - 1в, ● - 1г, △ - 2а, ▲ - 2б, ▲ - 2г, □ - 3а, □ - 3в, ■ - 3г

Рис. 1. Места находок *M. brandtii* (1), *M. davidii* (2) и *M. mystacinus* (3):
 а – выводковые колонии; б – находки самцов; в – зимние находки;
 г – прочие находки. Источники информации о находках, указанных на карте:
 1 – коллекции ЗИН РАН; 2 – Эверсман, 1850; 3 – Зарудный, 1898; 4 – Стрелков, 1970;
 5 – Стрелков, 1980; 6 – Стрелков, 1983; 7 – Стрелков, 1988; 8 – Байтерьяков, 1990;
 9 – Стрелков, Ильин, 1990; 10 – Ильин и др., 1995; 11 – Давыгора и др., 1998;
 12 – Лоскутова, Лоскутов, 1998; 13 – Ильин и др., 2002; 14 – Ильин и др., 2002а;
 15 – Снитько, 2003; 16 – Снитько, 2004; 17 – Снитько, 2008; 18 – Снитько, Снитько,
 2015; 19 – Снитько, Снитько, 2017; 20 – находки авторов

Myotis mystacinus – **ночница усатая**. Южная граница ареала вида в исследованном регионе проходит по среднему течению р. Урал. Исследованные экземпляры из рассматриваемого региона не отличаются от животных,

обитающих в других частях лесной зоны Европейской России, и относятся к подвиду *M. t. mystacinus* (Kuhl, 1817).

Места находок. На Южном Урале *M. mystacinus* встречается в его горно-лесной части и прилегающих районах (см. рис. 1). В летнее время усатая ночница добыта у входов и непосредственно в пещерах: Эйташ, Сказка [11], Каповая [12], Куэшта, Охлебинская, Карламанская, Вертолетная, Киндерлинская, Ишеевская и Новомурадымовская [13]. Зимние находки *M. mystacinus* известны в пещерах Капова [14], Кутук-4, Куэшта, Октябрьская и Полевая [15], Нукатовская [13]. Также в Башкирии одна беременная самка *M. Mystacinus* была поймана сетью на берегу р. Б. Сурень в окрестностях пос. Байдавлетово и одна яловая самка добыта на берегу р. Белая в 7–8 км к северо-востоку от пос. Кага. Выводковая колония из одной яловой и восьми беременных самок обнаружена в морозобойной трещине старой березы в пойме р. М. Кизил в окрестностях пос. Мухаметово. В этом же убежище располагались самцы и самки *M. brandtii* [4, 16]. В августе 2014 г. молодую самку отлавливали в окрестностях с. Мерясово Баймакского района, а акустические сигналы регистрировали в окрестностях оз. Банное Абзелиловского района [13].

В Оренбургской области с помощью ультразвукового детектора обитание *M. mystacinus* установлено в пойме р. Урал у пос. Татищево, в окрестностях пос. Андреевка [17] и на р. Сакмара в 3–4 км южнее пос. Староякупово [4, 16]. В 2015 г. взрослые и молодые самки были пойманы в г. Кувандык, а акустические сигналы этого вида отмечены в окрестностях д. Рамазаново в пойме р. Сакмары [8].

***Myotis brandtii* – ночница Брандта.** *M. brandtii* как вид впервые был описан из Оренбургской области, с. Спасское на р. Большой Ик, правый приток р. Сакмара (лекотип № 41678 колл. ЗИН РАН). В систематическом отношении зверьки исследуемого района соответствуют номинальному подвиду *M. b. brandtii* (Eversmann, 1845).

Места находок. Впервые на Урале ночница Брандта отмечена Э. А. Эверсманом [18, 19], который к тому же указывал, что эта летучая мышь обитает в Казанской и Оренбургской губерниях, а также встречается в южных предгорьях Урала (см. рис. 1). Позднее добывалась Н. А. Зарудным [20] близ Верхнеуральска. В коллекции ЗИН РАН имеются экземпляры с Южного Урала с локалитетами: «Высокий городок близ Благовещенского завода», «с. Кулгино Тамьян-Катайского кантона» (70 км к востоку от г. Стерлитамак), а также «Вознесенский бор» и «устье р. Накада» в Оренбургской губернии.

В летний период ночницу Брандта отлавливали перед входами и непосредственно в пещерах: Провальная, Таш-Келят (Молодая), грот в каньоне, Двойная [21], Эйташ, Штольни, Капова [11], Сказка [11, 21], Куэшта, Охлебининская, Карламанская, Вертолетная, Киндерлинская, Ишеевская, Новомурадымовская [13]. По-видимому, эти же пещеры *M. brandtii* использует и в зимний период. Зимовки *M. brandtii* известны в пещере Капова в заповеднике Шульган-Таш в окрестностях пос. Иргизлы на р. Белой [22] и пещерах Атыш, Куэшта и Октябрьская в Башкирии [15].

Единичные экземпляры *M. brandtii* добывали в д. Иргизлы [21], вблизи штолен (кв. 104) в Башкирском заповеднике [23] и в окрестностях с. Мирясово [13]. Нами яловая самка *M. brandtii* добыта в привходовой части Каповой

пещеры в заповеднике Шульган-Таш. Здесь же летом добывали зверьков этого вида и другие исследователи [12]. Самец и лактирующая самка пойманы авторами над р. Сикося в окрестностях пос. Макарово (Башкирия). Одиночные взрослые самцы отловлены на р. Белая в окрестностях пос. Тирлянский (Башкирия) и р. Б. Кинель в окрестностях пос. Кинельский (Самарская область). Колония из двух взрослых самцов и 18 самок была найдена в расщелине старой березы в пойме р. М. Кизил в окрестностях пос. Мухаметово (Башкирия). В этом же убежище располагалась выводковая колония *M. mystacinus* [4, 16]. Ультразвуковые сигналы вида также нами зарегистрированы в пойме р. Белая в окрестностях пос. Мебельный и пос. Кага (Башкирия).

В Оренбургской области взрослая самка *M. brandtii* была поймана авторами сетью на р. Самара в окрестностях д. Медведка Оренбургской области. Ультразвуковые сигналы зарегистрированы на р. Урал в окрестностях пос. Татищево, в долине р. Б. Ик у с. Спасское, на р. Сакмара в окрестностях пос. Ибрагимово. В 2015 г. зверьков этого вида отлавливали в окрестностях пос. Нежинка и Донское на берегу р. Урал, в окрестностях с. Троицкое в пойме р. Ташла, в окрестностях с. Татарский Саракташ и д. Рамазаново в пойме р. Сакмара, в окрестностях с. Спасское на берегу р. Б. Ик, в г. Кувандык, в окрестностях пос. Ириклинский и в с. Уртазым на берегу Ириклинского водохранилища, а также фиксировали ультразвуковые сигналы в окрестностях с. Кандуровка на р. Сакмара, в окрестностях с. Хабарное в пойме р. Урал и в пос. Домбаровский на р. Ушкота [8].

Обсуждение

Обобщение всех известных мест находок у трех видов «мелких ночниц» в южной части Южного Урала и на сопредельных территориях подтверждает общий характер их распространения в пределах своих ареалов и привязанность к определенным типам ландшафтов. Обитание *M. mystacinus* и *M. brandtii* охватывает преимущественно горно-лесную часть Южного Урала с севера на юг вплоть до р. Сакмара. Здесь зарегистрировано их наибольшее количество встреч и учтено максимальное количество особей. В пределах этих же широт в Предуралье и Зауралье находок видов заметно меньше. Везде оба вида встречаются практически в одних и тех же биотопах. Местами их обитания служат как глубокие лесные массивы, так и участки по опушкам леса, берегам водоемов и даже населенные пункты. Много находок сделано около штолен и естественных пещер, которые они используют не только как места зимовок, но и летнего обитания. Однако, несмотря на общий характер распространения, по показателю встречаемости *M. mystacinus* ($n = 27$) все же почти в два раза уступает *M. brandtii* ($n = 45$). Южнее Оренбургской области из-за достаточно сильной аридизации климата и отсутствия подходящих для обитания стаций эти виды не встречаются. В связи с этим весьма сомнительной, на наш взгляд, является идентификация по ультразвуковым сигналам *M. brandtii* на р. Ушкота в окрестностях пос. Домбаровский [8]. Территория этого района представлена исключительно степными ландшафтами и полным отсутствием как таковых лесных участков. Древесная растительность, если встречается, то крайне скудная и небольшими колками полезащитных насаждений. Поэтому находки этого вида здесь маловероятны. Очевидно, ультразвуковые сигналы, которые были здесь зарегистрированы, принадлежат

другому виду – *M. davidii*, а наличие большого количества скальных пород, вскрывающихся по долинам рек и балкам, лишь подтверждает такую точку зрения.

Распространение *M. davidii* на рассматриваемой территории связано исключительно с аридными ландшафтами. Все известные на сегодняшний день находки ($n = 10$) сделаны в зонах оренбургских и казахских степей и казахских полупустынь. С древесной растительностью этот вид не связан, а вокруг мест его обнаружения преобладали открытые степные или пойменные станции. Вместе с тем близости леса степная ночница не избегает, о чем, вероятно, свидетельствует поимка одного зверька в г. Кувандык Оренбургской области, где в окрестностях хорошо выражен горный увалисто-холмистый рельеф и имеются обширные пойменные лесные массивы. Однако эта находка требует проверки и тщательного подтверждения. Обусловлено это тем, что между *M. davidii* и *M. mystacinus* существуют некоторые морфологические перекрытия в окраске шерстного покрова, строения зубной системы и размеров черепа [24, 25], поэтому отловленный зверек вполне может относиться и к *M. mystacinus*. Надежным подтверждением обитания здесь *M. davidii* могли бы быть не только подробные морфологические исследования серийного материала, но и в случае наличия лишь отдельных экземпляров – молекулярно-генетический их анализ. Достоверные находки в этой части региона одновременно двух видов ночниц могли быть интересным фактом, поскольку указывали бы на возможность существования здесь у систематически близких, но в то же время экологически и географически разобщенных видов зоны контакта (симпатрия или парапатрия).

Очень характерно, что все места обнаружения *M. davidii* расположены в районах обнажений коренных пород, где выражены многочисленные эрозионные и карстовые проявления. Например, окрестности оз. Индер, где было отловлено несколько зверьков этого вида, представляют собой одно из крупнейших в Прикаспийской низменности карстовых полей, имеющих огромное число карстовых воронок и колодцев [26]. Сильной эрозией подвержены и берега самого озера. Другой не менее развитый карстовый район, где отмечен *M. davidii*, – верховья ручьев Акбулак и Шибынды в 10–12 км юго-западнее пос. Троицк Соль-Илецкого района Оренбургской области. Рельеф здесь представлен цепочкой прибалочных меловых обрывов, имеющих вид односторонних крутых холмов и гор. Убежищами животным в таких местах служат трещины и полости в карстовых провалах, в меловых останцах и в береговых обрывах. Обитание вида также тесно связано и с антропогенными ландшафтами, где животных находили в постройках человека: в трещинах между кирпичами, под вывесками зданий и в узких полостях под карнизами. Таким образом, представленные данные указывают, что *M. davidii* распространен значительно дальше на север, чем это было известно раньше [9, 10]. Современными северными границами распространения вида на юге Южного Урала, при подтверждении находок в Кувандыкском городском округе Оренбургской области, следует считать среднее течение р. Сакмара на границе зон степей и лесостепей. В будущем мы не исключаем находки этого вида и на крайнем востоке Оренбургской области, где также известны типичные степные ландшафты с характерным эрозионным рельефом.

Библиографический список

1. **Ruedi, M.** Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences / M. Ruedi, F. Mayer // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2001. – Vol. 21 (3). – P. 436–448.
2. **Stadelmann, B.** Phylogeny of African *Myotis* bats (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from cytochrome *b* sequences / B. Stadelmann, D. S. Jacobs, C. Schoeman, M. Ruedi // *Acta Chiropterologica*. – 2004. – Vol. 6 (2). – P. 177–192.
3. **Stadelmann, B.** Molecular phylogeny of New World *Myotis* (Chiroptera, Vespertilionidae) inferred from mitochondrial and nuclear DNA genes / B. Stadelmann, L.-K. Lin, T. H. Kunz, M. Ruedi // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2007. – Vol. 43 (1). – P. 32–48.
4. **Ильин, В. Ю.** К фауне, распространению и ландшафтной приуроченности рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) Южного Урала и прилегающих территорий / В. Ю. Ильин, Д. Г. Смирнов, Н. М. Яняева // *Plecotus et al.* – 2002. – № 6. – С. 63–80.
5. **Богдарина, С. В.** Распространение рукокрылых (Chiroptera) на севере европейской России / С. В. Богдарина, П. П. Стрелков // *Plecotus et al.* – 2003. – № 6. – С. 7–28.
6. **Ильин, В. Ю.** Особенности распространения оседлых видов рукокрылых (Chiroptera: Vespertilionidae) на востоке Русской равнины и в смежных регионах / В. Ю. Ильин, Д. Г. Смирнов // *Экология*. – 2000. – № 2. – С. 118–124.
7. **Давыгора, А. Ф.** Новые находки рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) на юге Оренбургской области и северо-западе Казахстана / А. Ф. Давыгора, В. Ю. Ильин, Д. Г. Смирнов // *Зоологический журнал*. – 1998. – Т. 77, № 8. – С. 984, 985.
8. **Снитько, В. П.** Новые данные о распространении рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae) в Оренбургской области / В. П. Снитько, Л. В. Снитько // *Зоологический журнал*. – 2017. – Т. 96, № 1. – С. 83–89.
9. **Стрелков, П. П.** Опыт использования железных дорог для изучения распространения синантропных видов рукокрылых / П. П. Стрелков // *Общая и региональная териогеография*. – М. : Наука, 1988. – С. 290–309.
10. **Стрелков, П. П.** Летучие мыши (Chiroptera, Vespertilionidae) Центрального и Западного Казахстана / П. П. Стрелков // *Труды Зоологического института АН СССР*. – 1980. – Т. 119. – С. 99–123.
11. **Снитько, В. П.** Пещеры Южного Урала как убежища рукокрылых в период летней активности / В. П. Снитько // *Plecotus et al.* – 2003. – № 6. – С. 49–58.
12. **Снитько, В. П.** Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) заповедника «Шульган-Таш» / В. П. Снитько // *Вестник Оренбургского государственного университета*. – 2008. – № 12. – С. 76–80.
13. **Снитько, В. П.** Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) Предуралья и Южного Урала (Республика Башкортостан) / В. П. Снитько, Л. В. Снитько // *Зоологический журнал*. – 2015. – Т. 94, № 12. – С. 1436–1456.
14. **Стрелков, П. П.** Анализ распространения рукокрылых (Chiroptera) фауны Казахстана / П. П. Стрелков // *Труды Зоологического института АН СССР*. – 1983. – Т. 119. – С. 139–150.
15. **Байтеряков, Р. Т.** Зимовки рукокрылых в пещерах Башкирии / Р. Т. Байтеряков // *Рукокрылые (Chiroptera) : материалы V Всесоюзного совещания по рукокрылым*. – Пенза, 1990. – С. 78–80.
16. **Ильин, В. Ю.** Материалы к кадастру рукокрылых (Chiroptera) Европейской России и смежных регионов / В. Ю. Ильин, Д. Г. Смирнов, Д. Б. Красильников, Н. М. Яняева. – Пенза : ПГПУ, 2002. – 64 с.

17. Ильин, В. Ю. К фауне рукокрылых (Chiroptera, Vesperilionidae) Оренбургской области / В. Ю. Ильин, Н. М. Курмаева, С. В. Титов, Д. Г. Смирнов // Тезисы докладов и материалы III региональной конференции. – Оренбург, 1995. – С. 16–19.
18. Eversmann, E. A. Vespertiliones, in promontoriis Uralensibus tractibusque confinibus observati / E. A. Eversmann // Bull. Soc. Imp. Natur. – Moskou, 1845. – Т. 18. – Р. 489–516.
19. Эверсман, Э. А. Естественная история Оренбургского края. Часть вторая. Естественная история млекопитающих животных Оренбургского края, их образ жизни, способы ловли и отношение к промышленности / Э. А. Эверсман. – Казань, 1850. – С. 1–296.
20. Зарудный, Н. А. Заметки по фауне млекопитающих Оренбургского края / Н. А. Зарудный // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. – 1898. – С. 59–61.
21. Лоскутова, И. А. Позвоночные животные заповедника «Шульган-Таш» / И. А. Лоскутова, А. В. Лоскутов // Флора и фауна заповедников. – 1998. – Вып. 67. – С. 31–33.
22. Стрелков, П. П. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья / П. П. Стрелков, В. Ю. Ильин // Труды Зоологического института АН СССР. – 1990. – Т. 225. – С. 42–167.
23. Снитко, В. П. Фауна рукокрылых (Mammalia, Chiroptera) Южного Урала : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Снитко В. П. – Екатеринбург, 2004. – 25 с.
24. Смирнов, Д. Г. Об изменчивости и таксономическом статусе усатых ночниц *Myotis mystacinus* s.l. на юге Среднего Поволжья / Д. Г. Смирнов, Н. М. Курмаева, В. Ю. Ильин // *Plecotus et al.* – 2004. – № 7. – С. 31–40.
25. Смирнов, Д. Г. Попытка идентификации мелкой ночницы (*Selysius*, Vespertilionidae) из Киргизии по черепным признакам / Д. Г. Смирнов, Н. М. Курмаева // *Plecotus et al.* – 2015. – № 18. – С. 38–44.
26. Ахмеденов, К. М. Карстовые ландшафты окрестностей озера Индер / К. М. Ахмеденов, А. Т. Сейткиреева // Молодой ученый. – 2015. – № 3. – С. 308–313.

References

1. Ruedi M., Mayer F. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2001, vol. 21 (3), pp. 436–448.
2. Stadelmann B., Jacobs D. S., Schoeman C., Ruedi M. *Acta Chiropterologica*. 2004, vol. 6 (2), pp. 177–192.
3. Stadelmann B., Lin L.-K., Kunz T. H., Ruedi M. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2007, vol. 43 (1), pp. 32–48.
4. Il'in V. Yu., Smirnov D. G., Yanyaeva N. M. *Plecotus et al.* 2002, no. 6, pp. 63–80.
5. Bogdarina S. V., Strelkov P. P. *Plecotus et al.* 2003, no. 6, pp. 7–28.
6. Il'in V. Yu., Smirnov D. G. *Ekologiya* [Ecology]. 2000, no. 2, pp. 118–124.
7. Davygora A. F., Il'in V. Yu., Smirnov D. G. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 1998, vol. 77, no. 8, pp. 984, 985.
8. Snit'ko V. P., Snit'ko L. V. *Zoologicheskij zhurnal* [Zoological journal]. 2017, vol. 96, no. 1, pp. 83–89.
9. Strelkov P. P. *Obshchaya i regional'naya teriogeografiya* [General and regional theriogeography]. Moscow: Nauka, 1988, pp. 290–309.
10. Strelkov P. P. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute of AS USSR]. 1980, vol. 119, pp. 99–123.
11. Snit'ko V. P. *Plecotus et al.* 2003, no. 6, pp. 49–58.
12. Snit'ko V. P. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of Orenburg State University]. 2008, no. 12, pp. 76–80.

13. Snit'ko V. P., Snit'ko L. V. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 2015, vol. 94, no. 12, pp. 1436–1456.
14. Strelkov P. P. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute of AS USSR]. 1983, vol. 119, pp. 139–150.
15. Bayteryakov R. T. *Rukokrylye (Chiroptera): materialy V Vsesoyuznogo soveshchaniya po rukokrylym* [Chiroptera: proceedings of V All-USSR conference on chiroptera]. Penza, 1990, pp. 78–80.
16. Il'in V. Yu., Smirnov D. G., Krasil'nikov D. B., Yanyaeva N. M. *Materialy k kadastru rukokrylykh (Chiroptera) Evropeyskoy Rossii i smeznykh regionov* [Materials on chiroptera cadaster in European Russia and adjacent territories]. Penza: PGPU, 2002, 64 p.
17. Il'in V. Yu., Kurmaeva N. M., Titov S. V., Smirnov D. G. *Tezisy докладов i materialy III regional'noy konferentsii* [Report theses and proceedings of III Regional conference]. Orenburg, 1995, pp. 16–19.
18. Eversmann E. A. *Bull. Soc. Imp. Natur.* Moscow, 1845, vol. 18, pp. 489–516.
19. Eversman E. A. *Estestvennaya istoriya Orenburgskogo kraya. Chast' vtoraya. Estestvennaya istoriya mlekopitayushchikh zhivotnykh Orenburgskogo kraya, ikh obraz zhizni, sposoby lovli i otnoshenie k promyshlennosti* [Natural history of Orenburg region. Part two. Natural history of mammals of Orenburg region, their life style, hunting approaches and attitude to industry]. Kazan, 1850, pp. 1–296.
20. Zarudnyy N. A. *Materialy k poznaniyu fauny i flory Rossiyskoy imperii* [Materials on the flora and fauna of the Russian Empire]. 1898, pp. 59–61.
21. Loskutova I. A., Loskutov A. V. *Flora i fauna zapovednikov* [Flora and fauna of nature reserves]. 1998, iss. 67, pp. 31–33.
22. Strelkov P. P., Il'in V. Yu. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR* [Proceedings of the Zoological Institute of AS USSR]. 1990, vol. 225, pp. 42–167.
23. Snit'ko V. P. *Fauna rukokrylykh (Mammalia, Chiroptera) Yuzhnogo Urala: avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Chiroptera fauna (Mammalia, Chiroptera) of the Southern Urals: author's abstract of dissertation to apply for the degree of the candidate of biological sciences]. Ekaterinburg, 2004, 25 p.
24. Smirnov D. G., Kurmaeva N. M., Il'in V. Yu. *Plecotus et al.* 2004, no. 7, pp. 31–40.
25. Smirnov D. G., Kurmaeva N. M. *Plecotus et al.* 2015, no. 18, pp. 38–44.
26. Akhmedenov K. M., Seytkireeva A. T. *Molodoy uchenyy* [The young scientist]. 2015, no. 3, pp. 308–313.

Курмаева Наиля Мухамметшановна
кандидат биологических наук, доцент,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: nmk74d@yandex.ru

Смирнов Дмитрий Григорьевич
доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: eptesicus@mail.ru

Kurmaeva Nailya Mukhammetshanovna
Candidate of biological sciences, associate
professor, sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Smirnov Dmitriy Grigorievich
Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

Ильин Владимир Юрьевич

доктор биологических наук, профессор,
кафедра зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: iljin_bat@mail.ru

I'in Vladimir Yurievich

Doctor of biological sciences, professor,
sub-department of zoology and ecology,
Penza State University (40 Krasnaya street,
Penza, Russia)

УДК 599.426:591.9(234.853-234.853)

Курмаева, Н. М.

Находки видов группы «мелких ночниц» (Chiroptera, Vespertilionidae, *Myotis*) в южной части Южного Урала и на сопредельных территориях / Н. М. Курмаева, Д. Г. Смирнов, В. Ю. Ильин // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2017. – № 1 (17). – С. 88–99. DOI: 10.21685/2307-9150-2017-1-9

Внимание авторов!

Редакция журнала «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» приглашает специалистов опубликовать на его страницах оригинальные статьи, содержащие новые научные результаты в области биологии, химии, географии, экологии, а также обзорные статьи по тематике журнала.

Статьи, ранее опубликованные, а также принятые к опубликованию в других журналах, редколлегией не рассматриваются.

Редакция принимает к рассмотрению статьи, подготовленные с использованием текстового редактора Microsoft Word for Windows (тип файла – RTF, DOC).

Необходимо представить статью в электронном виде (VolgaVuz@mail.ru) и дополнить на бумажном носителе в двух экземплярах. Оптимальный объем рукописи 10–14 страниц формата А4. Основной шрифт статьи – Times New Roman, 14 pt через полуторный интервал. Статья **обязательно** должна содержать индекс УДК, ключевые слова и развернутую аннотацию объемом от 100 до 250 слов, имеющую четкую структуру **на русском** (Актуальность и цели. Материалы и методы. Результаты. Выводы) **и английском** (Background. Materials and methods. Results. Conclusions) **языках**.

Рисунки и таблицы должны быть размещены в тексте статьи и представлены в виде отдельных файлов (растровые рисунки в формате TIFF, BMP с разрешением 300 dpi, векторные рисунки в формате Corel Draw с минимальной толщиной линии 0,75 pt). Рисунки должны сопровождаться подрисовочными подписями.

Формулы в тексте статьи **обязательно** должны быть набраны в редакторе формул Microsoft Word Equation (версия 3.0) или MathType. Символы греческого и русского алфавитов должны быть набраны прямо, нежирно; латинского – курсивом, нежирно; обозначения векторов и матриц – прямо, жирно; цифры – прямо, нежирно. Наименования химических элементов набираются прямо, нежирно. Эти же требования **необходимо** соблюдать и в рисунках. Допускается вставка в текст специальных символов (с использованием шрифтов Symbol).

В списке литературы **нумерация источников** должна соответствовать **очередности ссылок** на них в тексте ([1], [2], ...). Номер источника указывается в квадратных скобках. **Требования к оформлению списка литературы** на русские и иностранные источники: **для книг** – фамилия и инициалы автора, название, город, издательство, год издания, том, количество страниц; **для журнальных статей, сборников трудов** – фамилия и инициалы автора, название статьи, полное название журнала или сборника, серия, год, том, номер, страницы; **для материалов конференций** – фамилия и инициалы автора, название статьи, название конференции, город, издательство, год, страницы.

К материалам статьи **должна** прилагаться следующая информация: фамилия, имя, отчество, ученая степень, звание и должность, место и юридический адрес работы (на русском и английском языках), e-mail, контактные телефоны (желательно сотовые).

Обращаем внимание авторов на то, что перевод имен собственных на английский язык в списке литературы осуществляется автоматически с использованием программы транслитерации в кодировке BGN (сайт translit.ru). Для обеспечения единообразия указания данных об авторах статей во всех реферируемых базах при формировании авторской справки при подаче статьи необходимо представить перевод фамилии, имени, отчества каждого автора на английский язык, или он будет осуществлен автоматически в программе транслитерации в кодировке BGN.

Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается. Рукопись, полученная редакцией, не возвращается. Редакция оставляет за собой право проводить редакционную и допечатную правку текстов статей, не изменяющую их основного смысла, без согласования с автором.

Статьи, оформленные без соблюдения приведенных выше требований, к рассмотрению не принимаются.