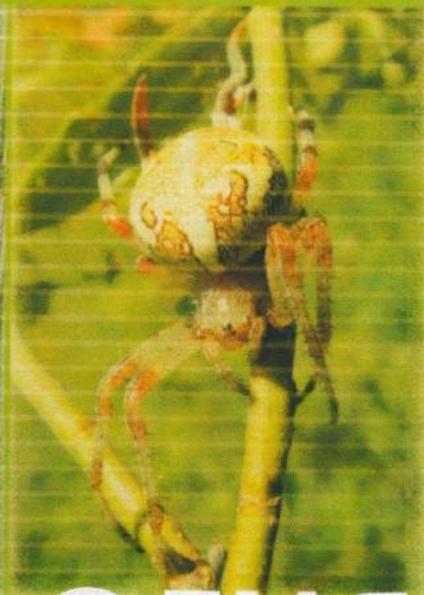
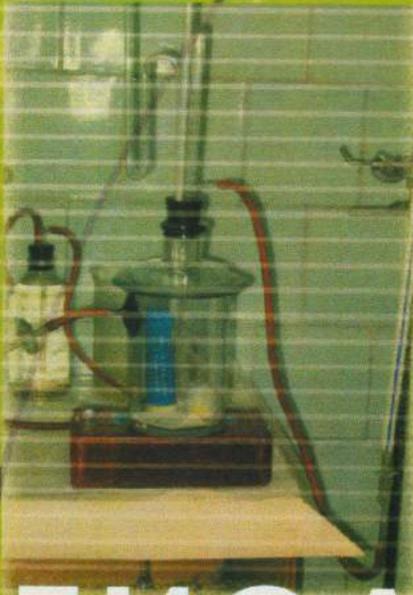


ВЕСТНИК

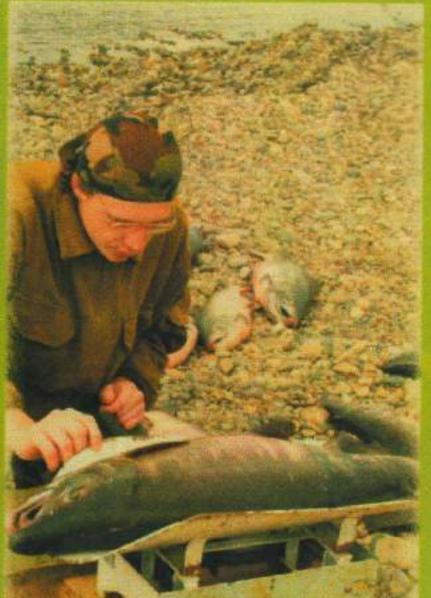
ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2015

Выпуск 2



БИОЛОГИЯ



Включает как теоретические работы, так и статьи, содержащие результаты конкретных исследований по ботанике и физиологии растений, зоологии, ихтиологии и этологии, энтомологии и гидробиологии, генетике, биохимии, микробиологии, почвоведению, биотехнологии, медико-биологическим проблемам, экологии и охране природы, а также рецензии на некоторые публикации и персоналии. Все статьи прошли рецензирование.

Редакционный совет

- В. С. Артамонова*, д-р биол. наук, доцент, ведущий н. сотр., Ин-т почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск
А. В. Балушкин, д-р биол. наук, ст. н. сотр., зав. лабораторией, ЗИН РАН, г. С.-Петербург
О. Г. Баранова, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, УдмГУ, г. Ижевск
В. Д. Богданов, д-р биол. наук, чл.-корр. РАН, директор ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург
В. А. Демаков, д-р мед. наук, профессор, чл.-корр. РАН, директор ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь
Э. А. Коркотян, Ph D, профессор, Лаборатория нейронной пластичности Научно-исследовательского института им. Вейсмана, Реховот, Израиль
Н. Кристофи, профессор, Эдинбургский Нэпир университет, Шотландия, Великобритания
А. И. Литвиненко, д-р биол. наук, профессор, директор Ин-та Госрыбцентр, г. Тюмень
Б. Ульссон, Ph D, ассоциированный профессор, лектор университета г. Сковде, Швеция
В. А. Черешнев, д-р мед. наук, профессор, академик РАН, директор ИИФ УрО РАН, г. Екатеринбург

Редакционная коллегия

- С. В. Боронникова*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь
О. З. Еремченко, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь
С. Л. Есюнин, д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь
Е. Г. Ефимик (секретарь редколлегии), канд. биол. наук, доцент, ПГНИУ, г. Пермь
Н. В. Зайцева, д-р мед. наук, профессор, академик РАН, директор ФГУН «Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» Роспотребнадзора, г. Пермь
Е. А. Зиповьев, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой, ПГНИУ, г. Пермь
И. Б. Ившина, д-р биол. наук, профессор, чл.-корр. РАН, зав. лабораторией ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь
М. С. Куюкина, д-р биол. наук, ст. н. сотр., ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь
Н. И. Литвиненко (гл. редактор), канд. биол. наук, профессор, декан, ПГНИУ, г. Пермь
С. А. Овеснов, д-р биол. наук, профессор, ПГНИУ, г. Пермь
Н. Н. Паньков, канд. биол. наук, доцент, профессор кафедры, ПГНИУ, г. Пермь
О. Ю. Устинова, д-р мед. наук, зам. директора ФГУН «Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» Роспотребнадзора, г. Пермь
С. В. Ширшёв, д-р мед. наук, профессор, зав. лабораторией ИЭГМ УрО РАН, г. Пермь

Ответственный редактор
выпуска С. А. Овеснов

© Редакционная коллегия, 2015

Includes both theoretical works and articles containing results of species researches on botany and physiology of plants, ichthyology and ethology, entomology and hydrobiology, microbiology, genetics, biochemistry, soil science, biotechnology, medico-biologic problems, ecology and nature conservation, as well as reviews of some publications.

Editorial Board

- V. S. Artamonova*, Sc. D. in Biological Science, associate professor, leading researcher, Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the RAS, Novosibirsk
- A. V. Balushkin*, Sc. D. in Biological Science, senior researcher, head of laboratory, Zoological Institute of the RAS, St. Petersburg
- O. G. Baranova*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, Udmurt State University, Izhevsk
- V. D. Bogdanov*, Sc. D. in Biological Science, corresponding member of the RAS, head of IPAE Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg
- V. A. Chereshev*, Sc. D. in Medical Science, professor, member of the RAS, head of IIP Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg
- N. Christofi*, professor, Edinburgh Napier University, Scotland, Great Britain
- V. A. Demakov*, Sc. D. in Medical Science, professor, corresponding member of the RAS, head of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- E. A. Korkotyan*, Ph D, professor, Laboratory of Neuronal Plasticity of Weizmann Institute of Science, Rehovot, Izrael
- A. I. Lütvinenko*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of Institute of Gosrybcentre, Tyumen
- B. Olsson*, Ph D, associate professor, senior lector of the University of Scovde, Sweden

Editors

- S. V. Boronnikova*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- E. G. Efimik* (secretary of the editorial board), Ph D in Biological Science, associate professor, PSU, Perm
- O. Z. Eremchenko*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- S. L. Esyunin*, Sc. D. in Biological Science, associate professor, head of department, PSU, Perm
- I. B. Ivshina*, Sc. D. in Biological Science, professor, corresponding member of the RAS, head of laboratory of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- M. S. Kuyukina*, Sc. D. in Biological Science, senior researcher, IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- N. I. Lütvinenko* (editor in chief), PhD in Biological Science, professor, dean, PSU, Perm
- S. A. Ovesnov*, Sc. D. in Biological Science, professor, PSU, Perm
- N. N. Pankov*, Ph D in Biological Science, associate professor, professor of the department, PSU, Perm
- S. V. Shirshov*, Sc. D. in Medical Science, professor, head of laboratory of IEGM Ural Branch of the RAS, Perm
- O. Yu. Ustinova*, Sc. D. in Medical Science, deputy head of FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies", Perm
- N. V. Zaiceva*, Sc. D. in Medical Science, professor, member of the RAS, head of FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies", Perm
- E. A. Zinoviev*, Sc. D. in Biological Science, professor, head of department, PSU, Perm
- Contributed editor of the issue S. A. Ovesnov

Содержание

Ботаника

- Демьянова Е. И.* О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала 91
- Демьянова Е. И., Ворохобко Д. И.* О клейстогамии у *Lamium amplexicaule* L. в Пермском крае (*Lamiaceae*) 127
- Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н.* Морфолого-биологическая характеристика мужской генеративной сферы *Clematis vitalba* L. 133

Зоология

- Алексеешина М. С., Поздеев Н. В., Веприкова Е. С., Веприкова О. И.* К вопросу о формировании структуры донных сообществ лимнокренов антропогенного и зоогенного происхождения 138
- Богданов В. Д., Зиновьев Е. А., Безлепкин Л. С., Моисеевских А. М.* Характерные черты сибирского хариуса р. Б. Хадата (Ямал) 145
- Тураева А. С., Есюнин С. Л.* Население герпетобионтных пауков (*Aranei*) ксерофитных биоценозов Чувашского мыса (Тобольск, Тюменская область) 151

Экология

- Артамонова В. С., Еремченко О. З.* Адаптивные признаки *Azotobacter chlorococcum* Beijerinck и *Bacillus mycoides* Flugge в городских почвах 158
- Шмыкова Е. С., Папионов А. Н., Котюков Б. Н.* К вопросу оценки температурно-физиологических связей черемухи обыкновенной (*Rodus avium* Mill.) 167

Медико-биологические науки

- Зайцева Н. В., Устинова О. Ю., Звездин В. Н., Акафьева Т. И.* Перспективы развития и использования микроигольных технологий в лабораторных медицинских исследованиях и лечебной практике 171
- Пластун В. О., Комарова Е. Э., Дурнова Н. А., Афанасьева Г. А., Курчатова М. Н., Андреева Н. В.* Изменения активности процессов липопероксидации под влиянием экстракта очитка большого (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.) 178
- Сайдакова Е. В.* Молекулярные основы современных подходов к анализу продуктивной функции тимуса 184
- Углицких О. С., Кирьянов Д. А., Устинова О. Ю.* Экспериментальные исследования влияния десинхроноза на жизнедеятельность приматов 196
- Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология 202

Contents

Botany

- Demyanova E. I.* About crossing systems of protected plants of the Middle Urals 91
- Demyanova E. I., Vorochobko D. I.* About of cleistogamy in *Lamium amplexicaule* L. in Perm krai
(*Lamiaceae*) 127
- Shevchenko S. V., Kuzmina T. N.* Morphological and biological characteristics of the male generative
sphere of *Clematis vitalba* L. 133

Zoology

- Alexevnina M. S., Pozdeev I. V., Veprikova Ye. S., Veprikova O. I.* Benthic communities structure of
anthropogenic and zoogenic limnocrenes 138
- Bogdanov V. D., Zinoviev E. A., Bezlepkin L. S., Moiseevskikh A. M.* Specific features of Siberian
grayling in Great Hadata river (Yamal) 145
- Turaeva A. S., Esyunin S. L.* The herpetobion spider assemblages (*Aranei*) of the xerophytic biocenoses
of the "Chuvashskiy Mys" (Tobolsk, Tyumen Area) 151

Ecology

- Artamonova V. S., Eremchenko O. Z.* Adaptive characteristics of *Azotobacter chlorococcum* Beijerinck
and *Bacillus mycoides* Flugge in soils of the city 158
- Shmykova E. S., Paponov A. N., Kotyukov B. N.* To the issue of correlation between temperature and
phenology of *Padus avium* Mill. 167

Medical-biological sciences

- Zaitseva N. V., Ustinova O. Y., Zvezdin V. N., Akafeva T. I.* Microneedle technologies and applications
in biomedical research 171
- Plastun V. O., Komarova E. E., Durnova N. A., Afanasieva G. A., Kurchatova M. N., Andreeva N. V.*
Lipoperoxidation activity alteration influenced by big stonecrop (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.) extract . . . 178
- Saidakova E. V.* Molecular basis of modern approaches to the thymus productive function analysis 184
- Uglitskikh O. S., Kiryanov D. A., Ustinova O. Y.* Experimental research of influence desynchronization on
the life of primates 196

БОТАНИКА

УДК 581.162

Е. И. Демьянова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

О СИСТЕМАХ СКРЕЩИВАНИЯ У ОХРАНЯЕМЫХ РАСТЕНИЙ СРЕДНЕГО УРАЛА

Представлены результаты анализа литературных данных и собственных наблюдений по характеристике систем скрещивания у охраняемых цветковых растений, включенных в Красную книгу Среднего Урала. Из 132 видов охраняемых растений 89 относятся к двудольным из 28 семейств, а к однодольным – 43 вида из 6 семейств. У однодольных на первом месте семейство *Orchidaceae* с 32 видами. Второе место занимает *Fabaceae* с 11 видами. Далее по степени убывания располагаются *Ranunculaceae* (10 видов), *Asteraceae* (9), *Scrophulariaceae* (8), *Caryophyllaceae* (7), *Brassicaceae* и *Lamiaceae* (по 6 видов). Остальные семейства представлены 1–4 видами. Со стороны репродуктивной биологии в наиболее угрожаемом состоянии находятся виды с облигатной ксеногамией, которые в силу различных причин не способны к самоопылению. На Среднем Урале это эндемичные виды *Astragalus* L. и *Oxytropis* L., а также многие орхидные, устройство цветка которых делает невозможным самоопыление. Сведения по данной теме оказались явно недостаточными. Подчеркивается необходимость более детального изучения систем скрещивания охраняемых растений.

Ключевые слова: охраняемые растения; антология; системы опыления; системы скрещивания.

E. I. Demyanova

Perm State University, Perm, Russian Federation

ABOUT CROSSING SYSTEMS OF PROTECTED PLANTS OF THE MIDDLE URALS

The results of analysis of literature sources and researcher's observations are showed. The results are concerned on the characteristics of crossing systems of protected Angiosperms, included in the Red book of the Middle Urals. 132 species of protected plants were studied, 89 of them from 28 families are *Magnoliopsida*, 43 of them from 6 families are *Liliopsida*. Among *Liliopsida* species leader is the family *Orchidaceae* with 32 species. The next is *Fabaceae* with 11 species. Then in the descending order are *Ranunculaceae* (10 species), *Asteraceae* (9), *Scrophulariaceae* (8), *Caryophyllaceae* (7), *Brassicaceae* (6) and *Lamiaceae* (6). Other families are represented with 1-4 species. As regards to reproductive biology, the most threat status is stated for the species with obligate xenogamy, which (for different reasons) can't be self-pollinated. In the Middle Urals such species are many endemic orchids, whose flower arrangement excludes self-pollination. The information on this topic was clearly insufficient. The need to study protected plants by their crossing systems is emphasized.

Key words: protected plants; anthecology; pollination system; system of crossing.

При изучении охраняемых растений и путей их сохранения главной задачей является исследование биологии видов с выявлением особенностей их репродукции, расселения и сохранения [Massey, Whitson, 1980]. По мнению авторов, это ключ к проблеме их спасения. Сохраняемость видов зависит от их устойчивости, как при стабильных усло-

виях, так и при нарушении местообитаний.

Одним из важных критериев стабильности охраняемого вида является результативность его семенного размножения. Как правило, в литературе по природоохранной тематике указывается лишь на наличие семенного размножения. Невысокая семенная продуктивность у охраняемых энтомо-

фильных растений обычно объясняется недостатком насекомых-опылителей. Во внимание не берутся другие факторы, способствующие или, напротив, затрудняющие успешное завязывание семян. Для объяснения результатов семенной продуктивности необходимо знать, какой лидирующий тип опыления у изучаемого растения – перекрестный или самоопыление, или исследуемый вид способен к сочетанию обоих типов. В последнем случае растение способно нивелировать недостаток опылителей. Необходимо знать, самосовместим или, напротив, самонесовместим изучаемый вид, свойствен ли ему апомиксис, обеспечивающий семенное размножение в условиях неблагоприятных для перекрестного опыления.

Особое внимание должно быть обращено на наличие или отсутствие самонесовместимости. Так, S.Sutherland [1986] на основании многофакторного анализа данных о 447 видах мировой флоры пришел к следующим выводам. Соотношение плодов и цветков зависит от системы совместимости, которое в два раза (69%) выше у самосовместимых видов, чем у самонесовместимых. У последних на соотношение цветков и плодов сильнее всего влияет разделение полов: у двудомных видов оно более чем в три раза выше, чем у гермафродитов. К сожалению, в работах по природоохранной тематике, касающейся отдельных видов, практически нет ссылок на исследования по несовместимости растений, системам скрещивания, гетеростилии, разнообразию половых типов и форм, распространению апомиксиса. Об этом мы писали ранее [Демьянова, 2006, 2011, 2014].

Настоящая статья является продолжением ранее опубликованной работы о системах скрещивания охраняемых цветковых растений Пермского края [Демьянова, 2014]. Красная книга Среднего Урала [1996] охватывает гораздо больше видов (132) в сравнении с Красной книгой Пермского края (84). Помимо общих охраняемых растений, отмеченных в перечне обеих Красных книг, около 70 видов оказались включенными только в Красную книгу Среднего Урала, поскольку последняя охватывает больший регион, нежели первая. Следовало определить степень изученности охраняемых растений этого региона с позиций систем опыления и скрещивания, основываясь на литературных источниках и собственных наблюдениях. К сожалению, большинство из охраняемых растений совсем не исследовались с подобных позиций. Однако в литературе есть сведения об их близких видах. В основе возможного сходства мы полагались на закон гомологических рядов в наследственной изменчивости Н.И. Вавилова [1935]: параллелизм в фенотипической изменчивости является отражением гомологии и в наследственной изменчивости вида. Закон Н.И. Вавилова широко используется для решения разных ботанических проблем: в тератологии [Федоров, 1968; Иваненко, 1970; и др.], систематике растений [Сосков, 1968], исследованиях мирового генофонда [Дорофеев, Филатенко,

1987], практической интродукции полезных растений [Медведев, 1965; Базилевская, 1983; и др.] и во многих других областях биологии. С возможностью подобного сравнения мы встретились при составлении списка гинодиэичных растений в пределах мировой флоры [Демьянова, 1985]: частая встречаемость женской двудомности в рамках одного рода позволяла с большей долей вероятности предполагать ее существование и у других видов этого же рода, пока еще не отмеченных в качестве гинодиэичных. Обновленный список гинодиэичных видов таких родов подтверждает эту тенденцию [Годин, Демьянова, 2013].

Терминология, используемая в данной статье, заимствована из работ В. Гранта [1984] и Э.С. Терехина [1996]. По мнению указанных авторов, следует различать системы опыления и системы скрещивания. Согласно Э.С. Терехину [Терехин, Чубаров, Романова, 1997], введение термина *система опыления* необходимо потому, что некоторые растения имеют сложные системы опыления. Например, виды *Plantago L.*, *Rumex L.*, *Potamogeton L.* и другие сочетают ветроопыление с насекомопылением. Следуя названным авторам, системам опыления адекватны системы скрещивания – ксеногамия (облигатная и преимущественная) и автогамия (облигатная и преимущественная). В статье названия систем скрещивания даны в соответствии с работами упомянутых авторов. В литературных источниках использовались лишь те материалы, где имелись указания на экологию опыления и возможность завязывания семян при свободном цветении и изоляции. Употребление термина *энтомофилия* требует осторожности. Под термином *энтомофилия*, используемым в настоящей статье, мы подразумеваем только энтомофильный облик цветка и возможный перенос пыльцы с цветка на цветок насекомыми [Викторов, 1964]. К сожалению, в литературе чаще всего термин энтомофилия связывают непременно с перекрестным опылением [Биологический ..., 1986]. Однако посещение растений даже насекомыми-опылителями далеко не всегда приводит к перекрестному опылению. Так, у совместимых растений при густом соцветии с многочисленными цветками, находящимися в разной стадии цветения, насекомые скорее способствуют самоопылению (в форме гейтоногамии), нежели перекрестному опылению. Названия растений даны по «Иллюстрированному определителю ...» [2007].

Антэкологические особенности охраняемых цветковых растений Среднего Урала

Alliaceae

Allium victorialis L.

Категория III

Видам *Allium L.* свойственна энтомофилия. Протандрия. Опыление двукрылыми и пчелами в

основном из р. *Haliclus*, а также медоносной пчелой. Основная масса семян завязывается при перекрестном опылении, однако семенная продуктивность низкая [Устинова, 1950; Черемушкина, 2004а, б]. Возможно самоопыление в форме гейтоногамии [Knuth, 1899; Казакова, 1978; Хайретдинов, 1987], но процент завязывания плодов невысокий. Данный вид не изучен. Предположительно ксеногамия+автогамия.

Asparagaceae

Asparagus officinalis L.

Категория III

Двудомный. Энтомофилия. Только перекрестное опыление. Тычиночные цветки безнектарны. Пестичные цветки слабо выделяют нектар. Опыление производится неспециализированными опылителями, главным образом короткохоботными пчелами (сем. Halictidae) и в меньшей степени мухами и жуками. Невысокая семенная продуктивность [Демьянова, 2012б]. На Южном Урале доля пестичных особей в популяциях составляет 38% [среднее из многолетних наблюдений, Демьянова, 2012а]. Облигатная ксеногамия.

Asteraceae

Artemisia santolinifolia (Pamp.) Turcz. ex Krasch.

Категория III

Гиномоноэция. Протандрия у обоеполых цветков. Опыление только перекрестное [Беспалова, 1964; Коньчева, 1966; Пономарев, Лыкова, 1966 и др.]. Самоопыление исключается. Облигатная ксеногамия.

Aster alpinus L.

Категория III

Гиномоноэция. Энтомофилия. Р. Fryxell [1957] все описанные им виды (11) относит к перекрестникам. К настоящему времени все изученные в генетическом отношении виды *Aster* L. обладают высокоэффективной системой самонесовместимости и относятся только к перекрестноопыляемым растениям [Заплатин, 1984; Les, Reinartz, Esselman, 1991]. Облигатная ксеногамия.

Centaurea integrifolia Tausch

Категория III

Виды *Centaurea* L. энтомофильны. Опыляются шмелями, бабочками, пчелами [Proctor, Yeo, 1972; Lask, 1976, 1982]. В этом роде при изоляции завязывается ничтожное количество семян или наблюдается полное их отсутствие [Заплатин, 1984; Maddox et al., 1996; Hardy et al., 2004]. Данные о системах скрещивания видов не изучены. Предположительно у них имеет место облигатная ксеногамия.

Cicerbita uralensis (Rouy) Beauverd

Категория III

Сведения не обнаружены.

Saussurea uralensis Lipsch.

Категория I

Энтомофилия. Опылители шмели, бабочки, жуки, блошки [Постников, 1976]. По данным автора, у *S. pricei* и *S. controversa* при изоляции семена практически не завязываются, что свидетельствует о преобладании перекрестного опыления. Указанный охраняемый вид не изучен.

Scorzonera ruprechtiana Lipsch. et Krasch. ex Lipsch.

Категория III

По Р. Fryxell [1957] и G. Colling, C. Reckinger, D. Matthies [2004] изолированные соцветия не давали семян, а самоопыление было очень редким, указывая на самонесовместимость изученных видов *Scorzonera* L. Система скрещивания охраняемого вида не определена.

Senecio igoschinae Schischk.

Категория III

Гиномоноэция. Энтомофилия. Сведения о системах скрещивания в роде *Senecio* L. противоречивы. Согласно Р. Fryxell [1957], изученные виды самонесовместимы и опыляются только перекрестно. По мнению других авторов, у видов *Senecio* обнаружена и самосовместимость [Abbott, Schmitt, 1985; Lawrence, 1985; Damgaard, Abbott, 1995]. Согласно S. Graumann и G. Gottsberger [1988] однолетним видам ястребинок свойственно самоопыление, а многолетним – перекрестное опыление. У данного вида сведения о системах скрещивания не обнаружены.

Serratula gmelinii Tausch

Категория III

Гинодиэция. В этом роде основной способ образования семян – ксеногамный. Самосовместим [Заплатин, 1984]. При изоляции образует ничтожное количество семян (вероятно, вследствие гейтоногамии). Опыление неспециализированными опылителями. Вероятна преимущественная ксеногамия+автогамия.

Boraginaceae

Erytrichium uralense Scrg.

Категория I

Гинодиэция, самонесовместимость [*E. aretioides*; Puterbaugh, Wied, Galen, 1997]. Известно, что при изоляции *E. villosum* в условиях тундры семена практически не завязывались [Кайгородова, 1979], но насекомые-опылители никогда не отмечались (Шамурин, 1966). Сведения о системах скрещивания охраняемого вида отсутствуют.

Brassicaceae

Alyssum lenense Adams

Категория III

Для видов *Alyssum* L. характерно сочетание опыления с самоопылением [Кернер, 1902; Кайгородова, 1979]. Посещаются мухами [Proctor, Yeo, 1972]. Охраняемый вид не изучен. Предположительно ксеногамия+автогамия.

Cardamine trifida (Poir.) B. M. G. Jones

Категория III

Этому роду свойственна спорофитная самонесовместимость [Малецкий, 1995]. Согласно Р. Fryxell [1957], виды рода (5) перекрестноопыляющиеся и самонесовместимые. Опыляются пчелиными [Proctor, Yeo, 1972]. По мнению М. Kimata [1983], однолетние виды являются самоопылителями, многолетние – обычно самонесовместимые перекрестники. На Урале редко образует семена, размножаясь в основном вегетативно [Князев и др., 2010]. Системы опыления и скрещивания не изучены.

Clausia aprica (Steph.) Korn.-Tr.

Категория III

Сведения об анэкологии этого вида и системах скрещивания не обнаружены.

Cochlearia arctica Schlecht. ex DC.

Р. Knuth [1898b], А. Кернер [1902] и В.Ф. Шамурин [1966] констатировали скудное посещение насекомыми (двукрылыми) и способность к самоопылению. Вероятна факультативная ксеногамия+автогамия.

Neurotoma nudicaule (L.) DC.

Категория III

Сведения по анэкологии и системам скрещивания не обнаружены.

Schivereckia podolica (Bess.) Andr. ex DC.

Сведения по анэкологии и системам скрещивания не обнаружены.

Caryophyllaceae

Cerastium igoschiniae Pobed.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. В роде отмечена самосовместимость [Grundt, Borgen, Elven, 1999]. Перекрестное опыление у этого вида сочетается с самоопылением [Томилова, 1984]. Согласно Р. Fryxell [1957], разным видам рода свойственно перекрестное опыление или самоопыление. Ксеногамия+автогамия.

Cerastium krylovii Schischk. et Gorczak.

Категория IV

Энтомофилия. Протандрия. Этот, как и предыдущий вид, сочетает перекрестное опыление с самоопылением в форме контактной автогамии и трипс-автогамии [Томилова, 1984]. Такое же совмещение перекрестного опыления с самоопылением свойственно и другим видам рода [Шамурин, 1966; Кобахидзе, 1993]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Cerastium uralense Grub.

Категория III

Сведения по анэкологии и системам скрещивания ясколки уральской не обнаружены. Вероятно, они такие же, как и у других видов рода.

Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb.

Категория III

Гинодизия [Демьянова, Покатасва, 1977; Томилова, 1981; Верещак, 2011; Годин, Демьянова, 2013]. Энтомофилия. Опыление преимущественно ночными бабочками. Пестичные цветки опыляются только перекрестно. Обоеполые цветки частич-

но самосовместимы и при изоляции способны в малом количестве завязывать семена [Демьянова, Покатасва, 1977; Томилова, 1981]. Преимущественная ксеногамия + автогамия.

Gypsophila uralensis Less.

Категория III

Гиномоноэция [Томилова, 1984]. Энтомофилия. При изоляции завязывание семян отсутствует из-за резко выраженной дихогамии в форме протандрии у обоеполых цветков. Однако, по мнению автора, при обильном и длительном цветении возможна гейтоногамия. Преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Minuartia helmii (Fisch. ex Ser.) Schischk.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. У этого вида перекрестное опыление преобладает, а автогамия ограничена [Томилова, 1982]. Другие виды также характеризуются превалированием перекрестного опыления [Тихмёнев, 1976; Кайгородова, 1979]. Преимущественная ксеногамия + факультативная автогамия.

Minuartia krascheninnikovii Schischk.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. У этого вида преобладает перекрестное опыление, хотя автогамия возможна в начале и в конце рыльцевой фазы. Автогамии могут способствовать многочисленные трипсы [Томилова, 1984]. Преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Cistaceae

Helianthemum nummularium (L.) Mill.

Категория III

Энтомофилия. Согласно Е.Н. Миногиной [2007], у этого вида при свободном опылении 2/3 семяпочек не развиваются в семена, что, по мнению автора, ограничивает эффективность перекрестного опыления. Сведения о системах скрещивания этого вида не обнаружены. Для других видов известно превалирование перекрестного опыления и частичная самосовместимость [Aragon, Escudero, 2008]. Предположительно преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Crassulaceae

Rhodiola quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey.

Категория III

Двудомный. Вероятна облигатная ксеногамия.

Rhodiola rosea L.

Категория III

Двудомный и триэичный [Фролов, 1998]. По мнению автора, в зависимости от экологических условий изменяется соотношение между обоеполыми, пестичными и тычиночными особями. Энтомофилия. Опылители – мухи, жуки, муравьи [Положий и др., 1985]. Облигатная ксеногамия (при двудомности). Системы скрещивания у обоеполых особей не определены.

Dipsacaceae*Knautia tatarica* (L.) Szabo

Категория III

Энтомофилия. Для видов короставника характерна энтомофилия с широким кругом опылителей [Глазунова, Длусский, 2007]. При интродукции короставника татарского одна треть заложившихся семян формирует выполненные семена [Глотова, Климентенко, 1985]. У *Knautia arvensis* и *Scabiosa ochroleuca* отмечена строгая протандрия цветков и соцветий. Строгая очередность в цветении соцветий разного порядка исключает самоопыление [Демьянова, 2010a]. У к. татарского можно предположить облигатную ксеногамию.

Ericaceae*Calluna vulgaris* (L.) Hull

Категория III

Энтомофилия. Нектар выделяется в большом количестве. Посещается многими опылителями – мухами, пчелами, бабочками. В опылении принимают участие и трипсы, использующие цветки вереска, одновременно как и место выведения потомства [Фегри, Пэйл, 1982]. Дополнительно пыльца разносится и ветром [Proctor, Yeo, 1972]. Сочетание перекрестного опыления насекомыми с самоопылением [Шамурин, 1956]. Ксеногамия+автогамия.

Phyllodoce caerulea (L.) Vab.

Категория III

Энтомофилия. Слабая протогиния. Основные опылители – шмели [Гаврилюк, 1966]. Мнения исследователей расходятся по поводу систем скрещивания у этого вида. Согласно одним авторам [Coker, Coker, 1973; Kasagi, Kudo, 2003], филодоце голубая относится к перекрестноопыляемым видам. По мнению других, наряду с перекрестным опылением вполне возможна спонтанная и даже регулярная автогамия в конце цветения [Haslerud, 1974; Кайгородова, 1976; Шишова, 2003]. Вероятна ксеногамия+автогамия.

Euphorbiaceae*Mercurialis perennis* L.

Категория III

Двудомный. Возможно нахождение обоеполых и тычиночных цветков на пестичных экземплярах [Смирнова, Торопова, 1975]. Анемофилия [Kugler, 1970; Daumann, 1972]. Нектарники есть только у пестичных цветков, ничтожное выделение нектара. Слабый аромат свойствен лишь тычиночным цветкам. Наличие нектара и аромата не имеют значения в опылении этого растения. Насекомые только случайно посещают тычиночные цветки [Daumann, 1972]. Облигатная ксеногамия.

Fabaceae*Astragalus clericianus* Hjin et Krasch.

Категория II

Astragalus cornutus Pall.

Категория III

Astragalus falcatus Lam.

Категория III

Astragalus glycyphyllos L.

Категория III

Astragalus gorczakovskii L. Vassil.

Категория II

Astragalus karelinianus M. Pop.

Категория II

Astragalus kungurensis Boriss.

Категория I

Astragalus permianensis C.A. Mey. ex Rupr.

Категория II

Энтомофилия (облигатная) у всех видов астрагала. Опыление производится, как правило, шмелями и крупными одиночными пчелами – сильными насекомыми, способными раздвинуть лепестки на пути к нектару [Панфилов, Шамурин, Юрцев, 1960; Фегри, Пэйл, 1982]. Самоопыление у них отсутствует при четко выраженной самонесовместимости [Уильямс, 1968]. Только перекрестное опыление отмечено у астрагалов в разных районах исследования [Knuth, 1898a; Шамурин, 1966; Коньчева, 1970; Шамурин, Тихменев, 1971; Белковская, 1978, 1984; Пономарев, Демьянова, Лыков, 1978; Чернов, 1978; Кайгородова, 1979; Шугаева, Перебейнос, 1987; Томилова, Королева, 1989; Кутлунина и др., 2009; Green, Bohart, 1975 и др.]. У охраняемых видов *Astragalus* L. обнаружена частичная стерильность семян [Чубирко, 1989; Колясникова, 2004; Зимницкая, Кутлунина, 2008; Зимницкая, 2009]. Облигатная ксеногамия. Из перечисленных охраняемых видов не обнаружены сведения о системах скрещивания у астрагала Горчаковского. Предполагается, что она такая же, как и у других изученных видов (облигатная ксеногамия).

Lathyrus litvinovii Hjin

Категория III

Энтомофилия. В роде *Lathyrus* L. отмечены перекрестноопыляемые виды и самоопыляемые [Knuth, 1898a; Fryxell, 1957; Brunsberg, 1977]. Согласно нашим исследованиям на Южном Урале [Пономарев, Демьянова, Лыков, 1978], у некоторых из них самоопыление отсутствует (*L. tuberosus*, *L. pratensis*). У чины Гмелина наблюдалось массовое опадение цветков и слабое завязывание семян [Зимницкая, Бетехина, 2003]. Данный вид не изучен.

Oxytropis spicata (Pall.) O. et B. Fedtsch

Категория III

Oxytropis uralensis (L.) DC.

Категория III

Энтомофилия. Опыление крупными перепончатокрылыми (шмелями, длиннохоботными пчелами), способными раздвинуть лепестки по пути к нектару. Виды рода *Oxytropis* DC. Отмечаются как самонесовместимые [Агюю, 1981]. Самонесовместимость и отсутствие завязывания семян при изоляции отмечено исследователями в разных ботанико-географических районах [Шамурин, 1966;

Кузнецова, 1970; Кайгородова, 1979; Пономарев, Демьянова, Лыков, 1978; Белковская, 1989; Холина, Маркелова, Холин, 2003]. Оба охраняемых вида изучены и относятся к облигатным ксеногамам.

Iridaceae

Iris pseudacorus L.

Категория II

Iris sibirica L.

Категория III

Энтомофилия. Геркогамия. Глубоко спрятанный нектар. Опылители – шмели, длиннохоботные пчелы [Бурова, 1970; Демьянова, 1976; Рымаренко, 1976; и др.]. В конце цветения возможно самоопыление (как и у других видов подрода *Limniris*) из-за изменения расположения репродуктивных органов [Бурова, 1970; Kugler, 1970; Рымаренко, 1976]. Оба указанных охраняемых вида в интродукции на протяжении значительного времени ежегодно образуют семена [Ткаченко, 2013] в отличие от других видов, что явно указывает на смешанную систему скрещивания. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Lamiaceae

Scutellaria oxyphylla Juz.

Категория III

Энтомофилия. Поскольку верхняя и нижняя губы сомкнуты достаточно плотно, а трубка венчика довольно длинная, опыление могут осуществить только длиннохоботные насекомые – преимущественно бабочки [Фегри, Пэйл, 1982]. Завязывание семян отмечено при перекрестном опылении и самоопылении [Демьянова, 2010б]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Thymus baschkiriensis Klok. et Shost.

Категория III

Thymus paucifolius Klok.

Категория IV

Thymus pseudalternans Klok.

Категория IV

Thymus talijevii Klok. et Shost.

Категория IV

Thymus uralensis Klok.

Категория IV

Энтомофилия. В роде *Thymus* L. часто встречается гиномоно- и гинодизия [Дарвин, 1877; цит. по Дарвин, 1948; Plack, 1957; Гогина, 1971, 1975, 1983, 1990; Демьянова, 1985; Годин, Демьянова, 2013; Банаева, Гордеева, 2008; и др.]. У обоеполых цветков отмечена протандрия. При изоляции у них возможно завязывание семян [Гогина, 1975; Valdeyron, Domme, Vernet, 1977; Thompson, Manicacci, Tagayre, 1998]. Слабоспециализированные цветки с короткой трубкой венчика посещаются насекомыми разных систематических групп, особенно двукрылыми и чешуекрылыми (последние наиболее многочисленны в засушливые годы) и в меньшей степени перепончатокрылыми (обычно короткохоботными видами р. Halictus) [Демья-

нова, Лыков, Вожакова, 1987]. Обоеполые цветки посещаются лучше беспыльцевых пестичных цветков. В роде *Thymus* L. широко распространены гибридационные процессы, вероятно, благодаря наличию андростерильных женских форм, цветки которых могут опыляться только перекрестно. Уральские виды не изучены. С большой долей вероятности у перечисленных в таблице видов системы скрещивания: преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Lentibulariaceae

Pinguicula alpina L.

Категория III

Энтомофилия. Цветки-полуловушки [Kugler, 1970; Фегри, Пэйл, 1982]. Перекрестное опыление совершается с помощью пчелиных, мух (обычно журчалок), привлекаемых нектаром, находящимся в шпорце [Proctor, Yeo, 1972; Земскова, 1981; Молаш, 1993]. Возможно самоопыление [Кернер, 1902; Proctor, Yeo, 1972]. Ксеногамия+автогамия.

Liliaceae

Gagea samojedorum Grossh.

Категория III

Энтомофилия. Перекрестное опыление производится неспециализированными насекомыми, главным образом двукрылыми [Антонова, 1976]. По мнению А. Кернер [1902], вследствие недолговечности цветков у *Gagea lutea* возможна автогамия. Напротив, Л.А. Антонова [1976] свидетельствует, что при изоляции цветков у этого вида автогамия практически отсутствовала. Охраняемый вид гусиного лука не изучен.

Lilium martagon L.

Категория III

Энтомофилия. Опылители – дневные и ночные бабочки [Brantjes, Vos, 1980; Боронникова, 1997]. Видом *Lilium* L. свойственна самонесовместимость [Fryxell, 1957; Fett, Paxton, Dickinson, 1976; Малецкий, 1995; и др.]. Основной способ опыления – перекрестный. Однако возможно и спонтанное самоопыление. При искусственном самоопылении завязываются плоды [Боронникова, 1997, 2002]. Преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Lloydia serotina (L.) Reichenb.

Категория IV

Энтомофилия. Андромоноэзия, редко андродизия. Самосовместимость обоеполых цветков [Jones, Gliddon, 1999; Manicacci, Despres, 2001]. Низкая семенная продуктивность [Ходачек, 1980]. Возможно самоопыление [Шамурин, 1966; Кайгородова, 1979]. Ксеногамия+факультативная автогамия.

Zigadenus sibiricus (L.) A. Gray

Категория I

Энтомофилия. Андромоноэзия. Более крупные луковички продуцируют большее количество тычиночных цветков. Протандрия у обоеполых цветков.

Опылители – мухи-сирфиды и одиночные пчелы из р. *Andrena* [Emms, 1993, 1996; Manicacci, Despres, 2001]. Растение самонесовместимо [Emms, 1993]. Системы скрещивания не изучены. Возможна облигатная ксеногамия.

Linaceae

Linum boreale Juz.

Категория I

Энтомофилия. Видам *Linum* L. свойственна гетеростилия (дистилия) [Vuilleumier, 1967; Ganders, 1979; Dulberger, 1973, 1981; Агаджанян, 2000; и др.]. Гетероморфная самонесовместимость [Murray, 1986; Агаджанян, 2000]. По Р. Fryxell [1957], большинство видов этого рода самонесовместимы. Данный вид не изучен. С большой долей вероятности предполагается наличие облигатной ксеногамии.

Menyanthaceae

Nymphoides peltata (S.G.Gmel.) O. Kuntze

Категория III

Энтомофилия. Гетеростилия (дистилия). Наибольшее значение для опыления этого растения имеют виды *Apidae* и *Syrphidae* [Velde, Heijden, 1981]. По мнению авторов, цветки привлекают нектаром, пыльцой, сладкими выделениями рыльца и клеток венчика. Цветки видов болотоцветника, изолированные от насекомых, остаются бесплодными [Vasudevan, 1975]. Для рода болотоцветника указана самонесовместимость [Ornduff, 1970; Barrett, 1980]. Система скрещивания – облигатная ксеногамия.

Nymphaeaceae

Nuphar lutea (L.) Smith

Категория IV

Энтомофилия. Протогиния. Цветки-ловушки [Нейштадт, 1957; Сигиревская, 1980]. Неспециализированные опылители – жуки, мухи [Schneider, Moore, 1977]. Возможно самоопыление [Knuth, 1898b]. Факультативная ксеногамия+автогамия.

Nuphar pumila (Timm) DC.

Категория III

Энтомофилия. Сведения по анэкологии и системам скрещивания не обнаружены. Предположительно они такие же, как и у предыдущего вида.

Nymphaea candida J. et C. Presl

Категория IV

Энтомофилия. Протогиния. Цветки-ловушки. Виды кувшинки опыляются жуками и мухами, но цветки посещаются насекомыми довольно редко [Knuth, 1898b; Proctor, Yeo, 1972]. Возможно самоопыление [Knuth, 1898b; Нейштадт, 1957]. Факультативная ксеногамия+автогамия.

Nymphaea tetragona Georgi

Категория III

Энтомофилия. Литературные сведения о системах скрещивания не обнаружены. Вероятно, они такие же, как и у предыдущего вида.

Onagraceae

Circaea lutetiana L.

Категория III

Энтомофилия. Открытый нектар. Неспециализированные опылители, чаще всего двукрылые [Фегри, Пэйл, 1982]. В роде *Circaea* L. отмечается наличие перекрестного опыления и самоопыления [Кернер, 1902; Boufford, 1982]. Самоопыление отмечено у *C. alpina* [Верещагина, 1966], подвидом которого считается *Circaea lutetiana* [Boufford, 1982]. Наблюдений за этим видом не проводилось. Вероятно, растению присуща смешанная система скрещивания – факультативная ксеногамия+автогамия.

Orchidaceae

Calypso bulbosa (L.) Oakes

Категория III

Энтомофилия. «Обманная» аттракция (цветки не содержат нектара). «Паразитическая мимикрия» [Vogel, 1975; цит. по Фегри, Пэйл, 1982]. Строение цветка предотвращает самоопыление [Mosquin, 1970; Ackerman, 1981; Boyden, 1982; Верещагина, Шибанова, 1995; Куликов, 1997; и др.]. Основные опылители – самки шмелей. В Пермском крае в качестве опылителей отмечены *Bombus agrorum* и *B. terrestris* [Верещагина, Шибанова, 1995]. Самофертилен [Mosquin, 1970]. При искусственном самоопылении завязывает плоды [Шибанова, 1996; Alexandersson, Agren, 2000]. Облигатная ксеногамия.

Cephalanthera longifolia (L.) Fritsch

Категория III

Энтомофилия. «Обманная» аттракция: на нижней губе находятся клетки, напоминающие пыльцу [Dafni, Ivri, 1981; Фегри, Пэйл, 1982]. Видам пыльцеголовника свойственна неспециализированная энтомофилия [Татаренко, 1996]: опылителями могут быть насекомые из разных систематических групп: медоносные и дикие пчелы, осы, шмели, журчалки, бабочки [Summerhayes, 1951; Proctor, Yeo, 1972; Lang, 2004; и др.]. По данным С.А. Vogt [1990], главными опылителями следует считать мух-сирфид, на долю которых приходится до 90% всех случаев опыления. В Предуралье эти же насекомые являются основными опылителями цветков пыльцеголовника [Шибанова, 1996, 2006; Шибанова, Столбова, 2012]. Самоопылению в природе препятствует структура цветка [Назаров, 1995; Вахрамеева и др., 1996]. Автогамия в природе случайна [Kugler, 1970]. При искусственном самоопылении растение самосовместимо и завязывает плоды [Вахрамеева, Варлыгина, Куликов, 1996; Шибанова, 1996]. Из-за редкости посещения опылителями семенная продуктивность ослаблена [Куликов, 1995; Шибанова, Долматова, 1996]. Облигатная ксеногамия

Cephalanthera rubra (L.) Rich.

Категория III

Энтомофилия. «Обманная» аттракция, обусловленная ароматом цветков и их сходством с другими рядом растущими насекомопыляемыми растениями [Dafni, Ivri, 1981; Nilsson, 1983, 1992; Вахрамеева, Варлыгина, Куликов, 1996]. Строение цветка препятствует самоопылению в природе. Облигатная ксеногамия.

Corallorhiza trifida Chatel.

Категория III

Несмотря на энтомофильный облик и наличие нектара, по мнению И.В. Блиновой [2008] и И.А. Кирилловой [2010], по крайней мере в северных широтах является облигатным автогамом.

Cypripedium calceolus L.

Категория III

Энтомофилия. Цветки безнектарны. «полуловушки». Их структура вынуждает опылителя произвести определенные действия, чтобы выбраться из цветка, попутно совершая опыление. Этому виду свойственна неспециализированная энтомофилия [Фегри, ван дер Пэйл, 1982]. Растение не обладает узкой специализацией опыления [Ишмуратова и др., 2005; Блинова, 2008], как это считалось ранее [Дарвин, 1950]. На Южном Урале в качестве опылителей отмечен широкий круг насекомых – мухи (основные опылители), перепончатокрылые, жуки, бабочки [Ишмуратова и др., 2005; Кривошеев, 2012]. Самоопыление в природе наблюдается крайне редко [Nilsson, 1979]. Этому виду свойственна самонесовместимость [Fryxell, 1957; Daumann, 1968; Lovis, 1976]. Только перекрестное опыление [Daumann, 1968; Lovis, 1976; Вахрамеева и др., 1991; Шибанова, 1996; Маркаров и др., 2010; Кириллова и др., 2012; и др.]. В природе наблюдается слабое завязывание семян из-за малочисленности насекомых-опылителей [Daumann, 1968; Денисова, Вахрамеева, 1978; Куликов, 1995]. Облигатный ксеногам. Однако у отдельных особей на Дальнем Востоке *C. calceolus* и у всех особей *C. shanxiense* обнаружена автогамия (Андропова, Филиппов, 2007).

Cypripedium guttatum Sw.

Категория III

Энтомофилия. Цветки «полуловушки». Опылители те же, что и у *Cypripedium calceolus*, но насекомые цветки этого вида посещают реже, с чем связана и более низкая завязываемость семян [Татаренко, 1996; Ишмуратова и др., 2005; Быченко, 2009]. Для вида характерна специализированная энтомофилия [Ишмуратова и др., 2005]. На Южном Урале опылителем этого вида является *Musca sorghina* [Суюндуков, 2002]. По мнению L.A. Nilsson [1992], вероятно, недостаток опылителей в жизни орхидных играет более важную роль, чем ограниченность ресурсов. Самосовместим. При искусственном опылении завязывает около 90% плодов [Мамаев и др., 2004]. Как и другие виды *Cypripedium*, у которых самоопылению в природе препятствует структура цветка, является облигатным ксеногамом.

Cypripedium macranthon Sw.

Категория III

Энтомофилия. Цветки «полуловушки». Самоопыление невозможно из-за структуры цветка. Облигатная ксеногамия. Обильно плодоносит [Куликов, 1995]. При искусственном самоопылении завязывает плоды с семенами [Андропова, Филиппов, 2007].

Cypripedium ventricosum Sw.

Категория III

Энтомофилия. Природный гибрид (*C. calceolus* x *C. macranthon*) [Куликов, 1995; Мамаев и др., 2004]. Из-за высокой стерильности пыльцы практически не способен к семенному размножению без участия родительских пар [Куликов, 1995; Мамаев и др., 2004]. При искусственном опылении завязывает плоды с семенами [Андропова, Филиппов, 2007].

Dactylorhiza baltica (Klinge) Orlova

Категория II

Энтомофилия. Подтверждено гибридное происхождение *D. baltica* (*D. fuchsii* x *D. incarnata*) [Ефимов, 2012]. Антэкологические сведения для этого растения не обнаружены, однако в целом для рода указано только перекрестное опыление [Назаров, 1995]. В роде *Dactylorhiza* Nevski отмечено интенсивное видообразование [Мамаев и др., 2004], что предполагает рассматривать перекрестное опыление основным способом опыления видов этого рода. По мнению М.Г. Хомутовского [2012] перекрестному опылению способствуют более всего жуки и бабочки, перелетающие на наибольшее расстояние между посещаемыми растениями, что обеспечивает образование гетерогенного потомства в популяциях видов *Dactylorhiza*. Сведения о системах опыления охраняемого вида отсутствуют. Вероятна облигатная ксеногамия.

Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó

Категория III

Энтомофилия. Безнектарные цветки опыляются одиночными и медоносными пчелами, шмелями, мухами-сирфидами. Перекрестное опыление [Назаров, 1995; Вахрамеева, 2000]. Склонен к гибридизации не только межвидовой, но и межродовой [Вахрамеева, 2000]. Семенную продуктивность уменьшают летальные аномалии строения и развития зародышей [Андропова, 2011]. Облигатная ксеногамия.

Dactylorhiza hebridensis (Wilmott) Aver.

Категория III

Энтомофилия. На Южном Урале опыляется в основном жуками [Кривошеев, 2012]. Отмечен высокий полиморфизм в популяциях этого вида, перекрестное опыление [Мамаев и др., 2004]. Облигатная ксеногамия.

Dactylorhiza incarnata (L.) Soó

Категория III

Энтомофилия. Безнектарная *Dactylorhiza incarnata* получает преимущество в опылении, где редки цветущие растения, которые могут привлечь опылителей [Lammi, Kuitunen, 1995]. Опыляется шмелями, пчелами [Summerhayes, 1951]. В северных широтах, по мнению И.В.

ных широтах, по мнению И.В. Блиновой [2008], возможен переход от перекрестного опыления к самоопылению. Система скрещивания этого вида подлежит дальнейшему изучению.

Dactylorhiza maculata (L.) Soó

Категория III

Энтомофилия. Перекрестное опыление [Вахрамеева и др., 1991; Вахрамеева, 2000]. Опыляется пчелами, шмелями, бабочками, мухами [Nilsson, 1979]. Семенная продуктивность высокая [Вахрамеева и др., 1991]. Характерен высокий полиморфизм [Мамаев и др., 2004]. Вероятна облигатная ксеногамия.

Dactylorhiza psychrophila (Schlechter) Aver.

Категория III

Сведения по антокологии и системам скрещивания этого вида не обнаружены.

Dactylorhiza traunsteineri (Saut.) Soó

Категория II

Сведения по антокологии и системам скрещивания этого вида не обнаружены.

Epipactis atrorubens (Hoffm. ex Bernh.) Schult.

Категория IV

Энтомофилия. Цветки содержат нектар и имеют запах ванили, что привлекает насекомых. Для этого вида характерна слабоспециализированная энтомофилия [Татаренко, 1996]. Среди опылителей осы, муравьи [Мамаев и др., 2004], а также шмели и пчелы [Блинова, 2008]. В условиях Урала отмечен высокий полиморфизм [Мамаев и др., 2004]. Сведения о системах скрещивания этого вида противоречивы. По мнению одних исследователей [Fryxell, 1957], виду свойственно перекрестное опыление и самонесовместимость. Другие, напротив, считают, что у этого вида возможен переход к самоопылению по крайней мере в северных широтах [Блинова, 2008]. По мнению последней, об этом свидетельствует чрезмерно высокий процент плодоцветения (до 100%). Самоопыление вероятно и у других видов этого рода. Так, Р. Knuth [1899] полагал, что у *E. latifolia* чаще совершается самоопыление, чем перекрестное опыление. Необходимо дальнейшее изучение систем скрещивания этого вида.

Epipactis helleborine (L.) Crantz

Категория IV

Энтомофилия. Насекомых привлекает нектар, стекающий по губе. Цветки в основном опыляются осами, но в опылении могут участвовать и пчелы [Nilsson, 1979]. В нектаре обнаружены компоненты с потенциально наркотическими свойствами (этанол, производные морфина и индола), от которых опылители и посетители "пьянеют" [Jakubská et al., 2005]. Судя по литературе, у этого вида возможно сочетание перекрестного опыления с самоопылением [Вахрамеева и др., 1997]. По мнению М.Г. Хомутовского [2012], в условиях Валдайской возвышенности семенную продуктивность *E. helleborine* (как и *E. palustris*) снижает низкая численность опылителей. Р. Fryxell [1957] указывает на возможность самоопыления. В условиях Крыма

[Назаров, 1995] и Урала [Мамаев и др., 2004] этот вид преимущественно ксеногамен. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Epipactis palustris (L.) Crantz

Категория III

Энтомофилия. Изолированные от насекомых цветки плодов не образуют [Brantjes, 1984]. Опыление осуществляется преимущественно осами, привлекаемыми нектаром [Dauphinau, 1978; Мамаев и др., 2004], а также мухами-сирфидами [Brantjes, 1981]. Плодоношение обильное [Вахрамеева и др., 1991]. Склонен к самоопылению [Fryxell, 1957; Вахрамеева и др., 1997], сочетающемуся с перекрестным опылением [Kugler, 1970; Proctor, Yeo, 1972]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Epipogium aphyllum (F.W.Schmidt) Sw.

Категория IV

Энтомофилия. Опылителей (преимущественно шмелей) привлекает запах банана. По Р. Fryxell [1957], редко образуют семена. Семенная продуктивность низкая [Мамаев и др., 2004]. Сведения о системах скрещивания противоречивы. М.Г. Вахрамеева и др. [1991] считают, что самоопылению препятствует структура цветка. Напротив, согласно И.В. Блиновой [2008], возможно самоопыление. Более того, по мнению некоторых авторов [Vöth, 1987], для этого вида, вероятно, характерна клейстогамия, и оплодотворение происходит еще в бутоне. В таких случаях наличие опылителей становится ненужным. Необходимы дополнительные исследования по антокологии и системам скрещивания у этого вида.

Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.

Категория IV

Энтомофилия. Цветки содержат нектар, аромат цветков усиливается к вечеру. Опыляется дневными и ночными бабочками, а также мухами, пчелами, жуками [Nilsson, 1979; Фегри, Пэйл, 1982]. Перекрестное опыление. Самоопыление исключено или наблюдается крайне редко [Knuth, 1899; Nilsson, 1979; Фегри, Пэйл, 1982; Гладкова, 1982; Вахрамеева и др., 1993]. Напротив, по мнению Н.Л. Шибановой [2000, 2006], естественное самоопыление в условиях Предуралья было эффективным. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze

Сведения не обнаружены

Herminium monorchis (L.) R. Br.

Категория III

Энтомофилия. Растение насекомопыляемое. При изоляции от насекомых отсутствует плодоношение. Нектар расположен открыто [Proctor, Yeo, 1972]. Опыляется мелкими перепончатокрылыми мухами и жуками, а также ползающими насекомыми [Knuth, 1899; Van der Pijl, Dodson, 1966; цит. по Коломейцевой и др., 2012]. Наряду с перекрестным опылением возможно самоопыление [Hagerup, 1952; Proctor, Yeo, 1972]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Liparis loeselii (L.) Rich.

Категория III

Энтомофилия. Растение самосовместимо и регулярно самоопылется [Catling, 1980]. Согласно автору, автогамия усиливается при действии дождя, способствующего передвижению массы пыльцы к рыльцу. По мнению Р. Catling [1980], это растение является облигатным автогамом. П.В. Куликов [1995] относит липарис Лезеля лишь к частично автогамным видам. Необходимо дальнейшее изучение анэкологии и систем скрещивания этого вида. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Listera cordata (L.) R. Br.

Категория IV

Энтомофилия. Нектар (в небольшом количестве), лежащий открыто, зловонным запахом привлекает грибных комаров – основных опылителей [Mesler, Ackerman, Lu, 1980; Фегри, Пэйл, 1982]. Отмечена высокая эффективность опыления [Ackerman, Mesler, 1979]. Эти же авторы указывают на самосовместимость у этого вида. Возможно самоопыление [Ackerman, Mesler, 1979; Варлыгина, 1995]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Listera ovata (L.) R. Br.

Категория IV

Энтомофилия. Цветки имеют сладковатый запах, открытый нектар, привлекающий мелких перепончатокрылых, двукрылых, наседников, жуков [Nilsson, 1981; Варлыгина, 1995; Мамаев и др., 2004]. По наблюдениям этих авторов, у тайника яйцевидного отмечено обильное плодоношение. Среди исследователей нет единодушного мнения относительно роли самоопыления у этого вида. Согласно Т.И. Варлыгиной [1995], самоопыление наблюдается только изредка. Автогамия отмечена и В.В. Назаровым [1995]. Как полагает И.В. Блинова [2008], в российской Субарктике этот вид относится к автогамам. На возможность самоопыления указывают и другие [Brus, Jасquetun, Негпу, 2008]. По мнению авторов, эффективность опыления возрастает с ростом размера популяции до порогового уровня 30–40 цветущих растений. Для уральских популяций тайника яйцевидного необходимы дополнительные исследования для определения систем скрещивания.

Malaxis monophyllos (L.) Sw.

Категория IV

Энтомофилия. Опылители – различные мелкие насекомые, в том числе комары [Füller, 1966; Schumacher et al., 1986; цит. по: Вахрамеева и др., 1993]. Низкий процент плодообразования [Блинова, 2008]. Опыление только перекрестное. Самоопылению препятствует структура цветка [Вахрамеева и др., 1993]. Облигатная ксеногамия.

Neottia nidus-avis (L.) Rich.

Категория III

Энтомофилия. Цветки с медовым ароматом активно посещаются насекомыми – мелкими перепончатокрылыми и двукрылыми [Мамаев и др., 2004]. Семенная продуктивность высокая [Вахрамеева и др., 1991; Мамаев и др., 2004]. Возможно

спонтанное самоопыление [Knuth, 1899; Kugler, 1970]. Иногда отмечаются клейстогамные цветки [Вахрамеева и др., 1991]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Neottianthe cuculata (L.) Schlechter

Категория III

Энтомофилия. Цветки содержат много нектара, что привлекает опылителей, особенно пчел. Размножается исключительно семенами [Вахрамеева и др., 1991; Мамаев и др., 2004]. Процесс опыления не изучен [Вахрамеева, Жирнова, 2003]. Сведения о системах скрещивания отсутствуют.

Orchis mascula (L.) L.

Категория III

Энтомофилия. Цветки видов *Orchis* L. лишены нектара и привлекают насекомых «обманным» путем. Им свойственна «паразитическая мимикрия» – цветки имеют сходство с цветками, которые всегда посещают пчелы, шмели, бабочки [Кернер, 1902; Фегри, Пэйл, 1982; Князев, Куликов, 1994]. Самоопыление не наблюдается [Knuth, 1899; Мамаев и др., 2004]. По мнению L. A. Nilsson [1983a], растение до некоторой степени самонесовместимо. Облигатная ксеногамия.

Orchis militaris L.

Категория III

Энтомофилия. Как и у предыдущего вида, растению свойственна «паразитическая мимикрия». Только перекрестное опыление [Vöth, 1987; Вахрамеева, Загумский, Быченко, 1995; Назаров, 1995; Киселева, Тимонин, 2001]. Малый процент завязывания плодов исследователи объясняют относительно низкой численностью опылителей. Напротив, А.С. Шамигулова [2012] констатирует высокую эффективность опыления в Башкирском Зауралье. Облигатная ксеногамия.

Orchis ustulata L.

Категория II

Энтомофилия. Опыляется ночными и дневными бабочками [Фегри, Пэйл, 1982]. Самоопыление не наблюдается [Knuth, 1899], чему препятствует структура цветка [Kugler, 1970; Назаров, 1995]. Облигатная ксеногамия.

Platanthera bifolia (L.) Rich.

Категория IV

Энтомофилия. Аромат цветков усиливается к вечеру. Опыляется ночными и сумеречными бабочками [Дарвин, 1950]. Интенсивность плодоношения велика, благодаря высокому уровню автогамии [Brzosko, 2003]. Последнее отмечено и у других видов рода [Catling, 1984; Wallace, 2003]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Paeoniaceae

Paeonia anomala L.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия [Нсмирович-Данченко, 1981]. Нектарники расположены на цветочной трубке [Карташова, 1965]. Опылители – шмели и пчелы, собирающие пыльцу и нектар и осуществляющие перекрестное опыление. Процент

плодоцветения невысок [Боронникова, 2002]. Самоопыление не исключено, ему способствуют муравьи и мелкие жуки [Несмирович-Данченко, 1981]. Преимущественная ксеногамия+автогамия.

Papaveraceae

Papaver polare (Tolm.) Perfl.

Категория II

Энтомофилия. Пыльценос. Гомогамия. Виды мака опыляются пчелами и мухами [Proctor, Yeo, 1972]. В роде *Papaver* L. отмечена гаметофитная система несовместимости [Малецкий, 1995]. У многих видов наблюдается только перекрестное опыление [Fryxell, 1957]. Однако на Севере мак полярный при изоляции завязывает семена [Тихменев, 1976]. Уральские популяции не изучены.

Poaceae

Stipa dasyphylla (Lindem.) Trautv.

Категория II

Stipa pennata L. s.str.

Категория II

Stipa pulcherrima C. Koch

Категория II

Анемофилия. У разных видов ковылей в разных ботанико-географических районах хазмогамное цветение (при этом осуществляется перекрестное опыление) сочетается с клейстогамным. Последнее усиливается в засушливых условиях [Пonomарев, 1961a, 1964; Беспалова, 1978; Солнцева, 1965; и мн. др.]. Ксеногамия+факультативная автогамия (клеистогамия). Следует отметить, что наименее изучены *S. dasyphylla* и *S. pulcherrima*.

Polemoniaceae

Phlox sibirica L.

Категория I

Энтомофилия. Опылителями являются бабочки (дневные и ночные), жуки [Levin, Kerster, 1967; Proctor, Yeo, 1972; Willson, Miller, Rathike, 1979]. Системы скрещивания неоднозначны в пределах рода. Некоторые виды протандричны и самонесовместимы [Fryxell, 1957; Levin, Kerster, 1967; Levin, Verube, 1972; Levin, 1990]. Напротив, другие виды отмечены как самосовместимые и самоопыляемые [Clay, Levin, 1989; Vixby, Levin, 1996]. Сведения об опылении и системах скрещивания этого вида отсутствуют.

Primulaceae

Primula cortusoides L.

Категория III

Primula pallasii Lehm.

Категория IV

Энтомофилия. Опылители – мухи-журчалки, шмели, медоносные пчелы [Proctor, Yeo, 1972; Прибылова, 2008]. В роде *Primula* L. отмечены гетеростильные и гомостильные виды [Crosby, 1940, 1959; Richards, 1984; Campbell, Famous, Zuck, 1986; Гонтарь, Пшеничкина, 1987; Гонтарь, 1988;

Carlson, Gisler, Kelso, 2008; и мн. др.]. Гетеростильные виды характеризуются гетероморфной несовместимостью: при изоляции цветков отсутствует завязывание семян. Результативное опыление происходит только при определенных комбинациях скрещивания – они строгие ксеногамы. Нарушение соотношения между длинно- и короткостолбиковыми особями значительно снижает семенную продуктивность обеих форм. Гомостильные виды самосовместимы. Гетеростилия свойственна видам умеренного климата, а для арктических и альпийских видов характерна гомостилия с разрушением факторов самонесовместимости [Фегри, Пэйл, 1982]. Оба указанных вида не изучены.

Ranunculaceae

Aconitum anthora L.

Категория III

Aconitum volubile Pall. ex Koelle

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. «Шмелиный» цветок [Kugler, 1970]. Опыление полностью зависит от шмелей [Фегри, Пэйл, 1982]. Для короткохоботных опылителей нектар недоступен. Самоопыление исключено благодаря четко выраженной диогамии [Knuth, 1898a]. Для *A. napellus* отмечено перекрестное опыление [Fryxell, 1957]. У *A. anthora* наблюдалась низкая завязываемость семян даже в условиях интродукции [Виравчева, 1974]. Указанные виды не изучены. Вероятна облигатная ксеногамия.

Adonis vernalis L.

Категория III

Энтомофилия. Пыльценос, нектарники отсутствуют. Слабая протогиния [Кернер, 1902]. Самоопыление возможно [Knuth, 1898b; Кернер, 1902], но при изоляции наблюдается ничтожное завязывание семян [Антонова, 1982]. Семенная продуктивность невысока [Боронникова, 2005]. Преимущественная ксеногамия+факультативная автогамия.

Anemonastrum biarmense (Juz) Holub

Категория III

Anemonidium dichotomum (L.) Holub

Категория III

Anemonoides reflexa (Steph.) Holub

Категория III

Anemonoides uralensis (DC.) Holub

Категория II

Энтомофилия. Все указанные виды (4), ранее относившиеся к роду *Anemone* L., являются пыльценосами. Слабая протогиния или гомогамия [Knuth, 1898a; Kugler, 1970; Антонова, 1970; Усков, 1999]. Опыление производят неспециализированные опылители – мухи, короткохоботные одиночные пчелы, жуки, трипсы [Kugler, 1970; Фегри, Пэйл, 1982]. Виды ветреницы склонны к перекрестному опылению [Fryxell, 1957], характеризуются наличием самонесовместимости [Proctor, Yeo, 1972; Douglas, Cruden, 1994; Molano-Flores, Hendrix, 1999a; Stehlik, Holderegger, 2000; и др.].

Самоопыление возможно, но его роль крайне невелика. По наблюдениям Л.А. Антоновой [1970, 1973, 1978], М.М. Старостенковой [1976], О.В. Смирновой [1987], Н.Н. Ускова [1999], у *A. altaica*, *A. nemorosa*, *A. ranunculoides*, *A. sylvestris* и *A. uralensis* самоопыление практически отсутствует. Сведения о системах скрещивания охраняемых видов ветреницы (кроме *A. uralensis*) не обнаружены. Можно предположить, что у этих видов смешанная система скрещивания с преобладанием ксеногамии и факультативной автогамии, почти облигатная ксеногамия.

Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge

Категория III

Энтомофилия. Опыление мухами [Шамурин, 1966]. Системы скрещивания неизвестны.

Pulsatilla flavescens (Zucc.) Juz.

Категория II

Pulsatilla patens (L.) Mill.

Категория II

Энтомофилия. У видов *Pulsatilla* Mill. имеются скрытые нектарники. Слабая протогиния. Опылители – шмели, медоносная пчела, одиночные пчелы из р. *Andrena* и *Halictus*, жуки, клопы. Муравьи и трипсы «воруют» нектар, не производя опыление [Proctor, Yeo, 1972]. Опыление у обоих видов перекрестное. Самоопыление, которое возможно к концу цветения, практически отсутствует [Knuth, 1898a; Антонова, 1982; Усков, 1999]. Можно предположить облигатную ксеногамию.

Rosaceae

Pentaphylloides fruticosus (L.) O. Schwarz

Категория III

Энтомофилия. Двудомный или триэичный [Годин, 2002, 2003, 2004]. По данным автора, в условиях Горного Алтая цветки опыляют шмели, дикие пчелы, мухи (сирфиды и тахины). Исследованные автором ценопопуляции оказались мноморфными (состоящими из обоеполюх особей) и гетероморфными (состоящими из диэичных и триэичных особей). Системы скрещивания у них не одинаковы. Обоеполюе особи в мноморфных ценопопуляциях самонесовместимы и при изоляции не формируют семян, в то время как в гетероморфных триэичных ценопопуляциях способны к самоопылению (при авто- и гейтоногамии). Таким образом, мноморфным популяциям свойственна облигатная ксеногамия, а гетероморфным – преимущественная ксеногамия+автогамия. Уральские популяции этого растения не изучены.

Potentilla jacutica Juz.

Категория II

Potentilla nivea L.

Категория III

Potentilla sericea L.

Категория III

Энтомофилия. Протогиния. Популяции видов *Potentilla* L. представляют собой апомиктически-половой комплекс особей с неодинаковым преобладанием полового процесса и апомиксиса. При

половом процессе видам свойственно насекомопыление, осуществляемое неспециализированными опылителями, главным образом Diptera [Kugler, 1970; Proctor, Yeo, 1972]. Отмечается автогамия [Kugler, 1970; Новожилова, 1982, 1987]. Системы скрещивания указанных в таблице видов не изучены.

Saxifragaceae

Saxifraga cespitosa L.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. Открытые цветки посещают разнообразные насекомые – пчелы, бабочки, жуки и мухи [Proctor, Yeo, 1972]. Большинство изученных видов камнеломки сочетают перекрестное опыление с самоопылением [Тихменёв, 1976, 1980; Тихменёв, Тихменёва, 1978; Кайгородова, 1979, 1980, 1981; Фегри, Пэйл, 1982; Жмылёв, 1987, 2001]. У данного вида обнаружена гинодиэция [Molau, Prentice, 1992], причем у обоеполюх особей эффективность самоопыления была высокой. Пестичные особи опыляются только перекрестно. Ксеногамия+автогамия.

Scrophulariaceae

Castilleja pallida (L.) Spreng.

Категория III

Энтомофилия. Некоторые виды этого рода являются облигатными ксеногамами (*C. elegans*; Тихменёв, 1984), а другие самоопыляющимися [Duffield, 1972]. Данный вид не изучен.

Digitalis grandiflora Mill.

Категория III

Энтомофилия. Протандрия. Изученные виды этого рода (*D. lanata*, *D. purpurea* и др.) считаются перекрестноопыляемыми растениями [Knuth, 1899; Persival, Morgan, 1965; Сильва, Хельтман, 1967; Daumann, 1970]. Опыление производят высокоспециализированные опылители – пчелы и шмели или только шмели [Persival, Morgan, 1965]. Процент плодощетения невысок [Боронникова, Тихомирова, 2009]. У данного вида самоопыление отсутствует [Щелокова, Глумов, 1987]. Облигатная ксеногамия.

Lagotis uralensis Schischk.

Категория II

Энтомофилия. Резкая протогиния (у *L. minor*, Кайгородова, 1981). Насекомые-опылители в условиях Чукотки – шмели [Гаврилюк, 1966]. При изоляции ничтожное завязывание у *L. minor* [Шамурин, Тихменёв, 1971; Кайгородова, 1981]. Охраняемый вид не изучен. Предположительно является ксеногамом.

Pedicularis anthemifolia Fisch ex Colla

Категория III

Pedicularis resupinata L.

Категория III

Pedicularis sceptrum-carolinum L.

Категория III

Энтомофилия. Многие виды мытника гинодиэичны [Knuth, 1899; Демьянова, 1985; Годин, Демьянова, 2013]. Протогиния (от слабой до резкой). Основные, а иногда единственные, опылители – шмели [Гаврилок, 1966; Mosquin, Martin, 1967; Macior, 1968, 1975, 1983, 1986; Kevan, 1972; и мн. др.]. В основном перекрестноопыляемые самонесовместимые растения. При изоляции крайне слабое завязывание семян или их полное отсутствие [Шамурин, Тихменёв, 1971; Кайгородова, 1976а,б, 1979, 1981; Демьянова, Пономарев, 1979; Новожилова, 1987; и др.]. Сведения по антропоэкологии и системам скрещивания охраняемых видов отсутствуют. С большой долей вероятности можно у них предполагать облигатную ксеногамию.

Scrophularia scopolii Норре ex Pers.

Категория III

Энтомофилия. Опыляется пчелами, осами, шмелями [Kugler, 1970; Фегри, Пэйл, 1982]. Протогиния. Согласно Л.А. Антоновой [1976], при изоляции *S. nodosa* формируется ничтожное количество семян, а J. Kopiuszek et al. [1986] констатируют их полное отсутствие. Согласно Р. Fryxell [1957], указанный охраняемый вид отмечается как самонесовместимый и перекрестноопыляемый. Облигатная ксеногамия.

Veronica urticifolia Jacq.

Категория III

Энтомофилия. Виды вероники опыляются неспециализированными опылителями, чаще всего цветочными мухами, чему способствует открытое расположение нектара и короткая трубка венчика. В роде *Veronica* L. преобладает перекрестное опыление [Knuth, 1899; Fryxell, 1957; Демьянова, Пономарев, 1979]. Однако среди *Veronica* L. отмечены виды, сочетающие перекрестное опыление с самоопылением [Верещагина, 1970; Берг, Колосова, 1971; Колосова, Ростова, 1990]. Для *V. urticifolia* P. Knuth [1899] указывает преобладание перекрестного опыления. Необходимо дальнейшее изучение систем скрещивания охраняемого вида.

Umbelliferae

Ailacospermum multifidum (Smith) Meinsh.

Категория III

Vupleurum multinerve DC.

Категория III

Энтомофилия. Большинству зонтичных свойственна андромоноэзия [Knuth, 1898b; Кернер, 1902; Кордюм, Глушенко, 1976; Doust, Doust, 1982; и др.]. Обоеполые цветки протандричны. Протандрия может быть свойственна не только цветкам, но также зонтикам и, благодаря зацветанию зонтиков в строгой очередности, всей особи в целом [Пономарев, 1961б; Демьянова, 1990, 2000а,б, 2010а; Демьянова, Шестакова, Чернова, 1996; Демьянова, Шестакова, Деткова, 2000; и др.]. Протогиния встречается редко. У зонтичных преобладает перекрестное опыление, осуществляемое в основном с помощью *Diptera* [Демьянова и др., 1985; Лыков, Демьянова, 1995], хотя самоопыление не исключается.

В лесостепной зоне Башкортостана у *Vupleurum multinerve* отмечена низкая семенная продуктивность [Каримова, 2004]. Сведения об антропоэкологии и системах скрещивания двух охраняемых видов зонтичных отсутствуют.

Phlojodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Ledeb. (*Libanotis petrophila* Korov.)

Категория III

Энтомофилия. Неспециализированные опылители, главным образом двукрылые и короткохоботные одиночные пчелы [Демьянова, Квиткина, Лыков, 2007]. Для рода *Libanotis* характерна строгая протандрия [тип *Libanotis*, Пономарев, 1961б]. Охраняемое растение не изучалось. С большой долей вероятности предполагается наличие облигатной ксеногамии.

Urticaceae

Parietaria micrantha Ledeb.

Категория III

Анемофилия. Тримоноэзия [Кернер, 1902]. Строгая дигогамия в форме протогинии [Кернер, 1902; Фегри, Пэйл, 1982]. «Взрывное» освобождение пыльцы из пыльников (как у крапивы). У некоторых видов этого рода (*P. vulgaris*) возможно самоопыление [Шамурин, 1956]. Системы скрещивания охраняемого растения не изучены.

Valerianaceae

Patrinia sibirica (L.) Juss.

Категория III

Энтомофилия. Сведения по антропоэкологии и системам скрещивания не обнаружены.

Violaceae

Viola mauritii Turp.

Категория IV

Энтомофилия. В роде *Viola* L. у большинства видов развиваются хазмогамные и клейстогамные цветки [Uphof, 1938; Beattie, 1969; Lord, 1981; Mayers, Lord, 1984; Елисафенко, 1998, 2001; Елисафенко, Семёнова, 2004; и мн. др.]. Как правило, первыми весной появляются хазмогамные энтомофильные цветки, которые мало завязывают семян из-за малочисленности насекомых. Летом на тех же экземплярах возникают клейстогамные самоопыляющиеся цветки. У последних семенная продуктивность гораздо выше по сравнению с хазмогамными [Mayers, Lord, 1984]. Системы скрещивания этого вида не изучены. Предполагается кксеногамия+облигатная автогамия.

Обсуждение результатов

Обратимся к анализу списка. Из 132 видов охраняемых растений 89 относятся к двудольным из 28 семейств цветковых, а к однодольным – 43 вида из 6 семейств. У однодольных на первом месте семейство *Orchidaceae* с 32 видами. Второе место занимает *Fabaceae* с 11 видами. Далее по степени

убывания располагаются *Ranunculaceae* (10 видов), *Asteraceae* (9), *Scrophulariaceae* (8), *Caryophyllaceae* (7), *Brassicaceae* и *Lamiaceae* (по 6 видов), *Nymphaeaceae* и *Rosaceae* (по 4 вида). Остальные семейства представлены 1–3 видами. Таким образом, в списке охраняемых цветковых растений, как и в Пермском крае, отмечены те же бобовые среди двудольных и орхидные – среди однодольных. Проанализируем их системы скрещивания, не рассматривая подробно причины, по которым эти растения оказались в числе охраняемых.

Большинство охраняемых бобовых представлено астрагалами. Все литературные источники единодушно свидетельствуют только о перекрестном опылении изученных видов. При их изоляции отсутствует завязывание семян. Они относятся к облигатным ксеногамам, которые без участия насекомых (прежде всего шмелей и крупных одиночных пчел) не завязывают семена. Виды с более специализированным опылением особенно чувствительны к колебаниям уровня необходимых им опылителей. Кроме того, фрагментация популяций, часто отмечаемая у охраняемых растений, в том числе и у астрагалов, параллельно сокращает обилие и разнообразие опылителей [Rathike, Jules, 1993]. Такое положение вызывает ещё большее ухудшение условий для перекрестного опыления. К тому же, согласно исследованиям К. Аггюо [1981], бобовые из трибы *Galegeae*, к которым относится род *Astragalus* L. (как и *Oxytropis* L.), характеризуются как самонесовместимые.

К облигатным ксеногамам относятся и виды, устройство цветка которых делает невозможным самоопыление, даже если они и самосовместимы (орхидные: *Calypso bulbosa*, виды родов *Cephalanthera*, *Cypripedium*, *Orchis*, *Dactylorhiza*, *Malaxis monophyllos*). Сюда же относятся гетеростильные (*Primula veris*) и двудомные растения (*Asparagus officinalis*). Большинство остальных охраняемых растений имеют смешанные системы скрещивания, сочетающие в себе в разной степени ксеногамию с возможной автогамией. Облигатная автогамия, судя по литературным сведениям, свойственна только *Corallorhiza trifida*.

Согласно В. Гранту [1984], облигатные ксеногамы, а также преимущественные ксеногамы с факультативной автогамией относятся к растениям с открытой рекомбинационной системой. Последняя вызывает появление новых вариантов, необходимых популяции для соответствия изменяющимся элементам окружающей среды. Однако, несмотря на все преимущества перекрестного опыления среди охраняемых растений, именно облигатные ксеногамы, неспособные в силу различных причин к самоопылению, находятся в наиболее опасном положении. При неудавшейся ксеногамии положение может спасти апомиктичное воспроизводство, которое обнаружено у многих охраняемых растений [Камелина, 2009, 2011]. Это своего рода гарант при неудавшейся ксеногамии. Сложнее обстоит

дело с видами *Astragalus* L., у которых апомиксис не обнаружен, а размножение только семенное [Красная книга..., 1996; Красная книга..., 2008]. Кроме того, при цитозембриологическом изучении охраняемых видов этого рода обнаружены и нарушения в репродуктивной сфере (наличие аберрантных семязачатков). По нашему мнению, с антропоэкологических позиций именно эти виды наряду с облигатными ксеногаммами из семейства орхидные находятся в наиболее угрожаемом состоянии на Среднем Урале. Несмотря на широкое распространение апомиктичного размножения у орхидных [Поддубная-Арнольди, 1964; Хохлов, 1967; Хохлов и др., 1978; Камелина, 2011], последние из-за своей крайне специфической биологии также остаются одними из самых уязвимых растений.

Виды со смешанной системой скрещивания с антропоэкологических позиций находятся в менее угрожаемой ситуации. Они служат хорошей иллюстрацией лабильности опыления у цветковых [Первухина, 1970]: при неудавшемся перекрестном опылении может произойти самоопыление (обычно в конце цветения). Преимущества перекрестного опыления у них дополняются выгодными сторонами инбридинга [Solbrig, 1976]. Дихогамия и самонесовместимость ограничивают самоопыление, но не являются непреодолимым препятствием к его совершению. Дихогамия является преградой для самоопыления только будучи выражена в строгой форме (например, как у большинства зонтичных) [тип *Libanotis*; Пономарев, 1961б]. Чаще всего она носит более лабильный характер и к концу цветения отдельного цветка (или соцветия) возможно более или менее длительное совмещение тычиночной и рыльцевой фаз, содействующее самоопылению. Отмеченная у многих охраняемых растений самонесовместимость обычно не бывает абсолютной: в конце цветения реакция самонесовместимости ослабевает, что делает возможным самоопыление.

Кроме того, известно, что даже в границах своего ареала соотношение между аутбридингом и инбридингом не остается постоянным. Растение само определяет стратегию и тактику цветения и плодоношения в зависимости от складывающихся экологических и биотических условий, что обусловлено значительной гибкостью его репродуктивного аппарата. Система самонесовместимости, строгая в центре ареала, может изменяться в сторону самосовместимости к границе ареала [Long, 1974; Ohara, Abe, Shimamoto, 1993; Busch, 2005]. Вероятно, с этим обстоятельством связаны противоречивые суждения о склонности того или иного растения к перекрестному опылению или самоопылению, с чем мы не раз сталкивались, работая с литературными источниками.

Обращает на себя внимание слабая представленность полового полиморфизма среди охраняемых растений, отмеченная нами ранее [Демьянова, 2014]. У видов с половым полиморфизмом репродуктивная морфология в значительной мере опре-

делает тип скрещивания [Barrett, Hander, Cole, 2004]. Так, разделение полов при двудомности [в широком понимании термина: Меликян, 2000] способствует перекрестному опылению. Удачным примером тому служат гинодиэичные растения, где пестичные особи с андростерильными цветками могут опыляться только перекрестно, а обоеполые, как свидетельствуют многочисленные исследования, способны к перекрестному опылению и самоопылению. Кроме того, адаптивное значение полового полиморфизма заключается не только в содействии перекрестному опылению, повышающему гетерозиготность популяции, но и в разделении полов по экологическим нишам [Пономарёв, Демьянова, 1975; Демьянова, Пономарёв, 1979; Шереметьев, 1983; Демьянова, 1990; и др.]. Различная требовательность половых форм к условиям обитания уменьшает внутривидовую конкуренцию и способствует общей конкурентоспособности видов, обладающих половым полиморфизмом. Таким образом, слабая представленность разделения полов у охраняемых растений не способствует их распределению по экологическим нишам в зависимости от полового признака.

В заключение мы снова хотели бы обратить внимание исследователей на явно недостаточное внимание к вопросам репродуктивной биологии охраняемых растений. Полученные нами сведения следует рассматривать как предварительные. Как следует из приведенных данных, для некоторых видов полностью отсутствует какая-либо информация об их репродуктивных способностях, а другие исследованы в разных местообитаниях, не всегда типичных для данного растения. Информированность о знании систем скрещивания у охраняемых растений может способствовать определению минимального числа особей без потери их генотипического разнообразия при выращивании в искусственных условиях (интродукции и реинтродукции). Как известно, это одна из важнейших задач в сохранении охраняемых растений. До настоящего времени подобные работы крайне немногочисленны [Kesseli, 1992; Gray, 1996]. Практикуемое в большинстве ботанических садов выращивание крайне немногочисленных особей не способствует сохранению генотипического разнообразия охраняемых видов. Изучение систем опыления и систем скрещивания у редких и исчезающих видов не должны оставаться вне поля зрения исследователей, занимающихся вопросами их охраны.

Библиографический список

Агаджанян А.М. Распространённость и распределение гетеростилии в системе покрытосеменных // Успехи современной биологии. 2000. Т. 120. № 4. С. 348–360.

Андропова Е.В. Летальные аномалии строения и развития зародыша у *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2011. Т. 96. № 7. С. 858–863.

Андропова Е.В., Филлипов Е.Г. Морфологические особенности цветков у самоопыляющихся растений *Cypripedium calceolus* и *Cypripedium shanxiensis* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 3. С. 360–362.

Антонова Л.А. Некоторые особенности антропоэкологии ветреницы алтайской (*Anemone altaica* Fisch.) // Ученые записки Пермского университета. Биология. 1970. № 206. С. 65–69.

Антонова Л.А. Антропоэкология ранневесенних эфемероидов широколиственного леса // Вестник Ленинградского университета. 1973. Вып. 1. С. 28–35.

Антонова Л.А. Антропоэкология растений широколиственного леса // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1976. С. 30–63.

Антонова Л.А. Антропоэкология раннецветущих растений зауральской степи // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 17–22.

Антонова Л.А. К экологии опыления некоторых весенних растений лесостепного Зауралья // Биологические науки. 1982. № 8. С. 68–73.

Базилевская Н.А. Значение закона гомологических рядов Н.И. Вавилова для интродукции растений // Всес. конф. по теор. основам интродукции растений: тез. докл. М., 1983. С. 13.

Банбаева Ю.А., Гордеева Н.П. Половая дифференциация *Thymus elegans* Serg. (Lamiaceae) в условиях лесостепной зоны Новосибирской области // Растит. мир Азиатской России. 2008. № 2. С. 61–66.

Белковская Т.П. К экологии цветения, опыления и семенного размножения эндема уральской флоры – астрагала кунгурского *Astragalus kungurensis* Boriss. // Экология опыления. Пермь, 1978. С. 76–88.

Белковская Т.П. К антропоэкологии некоторых реликтовых и эндемичных видов астрагалов Кунгурской лесостепи // Экология опыления растений. Пермь, 1984. С. 34–45.

Белковская Т.П. Цветение, опыление и семенная продуктивность эндемика уральской флоры остролодочника уральского (*Oxytropis uralensis* (L.) DC. // Экология цветения и опыления растений. Пермь, 1989. С. 26–37.

Берг Р.Л., Колосова Л.Д. Корреляционные плеяды признаков у *Veronica serpyllifolia* L., *V. chamaedrys* L. и *V. krylovii* Schischk. // Ботанический журнал. 1971. Т. 56, № 8. С. 1083–1094.

Беспалова З.Г. Цветение и плодоношение некоторых полыней Центрального Казахстана // Ботанический журнал. 1964. Т. 49, № 2. С. 223–229.

Беспалова З.Г. О цветении злаков сухих степей Монголии // Проблемы освоения пустынь. Л., 1978. № 1. С. 52–55.

Биологический энциклопедический словарь / под ред. М.С. Гилярова. М.: Сов. энциклопедия.

1986. 831 с.
- Блинова И.В. Особенности опыления орхидных в северных широтах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2008. Т. 113, № 1. С. 39–47.
- Боронникова С.В. Репродуктивная биология лилии кудреватой // Вестник Пермского университета. 1997. Вып. 3. Биология. С. 50–56.
- Боронникова С.В. Семенная продуктивность *Lilium martagon* L. *pilosiusculum* (Freyn) Miscz. ex Pjij и *Paeonia anomala* L. (Пермская обл.) // Растительные ресурсы. 2002. Т. 38, вып. 3. С. 50–53.
- Боронникова С.В. Гетерогенность ценопопуляций двух видов рода *Adonis* L. // Вестник Пермского университета. 2005. Вып. 3. С. 22–36.
- Боронникова С.В., Тихомирова Н.Н. Семенная продуктивность редкого лекарственного вида *Digitalis grandiflora* Mill. в Пермском крае // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 2. С. 17–22.
- Быченко Т.М. Особенности биологии развития и онтогенетические состояния редкого вида Прибайкалья *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae) // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 3. С. 352–359.
- Бурова Э.А. Автогамия у ирисов // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 9. С. 1344–1348.
- Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.: Л., 1935. 56 с.
- Варлыгина Т.И. Род Тайник // Биол. флора Моск. обл. М., 1995. Вып. 10. С. 52–63.
- Вахрамеева М.Г. Род Пальчатокоренник // Биол. флора Моск. обл. М., 2000. Вып. 14. С. 55–68.
- Вахрамеева М.Г. и др. Мякотница однолистная – *Malaxis monophyllos* (L.) Swartz // Биол. флора Моск. обл. М., 1993. Вып. 9, ч. 1. С. 40–50.
- Вахрамеева М.Г. и др. Род Дремлик // Биол. флора Моск. обл. М., 1997. Вып. 13. С. 50–87.
- Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Куликов П.В. *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch // Биол. флора Моск. обл. М., 1996. Вып. 12. С. 48–59.
- Вахрамеева М.Г. и др. Кокушник комарниковый // Биол. флора Моск. обл. М., 1993. Вып. 9, ч. 1. С. 51–64.
- Вахрамеева М.Г. и др. Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 224 с.
- Вахрамеева М.Г., Жирнова Т.В. Неотгианте клубочковая // Биол. флора Моск. обл. М., 2003. Вып. 15. С. 50–61.
- Вахрамеева М.Г., Загульский М.И., Быченко Т.М. Ятрышник шлемоносный // Биол. флора Моск. обл. М., 1995. Вып. 10. С. 64–83.
- Верещагина В.А. Антэкология некоторых верных растений тёмнохвойного леса // Ученые записки. Биология / Перм. ун-т. 1966. Т. 130. С. 19–39.
- Верещагина В.А. О цветении и опылении вероники лекарственной (*Veronica officinalis* L.) // Ученые записки. Биология / Перм. ун-т. 1970. № 206. С. 85–87.
- Верещагина В.А., Шибанова Н.Л. Репродуктивная биология орхидных Урала. Цветение и опыление *Calypso bulbosa* (L.) Oakes // Вестник Пермского университета. 1995. Вып. 1. С. 23–27.
- Верещак Е.В. *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. на Южном Урале: экология, популяционные характеристики, стратегия жизни, мониторинг и вопросы охраны: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2011. 17 с.
- Викторов Д.П. Краткий словарь ботанических терминов. М.: Л.: Наука. 1964. 177 с.
- Вишневая Л.Л. Значение элементов семенной продуктивности для характеристики поведения растений // Ботанические исследования в Субарктике. Апатиты. 1974. С. 186–194.
- Вишнякова М.А. Самонесовместимость: структурные и функциональные аспекты // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1997. Т. 2. С. 113–120.
- Гаврилюк В.А. О взаимосвязи животного мира и растительности в тундрах Чукотки // Организм и природная среда. М., 1966. Вып. 69. С. 98–126.
- Гладкова В.Н. Семейство орхидные (Orchidaceae) // Жизнь растений. М., 1982. Т. 6. С. 248–275.
- Глазунова К.П., Длусский Г.М. Связь между строением цветков и составом опылителей у некоторых ворсянковых (Dipsacaceae) и сложноцветных (Asteraceae) с внешне сходными соцветиями-антодиями // Журнал общей биологии. 2007. Т. 68, № 5. С. 361–378.
- Глотова В.Т., Клименченко Т.И. Особенности роста и развития короставника татарского при интродукции в Куйбышевском ботаническом саду // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1985. С. 54–57.
- Гогина Е.Е. По поводу различий в семенной продуктивности обоеполюх и женских особей у *Thymus* // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1971. Вып. 82. С. 72–76.
- Гогина Е.Е. Род чабрец (тимьян) – *Thymus* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1975. Вып. 2. С. 137–168.
- Гогина Е.Е. Гинодиция и полиморфизм тимьянов // Тез. докл. 7 Делегат. съезда Всес. ботан. о-ва. Л., 1983. С. 15.
- Гогина Е.Е. Изменчивость и формообразование в роде тимьян. М., 1990. 208 с.
- Годин В.И. Половая структура ценопопуляций *Pentaphragmoides fruticosa* (L.) O. Schwarz в естественных условиях Горного Алтая // Ботанический журнал. 2002. Т. 87, № 9. С. 92–98.

- Годин В.Н. Антэкологические особенности половых форм *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, выращиваемого в Новосибирске // Растительные ресурсы. 2003. Вып. 4. С. 68–76.
- Годин В.Н. Морфология цветков *Pentaphylloides fruticosa* (Rosaceae) в связи с их половой дифференциацией // Ботанический журнал. 2004. Т. 89. № 3. С. 123–130.
- Годин В.Н., Демьянова Е.И. О распространении гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 2013. Т. 98. № 12. С. 1465–1487.
- Гонтарь Э.М. Характеристика ценопопуляций *Primula macrocalyx* (Primulaceae) в связи с гетеростиллей // Ботанический журнал. 1988. Т. 73. № 1. С. 90–97.
- Гонтарь Э.М., Пиеничкина Ю.А. Семенная продуктивность первоцвета крупночашечного // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1987. Вып. 144. С. 87–91.
- Грант В. Видообразование у растений. М.: Мир. 1984. 528 с.
- Дарвин Ч. Различные формы цветов у растений одного и того же вида // Собр. соч., М.: Л. 1948. Т. 7. С. 35–251.
- Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми // Собр. соч., М.: Л. 1950. Т. 6. 696 с.
- Демьянова Е.И. К антэкологии растений пустынных степей Центрального Казахстана // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь. 1976. Вып. 2. С. 63–78.
- Демьянова Е.И. Распространение гинодиэзии у цветковых растений // Ботанический журнал. 1985. Т. 70. № 10. С. 1289–1301.
- Демьянова Е.И. Половой полиморфизм цветковых растений: автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 35 с.
- Демьянова Е.И. Гинодиэзия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000а. Т. 3. С. 78–82.
- Демьянова Е.И. К изучению антэкологии и полового полиморфизма у зонтичных лесостепного Зауралья // Вестник Пермского университета. 2000б. Вып. 2. Биология. С. 53–57.
- Демьянова Е.И. К вопросу о методике изучения популяций охраняемых растений // Проблемы Красных книг регионов России: материалы межрегиональной науч.-практ. конф. Пермь. 2006. С. 132–134.
- Демьянова Е.И. Антэкология: учеб. пособие. Пермь, 2010а. 116 с.
- Демьянова Е.И. О семенной продуктивности шлемника остролистного (*Scutellaria oxurphylla* Juz.) в природных популяциях и при интродукции // Вестник Пермского университета. Биология. 2010б. Вып. 3. С. 4–6.
- Демьянова Е.И. О постановке антэкологических исследований в условиях интродукции // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 2011. С. 211–213.
- Демьянова Е.И. О половой структуре популяций некоторых двудомных растений // Ботанический журнал. 2012а. Т. 97. № 9. С. 27–38.
- Демьянова Е.И. Антэкология и семенная продуктивность некоторых двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 2012б. Т. 97. № 12. С. 1533–1550.
- Демьянова Е.И. О системах скрещивания охраняемых цветковых растений Пермского края // Вестник Пермского университета. 2014. Вып. 3. С. 4–18.
- Демьянова Е.И., Квиткина А.К., Лыков В.А. Особенности опыления *Heracleum sibiricum* L. и *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) в Приуралье // Вестник Пермского университета. 2007. Вып. 5(10). Биология. С. 6–14.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Вожжакова А.В. Особенности опыления половых форм цветков у тимьяна Маршалла (*Thymus marschallianus* Willd.) // Экология опыления цветковых. Пермь, 1987. С. 78–89.
- Демьянова Е.И., Лыков В.А., Логинова Е.А. К антэкологическому изучению тмина обыкновенного (*Carum carvi* L.) в условиях интродукции // Экология цветения и опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь. 1985. С. 58–69.
- Демьянова Е.И., Покатаева Н.В. Некоторые данные о гинодиэзии *Dianthus acicularis* Fisch. (Caryophyllaceae) // Ботанический журнал. 1977. Т. 62. № 10. С. 1469–1479.
- Демьянова Е.И., Пономарёв А.Н. К антэкологии некоторых степных растений лесостепного Зауралья // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979а. С. 113–125.
- Демьянова Е.И., Пономарёв А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэзичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 1979б. Т. 64. № 7. С. 1017–1024.
- Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Деткова А.Г. О половой структуре популяций гинодиэзичных зонтичных Приуралья // Вестник Пермского университета. 2000. Вып. 2. Биология. С. 58–61.
- Демьянова Е.И., Шестакова О.М., Чернова С.В. К антэкологическому изучению зонтичных Приуралья // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь, 1996. С. 79–80.
- Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род Башмачок (Венерин башмачок). 1. Башмачок настоящий. 2. Башмачок крапчатый // Биол. флора Моск. обл. М., 1978. Вып. 4. С. 62–70.
- Дорофеев В.Ф., Филатенко А.А. Становление и развитие учения Н.И. Вавилова о центрах про-

- исхождения культурных растений // Генетика. 1987. Т. 23, № 11. С. 1916–1926.
- Елисафенко Т.В. Два типа цветения у редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 6. С. 66–73.
- Елисафенко Т.В. Экология цветения интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* L. // Сибирский экологический журнал. 2001. № 6. С. 711–716.
- Елисафенко Т.В., Семенова Г.П. Стратегия жизни редких сибирских видов рода *Viola* (*Violaceae*) в культуре // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 6. С. 986–999.
- Ефимов П.Г. Исследование генетического полиморфизма *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsia* и *D. incarnata* (*Orchidaceae*) из северо-запада европейской части России методом ISSR // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 6. С. 751–761.
- Жмылёв П.Ю. Экология опыления камнеломок // Проблемы современной биологии: тр. 18 Науч. конф. мол. ученых биол. фак. МГУ. М., 1987. Ч. 3. С. 117–120.
- Жмылёв П.Ю. Опыление и половые формы камнеломок в связи с эволюцией рода *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*) s. str. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2001. Т. 106, вып. 3. С. 30–38.
- Заплатин П.И. К анэкологии некоторых видов сложноцветных луговой степи Среднего Поволжья // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1984. С. 25–33.
- Земскова Е.А. Семейство пузырчатковые (*Lentibulariaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5, ч. 2. С. 440–443.
- Зимницкая С.А. Строение фертильных и абберантных семязачатков у некоторых видов семейства *Fabaceae* // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 5. С. 698–707.
- Зимницкая С.А., Бетехтина А.А. Особенности репродуктивной биологии бобовых в разных частях ареала // Ботанические исследования в азиатской России: материалы XI съезда Русского ботанического общества. Новосибирск, Барнаул: Азбука, 2003. Т. 2. С. 142–144.
- Зимницкая С.А., Кутлунина Н.А. Сравнительный анализ репродуктивной стратегии однолетних и многолетних бобовых // Фундамент. и прикл. проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. Ч. I. С. 267–269.
- Иваненко А.С. О применении закона гомологических рядов в тератологии // Ботанический журнал. 1970. Т. 55, № 11. С. 1667–1670.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 740 с.
- Ишмуратова М.М. и др. Анэкология, фенология и консорты *Cypripedium calceolus* L. и *Cypripedium guttatum* Sw. на Южном Урале // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 2005. Т. 110, вып. 6. С. 40–46.
- Казакова А.А. Лук // Культурная флора СССР. Л., 1978. Т. 10. 262 с.
- Кайгородова М.С. Анэкология растений Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1976а. Вып. 2. С. 3–29.
- Кайгородова М.С. Экология цветения и опыления трех видов *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) в верховьях рек Соби и Ельца (Полярный Урал) // Ботанический журнал. 1976б. Т. 61, № 5. С. 726–730.
- Кайгородова М.С. Анэкология растений ракомитриевой тундры Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1979. С. 80–108.
- Кайгородова М.С. Экология цветения и опыления растений сланцевых обнажений Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1980. С. 3–21.
- Кайгородова М.С. Анэкология растений пушицево-осоковой тундры Полярного Урала // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1981. С. 41–60.
- Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул: Артика, 2009. 500 с.
- Камелина О.П. Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные. Барнаул: Артика, 2011. 190 с.
- Каримова О.А. Интродукция некоторых редких видов растений в лесостепной зоне Предуралья Башкортостана: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2004. 22 с.
- Карташова Н.Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 192 с.
- Кернер А. фон Мариллаун. Жизнь растений. СПб.: Просвещение, 1902. Т. 2. 841 с.
- Кириллова И.А. Орхидные Печоро-Ильчского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар, 2010. 143 с.
- Кириллова И.А. и др. Репродуктивная биология *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) на европейском северо-востоке России // Ботанический журнал. 2012. Т. 97, № 12. С. 1516–1532.
- Киселёва Т.Г., Тимонин А.К. Эффективность опыления *Orchis militaris* в юго-восточной Мордовии // Ботанический журнал. 2001. Т. 86, № 4. С. 72–74.
- Князев М.С., Куликов П.В. *Orchis mascula* (*Orchidaceae*) на Урале // Ботанический журнал. 1994. Т. 79, № 11. С. 51–58.
- Князев М.С. и др. Распространение и генотипическая изменчивость *Cardamine trifida* (*Brassicaceae*)

- seae*) на Урале // Ботанический журнал. 2010. Т. 95, № 12. С. 1718–1726.
- Кобахидзе Л.А. Формирование генеративных органов и опыление *Cerastium kazbek* (*Caryophyllaceae*) // Ботанический журнал. 1993. Т. 78, № 7. С. 21–26.
- Коломейцева Г.Л., Антипина В.А., Широков А.И., Хомутовский М.П., Бабоша А.В., Рябенко А.С. Семена орхидей: развитие, структура, прорастание. М., 2012. 352 с.
- Колосова Л.Д., Ростова Н.С. Экологическая и таксономическая изменчивость систем корреляций на примере рода вероник // Генет. хоз.-ценных признаков высших растений / АН СССР. СО. Ин-т цитол. и генет. Новосибирск. 1990. С. 53–87.
- Колысников Н.Л. Репродуктивная биология некоторых многолетних видов *Astragalus* (*Fabaceae*) // Ботанический журнал. 2004. Т. 89, № 5. С. 70–77.
- Коньчева В.И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 4. С. 567–570.
- Коньчева В.И. К биологии и эмбриологии *Astragalus vilosissimus* Vge. и *A. unifolius* Vge. // Материалы по структурн. и функц. особенностям полезн. дикораст. раст. Узбекистана. Ташкент. 1970. С. 52–65.
- Кордюм Е.Л., Глуценко Г.И. Цитозембиологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев: Наук. думка, 1976. 197 с.
- Красная книга Пермского края / ред. А.И. Шепель. Пермь. Кн. мир, 2008. 255 с.
- Красная книга Среднего Урала / ред. В.Н. Большаков, П.Л. Горчаковский. Екатеринбург: Изд-во Урал ун-та. 1996. 279 с.
- Кривошеев М.М. Экология репродукции некоторых видов орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Южного Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа. 2012. 15 с.
- Кузнецова М.С. Антэкология некоторых основных компонентов ракомитриевой тундры Полярного Урала // Ученые записки / Перм. ун-т. 1970. № 206. С. 47–57.
- Куликов П.В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.
- Куликов П.В. Биологические особенности воспроизведения и популяционная динамика *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) на Среднем Урале // Бюллетень МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 3. С. 61–67.
- Кутлунина И.А., Зимницкая С.А., Максимов М.С. Генетическая изменчивость *Astragalus clerceanus* Pjij et Krasch. в связи со структурой системы размножения и размером популяций // Ботанические исследования на Урале. Пермь. 2009. С. 216–219.
- Лыков В.А., Демьянова Е.И. К изучению состава опылителей жабрицы Ледебура в лесостепном Зауралье // Вестник Пермского университета. 1995. Вып. 1. С. 82–92.
- Малецкий С.И. Введение в популяционную биологию и генетику растений. Новосибирск, 1995. 154 с.
- Мамаев С.А. и др. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 122 с.
- Маркаров А.М., Паршукова Т.В., Тетерюк Л.В. Опыление и качество семян в природных популяциях некоторых охраняемых растений в республике Коми // Вестник Коми пед. ин-та. 2010. № 8. С. 230–234.
- Медведев П.Ф. Значение закона гомологических рядов Н.И. Вавилова для интродукции полезных растений // Растительные ресурсы. 1965. Т. 1, № 3. С. 336–339.
- Меликян А.П. Половой полиморфизм // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 73–75.
- Миногина Е.Н. Семенная продуктивность *Helianthemum pumularium* и *H. baschkirorum* в ценопопуляциях на Урале // Перспективы развития и проблемы совр. ботаники: материалы I (III) Всерос. молодеж. науч.-практ. конф. ботаников. Новосибирск. 2007. С. 223–224.
- Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 26 с.
- Нейштадт М.И. Определитель растений средней полосы европейской части СССР. М.: Учпедгиз, 1957. 519 с.
- Немирович-Данченко Е.Н. Семейство пионовые (*Raeoniaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5, ч. 2. С. 16–18.
- Новожилова Н.Н. К антэкологии некоторых видов лапчаток Восточного Памира // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1982. С. 130–138.
- Новожилова Н.Н. О завязывании плодов у растений Восточного Памира // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1987. С. 103–118.
- Носова Л.И. О семенной продуктивности *Artemisia rhodantha* Kurg. // Проблемы биологии и сельского хозяйства на Памире. Душанбе. 1975. С. 60–63.
- Панфилов Д.В., Шамурин В.Ф., Юрцев Б.А. О сопряженном распространении шмелей и бобовых в Арктике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Вып. 3. С. 53–62.
- Первухина И.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. М., Л.: Наука. 1970. 167 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Сравнительно-эмбриологическое исследование представителей се-

- мейства орхидных // Бюл. Гл. бот. сада. 1964. Вып. 54. С. 51–62.
- Полетаева И.И. Анализ внутривидового многообразия *Rhodiola rosea* L. при интродукции // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всероссийской конференции. Петрозаводск, 2008. Ч. 6. С. 296–298.
- Положий А.В. и др. Родиола розовая, золотой корень – *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. С. 85–114.
- Пономарев А.Н. Клейстогамия у ковылей // Ботанический журнал. 1961а. Т. 46. № 2. С. 1229–1235.
- Пономарев А.Н. О протерандрии зонтичных // Ученые записки / Перм. ун-т. 1961б. Т. 18. вып. 3. С. 27–31.
- Пономарев А.Н. Цветение и опыление злаков // Ученые записки. Биология. / Перм. ун-т. 1964. С. 115–179.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. К изучению гинодиции у растений // Ботанический журнал. 1975. Т. 60, № 1. С. 3–15.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И., Лыков В.А. К антэкологии некоторых бобовых луговой и разнотравно-ковыльной степи // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 23–30.
- Пономарев А.Н., Лыкова Е.И. О цветении и опылении подыней // Ученые записки. Биология. / Перм. ун-т. 1966. Т. 130. С. 46–60.
- Постников Б.А. Цветение и плодоношение соссуреи Прайса (*Saussurea princei* N.D.Simps.) и соссуреи спорной (*Saussurea controversa* DC.) в юго-восточном Алтае // Актуальные вопросы ботанического ресурсоведения в Сибири. Новосибирск, 1976. С. 102–111.
- Прибылова Е.П. Антэкологические особенности видов растений *Primulaceae* и *Boraginaceae* // Совр. проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений: материалы междунар. конф. Ульяновск, 2008. С. 112–114.
- Рымаренко Л.Н. Опыт антэкологии касатиков Приморья // Охрана среды и рациональн. использ. растительн. ресурсов. М., 1976. С. 85–86.
- Сильва Ф., Хельтман Х. Новые данные о биологии цветения *Digitalis lanata* Ehrh. // Растительные ресурсы. 1976. Т. 111, вып. 2. С. 296–275.
- Смирнова О.В. Структура травянистого покрова широколиственных лесов. М., Наука, 1987. 208 с.
- Смирнова О.В., Торопова И.А. Пролесник многолетний // Биол. флора Моск. обл. М., 1975. Вып. 2. С. 111–123.
- Снигиревская Н.С. Сем. нимфейные, или кувшиниковые (*Nymphaeaceae*) // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5(2). С. 182–188.
- Солнцева М.П. К биологии цветения и эмбриологии ковылей // Тр. БИН АН СССР. 1965. Сер. 3. вып. 17. С. 135–150.
- Сосков Ю.Д. Использование закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. // Ботанический журнал. 1968. Т. 53, № 4. С. 470–479.
- Старостенкова М.М. Род ветреница // Биол. флора Моск. обл. 1976. Вып. 3. С. 119–138.
- Суриков И.М. Генетика внутривидовой несовместимости мужского гаметофита и пестика у цветковых растений // Успехи современной генетики. 1972. Т. 4. С. 119–169.
- Сундурков И.В. Особенности биологии, состояние ценопопуляций некоторых видов семейства *Orchidaceae* на Южном Урале (Башкортостан): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2002. 19 с.
- Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М., 1996. 207 с.
- Терехин Э.С. Семья и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95. 1996. 377 с.
- Терехин Э.С., Чубаров С.И., Романова В.О. К антэкологии видов рода *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*). Способы опыления и система скрещивания // Ботанический журнал. 1997. Т. 82, № 10. С. 14–25.
- Тихменёв Е.А. Антэкология растений острова Врангеля // Ботанический журнал. 1976. Т. 61, № 2. С. 164–175.
- Тихменёв Е.А. Сезонный ритм и экология цветения некоторых видов арктических камнеломок (*Saxifraga* L.) // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1980. С. 22–32.
- Тихменёв Е.А. Опыление и самоопылительный потенциал энтомофильных растений арктических и горных тундр северо-востока СССР // Экология. 1984. № 4. С. 8–15.
- Тихменёв Е.А., Тихменёва И.Б. О цветении и опылении некоторых растений степных сообществ бассейна Верхней Индигирки // Экология опыления: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1978. С. 31–37.
- Ткаченко К.Г. Виды рода *Iris* L. в коллекциях-экспозициях живых растений альпинария Ботанического сада Петра Великого Ботанического института РАН // Вестник Удмуртского ун-та. Биология. Науки о Земле. 2013. Вып. 3. С. 35–43.
- Томилова Л.И. Некоторые данные о гинодиции уральских эндемичных гвоздик в условиях культуры // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1981. С. 20–28.

- Томилова Л.И. Цветение некоторых эндемиков Урала семейства *Caryophyllaceae* в условиях культуры // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1982. С. 3–18.
- Томилова Л.И. К антропоэкологии высокогорных эндемиков Урала (сем. *Caryophyllaceae*) в условиях культуры // Экология опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1984. С. 3–15.
- Томилова Л.И., Королёва Е.Ф. Цветение, опыление и семенная продуктивность эндемичных уральских астрагалов при интродукции // Экология цветения и опыления растений: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 1989. С. 6–18.
- Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М.: Колос, 1968. 447 с.
- Усков Н.Н. Репродуктивная биология некоторых декоративных видов лютиковых Предуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1999. 22 с.
- Устинова Е.И. К вопросу о биологии цветения и опыления различных видов лука // Доклады ВАСХНИЛ. 1950. Вып. 10. С. 16–24.
- Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Федоров Ал. А. Тератология и закон гомологических рядов Н.И. Вавилова // Ботанический журнал. 1968. Т. 53, № 4. С. 461–469.
- Фишптов Е.Г. Внутривидовая изменчивость и экология видов рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (сем. *Orchidaceae*) на Урале: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 24 с.
- Фролов Ю.М. Особенности семенного возобновления *Rhodiola rosea* L. на Печерском Урале // Репродуктивная биология растений: сб. статей. Сыктывкар, 1998. С. 51–54.
- Хайретдинов С.С. Биология цветения лука косого // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 1987. № 145. С. 43–48.
- Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980. С. 105–118.
- Холина А.Б., Маркелова О.В., Холин С.К. Структура популяций и репродуктивная биология редкого эндемичного вида *Oxytropis chankaensis* Jurtz. // Ботанические исследования в азиатской России. Барнаул, 2003. С. 369–370.
- Хомутовский М.Г. Антропоэкология, семенная продуктивность и оценка состояния ценопопуляций некоторых орхидных (*Orchidaceae* Juss.) Валдайской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 23 с.
- Хохлов С.С. Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М., Наука, 1967. Вып. 1. С. 43–105.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Курьянов П.Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР. Саратов: Изд-во СГУ, 1978. 224 с.
- Черемушкина В.А. Биология луков Евразии. Новосибирск: Наука, 2004а. 276 с.
- Черемушкина В.А. Особенности размножения видов рода *Allium* L. в природе // Сибирский экологический журнал. 2004б. Т. 11. № 2. С. 195–200.
- Чернов Ю.И. Антофильные насекомые в подзоне типичных тундр Западного Таймыра и их роль в опылении растений // Структура и функция биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 264–290.
- Чубирко М.М. Эмбриологическое исследование астрагала сладколистного (*Astragalus glycyphyllos* L.) // Биологические науки. 1989. № 4. С. 62–65.
- Шамигулова А.С. Особенности биологии и экологии, динамика ценопопуляций *Orchis militaris* L. (*Orchidaceae*) в степной зоне Башкирского Зауралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2012. 18 с.
- Шамурин В.Ф. Вопросы опыления растений (обзор работ О. Хагерупа) // Ботанический журнал. 1956. Т. 41, № 9. С. 1380–1384.
- Шамурин В.Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.: Л., 1966. С. 5–125.
- Шамурин В.Ф., Тихменёв Е.А. Цветение и плодоношение бобовых (*Leguminosae*) и норичниковых (*Scrophulariaceae*) на острове Врангеля // Ботанический журнал. 1971. Т. 56, № 3. С. 403–413.
- Шереметьев С.Н. О приспособительном значении полового диморфизма цветковых растений // Ботанический журнал. 1983. Т. 68, № 5. С. 561–571.
- Шибанова Н.Л. Репродуктивная биология некоторых редких видов орхидей Предуралья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 1996. 18 с.
- Шибанова Н.Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (*Orchidaceae*) // Вестник Пермского университета. 2000. Вып. 2. Биология. С. 27–31.
- Шибанова Н.Л. Некоторые особенности репродуктивной биологии орхидей Среднего Урала // Ботанический журнал. 2006. Т. 91, № 9. С. 1354–1369.
- Шибанова Н.Л., Долматова Я.В. Распространение и биология цветения некоторых видов орхидей Пермской области // Проблемы репродуктивной биологии растений: тез. докл. симпозиума. Пермь, 1996. С. 233–235.

- Шибанова Н.Л., Столбова М.Г. К антропоэкологии редких видов орхидных Предуралья // Научное обозрение. 2012. № 2. С. 94–105.
- Шишова Н.Н. Периодичность цветения и экология опыления некоторых видов вересковых кустарничково-лишайниковых ассоциаций // Идеи, гипотезы, поиск. Естество-мат. науки. Техн. науки. № 9. 2002. С. 15–18.
- Шугаева Е.В., Перебийнос Л.Н. Особенности цветения и процесс оплодотворения у астрагала шерстистоцветкового (*Astragalus dasyanthus* Pall.) // Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты): тез. докл. совещания по цветению, опылению и семенной продуктивности растений. Пермь. 1987. С. 97–98.
- Щедокова Л.Г., Глузов С.Г. К вопросу о цветении и плодоношении наперстянки крупноцветковой в Предуралье // Проблемы размножения цветковых (прикладные аспекты): тез. докл. совещания по цветению, опылению и семенной продуктивности растений. Пермь. 1987. С. 98–99.
- Abbott R. J., Schmitt J. Effect of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L. var. *Hibernicus* Syme) // *New Phytol.* 1985. Vol. 101, № 1. P. 219–229.
- Ackerman J.D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system // *Madrono*. 1981. Vol. 28, № 3. P. 101–110.
- Ackerman J.D., Mesler M.R. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae) // *Amer. J. Bot.* 1979. Vol. 66, № 7. P. 820–824.
- Alexandersson R., Agren J. Genetic structure in the nonrewarding, bumblebee-pollinated orchid *Calypso bulbosa* // *Heredity*. 2000. Vol. 85, № 4. P. 401–403.
- Aragon C.F., Escudero A. Mating system of *Helianthemum squamatum* (Cistaceae), a gypsophile specialist of semi-arid Mediterranean environments // *Bot. helv.* 2008. Vol. 118, № 2. P. 129–137.
- Arroyo K. Breeding systems and pollination biology in *Leguminosae* // *Advances in legume systematics*. Kew. 1981. Pt. 2. P. 723–769.
- Barrett S.C. Dimorphic incompatibility and gender in *Nymphoides indica* (Menyanthaceae) // *Can. J. Bot.* 1980. Vol. 58, № 17. P. 1938–1942.
- Barrett S.C., Hander L.D., Cole W.W. Correlated evolution of floral morphology and mating-type frequencies in a sexually polymorphic plant // *Evolution (USA)*. 2004. Vol. 58, № 5. P. 964–975.
- Beattie A.J. Studies in the pollination ecology of *Viola*. I. The pollen content of stigmatic cavities // *Watsonia*. 1969. Vol. 7, № 3. P. 142–156.
- Bixby P.J., Levin D.A. Response to selection on autogamy in *Phlox* // *Evolution (USA)*. 1996. Vol. 50, № 2. P. 892–899.
- Boufford D.E. The systematics and evolution of *Circaea* (Onagraceae) // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1982. Vol. 69, № 4. P. 804–994.
- Boyden T.C. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors // *Oecologia*. 1982. Vol. 55, № 2. P. 178–184.
- Brantjes N.B.M. Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) // *Acta bot. neerl.* 1981. Vol. 30, № 1. P. 59–68.
- Brantjes N.B.M., Bos J.J. Hawkmoth behavior and flower adaptation reducing self-pollination in two liliiflorae // *New Phytologist*. 1980. Vol. 84, № 1. P. 139–143.
- Bryx R., Jacquemyn H., Hermy M. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae) // *Bot. J. Linn.Soc.* 2008. Vol. 157, № 4. P. 713–721.
- Brunsborg K. Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex // *Opera Bot.* 1977. Vol. 42. P. 1–18.
- Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) // *Ann. bot. fenn.* 2003. Vol. 40, № 5. P. 243–253.
- Busch J.W. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae) // *Amer. J. Bot.* 2005. Vol. 92, № 9. P. 1503–1512.
- Campbell C.S., Famous N.C., Zuck M.G. Pollination biology of *Primula laurentiana* (Primulaceae) in Maine // *Rhodora*. 1986. Vol. 88, № 854. P. 253–260.
- Carlson M.L., Gisler S.D., Kelso S. The role of reproductive assurance in the Arctic: A comparative study of a homostylous and distylous species pair // *Arct., Antarct., and Alp. Res.* 2008. Vol. 40, № 1. P. 39–47.
- Catling P.M. Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C.Rich (Orchidaceae) // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1980. Vol. 107, № 4. P. 6–9.
- Catling P.M. Self-pollination and probable autogamy in Chamisso's orchid *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichb. F. // *Natur. Can.* 1984. Vol. 111, № 4. P. 451–453.
- Clay K., Lewin D.A. Quantitative variation in *Phlox*: comparison of selfing and outcrossing species // *Amer. J. Bot.* 1989. Vol. 76, № 4. P. 577–588.
- Coker P.D., Coker A.M. Biological flora of the British Isles. *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. // *J. Ecol.* 1973. Vol. 61, № 3. P. 901–913.
- Colling G., Reckinger C., Matthies D. Effects of pollen quantity and quality on reproduction and off-

- spring vigor in the rare plant *Scorzonera humilis* (Asteraceae) // Amer. J. Bot. 2004. Vol. 91, № 11. P. 1774–1782.
- Crosby J.L. High proportions of homostyle plants in populations of *Primula vulgaris* // Nature. 1940. Vol. 145. P. 672–673.
- Crosby J.L. Outcrossing on homostyle primrose // Heredity. 1959. Vol. 13. P. 127–131.
- Dafni A., Ivri G. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry // Plant. Syst. and Evol. 1981. Vol. 137, № 4. P. 529–542.
- Damgaard C., Abbott R.J. Positive correlations between selfing rate and pollen-ovule ratio within plant populations // Evolution (USA). 1995. Vol. 49, № 1. P. 214–217.
- Daumann E. Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* // Österr. bot. Z. 1968. Vol. 115, № 4. S. 434–446.
- Daumann E. Zur Blütenökologie von *Digitalis* // Preslia. 1970. Vol. 42. S. 317–329.
- Daumann E. Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Mercurialis* L. // Preslia. 1972. Vol. 44, № 4. S. 308–315.
- Douglas K.L., Cruden R.W. The reproductive biology of *Anemone canadensis* (Ranunculaceae): breeding system and facilitation of sexual selection // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81, № 3. P. 314–321.
- Doust J.L., Doust L.L. Life-history patterns in British Umbelliferae: a review // Bot. J. Linnean Soc. 1982. Vol. 85, № 3. P. 179–194.
- Duffield W.J. Pollination ecology of *Castilleja* in Mount Rainier National Park // Ohio. J. Sci. 1972. Vol. 72, № 2. P. 110–114.
- Dulberger R. Distyly in *Linum pubescens* and *L. mucronatum* // Bot. J. Linnean Soc. 1973. Vol. 66, № 2. P. 117–126.
- Dulberger R. Dimorphic exine sculpturing in three distylous species of *Linum* (Linaceae) // Plant. Syst. and Evol. 1981. Vol. 139, № 1–2. P. 113–119.
- Emms S.K. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 914–923.
- Emms S.K. Temporal patterns of seed and decelerating fitness returns on female allocation in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae) on andromonoecious lily // Amer. J. Bot. 1996. Vol. 83, № 3. P. 304–315.
- Fett W.F., Paxton J.D., Dickinson D.B. Studies on the self-incompatibility response of *Lilium longiflorum* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63, № 8. P. 1104–1108.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23(3). P. 135–233.
- Ganders F.R. The biology of heterostyly // New Zealand J. of Botany. 1979. Vol. 17, № 4. P. 607–635.
- Graumann S., Gottsberger G. Reproductive strategies in allogamous and autogamous *Senecio* species // Lagasalia. 1988. Vol. 15. Extra. P. 673–679.
- Gray A. Genetic diversity and its conservation in natural populations of plants // Biodiver. Zett.m 1996. Vol. 3, № 3. P. 71–80.
- Green T.W., Bohart G.E. The pollination ecology of *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (Leguminosae) // Amer. J. Bot. 1975. Vol. 62, № 4. P. 379–386.
- Grundt H.H., Borgen L., Elven R. Aspects of reproduction in *Cerastium alpinum* on calcic and ultramafic soils in Central Norway // Nord. J. Bot. 1999. Vol. 19, № 4. P. 447–453.
- Hagerup O. Bud autogamy in some northern orchids // Phytomorph. 1952. Vol. 2. P. 51–60.
- Hardy O.J. et al. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (Asteraceae) // J. Evol. Biol. 2004. Vol. 17, № 4. P. 795–806.
- Haslerud H.-D. Pollination of some Ericaceae in Norway // Norw. J. Bot. 1974. Vol. 21, № 3. P. 211–216.
- Jakubská A. et al. How do orchids lure pollinators? Nectar chemical composition of *Epipactis helleborine* s.l. (Orchidaceae, Neottieae) and its influence on insects reactions in field conditions // Pestycydy. 2005. № 4. P. 175–180.
- Jones B., Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina* // Plant Ecol. 1999. Vol. 141. P. 151–161.
- Kasagi T., Kudo G. Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients // Amer. J. Bot. 2003. Vol. 90, № 9. P. 1321–1327.
- Kesseli R.V. Population biology and conservation of rare plants // Appl. Popul. Biol. Dordrecht etc. 1992. P. 69–90.
- Kevan P.G. Insect pollination of high Arctic flowers // J. Ecol. 1972. Vol. 60, № 3. P. 831–847.
- Kimata M. Comparative studies on the reproductive systems of *Cardamine flexuosa*, *C. impatiens*, *C. scutata* and *C. lyrata*, Cruciferae // Bot. Mag. Tokyo. 1983. Vol. 96, № 1044. P. 299–312.
- Knuth P. Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898a. Bd. I. 400 S.; 1898b. Bd. II. T. 1. 696 S.; 1899. Bd. II. T. 2. 705 S.; 1904. Bd. III. T. 1. 570 S.; 1905. Bd. III. T. 1. 2. 598 S.
- Koniuszek J.W.J. et al. Estimation of selfing rate in a natural population of *Scrophularia nodosa* L. using allozymes // Acta bot. neerl. 1986. Vol. 35, № 4. P. 393–403.

- Kugler H. Blütenökologie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1970. 345 S.
- Lack A. Competition for pollinators and evolution in *Centaurea* // *New Phytol.* 1976. Vol. 77, № 3. P. 787–792.
- Lack A. Competition for pollinators in the ecology of *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea nigra* L. I. Variation in flowering time // *New Phytol.* 1982. Vol. 92, № 2. P. 297–308.
- Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: An experimental test of the magnet species hypothesis // *Oecologia.* 1995. Vol. 101, № 4. P. 500–503.
- Lang D. Britain's orchids. Princeton: Wild Guides Ltd. 2004. 192 p.
- Lawrence M.E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: reproductive biology of a genus found primarily in unstable environments // *Austral. J. Bot.* 1985. Vol. 33, № 2. P. 197–208.
- Les D.H., Reinartz J.A., Esselman E.J. Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (*Asteraceae*), a threatened, self-incompatible plant // *Evolution (USA)*. 1991. Vol. 45, № 7. P. 1641–1650.
- Levin D.A. Sizes of natural microgametophyte populations in pistils of *Phlox drummondii* // *Amer. J. Bot.* 1990. Vol. 77, № 3. P. 356–363.
- Levin D.A., Berube D.E. *Phlox* and *Colias*: the efficiency of a pollination system // *Evolution (USA)*. 1972. Vol. 26, № 2. P. 242–250.
- Levin D.A., Kerster H.W. An analysis of interspecific pollen exchange in *Phlox* // *Amer. Naturalist.* 1967. Vol. 101, № 921. P. 387–399.
- Long R.W. Variation in natural populations of *Ruellia caroliniensis* (*Acanthaceae*) // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1974. Vol. 101, № 1. P. 1–6.
- Lord E.M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution // *Bot. Rev.* 1981. Vol. 47, № 4. P. 421–449.
- Lovis J.D. Lady's slipper orchids (*Cypripedium calceolus* L.): a plea for help in its conservation // *Naturalist.* 1976. Vol. 132, № 3. P. 329–347.
- Macior L.W. Pollination adaptation in *Pedicularis groenlandica* // *Amer. J. Bot.* 1968. Vol. 55, № 8. P. 927–932.
- Macior L.W. The pollination ecology of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) in the Yukon territory // *Amer. J. Bot.* 1975. Vol. 62, № 10. P. 1065–1072.
- Macior L.W. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) // *Amer. J. Bot.* 1983. Vol. 70, № 6. P. 844–853.
- Macior L.W. Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) pollination // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1986. Vol. 113, № 2. P. 101–109.
- Maddox D.M. et al. Pollination biology of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) in California // *Can. J. Bot.* 1996. Vol. 74, № 2. P. 262–267.
- Manicacci D., Despres L. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina* // *Canad. J. Bot.* 2001. Vol. 79, № 9. P. 1107–1114.
- Mayers A.M., Lord E.M. Comparative development in the cleistogamous species *Viola odorata*. III: a histological study // *Bot. Gaz.* 1984. Vol. 145, № 1. P. 83–91.
- Massey J.R., Whitson P.D. Species biology, the key to plant preservation // *Rhodora.* 1980. Vol. 82, № 829. P. 97–103.
- Mesler M.R., Ackerman J.D., Lu K.L. The effectiveness of fungus gnats as pollinators // *Amer. J. Bot.* 1980. Vol. 67, № 4. P. 564–567.
- Molano-Flores B., Hendrix S.D. The effect of population size and density on the reproductive output *Anemone canadensis* (*Ranunculaceae*) // *Int. J. Sci.* 1999. Vol. 160, № 4. P. 759–766.
- Molano-Flores B., Hendrix S.D., Heard S.B. The effect of population size on stigma pollen load, fruit set, and seed in *Allium stellatum* Ker. (*Liliaceae*) // *Int. J. Sci.* 1999. Vol. 160, № 4. P. 753–757.
- Molau U. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (*Lentibulariaceae*) // *Nord. J. Bot.* 1993. Vol. 13, № 2. P. 149–157.
- Molau U., Prentice H.C. Reproductive system and population structure in three arctic *Saxifraga* species // *J. Ecol.* 1992. Vol. 80, № 1. P. 149–161.
- Mosquin T. The reproductive biology of *Calypto bulbosa* (*Orchidaceae*) // *Canad. Field.-Natur.* 1970. Vol. 84, № 3. P. 291–296.
- Mosquin T., Martin J.E.H. Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T., Canada // *Canad. Field.-Natur.* 1967. Vol. 81, № 3. P. 201–205.
- Murray B.G. Floral biology and self-incompatibility in *Linum* // *Bot. Gaz.* 1986. Vol. 147, № 3. P. 327–333.
- Nilsson L.A. Antecological studies on the Lady's slipper *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) // *Bot. Notiser.* 1979. Vol. 132. P. 329–347.
- Nilsson L.A. The pollination ecology of *Listera ovata* (*Orchidaceae*) // *Nord. J. Bot.* 1981. № 1(4). P. 461–480.
- Nilsson L.A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* // *Nature.* 1983a. Vol. 305, № 5937. P. 799–800.
- Nilsson L.A. Antecology of *Orchis mascula* (*Orchidaceae*) // *Nord. J. Bot.* 1983b. Vol. 3, № 2. P. 157–179.
- Nilsson L.A. Orchid pollination biology // *Trends Ecol. and Evol.* 1992. Vol. 7, № 8. P. 255–259.
- Ohara M., Abe J., Shimamoto Y. Variation of breeding system in natural populations of *Trillium kamtschaticum* // 15 th Int. Bot. Congr., Yokogama, Aug. 28–Sept. 3, 1993; Abstr. Yokogama, 1993. P. 285.

- Ornduff R. Cytogeography of *Nymphoides* (Menyanthaceae) // *Taxon*. 1970. Vol. 19, № 5. P. 715–719.
- Percival M.P., Morgan P. Observations on the floral biology of *Digitalis species* // *New Phytol.* 1965. Vol. 64, № 1. P. 269–275.
- Plack A. Sexual dimorphism in *Labiatae* // *Nature*. 1957. Vol. 180. P. 1218–1219.
- Proctor M., Yeo P. The pollination of flowers. N.-Y.: Taplinger Publishing company, 1972. 418 p.
- Puterbaugh M.N., Wied A., Galen C. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichium aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not // *Amer. J. of Botany*, 1997. Vol. 84, № 3. P. 393–400.
- Rathike B.J., Jules E.S. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions // *Curr. Sci. (India)*. 1993. Vol. 65, № 3. P. 273–277.
- Richards A.J. The sex life of primroses // *Nature*. 1984. Vol. 310, № 5972. P. 12–13.
- Schneider E.L., Moore L.A. Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. VII. The floral biology of *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla* // *Brittonia*. 1977. Vol. 29, № 1. P. 88–89.
- Solbrig O.T. On the relative advantages of cross- and self-fertilization // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1976. Vol. 63, № 2. P. 262–276.
- Stehlik I., Holderegger R. Spatial genetic structure and clonal diversity of *Anemone nemorosa* in late successional deciduous woodlands of Central Europe // *J. Ecol.* 2000. Vol. 88, № 3. P. 424–435.
- Summerhayes V.S. Wild orchids of Britain. London: Collins, 1951. 366 p.
- Sutherland S. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? // *Evolution (USA)*. 1986. Vol. 40, № 1. P. 117–128.
- Thompson J.D., Manicacci D., Tarayre M. Thirty-Five Years of Thyme: a tale of two polymorphisms // *BioScience*. 1998. Vol. 48, № 10. P. 805–815.
- Uphof C. Cleistogamic flowers // *Bot. Rev.* 1938. Vol. 4, № 1. P. 21–49.
- Valdeyron G., Dommee B., Vernet Ph. Self-fertilisation in male-fertile plants of a gynodioecious species: *Thymus vulgaris* L. // *Heredity*. 1977. Vol. 39, № 2. P. 243–249.
- Vasudevan N.R. Heterostyly and breeding mechanism of *Nymphoides cristatum* (Roxb.) O. Kuntze // *J. Bombay Natur. Hist. Soc.* 1975. Vol. 72, № 3. P. 677–682.
- Velde G. van der, Heijden L.A. van der. The floral biology and seed production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) // *Aquat. Bot.* 1981. Vol. 10, № 3. P. 261–293.
- Vogt C.A. Pollination in *Cypripedium reginae* (Orchidaceae) // *Lindleyana*. 1990. Vol. 5, № 3. P. 145–150.
- Vöth W. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Orchis militaris* L. // *Orchidee*. 1987. Vol. 38, № 2. P. 77–84.
- Vuilleumier B.S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms // *Evolution*. 1967. Vol. 21, № 2. P. 210–226.
- Wallace L.E. The cost of inbreeding in *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae) // *Amer. J. Bot.* 2003. Vol. 90, № 2. P. 235–242.
- Willson M., Miller L., Rathike B. Floral display in *Phlox* and *Geranium*: adaptive aspects // *Evolution (USA)*. 1979. Vol. 33, № 1, p. 1. P. 52–63.

References

- Abbott R. J., Schmitt J. Effect of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L. var. *hibernicus* Syme) *New Phytol.* V. 101, N 1 (1985): pp. 219–229.
- Ackerman J.D. Pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *occidentalis* (Orchidaceae): a food-deception system *Madrono* V. 28, N 3 (1981): pp. 101–110.
- Ackerman J.D., Mesler M.R. Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae) *Amer. J. Bot.* V. 66, N 7 (1979): pp. 820–824.
- Agadjanyan A.M. [The extent and distribution of heterostyly in system of Angiosperms] *Uspechi sovremennoy biologii* V. 120, N 4 (2000): pp. 348–360. (In Russ.).
- Alexandersson R., Agren J. Genetic structure in the nonrewarding, bumblebee-pollinated orchid *Calypso bulbosa* *Heredity* V. 85, N 4 (2000): pp. 401–403.
- Andronova E.V. [Lethal anomalies of the structure and development of the embryo of *Dactylorhiza fuchsii* (Orchidaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 96, N 7 (2011): p. 858–863. (In Russ.).
- Andronova E.V., Fillipov E.G. [Morphological features of flowers in self-pollinating plants of *Cypripedium calceolus* and *Cypripedium shanxiensis* (Orchidaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 92, N 3 (2007): pp. 360–362. (In Russ.).
- Antonova L.A. [Some anthecological features of *Anemone altaica* Fisch.] *Učenyje zapiski Permskogo universiteta. Biologija* N 206 (1970): pp. 65–69. (In Russ.).
- Antonova L.A. [Anthecology of early spring ephemerals of broadleaf forest] *Vestnik Leningradskogo universiteta* Iss. 1 (1973): p 28–35. (In Russ.).
- Antonova L.A. [Anthecology of plants of broadleaf forest] *Ecologia opylenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm. 1976, pp. 30–63. (In Russ.).
- Antonova L.A. [Anthecology of early-flowering plants of Zauralie steppe] *Ecologia opylenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm. 1978, pp. 17–22. (In Russ.).

- Antonova L.A. [In addition to pollination ecology of some spring plants of Zauralie forest-steppe] *Biologičeskie nauki* N 8 (1982): pp. 68-73. (In Russ.).
- Aragon C.F., Escudero A. Mating system of *Helianthemum squamatum* (Cistaceae), a gypsophile specialist of semi-arid Mediterranean environments *Bot. helv.* V. 118, N 2 (2008): pp. 129-137.
- Arroyo K. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae *Advances in legume systematics*. Kew, 1981, pt. 2, pp. 723-769.
- Banacva Yu. A., Gordecva N.I. [Sexual differentiation of *Thymus elegans* Serg. (Lamiaceae) in forest-steppe of Novosibirsk region] *Rastitelnyj mir Aziatskoj Rossii*. N 2 (2008): pp. 61-66. (In Russ.).
- Barrett S.C. Dimorphic incompatibility and gender in *Nymphoides indica* (Menyanthaceae) *Can. J. Bot.* V. 58, N 17 (1980): pp. 1938-1942.
- Barrett S.C., Hander L.D., Cole W.W. Correlated evolution of floral morphology and mating-type frequencies in a sexually polymorphic plant *Evolution* (USA) V. 58, N 5 (2004): pp. 964-975.
- Bazilevskaya N.A. [Importance of the law of homologous series of N.I. Vavilov for introduction of plants] *Vsesojuznaja konferencija po teoreticeskim osnovam introdukcii rastenij: tesisy dokladov* [All-union conf. of theoretical basis of plant introduction. Abstracts]. Moscow, 1983, pp. 13. (In Russ.).
- Beattie A.J. Studies in the pollination ecology of *Viola*. I. The pollen content of stigmatic cavities *Watsonia* V. 7, N 3 (1969): pp. 142-156.
- Belkovskaya T.P. [In addition to flowering, pollination and seed reproduction of the Urals flora endemic – *Astragalus kungurensis* Boriss.] *Ecologia opylenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1978, pp. 76-88. (In Russ.).
- Belkovskaya T.P. [In addition to anthecology of some relict and endemic species of *Astragalus* of Kungur forest-steppe] *Ecologia opylenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1984, pp. 34-45. (In Russ.).
- Belkovskaya T.P. [Flowering, pollination and seed reproduction of the Urals flora endemic *Oxytropis uralensis* (L.) DC.] *Ecologia opylenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1989, pp. 26-37. (In Russ.).
- Berg R.L., Kolosova L.D. [Correlation pleiads of features of *Veronica serpyllifolia* L., *V. chamaedrys* L. and *V. krylovii* Schischk.] *Botaničeskij žurnal* V. 56, N 6 (1971): pp. 1083-1094. (In Russ.).
- Bespalova Z.G. [Flowering and fruit production of some *Artemisia* species of Central Kazakhstan] *Botaničeskij žurnal* V. 49, N 2. (1964): pp. 223-229. (In Russ.).
- Bespalova Z.G. [About flowering of cereals of dry steppes of Mongolia] *Problemy osvoenija pustyn* [Problems of deserts development]. Leningrad, 1978, N 1, pp. 52-55. (In Russ.).
- Bixby P.J., Levin D.A. Response to selection on autogamy in *Phlox* *Evolution* (USA) V. 50, N 2 (1996): pp. 892-899.
- Blinova I.V. [Features of orchid pollination in northern latitudes] *Bulleten' MOIP. Otd. Biol.* V. 113, N 1 (2008): pp. 39-47. (In Russ.).
- Bolshakov V.N., Gorchakovskij P.L., eds. *Krasnaja kniga Sredntgo Urala* [Red Book of the Middle Urals]. Ekaterinburg, Uralskij universitet Publ., 1996, 279 p. (In Russ.).
- Boronnikova S.V. [Reproductive biology of *Lilium martagon* L.] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 3. Biology (1997): pp. 50-56. (In Russ.).
- Boronnikova S.V. [Seed production of *Lilium martagon* L. *pilosusculum* (Frey) Miscz. ex Iljin and *Paeonia anomala* L. (Perm region)] *Rastitel'nye resursy* V. 38, iss. 3 (2002): pp. 50-53. (In Russ.).
- Boronnikova S.V. [Heterogeneity of coenopopulations of two *Adonis* L. species] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 3 (2005): pp. 22-36. (In Russ.).
- Boronnikova S.V., Tihomirova N.N. [Seed production of rare medicinal species *Digitalis grandiflora* Mill. in Perm region] *Rastitel'nye resursy* V. 45, iss. 2 (2009): pp. 17-22. (In Russ.).
- Boufford D.E. The systematics and evolution of *Circaea* (Onagraceae) *Ann. Mo. Bot. Gard.* V. 69, N 4 (1982): pp. 804-994.
- Boyden T.C. The pollination biology of *Calypso bulbosa* var. *americana* (Orchidaceae): initial deception of bumblebee visitors *Oecologia* V. 55, N 2 (1982): pp. 178-184.
- Brantjes N.B.M. Ant. bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae) *Acta bot. neer.* V. 30, N 1 (1981): pp. 59-68.
- Brantjes N.B.M., Bos J.J. Hawkmoth behavior and flower adaptation reducing self-pollination in two liliiflorae *New Phytologist*. V. 84, N 1 (1980). P. 139-143.
- Brunsborg K. Biosystematics of the *Lathyrus pratensis* complex *Opera Bot.* V. 42 (1977): pp. 1-18.
- Brys R., Jacquemyn H., Hermy M. Pollination efficiency and reproductive patterns in relation to local plant density, population size, and floral display in the rewarding *Listera ovata* (Orchidaceae) *Bot. J. Linn. Soc.* V. 157, N 4 (2008): pp. 713-721.
- Brzosko E. The dynamics of island populations of *Platanthera bifolia* in the Biebrza National Park (NE Poland) *Ann. bot. fenn.* V. 40, N 5 (2003): pp. 243-253.
- Burova E.A. [Autogamy of *Iris* species] *Botaničeskij žurnal* V. 55, N 9 (1970): pp. 1344-1348. (In Russ.).
- Busch J.W. The evolution of self-compatibility in geographically peripheral populations of *Leavenworthia alabamica* (Brassicaceae) *Amer. J. Bot.* V. 92, N 9 (2005): pp. 1503-1512.
- Bychenko T.M. [Details of development biology and ontogenetic states of rare species of Pribaikalie *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae)]

- Botaničeskij žurnal* V. 94, N 3 (2009): pp. 352-359. (In Russ.).
- Campbell C.S., Famous N.C., Zuck M.G. Pollination biology of *Primula laurentiana* (Primulaceae) in Maine *Rhodora* V. 88, N 854 (1986): pp. 253-260.
- Carlson M.L., Gisler S.D., Kelso S. The role of reproductive assurance in the Arctic: A comparative study of a homostylous and distylous species pair *Arct., Antarct., and Alp. Res.* V. 40, N 1 (2008): pp. 39-47.
- Catling P.M. Rain-assisted autogamy in *Liparis loeselii* (L.) L.C.Rich (Orchidaceae) *Bull. Torrey Bot. Club.* V. 107, N 4 (1980): pp. 6-9.
- Catling P.M. Self-pollination and probable autogamy in Chamisso's orchid *Platanthera chorisiana* (Cham.) Reichb. F. *Natur. Can.* V. 111, N 4 (1984): pp. 451-453.
- Cherëmushkina V.A. *Biologija lukov Evrazii* [Biology of the eurasian *Allium* species]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2004a. 276 p. (In Russ.).
- Cherëmushkina V.A. [Features of *Allium* species reproduction in nature] *Sibirskij ékologičeskij žurnal* V. 11, N 2 (2004b): pp. 195-200. (In Russ.).
- Chernov Yu.I. [Anthophilous insects in the subzone of typical tundras of western Taimyr and their role in plant pollination] *Struktura i funkcija biogeocenozov Tajmyrskoj tundry* [Structure and functions of biogeocoenoses of Taimyr tundra]. Leningrad, 1978. pp. 264-290. (In Russ.).
- Chubirko M.M. [Embryological study of *Astragalus glycyphyllos* L.] *Biologičeskie nauki* N 4 (1989): pp. 62-65. (In Russ.).
- Clay K., Lewin D.A. Quantitative variation in Phlox: comparison of selfing and outcrossing species *Amer. J. Bot.* V. 76, N 4 (1989): pp. 577-588.
- Coker P.D., Coker A.M. Biological flora of the British Isles *Phyllocladon caerulea* (L.) Bab. *J. Ecol.* V. 61, N 3 (1973): pp. 901-913.
- Colling G., Reckinger C., Matthies D. Effects of pollen quantity and quality on reproduction and offspring vigor in the rare plant *Scorzonera humilis* (Asteraceae) *Amer. J. Bot.* V. 91, N 11 (2004): pp. 1774-1782.
- Crosby J.L. High proportions of homostyle plants in populations of *Primula vulgaris* *Nature.* V. 145 (1940): pp. 672-673.
- Crosby J.L. Outcrossing on homostyle primrose *Heredity* V. 13 (1959): pp. 127-131.
- Dafni A., Ivri G. The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae) – pollen imitation and facultative floral mimicry *Plant. Syst. and Evol.* V. 137, N 4 (1981): pp. 529-542.
- Damgaard C., Abbott R.J. Positive correlations between selfing rate and pollen-ovule ratio within plant populations *Evolution (USA)* V. 49, N 1 (1995): pp. 214-217.
- Darwin Ch. [The different forms of flowers on plants of the same species] *Sobranie sočinenij* [Works]. Moscow, Leningrad, 1948. V. 7, pp. 35-251. (In Russ.).
- Darwin Ch. *Opylenie orchidej nasekomymi* [Fertilisation of Orchids] *Sobranie sočinenij* [Works]. Moscow, Leningrad, 1950. V. 6. 696 p. (In Russ.).
- Daumann E. Zur Bestäubungsökologie von *Cypripedium calceolus* *Österr. bot. Z.* V. 115, N 4. (1968): s. 434-446.
- Daumann E. Zur Blütenökologie von *Digitalis Preslia* V. 42 (1970): s. 317-329.
- Daumann E. Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Mercurialis L. Preslia* V. 44, N 4 (1972): s. 308-315.
- Demyanova E.I. [In addition to anthecology of plants of desert steppes of Central Kazakhstan] *Ecologia opvlenia* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1976. Iss. 2. pp. 63-78. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [The extent of gynodioecy in Angiosperms] *Botaničeskij žurnal* V. 70, N 10 (1985): pp. 1289-1301. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Polovoj polimorfizm cvetkovych rastenij. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Sexual polymorphism of Angiosperms. Abstract Dokt. Diss.]. Moscow, 1990. 35 p.
- Demyanova E.I. [Gynodioecy] *Émbriologija cvetkovych rastenij. Terminologija i koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. St. Petersburg, 2000a, pp. 78-82. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [In addition to study of anthecology and sexual polymorphism of *Apiaceae* of forest-steppe Zauralie] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 2. Biology (2000b): pp. 53-57. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [In addition to method of study of protected plants populations] *Problemy Krasnykh knig regionov Rossii* [Problems of regional Red Books In Russia: materials of interregional scientific-practical conference]. Perm, 2006, pp. 132-134. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Antëkolodija* [Anthecology: tutorial]. Perm, 2010a. 116 p. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [About seed production of *Scutellaria oxyphylla* Juz. in natural populations and while introduction] *Vestnik Permskogo Universiteta. Serija Biologija* Iss. 3 (2010b): pp. 4-6 (In Russ.).
- Demyanova E.I. [About methods of anthecology studies for introduction] *Biologičeskoe raznoobrazie. Introdukcija rastenij* [Biodiversity. Plant Introduction]. St. Petersburg, 2011, pp. 211-213. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [About sexual structure of some dioecious plants populations] *Botaničeskij žurnal* V. 97, N 9 (2012a): pp. 27-38. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [Anthecology and seed production of some dioecious plants of forest-steppe Zauralie] *Botaničeskij žurnal* V. 97, N 12 (2012b): pp. 1533-1550. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [About mating systems of protected Angiosperms of Perm region] *Vestnik Permskogo*

- Universiteta. Serija Biologija* Iss. 3 (2014): pp. 4-18. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Kvitkina A.K., Lykov V.A. [Details of pollination of *Heracleum sibiricum* L. and *Seseli libanotis* (L.) Koch (Apiaceae) in Priuralie] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 5(10). *Biologija* (2007): pp. 6-14. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Lykov V.A., Vozhakova A.V. [Details of pollination of sexual forms of flowers of *Thymus marschallianus* Willd.] *Ėkologija opylenija cvetkovych* [Ecology of pollination of Angiosperms]. Perm, 1987, pp. 78-89. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Lykov V.A., Loginova E.A. [In addition to anthecological study of *Carum carvi* L. during introduction] *Ėkologija cvetenija i opylenija rastenij* [Ecology of flowering and pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1985, pp. 58-69. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Pokataeva N.V. [Some data about gynodioecy of *Dianthus acicularis* Fisch. (Caryophyllaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 62, N 10 (1977): pp. 1469-1479. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Ponomarev A.N. [In addition to anthecology of some steppe plants of forest-steppe Zauralie] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1979, pp. 113-125. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Shestakova O.M., Chernova S.V. [In addition to anthecological study of Apiaceae species in Preduralie] *Problemy reproduktivnoj biologii pastenij* [Problems of reproductive biology of plants]. Perm, 1996, pp. 79-80. (In Russ.).
- Demjanova E.I., Shestakova O.M., Detkova A.G. [About sexual structure of populations of gynodioecic Apiaceae species in Priuralie] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 2. *Biologija* (2000): pp. 58-61. (In Russ.).
- Denisova L.V., Vahrameeva M.G. [Genus *Cypripedium* L. 1. *Cypripedium calceolus* L. 2. *Cypripedium guttatum* Swartz.] *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1978. Iss. 4, pp. 62-70. (In Russ.).
- Dorofeev V.F., Filatenko A.A. [Formation and development of the doctrine of N.I. Vavilov about the centres of origin of cultural plants] *Genetika* V. 23, N 11 (1987): pp. 1916-1926. (In Russ.).
- Douglas K.L., Cruden R.W. The reproductive biology of *Anemone canadensis* (Ranunculaceae): breeding system and facilitation of sexual selection *Amer. J. Bot.* V. 81, N 3 (1994): pp. 314-321.
- Doust J.L., Doust L.L. Life-history patterns in British Umbelliferae: a review *Bot. J. Linnean Soc.* V. 85, N 3 (1982): pp. 179-194.
- Duffield W.J. Pollination ecology of *Castilleja* in Mount Rainier National Park *Ohio. J. Sci.* V. 72, N 2 (1972): pp. 110-114.
- Dulberger R. Distyly in *Linum pubescens* and *L. mucronatum* *Bot. J. Linnean Soc.* V. 66, N 2 (1973): pp. 117-126.
- Dulberger R. Dimorphic exine sculpturing in three distylous species of *Linum* (Linaceae) *Plant. Syst. and Evol.* V. 139, N 1-2 (1981): pp. 113-119.
- Efimov P.G. [The study of genetic polymorphism of *Dactylorhiza baltica*, *D. fuchsia* and *D. incarnate* (Orchidaceae) from northwest European part of Russia with USSR] *Botaničeskij žurnal* V. 97, N 6 (2012): pp. 751-761. (In Russ.).
- Elisafenko T.V. [Two types of flowering of rare Siberian *Viola* species (Violaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 83, N 6 (1998): pp. 66-73. (In Russ.).
- Elisafenko T.V. [Ecology of flowering of introduced rare Siberian *Viola* species (Violaceae)] *Sibirskij ėkologičeskij žurnal* N 6 (2001): pp. 711-716. (In Russ.).
- Elisafenko T.V., Semenova G.P. [Life strategy of rare Siberian *Viola* species (Violaceae) in culture] *Botaničeskij žurnal* V. 89, N 6 (2004): pp. 986-999. (In Russ.).
- Emms S.K. Andromonoecy in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae): spatial and temporal patterns of sex allocation *Amer. J. Bot.* Vol. 80 (1993): pp. 914-923.
- Emms S.K. Temporal patterns of seed and decelerating fitness returns on female allocation in *Zigadenus paniculatus* (Liliaceae) on andromonoecious lily *Amer. J. Bot.* V. 83, N 3 (1996): pp. 304-315.
- Fegri K., Pějl L. van der *Osnovy ėkologii opylenija* [The principles of Pollination Ecology.] Moscow, Mir Publ., 1982. 377 p. (In Russ.).
- Fett W.F., Paxton J.D., Dickinson D.B. Studies on the self-incompatibility response of *Lilium longiflorum* *Amer. J. Bot.* V. 63, N 8 (1976): pp. 1104-1108.
- Fědorov A.I.A. [Tetratology and the law of homologous series of N.I. Vavilov] *Botaničeskij žurnal* V. 53, N 4 (1968): pp. 461-469. (In Russ.).
- Fillipov E.G. *Vnutrividovaja izmenčivost' i ėkologija vidov roda Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (sem. Orchidaceae) na Urale. *Avtořef. diss. kand. biol. nauk* [Intraspecific variety and ecology of *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski species (Orchidaceae) in the Urals. Abstract Ph.D.]. Ekaterinburg, 1997. 24 p. (In Russ.).
- Frolov Ju.M. [Features seed the resumption of *Rhodiola rosea* L. on the Pechersk Urals] *Reproduktivnaja biologija rastenij* [Reproductive biology of plants: collected articles]. Syktyvkar, 1988, pp. 51-54. (In Russ.).
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants *Bot. Rev.* V. 23(3) (1957): pp. 135-233.
- Ganders F.R. The biology of heterostyly *New Zealand J. of Botany* V. 17, N 4 (1979): pp. 607-635.
- Gavrilyuk V.A. [About links between animal world and plants in Chukotka tundras] *Organizm i prirodnaia sreda* [Organism and nature environment]. Moscow, 1966. Iss. 69, pp. 98-126. (In Russ.).
- Giljarov M.S., ed. *Biologičeskij ėnciklopedičeskij slovar* [Biological Encyclopedic Dictionary].

- Moskow. Soviet encyclopedia Publ., 1986. 831 p. (In Russ.).
- Gladkova V.N. [Family *Orchidaceae*] *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1982. V. 6, pp. 248-275. (In Russ.).
- Glazunova K.P., Dlusskii G.M. [Connection between the structure of flowers and content of pollinators of some *Dipsacaceae* and *Asteraceae* species with similar-looking inflorescences-anthodies] *Žurnal obščej biologii* V. 68, N 5 (2007): pp. 361-378. (In Russ.).
- Glotova V.T., Klimentenko T.I. [Details of growth and development of *Knautia tatarica* (L.) Szabo introduced to Kuibyshev botanical garden] *Introdukcija, akklimatizacija, ochrana i ispol'zovanie rastenij* [Introduction, acclimation, protection and using of plants]. Kuibyshev, 1985. pp. 54-57. (In Russ.).
- Godin V.N. [Sexual structure of coenopopulations of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz in natura of Mounain Altai] *Botaničeskij žurnal* V. 87, N 9 (2002): pp. 92-98. (In Russ.).
- Godin V.N. [Anthecological features of sexual form of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz, grown up in Novosibirsk] *Rastitel'nye resursy* Iss. 4 (2003): pp. 68-76. (In Russ.).
- Godin V.N. [Morphology of flowers of *Pentaphylloides fruticosa* (L.) O. Schwarz (*Rosaceae*) in connection with their sexual structure] *Botaničeskij žurnal* V. 89, N 3 (2004): pp. 123-130. (In Russ.).
- Godin V.N., Demyanova E.I. [About extent of gynodioecy in Angiosperms] *Botaničeskij žurnal* V. 98, N 12 (2013): pp. 1465-1487. (In Russ.).
- Gogina E.E. [About variation in seed production of bisexual and female samles of *Thymus*] *Bjulleten' Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR* Iss. 82 (1971): pp. 72-76. (In Russ.).
- Gogina E.E. [Genus *Thymus* L.] *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1975. Iss. 2, pp. 137-168. (In Russ.).
- Gogina E.E. [Gynodioecy and polymorphism of *Thymus* species] *Tesisy dokladov 7 delegatskogo s'ezda Vsesojuznogo botanicheskogo obščestva* [Abstracts of 7 Delegates Congress of the All-Union Botanical Society, Donetsk, 11-14 May, 1983]. Leningrad, 1983. p. 15. (In Russ.).
- Gogina E.E. *Izmenčivost' i formoobrazovanie v rode tim'jan* [Variety and formation of genus *Thymus*]. Moscow, 1990. 208 p. (In Russ.).
- Gontar E.M. [Characteristic of coenopopulations of *Primula macrocalyx* (*Primulaceae*) in connection with heterostyly] *Botaničeskij žurnal* V. 73, N 1 (1988): pp. 90-97. (In Russ.).
- Grant V. *Vidoobrazovanie u rastenij* [Plant Speciation]. Moscow, Mir Publ., 1984. 528 p. (In Russ.).
- Graumann S., Gottsberger G. Reproductive strategies in allogamous and autogamous *Senecio* species *Lagascalia* V. 15. Extra (1988): pp. 673-679.
- Gray A. Genetic diversity and its conservation in natural populations of plants *Biodiver. Zett. m.* V. 3, N 3 (1996): pp. 71-80.
- Green T.W., Bohart G.E. The pollination ecology of *Astragalus cibarius* and *Astragalus utahensis* (*Leguminosae*) *Amer. J. Bot.* V. 62, N 4 (1975): pp. 379-386.
- Grundt H.H., Borgen L., Elven R. Aspects of reproduction in *Cerastium alpinum* on calcic and ultramafic soils in Central Norway *Nord. J. Bot.* V. 19, N 4 (1999): pp. 447-453.
- Hagerup O. Bud autogamy in some northern orchids *Phytomorph.* V. 2 (1952): pp. 51-60.
- Hairetdinov S.S. [Flowering biology of *Allium obliquum* L.] *Bjulleten' Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR* N 145 (1987): pp. 43-48. (In Russ.).
- Hardy O.J., Ganzales-Martinez S.C., Freville H., Boquien G., Mignot A., Colas B., Olivieri I. Fine-scale genetic structure and gene dispersal in *Centaurea corymbosa* (*Asteraceae*) *J. Evol. Biol.* V. 17, N 4 (2004): pp. 795-806.
- Haslerud H.-D. Pollination of some Ericaceae in Norway *Norw. J. Bot.* V. 21, N 3 (1974): pp. 211-216.
- Hodachek E.A. [In addition to problems of pollination of tundra plants (western Taimyr)] *Biogeocoenozy Tajmyrskoj tundry* [Biogeocoenoses of Taimyr tundra]. Leningrad, 1980, pp. 105-118. (In Russ.).
- Hohlov S.S. [Apomixis: classification and dispersal among Angiosperms] *Uspechi sovremennoj genetiki* Iss. 1 [Achievements of Modern Genetics Iss. 1]. Moscow, Nauka Publ., 1967. pp. 43-105. (In Russ.).
- Hohlov S.S., Zaitseva M.I., Kupriyanov P.G. *Vyjavlenie apomiktichnykh form vo flore cvetkovykh rastenij SSSR* [Detection of apomictic forms in the flora of Angiosperms in the USSR]. Saratov, SSU Press Publ., 1978. 224 p. (In Russ.).
- Holina A.B., Markelova O.V., Holin S.K. [Populations structure and reproductive biology of rare endemic *Oxvtropis chankaensis* Jurtz.] *Botaničeskije issledovanija v aziatskoj Rossii* [Botanical Researchs in the Asian part of Russia]. Barnaul, 2003, pp. 369-370. (In Russ.).
- Homutovskii M.G. *Antëkologija, semennaja produktivnost' i ocenka sostojanija cenopopuljacij nekotorych orchidnykh (Orchidaceae Juss.) Valdajskoj vozvyšennosti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Anthecology, seed production and evaluation of the state of some orchids (*Orchidaceae* Juss.) coenopopulations of Valdai Hills. Abstract Ph.D.]. Moscow, 2012, 23 p. (In Russ.).
- Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V., Ishbirdin A.H., Suyundukov I.V., Magaphurov A.N. [Anthecology, phenology and consorts of *Cypripedium calceolus* L. and *Cypripedium guttatum* Sw. in the South Urals] *Bjulleten' MOIP. Otd. Biol.* V. 110, iss. 6 (2005): pp. 40-46. (In Russ.).
- Ivanenko A.S. [About the use of law of homologous series in teratology] *Botaničeskij žurnal* V. 55, N 11 (1970): pp. 1667-1670. (In Russ.).

- Jakubská A., Kadej M., Prazado D., Steininger M. How do orchids lure pollinators? Nectar chemical composition of *Epipactis helleborine* s.l. (Orchidaceae, Neottieae) and its influence on insects reactions in field conditions *Pestycydy*. N 4 (2005): pp. 175-180.
- Jones B., Gliddon C. Reproductive biology and genetic structure in *Lloydia serotina* *Plant Ecol.* V. 141 (1999): pp. 151-161.
- Kaigorodova M.S. [Anthecology of plants of the Polar Urals] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1976a. Iss. 2, pp. 3-29. (In Russ.).
- Kaigorodova M.S. [Ecology of flowering and pollination of three *Pedicularis* species (*Scrophulariaceae*) in the upper stream of Sob river and Elets river (Polar Urals)] *Botaničeskij žurnal* V. 61, N 5 (1976b): pp. 726-730. (In Russ.).
- Kaigorodova M.S. [Anthecology of plants of *Racomitrium*-dominant tundra of the Polar Urals] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1979. pp. 80-108. (In Russ.).
- Kaigorodova M.S. [Ecology of flowering and pollination of plants of shale outcrop of the Polar Urals] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1980. pp. 3-21. (In Russ.).
- Kaigorodova M.S. [Anthecology of plants of *Eriophorum*- and *Carex*-dominant tundra of the Polar Urals] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1981. pp. 41-60. (In Russ.).
- Kamelina O.P. *Sistematičeskaja ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Dvudol'nye* [Systematic embryology of Angiosperms. Magnoliopsida]. Barnaul, Artica Publ., 2009. 500 p. (In Russ.).
- Kamelina O.P. *Sistematičeskaja ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Odnodol'nye* [Systematic embryology of Angiosperms. Liliopsida]. Barnaul, Artica Publ., 2011. 190 p. (In Russ.).
- Karimova O.A. *Introdukcija nekotorykh redkich vidov rastenij v lesostepnoj zone Predural'ja Baškortostana. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Introduction of some rare species of plants in the forest-steppe zone of Preduralie of Bashkortostan. Abstract Ph.D.]. Perm, 2004. 22 p. (In Russ.).
- Kartashova N.N. *Stroenie i funkcija nektarnikov cvetka dvudol'nykh rastenij* [Structure and function of Magnoliopsida flower nectaries]. Tomsk, 1965. 192 p. (In Russ.).
- Kasagi T., Kudo G. Variations in bumble bee preference and pollen limitation among neighboring populations: comparisons between *Phyllodoce caerulea* and *Phyllodoce aleutica* (Ericaceae) along snowmelt gradients *Amer. J. Bot.* V. 90, N 9 (2003): pp. 1321-1327.
- Kazakova A.A. [Allium] *Kul'turnaja flora SSSR. T. 10* [Cultural Flora of the USSR. V. 10]. Leningrad, 1978. 262 p. (In Russ.).
- Kerner A. von Marilaun. *Žizn' rastenij. T. 2* [Life of Plants. V. 2]. St. Petersburg, Prosveščenie Publ., 1902. 841 p. (In Russ.).
- Kesseli R.V. Population biology and conservation of rare plants *Appl. Popul. Biol. Dordrecht etc.* (1992): pp. 69-90.
- Kevan P.G. Insect pollination of high Arctic flowers *J. Ecol.* V. 60, N 3 (1972): pp. 831-847.
- Kimata M. Comparative studies on the reproductive systems of *Cardamine flexuosa*, *C. impatiens*, *C. scutata* and *C. lyrata*, Cruciferae *Bot. Mag. Tokyo* V. 96, N 1044 (1983): pp. 299-312.
- Kiril'lova I.A. *Orchidnye Pečoro-Ilyčeskogo zapovednika (Severnyj Ural)* [Orchidaceae of Pechoro-Ilychskii reserve (northern Urals)]. Syktyvkar, 2010. 143 p. (In Russ.).
- Kiril'lova I.A., Teteryuk L.V., Pestov S.V., Kirillov D.V. [Reproductive biology of *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) in the European part of northwest Russia] *Botaničeskij žurnal* V. 97, N 12 (2012): pp. 1516-1532. (In Russ.).
- Kiselyova T.G., Timonin A.K. [Efficiency of pollination of *Orchis militaris* in the southeast Mordovia] *Botaničeskij žurnal* V. 86, N 4 (2001): pp. 72-74. (In Russ.).
- Knuth P. *Handbuch der Blütenbiologie*. Leipzig, 1898a. Bd. I. 400 S.; 1898b. Bd. II. T. 1. 696 S.; 1899. Bd. II. T. 2. 705 S.; 1904. Bd. III. T. 1. 570 S.; 1905. Bd. III, T. 1, 2. 598 S.
- Knyazev M.S., Kulikov P.V. [*Orchis mascula* (Orchidaceae) in the Urals] *Botaničeskij žurnal* V. 79, N 11 (1994): pp. 51-58. (In Russ.).
- Knyazev M.S., Kutlunina N.A., Zimnitskaya S.A., Belyaev A.Yu. [Extention and genotypic variety of *Cardamine trifida* (Brassicaceae) in the Urals] *Botaničeskij žurnal* V. 95, N 12 (2010): pp. 1718-1726. (In Russ.).
- Kobahidze L.A. [Formation of generative parts and pollination of *Cerastium kazbek* (Caryophyllaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 78, № 7 (1993): pp. 21-26. (In Russ.).
- Kolomeitseva G.L., Antipina V.A., Shirokov A.I., Homutovskii M.I., Babosha A.V., Ryabchenko A.S. *Semena orchidej: razvitie, struktura, proras-tanie* [Orchids seeds: development, structure, germination]. Moscow, 2012. 352 p. (In Russ.).
- Kolosova L.D., Rostova N.S. [Ecological and taxonomical variety of correlation systems on the example of *Veronica*] *Genetika chozjajstvenno-cennnykh priznakov vysshvch rastenij* [Genetics of economically valuable features of Land plants]. Novosibirsk, 1990. pp. 53-87. (In Russ.).
- Kolyasnikova N.L. [Reproductive biology of some perennial *Astragalus* species (Fabaceae)] *Botaničeskij žurnal* V. 89, N 5 (2004): pp. 70-77. (In Russ.).
- Koniuszek J.W.J., Bast-Cramer W.B., Geerlings R.A., Verkleij J.A.C. Estimation of selfing rate in a natural population of *Scrophularia nodosa* L. using allozymes *Acta bot. neerl.* V. 35, N 4 (1986): pp. 393-403.

- Konycheva V.I. [About flowering of *Artemisia turanica* Krasch. and *A. diffusa* Krasch. ex Poljak.] *Botaničeskij žurnal* V. 51, N 4 (1966): pp. 567-570. (In Russ.).
- Konycheva V.I. [In addition to biology and embryology of *Astragalus vilosissimus* Bge. and *A. unifoliatus* Bge.] *Materialy po strukturnym i funkcional'nym osobennostjam poleznych dikoras-tuščich rastenij Uzbekistana* [Materials about structural and functional features of useful wild plants of Uzbekistan]. Tashkent, 1970, pp. 52-65. (In Russ.).
- Kordyum E.L., Glushenko G.I. *Citoëmbriologičeskie aspekty problemy pola pokrytosemennykh* [Cytological aspects of sex of Angiosperms]. Kiev. Naukova Dumka Publ., 1976. 197 p. (In Russ.).
- Krivosheev M.M. *Ėkologija reprodukcii nekotorykh vidov orchidnykh (Orchidaceae Juss.) Južnogo Urala. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Ecology of reproduction of some orchids species (*Orchidaceae* Juss.) of the southern Urals. Abstract Ph.D.]. Ufa, 2012. 15 p. (In Russ.).
- Kugler H. *Blütenökologie*. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag, 1970. 345 S.
- Kulikov P.V. *Ėkologija i reproduktivnye osobnosti redkich orchidnykh Urala. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Ecology and reproductive features of rare orchids of the Urals. Abstract Ph.D.]. Ekaterinburg, 1995. 24 p. (In Russ.).
- Kulikov P.V. [Biological features of reproduction and population dynamics of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) in the Middle Urals] *Bjulleten' MOIP. Otd. Biol.* V. 102, iss. 3 (1997): pp. 61-67. (In Russ.).
- Kutlunina N.A., Zimnitskaya S.A., Maksimov M.S. [Genetic variety of *Astragalus clerceanus* Ikjin et Krasch. in connection with the structure of reproduction system and population size] *Botaničeskie issledovanija na Urale* [Botanical Researches in the Urals]. Perm, 2009, pp. 216-219. (In Russ.).
- Kuznetsova M.S. [Anthecology of some main components of *Racomitrium*-dominant tunda in the Polar Urals] *Učenyje zapiski Permskogo universiteta* N 206 (1970): pp. 47-57. (In Russ.).
- Lack A. Competition for pollinators and evolution in *Centaurea* *New Phytol.* V. 77, N 3 (1976): pp. 787-792.
- Lack A. Competition for pollinators in the ecology of *Centaurea scabiosa* L. and *Centaurea nigra* L. I. Variation in flowering time *New Phytol.* V. 92, N 2 (1982): pp. 297-308.
- Lammi A., Kuitunen M. Deceptive pollination of *Dactylorhiza incarnata*: An experimental test of the magnet species hypothesis *Oecologia* V. 101, N 4 (1995): pp. 500-503.
- Lang D. *Britain orchids*. Princeton, Princeton University Press, 2004. 192 p.
- Lawrence M.E. *Senecio* L. (*Asteraceae*) in Australia: reproductive biology of a genus found primarily in unstable environments *Austral. J. Bot.* V. 33, N 2 (1985): pp. 197-208.
- Les D.H., Reinartz J.A., Esselman E.J. Genetic consequences of rarity in *Aster furcatus* (*Asteraceae*), a threatened, self-incompatible plant *Evolution (USA)* V. 45, N 7 (1991): pp. 1641-1650.
- Levin D.A. Sizes of natural microgametophyte populations in pistils of *Phlox drummondii* *Amer. J. Bot.* V. 77, N 3 (1990): pp. 356-363.
- Levin D.A., Berube D.E. *Phlox* and *Colias*: the efficiency of a pollination system *Evolution (USA)* V. 26, N 2 (1972): pp. 242-250.
- Levin D.A., Kerster H.W. An analysis of interspecific pollen exchange in *Phlox* *Amer. Naturalist.* V. 101, N 921 (1967): pp. 387-399.
- Long R.W. Variation in natural populations of *Ruellia caroliniensis* (*Acanthaceae*) *Bull. Torrey Bot. Club.* V. 101, N 1 (1974): pp. 1-6.
- Lord E.M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution *Bot. Rev.* V. 47, N 4 (1981): pp. 421-449.
- Lovis J.D. Lady's slipper orchids (*Cypripedium calceolus* L.): a plea for help in its conservation *Naturalist.* V. 132, N 3 (1976): pp. 329-347.
- Lykov V.A., Demjanova E.I. [In addition to the study of pollinators of *Seseli ledebourii* G. Don in forest-steppe Zauralie] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 1. Biology (1995): pp. 82-92. (In Russ.).
- Macior L.W. Pollination adaptation in *Pedicularis groenlandica* *Amer. J. Bot.* V. 55, N 8 (1968): pp. 927-932.
- Macior L.W. The pollination ecology of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) in the Yukon territory *Amer. J. Bot.* V. 62, N 10 (1975): pp. 1065-1072.
- Macior L.W. The pollination dynamics of sympatric species of *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) *Amer. J. Bot.* V. 70, N 6 (1983): pp. 844-853.
- Macior L.W. Floral resource sharing by bumblebees and hummingbirds in *Pedicularis* (*Scrophulariaceae*) pollination *Bull. Torrey Bot. Club.* V. 113, N 2 (1986): pp. 101-109.
- Maddox D.M., Joley D.B., Supkoff D.M., Mayfield A. Pollination biology of yellow starthistle (*Centaurea solstitialis*) in California *Can. J. Bot.* V. 74, N 2 (1996): pp. 262-267.
- Maletskij S.I. *Vvedenie v populacionnuju biologiju i genetiku rastenij* [Introduction to the Population Biology and Genetics of Plants]. Novosibirsk, 1995. 154 p. (In Russ.).
- Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filipov E.G. *Orchidnye Urala: sistematika, biologija, ochrana* [Orchids of the Urals: taxonomy, biology, protection]. Ekaterinburg, 2004. 122 p. (In Russ.).
- Manicacci D., Despres L. Male and hermaphrodite flowers in the alpine lily *Lloydia serotina* *Canad. J. Bot.* V. 79, N 9 (2001): pp. 1107-1114.
- Markarov A.M., Parshukova T.V., Teteryuk L.V. [Pollination and seed quality of nature populations of some protected plants in Komi Republic] *Vestnik Komi pedagogičeskogo instituta* N 8 (2010): pp. 230-234. (In Russ.).

- Massey J.R., Whitson P.D. Species biology, the key to plant preservation *Rhodora*. V. 82, N 829 (1980): pp. 97-103.
- Mayers A.M., Lord E.M. Comparative development in the cleistogamous species *Viola odorata*. III: a histological study *Bot. Gaz.* V. 145, N 1 (1984): pp. 83-91.
- Medvedev P.F. [Importance of the law of homologous series of N.I. Vavilov for introduction of useful plants] *Rastitel'nye resursy* V. 1, N 3 (1965): pp. 336-339 (In Russ.).
- Mclikyan A.P. [Sexual polymorphism] *Ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija i koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. St. Petersburg, 2000. V. 3, pp. 73-75. (In Russ.).
- Mesler M.R., Ackerman J.D., Lu K.L. The effectiveness of fungus gnats as pollinators *Amer. J. Bot.* V. 67, N 4 (1980): pp. 564-567.
- Minogina E.N. [Seed production of *Helianthemum nummularium* and *H. baschkirorum* in the coenopopulations in the Urals] *Perspektivy rozvitija i problemy sovremennoj botaniki* [Perspectives of development and problems of the modern botany: materials of I (III) all-Russia scientific practical conference of botanists]. Novosibirsk, 2007, pp. 223-224. (In Russ.).
- Molano-Flores B., Hendrix S.D. The effect of population size and density on the reproductive output *Anemone canadensis* (Ranunculaceae) *Int. J. Sci.* V. 160, N 4 (1999): pp. 759-766.
- Molano-Flores B., Hendrix S.D., Heard S.B. The effect of population size on stigma pollen load, fruit set, and seed in *Allium stellatum* Ker. (Liliaceae) *Int. J. Sci.* V. 160, N 4 (1999): pp. 753-757.
- Molau U. Reproductive ecology of the three Nordic *Pinguicula* species (Lentibulariaceae) *Nord J. Bot.* V. 13, N 2 (1993): pp. 149-157.
- Molau U., Prentice H.C. Reproductive system and population structure in three arctic *Saxifraga* species *J. Ecol.* V. 80, N 1 (1992): pp. 149-161.
- Mosquin T. The reproductive biology of *Calypso bulbosa* (Orchidaceae) *Canad. Field.-Naturalist* V. 84, N 3 (1970): pp. 291-296.
- Mosquin T., Martin J.E.H. Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T., Canada *Canad. Field.-Natur.* V. 81, N 3 (1967): pp. 201-205.
- Murray B.G. Floral biology and self-incompatibility in *Linum* *Bot. Gaz.* V. 147, N 3 (1986): pp. 327-333.
- Nazarov V.V. *Reproduktivnaja biologija orchidnykh Kryma. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Reproductive biology of orchids in Crimea. Abstract Ph.D.]. St. Petersburg, 1995. 26 p. (In Russ.).
- Neishtadt M.I. *Opredelitel' rastenij srednej polosy evropejskoj časti SSSR* [Plant Key of the Central European part of the USSR]. Moscow, Uchpedgiz Publ., 1957. 519 p. (In Russ.).
- Nemirovich-Danchenko E.N. [Family *Paeoniaceae*] *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1981. V. 5, part II, pp. 16-18. (In Russ.).
- Nilsson L.A. Antecological studies on the Lady's slipper *Cypripedium calceolus* (Orchidaceae) *Bot. Notiser.* V. 132 (1979): pp. 329-347.
- Nilsson L.A. The pollination ecology of *Listera ovata* (Orchidaceae) *Nord. J. Bot.* N 1(4) (1981): pp. 461-480.
- Nilsson L.A. Mimesis of bellflower (*Campanula*) by the red helleborine orchid *Cephalanthera rubra* *Nature*. V. 305, N 5937 (1983a): pp. 799-800.
- Nilsson L.A. Antecology of *Orchis mascula* (Orchidaceae) *Nord. J. Bot.* V. 3, N 2 (1983b): pp. 157-179.
- Nilsson L.A. Orchid pollination biology *Trends Ecol. and Evol.* V. 7, N 8 (1992): pp. 255-259.
- Nosova L.I. [About seed set of *Artemisia rhodantha* Kupr.] *Problemy biologii i sel'skogo chozjajstva na Pamire* [Problems of biology and agriculture in Pamir]. Dushanbe, 1975, pp. 60-63. (In Russ.).
- Novozhilova N.N. [In addition to anthecology of some *Potentilla* species of eastern Pamir] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of plant pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1982, pp. 130-138. (In Russ.).
- Novozhilova N.N. [About fruit set of plants of eastern Pamir] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of plant pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1987, pp. 103-118. (In Russ.).
- Ohara M., Abe J., Shimamoto Y. Variation of breeding system in natural populations of *Trillium kamtschaticum* 15th *Int. Bot. Congr., Yokogama, Aug. 28-Sept. 3. 1993: Abstr.* Yokogama, 1993, p. 285.
- Ornduff R. Cytogeography of *Nymphoides* (Menyanthaceae) *Taxon* V. 19, N 5 (1970): pp. 715-719.
- Ovesnov S.A., ed. *Illjustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 742 p. (In Russ.).
- Panfilov D.V., Shamurin V.F., Yurtsev B.A. [About correlated extent of bumblebees and legumes in Arctica] *Bjulleten' MOIP. Otd. Biol. Iss.* 3 (1960): pp. 53-62. (In Russ.).
- Percival M.P., Morgan P. Observations on the floral biology of *Digitalis* species *New Phytol.* V. 64, N 1 (1965): pp. 269-275.
- Pervuchina N.V. *Problemy morfologii i biologii cvetka* [Problems of morphology and biology of flower]. Moscow, Leningrad. Nauka Publ., 1970. 157 p. (In Russ.).
- Plack A. Sexual dimorphism in *Labiatae* *Nature* V. 180 (1957): pp. 1218-1219.
- Poddubnaya-Arnoldi V.A. [Comparative embryological study of orchids] *Bjulleten' Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR* Iss. 54 (1964): pp. 51-62. (In Russ.).
- Poletaeva I.I. [Analysis of intraspecies diversity of *Rhodiola rosea* L. during introduction] *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v*

- načale XXI veka [Fundamental and applied problems of botany in the beginning of XXI century: materials of all-Russia conference]. Petrozavodsk, 2008. Part 6, pp. 296-298. (In Russ.).
- Polozhij A.V., Revyakina N.V., Kim E.F., Sviridova T.P. [*Rhodiola rosea*, Golden Root] *Biologija rastenij Sibiri, nuždajuščichsja v ochrane* [Biology of Siberian plants need protection]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1985. pp. 85-114. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Cleistogamy of *Stipa* species] *Botaničeskij žurnal* V. 46, N 2 (1961a): pp. 1229-1235. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [About proterandry of *Apiaceae* species] *Učenyje zapiski Permskogo universiteta* V. 18, iss. 3 (1961b): pp. 27-31. (In Russ.).
- Ponomarev A.N. [Flowering and pollination of *Poaceae* species] *Učenyje zapiski Permskogo universiteta. Biologija*. (1964): pp. 115-179. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. [To study of gynodioecy in plants] *Botaničeskij žurnal* V. 60, N 1 (1975): pp. 3-15. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I., Lykov V.A. [In addition to anthecology of some legumes in meadow and grassland *Stipa*-dominant steppe] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of plant pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1978. pp. 23-30. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Lykova E.I. [About flowering and pollination of *Artemisia* species] *Učenyje zapiski Permskogo universiteta. Biologija*. V. 130 (1966): pp. 46-60. (In Russ.).
- Postnikov B.A. [Flowering and fruit set of *Saussurea princei* N.D.Simps. and *S. controversa* DC. in southeast Altai] *Aktual'nye voprosy botaničeskogo resursovedenija v Sibiri* [Actual questions of botanical resources studies in Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1976. pp. 102-111. (In Russ.).
- Pribylova E.P. [Anthecological features of *Primulaceae* and *Boraginaceae* species] *Sovremennye problemy morfolozii i reproductivnoj biologii semennych rastenij* [Modern problems of morphology and reproductive biology of Seed plants. Materials of international conference devoted to R.E. Levina]. Uljanovsk, 2008. pp. 112-114. (In Russ.).
- Proctor M., Yeo P. The pollination of flowers. N.-Y., Taplinger Publishing company, 1972. 418 p.
- Puterbaugh M.N., Wied A., Galen C. The functional ecology of gynodioecy in *Eritrichium arctioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not *Amer. J. of Botany* V. 84, N 3 (1997): pp. 393-400.
- Rathike B.J., Jules E.S. Habitat fragmentation and plant-pollinator interactions *Curr. Sci. (India)*. V. 65, N 3 (1993): pp. 273-277.
- Richards A.J. The sex life of primroses *Nature*. V. 310, N 5972 (1984): pp. 12-13.
- Rymarenko L.N. [Experience of anthecology of *Iris* species of Primorie] *Ochрана sredy i racional'noe ispol'zovanie rastitel'nych resursov* [Protection of environment and rational use of plant resources]. Moscow, Nauka Publ., 1976. pp. 85-86. (In Russ.).
- Schneider E.L., Moore L.A. Morphological studies of the Nymphaeaceae. VII. The floral biology of *Nuphar lutea* subsp. *macrophylla* Brittonia V. 29, N 1 (1977): pp. 88-89.
- Shamigulova A.S. *Osobennosti biologii i ekologii, dinamika cenopopuljacij Orchis militaris L. (Orchidaceae) v stepnoj zone Baškirskogo Zaural'ja. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Features of biology, ecology and dynamics of cocnopolulations of *Orchis militaris* L. (Orchidaceae) in the steppe zone of Bashkir Zauralie. Abstract Ph.D.]. Ufa, 2012. 18 p. (In Russ.).
- Shamurin V.F. [Problems of plant pollination (review of O. Hagerup works)] *Botaničeskij žurnal* V. 41, N 9 (1956): pp. 1380-1384. (In Russ.).
- Shamurin V.F. [Seasonal rhythm and flowering ecology of tundra plants in the northern Yakutia] *Prisposoblenie rastenij Arktiki k uslovijam sredy* [Adaptation of Arctic plants to the environment]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1966. pp. 5-125. (In Russ.).
- Shamurin V.F., Tichmenyov E.A. [Flowering and fruit set of *Leguminosae* and *Scrophulariaceae* on the Vrangal island] *Botaničeskij žurnal* V. 56, № 3 (1971): pp. 403-413. (In Russ.).
- Shepel A.I., ed. *Krasnaja kniga Permskogo kraja* [Red Book of the Perm region]. Perm, Knizhnyj mir Publ., 2008. 255 p. (In Russ.).
- Sheremetjev S.N. [About adaptive value of sexual dimorphism of Angiosperms] *Botaničeskij žurnal* V. 68, № 5 (1983): pp. 561-571. (In Russ.).
- Shčelokova L.G., Glumov S.G. [In addition to problem of flowering and fruit set of *Digitalis grandiflora* in Preduralie] *Problemy razmnoženija cvetkovych (prikladnye aspekty)* [Problems of Angiosperms reproduction (practical aspects). Abstracts of reports of meeting for flowering, pollination and seed production of plants]. Perm, 1987. pp. 98-99. (In Russ.).
- Shibanova N.L. *Reproductivnaja biologija nekotorych redkich vidov orchidej Predural'ja. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Reproductive biology of some rare orchids of Preduralie. Abstract Ph.D.]. Perm, 1996. 18 p. (In Russ.).
- Shibanova N.L. [Some features of reproductive biology of *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. (Orchidaceae)] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 2. Biology (2000): pp. 27-31. (In Russ.).
- Shibanova N.L. [Some features of reproductive biology of orchids of the Middle Urals] *Botaničeskij žurnal* V. 91, N 9 (2006): pp. 1354-1369. (In Russ.).
- Shibanova N.L., Dolmatova Ya.V. [Dispersal and flowering biology of some orchids in Perm region] *Problemy reproductivnoj biologii rastenij* [Problems of reproductive biology of plants. Abstracts of reports of congress]. Perm, 1996. pp. 233-235. (In Russ.).

- Shibanova N.L., Stolbova M.G. [In addition to anthecology of rare orchids of Preduralie] *Naučnoe obozrenie* N 2 (2012): pp. 94-105. (In Russ.).
- Shishova N.N. [Periodicity of flowering and pollination ecology of some species from heathy bush-lichen associations] *Idei, gipotesy, poisk. Estestvenno-matematičeskie nauki. Tehničeskie nauki* N 9 (2002): pp. 15-18. (In Russ.).
- Shugaeva E.V., Perebejnos L.I. [Features of flowering and fertilization process of *Astragalus dasyanthus* Pall.] *Problemy razmnoženija cvetkovych (prikładnye aspekty)* [Problems of Angiosperms reproduction (practical aspects). Abstracts of reports of meeting for flowering, pollination and seed production of plants]. Perm, 1987, pp. 97-98. (In Russ.).
- Silva F., Heltman H. [New data to biology of flowering of *Digitalis lanata* Ehrh.] *Rastitel'nye resursy* V. 111, iss. 2 (1976): pp. 296-275. (In Russ.).
- Smirnova O.V. *Struktura travjanistogo pokrova širokolistvennyh lesov* [Structure of grass cover of broadleaf forests]. Moscow, Nauka Publ., 1987. 208 p. (In Russ.).
- Smirnova O.V., Toropova N.A. [*Mercurialis perennis* L.] *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1975. Iss. 2, pp. 111-123. (In Russ.).
- Snigiryovskaya N.S. [Family *Nymphaeaceae*] *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1980. V. 5, p. 2, pp. 182-188. (In Russ.).
- Solbrig O.T. On the relative advantages of cross-and self-fertilization *Ann. Mo. Bot. Gard.* V. 63, N 2 (1976): pp. 262-276.
- Solnceva M.P. [In addition to biology of flowering and embryology of *Stipa* species] *Trudy BIN AS USSR. Ser. 3. Iss. 17* (1965): pp. 135-150. (In Russ.).
- Soskov Yu.D. [Apply of the law of homologous series of N.I. Vavilov for taxonomy on example of genus *Calligonum* L.] *Botaničeskij žurnal* V. 53, N 4 (1968): pp. 470-479. (In Russ.).
- Starostenkova M.M. [Genus *Anemone*] *Biologičeskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1976. Iss. 3, pp. 119-138. (In Russ.).
- Stehlik I., Holderegger R. Spatial genetic structure and clonal diversity of *Anemone nemorosa* in late successional deciduous woodlands of Central Europe *J. Ecol.* V. 88, N 3 (2000): pp. 424-435.
- Summerhayes V.S. *Wild orchids of Britain*. London, Collins, 1951. 366 p.
- Surikov I.M. [Genetics of intraspecies incompatibility of male gametophyte and pistil of Angiosperms] *Uspechi sovremennoj genetiki* V. 4 (1972): pp. 119-169. (In Russ.).
- Sutherland S. Patterns of fruit-set: what controls fruit-flower ratios in plants? *Evolution (USA)* V. 40, N 1 (1986): pp. 117-128.
- Suyundukov I.V. *Osobennosti biologii, sostojanie cenopuljacij nekotoryh vidov semejnva Orchidaceae na Južnom Urale. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Details of biology, coenopopulations state of some *Orchidaceae* species in the southern Urals (Bashkortostan). Abstract Ph.D.]. Perm, 2002. 19 p. (In Russ.).
- Tatarenko I.V. *Orchidnye Rossii: žiznennye formy, biologija, voprosy ochrany* [Orchids in Russia: life forms, biology, protection aspects.] Moscow, 1996. 207 p. (In Russ.).
- Terëhin E.S. *Semja i semennoe razmnoženie* [Seed and seed reproduction]. St. Petersburg, Mir i Semjya-95 Publ., 1996. 377 p. (In Russ.).
- Terëhin E.S., Chubarov S.I., Romanova V.O. [In addition to anthecology of *Potamogeton* species (*Potamogetonaceae*). Methods of pollination and crossing system] *Botaničeskij žurnal* V. 82, N 10 (1997): pp. 14-25. (In Russ.).
- Thompson J.D., Manicacci D., Tarayre M. Thirty-Five Years of Thyme: a tale of two polymorphisms *BioScience* V. 48, N 10 (1998): pp. 805-815.
- Tihmenëv E.A. [Anthecology of plants from Vrangal island] *Botaničeskij žurnal* V. 61, N 2 (1976): pp. 164-175. (In Russ.).
- Tihmenëv E.A. [Seasonal rhythm and flowering ecology of some arctic *Saxifraga* L. species] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1980, pp. 22-32. (In Russ.).
- Tihmenëv E.A. [Pollination and self-pollinating potential of entomophilous plants of arctic and mountain tundras of northeast of the USSR] *Ėkologija* N 4 (1984): pp. 8-15. (In Russ.).
- Tihmenëv E.A., Tihmenëva I.B. [About flowering and pollination of some plants from steppe communities of Upper Indigirka river basin] *Ėkologija opylenija* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1978, pp. 31-37. (In Russ.).
- Tkachenko K.G. [*Iris* L. species in exposed collections of live plants from alpinarium of Botanical Garden of BIN RAS] *Vestnik Udmurtskogo Universiteta. Biologija. Nauki o Zemle* Iss. 3 (2013): pp. 35-43. (In Russ.).
- Tomilova L.I. [Some information about gynodioecy of some Urals endemic *Dianthus* species in culture] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1981, pp. 20-28. (In Russ.).
- Tomilova L.I. [Flowering of some Urals endemics from *Caryophyllaceae* family in culture] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1982, pp. 3-18. (In Russ.).
- Tomilova L.I. [In addition to anthecology of high-mountain Urals endemics (*Caryophyllaceae*) in culture] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1984, pp. 3-15. (In Russ.).
- Tomilova L.I., Korolëva E.F. [Flowering, pollination and seed production of Urals endemic *Astragalus* species during introduction] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of flowering and pollination:

- interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1989, pp. 6-18. (In Russ.).
- Uphof C. Cleistogamic flowers *Bot. Rev.* V. 4, N 1 (1938): pp. 21-49.
- Uskov N.N. *Reproduktivnaja biologija nekotorych dekorativnykh vidov lujtikovykh Predural'ja. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Reproductive biology of some decorative *Ranunculus* species of Preduralie. Abstract Ph.D.]. Perm, 1999. 22 p. (In Russ.).
- Ustinova E.I. [In addition of problems of flowering biology and pollination of different *Allium* species] *Doklady VASHNIL* Iss. 10 (1950): pp. 16-24. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G. [Genus *Dactylorhiza*] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 2000. Iss. 14. pp. 55-68. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Bychenko T.M., Tatarenko I.V., Ekzerzeva M.V. [*Malaxis monophyllos* (L.) Swartz] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1993. Iss. 9, part 1, pp. 40-50. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Varlygina N.I., Batalov A.E., Timchenko I.A., Bogomolova T.I. [Genus *Epipactis*] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1997. Iss. 13, pp. 50-87. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Varlygina N.I., Kulikov P.V. [*Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1996. Iss. 12, pp. 48-59 (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Vinogradova I.O., Tatarenko I.V., Cplyaeva O.V. [*Gymnagenia conopsea* (L.) R.Br.] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1993. Iss. 9, part 1, pp. 51-64. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Denisova L.V., Nikitina S.V., Samsonova S.K. *Orchidei našej strany* [Orchids of our country]. Moscow, Nauka Publ., 1991. 224 p. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Zhirnova T.V. [*Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 2003. Iss. 15, pp. 50-61. (In Russ.).
- Vahrameeva M.G., Zagulskii M.N., Bychenko N.M. [*Orchis militaris* L.] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1995. Iss. 10, pp. 64-83. (In Russ.).
- Valdeyron G., Domme B., Vernet Ph. Self-fertilisation in male-fertile plants of a gynodioecious species: *Thymus vulgaris* L. *Heredity*. V. 39, N 2 (1977): pp. 243-249.
- Varlygina N.I. [Genus *Listera*] *Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti* [Biological Flora of Moscow region]. Moscow, 1995. Iss. 10, pp. 52-63. (In Russ.).
- Vasudevan N.R. Heterostyly and breeding mechanism of *Nymphoides cristatum* (Roxb.) O. Kuntze *J. Bombay Natur. Hist. Soc.* V. 72, N 3 (1975): pp. 677-682.
- Vavilov N.I. *Zakon gomologiceskich rjadov v nasledstvenoj izmencivosti* [The law of homologous series in genetic variation] Moscow, Leningrad, 1935. 56 p. (In Russ.).
- Velde G. van der, Heijden L.A. van der. The floral biology and seed production of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) *Aquat. Bot.* V. 10, N 3 (1981): pp. 261-293.
- Vereshagina V.A. [About flowering and pollination of *Veronica officinalis* L.] *Uchenye zapiski Permskogo universiteta. Biologia* N 206 (1970): pp. 85-87. (In Russ.).
- Vereshagina V.A., Shibanova N.L. [Reproductive biology of orchids of the Urals. The flowering and pollination of *Calypso bulbosa* (L.) Oakes] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 1 (1995): pp. 23-27. (In Russ.).
- Vereshak E.V. *Dianthus acicularis* Fisch. ex Ledeb. na Južnom Urale: ekologija, populacionnye charakteristiki, strategija žizni, monitoring i voprosy ochrany. Avtoref. diss. kand. biol. nauk [Dianthus acicularis Fisch. ex Ledeb. in the southern Urals: ecology, population features, life strategy, monitoring and protection issues. Ph.D. in biology thesis abstract]. Ufa, 2011. 17 p. (In Russ.).
- Viktorov D.P. *Kratkij slovar' botaniceskich terminov* [Brief glossary of biological terms]. Moscow, Leningrad. Nauka Publ., 1964. 177 p. (In Russ.).
- Viracheva L.L. [The value of seed production elements for plant behavior characteristic] *Botaniceskie issledovanija v Subarktike* [Botanical researches in Subarctic]. Apatites, 1974, pp. 186-194. (In Russ.).
- Vishnyakova M.A. [Self-incompactibility: structural and functional aspects.] *Ėmbriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija i koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminology and concepts]. St. Petersburg, Mir I Semiya-95 Publ., 1997. V. 2, pp. 113-120. (In Russ.).
- Vogt C.A. Pollination in *Cypripedium reginae* (Orchidaceae) *Lindleyana* V. 5, N 3 (1990): pp. 145-150.
- Vöth W. Bestäubungsbiologische Beobachtungen an *Orchis militaris* L. *Orchidee* V. 38, N 2 (1987): pp. 77-84.
- Vuilleumier B.S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the Angiosperms *Evolution* V. 21, N 2 (1967): pp. 210-226.
- Wallace L.E. The cost of inbreeding in *Platanthera leucophaea* (Orchidaceae) *Amer. J. Bot.* V. 90, N 2 (2003): pp. 235-242.
- Williams W. *Genetičeskie osnovy i selekcija rastenij* [Genetic basis and selection of plants]. Moscow, Kolos Publ., 1968. 447 p. (In Russ.).
- Willson M., Miller L., Rathike B. Floral display in *Phlox* and *Geranium*: adaptive aspects *Evolution* (USA) V. 33, N 1, part 1 (1979): pp. 52-63.

- Zaplatin P.I. [In addition to anthecology of some *Asteraceae* species of meadow steppe of Middle Povolzhie] *Ėkologija opylenija rastenij* [Ecology of pollination: interuniversity collection of scientific papers]. Perm, 1984, pp. 25-33. (In Russ.).
- Zemskova E.A. [Family *Lentibulariaceae*] *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1981, V. 5, part. 2, pp. 440-443. (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu. [Ecology of pollination of *Saxifraga* species] *Problemy sovremennoj biologii* [Problems of modern biology: materials of 18 scientific conference of young scientists. Biological department MSU]. Moscow, 1987. P. 3, pp. 117-120. (In Russ.).
- Zhmylev P.Yu. [Pollination and sexual form of *Saxifraga* species connected with evolution of genus *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*) s. str.] *Bulleten' MOIP. Otd. Biol.* V. 106, iss. 3 (2001): pp. 30-38. (In Russ.).
- Zimnitskaya S.A. [The structure of fertile and aberrant seed ovules of some *Fabaceae* species] *Botaničeskij žurnal* V. 94, N 5 (2009): pp. 698-707. (In Russ.).
- Zimnitskaya S.A., Betchtina A.A. [Details of reproductive biology of *Fabaceae* in different parts of the areal] *Botaničeskije issledovanija v asiatskoj Rossii* [Botanical researches in Asian Russia: material of XI congress of Russian Botanical Society]. Novosibirsk, Barnaul, Azbuka Publ., 2003. V. 2, pp. 142-144. (In Russ.).
- Zimnitskaya S.A., Kutlunina N.A. [Comparative analysis of reproductive strategy of annual and perennial *Fabaceae* species] *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v načale XXI veka* [Fundamental and applied problems in biology in the beginning of XXI century: materials of all-Russian conference]. Petrozavodsk. 2008. Part 1, pp. 267-269. (In Russ.).

Поступила в редакцию 03.03.2015

Об авторе

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

About the author

Demyanova Evgenija Ivanovna, doctor of biology, professor of the Department of botany and plant genetics Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

УДК 581.162

Е. И. Демьянова, Д. И. Ворохобко

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

О КЛЕЙСТОГАМИИ У *LAMIUM AMPLEXICAULE* L. В ПЕРМСКОМ КРАЕ (*LAMIACEAE*)

Рассмотрены особенности проявления клейстогамии у яснотки стеблеобъемлющей в Пермском крае. Превалирование клейстогамного цветения над хазмогамным наблюдается и в летнее время, благоприятное для открытого цветения. Фертильность пыльцы высокая у цветков обеих морфологических форм, причем она несколько выше у хазмогамных цветков. Семенная продуктивность клейстогамных цветков очень высокая: потенциальная семенная продуктивность почти равна реальной семенной продуктивности.

Ключевые слова: клейстогамные и хазмогамные цветки; фертильность пыльцы; семенная продуктивность клейстогамных цветков.

E. I. Demyanova, D. I. Vorochobko

Perm State University, Perm, Russian Federation

ABOUT OF CLEISTOGAMY IN *LAMIUM AMPLEXICAULE* L. IN PERM KRAI (*LAMIACEAE*)

The peculiarities of manifestations of cleistogamy the nettle amplexicaul in the Perm region. The prevalence cleistogamous flowering over hazmogamnye observed in years-her time is favorable for open flowering. Fertility of pollen in flowers of both morphological forms, and it is somewhat higher in hazmogamnye flowers. Seed production cleistogamic flowers very high-potential seed productivity is almost equal to the real seed productivity.

Key words: cleistogamy and hazmogamnye flowers; fertile pollen; seed production cleistogamic flowers.

Термин «клеистогамия» ввёл в литературу М. Кун [Kuhn, 1867], а позднее Ч. Дарвин [Darwin, 1877]: от греч. *kleistos* – закрытый, *gamos* – брак. К клейстогамным цветкам относятся те, которые никогда не открываются, но тем не менее завязывают жизнеспособные семена в результате самоопыления (наряду с авто- и геитогамией). Клейстогамия обеспечивает формирование семян в неблагоприятных условиях. Это явление обнаружено у 287 видов однодольных и двудольных из 59 семейств [Lord, 1981].

Общепринятой классификации явления *клеистогамия* не существует из-за её неоднородности [Darwin, 1877; Uphof, 1938; Lord, 1981; Френкель, Галун, 1982 и др.]. Сложность заключается в том, что клейстогамные цветки по своей морфологии весьма неодинаковы: в одних случаях они имеют следы редукции околоцветника, а в других – такие отпечатки отсутствуют. Кроме того, клейстогамные и хазмогамные (открытые) цветки могут одновременно встречаться на одном и том же растении. Наиболее приемлемым мы считаем разделение

клеистогамии на облигатную и факультативную [Пономарев, Демьянова, 1980; Демьянова, 2000, 2005, 2010] или конституциональную и факультативную [Френкель, Галун, 1982].

При облигатной (конституциональной) клейстогамии у вида постоянно отмечаются клейстогамные цветки с признаками более или менее далеко зашедшей редукции. Клейстогамия вызвала упрощение структуры цветка – редукцию его органов и утрату ряда приспособлений к перекрёстному опылению. Клейстогамные цветки обычно мелкие, никогда не открываются, напоминая по внешнему облику бутоны. Чашечка уменьшена в размерах, лепестки рудиментарны или совсем отсутствуют. Число тычинок также сокращено, пыльники мелкие, содержат мало пыльцы, которая не высыпается на рыльце, а прорастает в гнездах пыльника. При этом пыльцевые трубки проникают через стенку пыльников и достигают рыльца. Последнее слабо развито. Клейстогамные цветки не выделяют нектар и не источают аромат. Обязательная клей-

стогамия имеет важное приспособительное значение к неблагоприятным условиям среды, обеспечивая постоянно высокую семенную продуктивность. У растений, характеризующихся облигатной клейстогамией, на одной и той же особи формируются как редуцированные клейстогамные цветки, так и обычные хазмогамные. Последние могут быть перекрёстно- или самоопыляемыми.

При факультативной клейстогамии заметной редукции в цветке может и не быть: околоцветник не раскрывается и опыление происходит внутри цветка. Факультативная клейстогамия по своей природе является также экологической, представляя как бы начальную фазу данного явления. Она также проявляется в условиях среды, не благоприятствующих открытому цветению. Эти факторы многочисленны и часто противоречивы: клейстогамию могут вызвать недостаток воды и её избыток, повышенная или пониженная относительная влажность воздуха, низкая и высокая температура, несоответствие длины фотопериода, недостаток опылителей и т.д. Многочисленные примеры подобного рода отмечены в сводке К. Эпхофа [Uphof, 1983].

Для представителей семейства губоцветные (*Lamiaceae*), к которому относится изучаемый вид, характерно перекрёстное опыление, осуществляемое биотическими посредниками, обычно насекомыми, реже птицами (в тропиках и субтропиках) [Цвелёв, 1981]. Клейстогамия как одна из форм самоопыления у губоцветных чрезвычайно редка. Кроме *Lamium amplexicaule*, ещё она отмечена у *Salvia lyrata* [Uttal, 1963] и *Lamium maculatum* [Daskalova, 2008]. Более подробно клейстогамия изучена у *Lamium amplexicaule* [Lord, 1979, 1980a, в, 1981; Lovett, Weerakoon, 1983]. По мнению авторов, клейстогамные цветки у этого растения образуются ранней весной и поздней осенью. Согласно Е. Лорд [Lord, 1980a], в пределах соцветия наблюдается постепенный переход от мелких клейстогамных цветков к крупным хазмогамным. Вариации обусловлены положением цветков в соцветии. У последовательно возникающих цветков в соцветии наблюдается все более длительное деление клеток и их растяжение и в верхней части венчика, и в пыльниках. Постепенно достигается порог, после которого цветки уже могут раскрываться и становиться хазмогамными. Е. Лорд [Lord, 1981] полагает, что недоразвитые формы венчиков клейстогамных цветков у яснотки стеблеобъемлющей обусловлены не только отсутствием растяжения клеток, но и торможения их деления в верхней части венчика. Таким образом, постепенная смена способов опыления у этого растения обусловлена сдвигами в ходе онтогенеза.

Яснотка стеблеобъемлющая – однолетнее или двулетнее небольшое растение (4–30 см). Цветки многочисленные, расположенные по 6–10 в расставленных мутовках. Венчик хазмогамных цветков пурпуровый или розовый. Для них характерна

тонкая, длинная, прямая трубка венчика, расширяющаяся в зеве [Флора СССР, 1954]. Клейстогамные цветки более мелкие, верхняя и особенно нижняя губа венчика едва развиты, околоцветник всегда сомкнут. Растение имеет широкий ареал распространения – Европа, Иран, Индия, Япония, Китай. Произрастает на заливных лугах, по лесным опушкам и как сорное в посевах, садах, на огородах, по дорогам и около жилья. Широко распространена в России – в европейской части, на Кавказе, в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, а также в ближнем зарубежье [Флора СССР, 1954]. В Пермском крае встречается как сорное в посевах, на огородах, залежах, у дорог [Иллюстрированный..., 2007]. Содержит иридоиды, дистерпеноиды, алкалоиды и другие азотсодержащие соединения. Используется как лекарственное при болезнях почек и мочевыводящих путей, печени, репродуктивной системы, бронхиальной астмы, неврозах и других заболеваниях скота. Кормовое для крупного и мелкого рогатого скота. Ядовито для лошадей [Дикорастущие..., 2001]. Как и другие сорные виды из губоцветных (например, *Galeopsis tetrachit*, *G. spinosa*), угнетает культурные растения аллелопатическим путем, вызывая у них подавление процессов обмена веществ и роста [Lovett, Weerakoon, 1983].

Организация наблюдений

Наблюдения проведены в 2009–2010 гг. в Учебном ботаническом саду ПГНИУ, а также использовался привозной материал из Нытвенского района Пермского края. Цели исследования: 1) изучить топографию хазмогамных и клейстогамных цветков и последовательность их появления на особи; 2) определить фертильность пыльцы хазмогамных и клейстогамных цветков; 3) определить семенную продуктивность у клейстогамных цветков в расчёте на цветок и установить процент семенификации; 4) определить посевные качества семян клейстогамного происхождения методом проращивания.

Фертильность пыльцы диагностировалась ацетокарминовым методом [Справочник..., 2004]. В 2009 г. фертильность пыльцы определялась только у клейстогамных цветков. В 2010 г. подсчёт числа фертильных и стерильных пыльцевых зёрен проводился отдельно для клейстогамных и хазмогамных цветков. Расчёт семенной продуктивности для клейстогамных цветков осуществлялся по методике И.В. Вайнагия [1973, 1974] с отдельным определением потенциальной (ПСП) и реальной (РСП) семенной продуктивности. Процент семенификации определялся как РСП/ПСП·100. Материал обработан методами вариационной статистики [Лакин, 1980].

Оценка жизнеспособности семян у яснотки стеблеобъемлющей производилась путем их проращивания на увлажненной фильтровальной бума-

ге в чашках Петри [Справочник..., 1985; Биология семян, 1999]. Семена раскладывались на фильтровальной бумаге по 100 штук в трёхкратной повторности. Определялась всхожесть семян как свежесобранных, так и подвергшихся стратификации. В последнем случае их хранили в холодильнике в течение 7 мес. Длительность проращивания определялась сроком, в течение которого прорастает максимальное количество живых семян. Ход прорастания и появление проростков регистрировались через 3, 5, 10, 20 и более дней со времени их посева вплоть до удаления последних семян. Отстающие в развитии семена оставались для оценки и выяснения их дальнейшей судьбы. Они могли оказаться невсхожими; сгнившими или твёрдосеменными.

Результаты исследования

Как отмечалось нами ранее, согласно литературным сведениям, появление клейстогамных цветков у яснотки стеблеобъемлющей приурочено к весеннему и осеннему периодам. По нашим наблюдениям, в Пермском крае чередование клейстогамного и хазмогамного цветения выражено не столь отчетливо. Действительно, в весеннее время и осенью хазмогамные цветки практически отсутствуют. Однако и в летнее время, благоприятное для открытого цветения, у этого вида явно преобладает клейстогамное цветение. Хазмогамные цветки отмечаются сравнительно редко и в небольшом количестве. В пределах особи одновременно

цветут не более 3–4 цветков (чаще 1–2). Далеко не у всех особей отмечаются хазмогамные цветки. Так, в 2009 г. из 35 исследованных особей только у 7 были зафиксированы немногочисленные хазмогамные цветки. Таким образом, даже в благоприятный для открытого цветения летний сезон в Пермском крае отмечено явное превалирование клейстогамного цветения. На хазмогамных цветках изредка отмечались одиночные пчелы, определить которых, к сожалению, не удалось.

Фертильность пыльцы

При определении фертильности пыльцы у клейстогамных цветков в 2009 г. обнаружено её высокое качество (84.7%, табл. 1). В 2010 г. фертильность пыльцы зарегистрирована у них на более низком уровне (60.5%, табл. 2). Возможно, что снижение фертильности пыльцы связано с аномально жарким и сухим летом 2010 г. Тем не менее у хазмогамных цветков в этом же году зафиксирована более высокая фертильность пыльцы по сравнению с клейстогамными цветками (табл. 3). Для успешного оплодотворения в клейстогамных цветках необходимо гораздо меньшее количество жизнеспособной пыльцы, чем для открытых хазмогамных цветков, посещаемых насекомыми. Однако сравнение результатов по определению качества пыльцы у клейстогамных и хазмогамных цветков в наших опытах не вполне корректно из-за большой разницы в выборке тех и других.

Таблица 1

Фертильность пыльцы у клейстогамных цветков *Lamium amplexicaule* L. в 2009 г. (n = 20)

Показатель	Фертильность пыльцы, %									
	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30	29-20	19-10	9-0
Число особей с данной фертильностью	7	13	0	0	0	0	0	0	0	0
Средняя фертильность пыльцы в группе	92.7	80.4	0	0	0	0	0	0	0	0
Средняя фертильность пыльцы для всей выборки	84.7									

Таблица 2

Фертильность пыльцы у клейстогамных цветков *Lamium amplexicaule* L. в 2010 г. (n = 35)

Показатель	Фертильность пыльцы, %									
	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30	29-20	19-10	9-0
Число особей с данной фертильностью	1	5	9	6	4	5	4	1	0	0
Средняя фертильность пыльцы в группе	93.7	83.6	67.0	65.2	55.6	45.1	34.3	27.1	0	0
Средняя фертильность пыльцы для всей выборки	60.5									

Семенная продуктивность

Поскольку у этого вида хазмогамное цветение –

большая редкость, подсчет элементов семенной продуктивности у данного вида проводился без дифференциации на хазмо- и клейстогамные цвет-

ки. С большой долей вероятности можно предположить, что при этом вычислялась семенная продуктивность клейстогамных цветков (табл. 4).

Таблица 3

Фертильность пыльцы у хазмогамных цветков *Lamium amplexicaule* L. в 2010 г. (n = 7)

Показатель	Фертильность пыльцы, %						
	100-90	89-80	79-70	69-60	59-50	49-40	39-30
Число особей с данной фертильностью	1	2	2	1	1	0	0
Средняя фертильность пыльцы в группе	93.3	84.0	74.1	67.3	52.03		
Средняя фертильность пыльцы для всей выборки	75.6						

Таблица 4

Семенная продуктивность клейстогамных цветков *Lamium amplexicaule* L. в 2009–2010 гг.

Количество исследованных цветков	Показатели семенной продуктивности				
	ПСП (семяпочки), шт.	РСП (семена), шт.	ПС, %	СП на 1 цв., шт.	
				М ± m	св. %
213	852	831.2	97.6	3.9 ± 0.02	7.1
500	2000	1991.4	99.6	3.98 ± 0.02	3.0

Обращает на себя внимание очень высокий процент семенификации – показатель успешности завязывания семян. Следует отметить, что и в более жарком и засушливом 2010 г. при гораздо большей выборке просмотренных цветков по сравнению с наблюдениями 2009 г. процент семенификации оказался практически одинаковым.

Всхожесть семян

Согласно данным М.Г. Николаевой и др. [Справочник..., 1985], свежесобранные семена яснотки стеблеобъемлющей в тепле на свету не прорастают. Они выходят из покоя в процессе сухого хранения (после 0.5 года хранения проросло 25% семян). Наши наблюдения подтвердили высказанное авторами замечание. Семена, собранные в июле и начале августа и высеянные в сентябре 2009

г., оказались полностью невосхожими. Однако в 2010 г. свежесобранные семена, высеянные в I срок (начале октября), частично проросли (особенно в III пробе – табл. 5). Что касается II срока, когда прорастивались стратифицированные семена, то показатели были даже более высокими (78%), чем указано в упомянутом справочнике. Энергия прорастания семян была высокой: уже на 3-й день после посева возшло более половины высеянных семян. Они всходили дружно и равномерно и к 10-му дню наблюдений проросли все всхожие семена. В первой пробе из 21% невосшедших семян 8% оказались сгнившими, 13% – твердосемянными. Во второй пробе из 24% невосшедших семян 16% оказались сгнившими, 8% – твердосемянными. В III пробе из 24% невосшедших семян 16% отмечены как сгнившие, 8% – твердосемянные.

Таблица 5

Всхожесть семян у *Lamium amplexicaule* L. в 2010–2011 гг.

№ пробы	I срок (08.10.2010 – 29.11.2010)									II срок (06.04.2011 – 03.05.2011)				
	Число проросших семян, в %									Число проросших семян, в %				
	на 3 день	на 5 день	на 10 день	на 15 день	на 20 день	на 25 день	на 30 день	на 50 день	всего проросших	на 3 день	на 5 день	на 10 день	на 15 день	всего проросших
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	57	10	9	2	78
2	1	0	1	10	0	0	0	0	12	62	14	4	0	80
3	2	0	0	4	18	17	3	1	45	62	8	6	0	76

В заключение следует отметить, что в условиях Пермского края у этого вида зафиксирована еще большая склонность к самоопылению, чем это известно из литературных источников. Даже в благоприятное время для открытого цветения явно преобладает закрытое цветение. Хазмогамные цветки и в летнее время появляются в небольшом

и в летнее время появляются в небольшом количестве и не у всех особей. В семенной продуктивности явно доминируют семена клейстогамного происхождения. Ранее об этом писал Н. Куглер [Kugler, 1970]. В системе скрещивания безусловно превалирует автогамия. У этого растения отмечена

высокая фертильность пыльцы у обеих цветковых форм и хорошая жизнеспособность семян, обнаруженная в процессе сухого хранения. Мы полагаем, что наличие клейстогамии у этого вида, предполагающей определенную независимость от агентов опыления, более всего способствовало голарктическому распространению яснотки стеблеобъемлющей. Последняя успешно сочетает выгоды самоопыления с перекрестным опылением, которое отмечается гораздо реже. Перекрестное опыление, пусть и не регулярное, повышает гетерогенность популяции и создает предпосылку для расселения и освоения новых местообитаний, что особенно важно для сорных растений. Определенный уровень генетической изменчивости поддерживается и в самоопыляемых популяциях [Allard, Jain, Workman, 1968; и др.].

Библиографический список

- Биология семян / сост. М.Г. Николаева, И.В. Лянгузова, Л.М. Поздова. СПб., 1999. 231 с.
- Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Растительные ресурсы. 1973. Т. 9, № 2. С. 287–296.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Демьянова Е.И. Клейстогамия // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 2000. Т. 3. С. 96–99.
- Демьянова Е.И. К пониманию термина «клейстогамия» // Вестник Пермского университета. 2005. Вып. 6. Биология. С. 7–10.
- Демьянова Е.И. Антэкология: учеб. пособие. Пермь, 2010. 116 с.
- Дикорастущие полезные растения России / под ред. А.Л. Буданцева, Е.Е. Лесиовской. СПб.: Изд-во СПХФА. 2001. 663 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 291 с.
- Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Опыление // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5, ч. 1. С. 55–78.
- Справочник по проращиванию покоящихся семян / сост. М.Г. Николаева, М.В. Разумова, В.Н. Гладкова. Л.: Наука, 1985. 347 с.
- Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / сост. Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятков, Х.Х. Джалилова, Г.М. Ильина, Н.В. Чубатова. М.: Изд-во МГУ, 2004. 311 с.
- Фегри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 377 с.
- Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. 703 с.
- Френкель Р., Галун Э. Механизмы опыления, размножения и селекция. М.: Колос, 1982. 384 с.
- Цвелев Н.Н. Семейство губоцветные (Lamiaceae, или Labiatae) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5, ч. 2. С. 404–412.
- Allard R.W., Jain S.K., Workman P.L. The genetics of inbreeding population // *Advan. Genet.* 1968. Vol. 14. P. 55–131.
- Darwin Ch. The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877. 352 p.
- Daskalova T. Polygamy of *Lamium maculatum* // Докл. Бълг. АН. 2008. Т. 61, № 3. P. 324–334.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants // *Bot. Rev.* 1957. Vol. 23, № 3. P. 135–233.
- Kugler H. Blütenökologie. Stuttgart: G. Fischer Verlag, 1970. 349 S.
- Kuhn M. Einige Bemerkungen über *Vandellia* and den Blütenmorphismus // *Bot. Zeitung.* 1867. Vol. 25. S. 65–67.
- Lord E.M. The development of cleistogamous and chasmogamous flowers in *Lamium amplexicaule* L. (Labiatae): an example of heteroblastic inflorescence development // *Bot. Gaz.* 1979. Vol. 140, № 1. P. 39–50.
- Lord E.M. Intra-inflorescence variability in pollen/ovule ratios in the cleistogamous species *Lamium amplexicaule* (Labiatae) // *Amer. J. Bot.* 1980a. Vol. 67, № 4. P. 529–533.
- Lord E.M. An anatomical basis for the divergent floral forms in the cleistogamous species, *Lamium amplexicaule* L. (Labiatae) // *Amer. J. Bot.* 1980b. Vol. 67, № 10. P. 1430–1441.
- Lord E.M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis function and evolution // *Bot. Rev.* 1981. Vol. 47, № 4. P. 421–449.
- Lovett J.V., Weerakoon W.L. Weed characteristics of the Labiatae, with special reference to allelopathy // *Biol. Agr. Hort.* 1983. Vol. 1, № 2. P. 145–158.
- Uphof C. Cleistogamic flowers // *Bot. Rev.* 1938. Vol. 4, № 1. P. 21–49.
- Uttal L. Cleistogamy of *Salvia lyrata* // *Castanea.* 1963. Vol. 28, № 4. P. 162–164.

References

- Allard R.W., Jain S.K., Workman P.L. The genetics of inbreeding population *Advan. Genet.* Vol. 14 (1968): pp. 55–131.
- Barykina R.P., Veselova T.D., Devjatova A.G., Džalilova X.X., Il'ina G.M., Čubatova N.V. . *Spravochnik po botaničeskoj mikrotehnike. Osnovy i metody* [Handbook of Botanical microtechnology. Foundations and methods]. Moscow, MGU Publ., 2004. 311 p. (In Russ.).
- Budancev A.L., Lesiovskaja E.E., eds. *Dikorastuščie poleznye rastenija Rossii* [Wild useful plants of Russia]. St. Petersburg, SPCHFA Publ., 2001. 663 p. (In Russ.).
- Darwin Ch. The different forms of flowers on plants of the same species. London, 1877. 352 p.
- Daskalova T. Polygamy of *Lamium maculatum* *Dokl. Bolg. AN.* V. 61, N3 (2008): pp. 324–334.
- Demyanova E.I. [Cleistogamy] *Embriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija i koncepcii* [Batygina T.B. ed. Embryology of Angiosperms. Terminol-

- ogy and concepts]. St. Petersburg, 2000, V. 3, pp. 96–99. (In Russ.).
- Demyanova E.I. [To understand the term "cleistogamy"] *Vestnik Permskogo Universiteta* Iss. 6. Biology (2005): pp. 7–10. (In Russ.).
- Demyanova E.I. *Antëkolodija* [Anthecology: tutorial]. Perm, 2010a. 116 p. (In Russ.).
- Fegri K., Pèjl L. van der *Osnovy èkologii opylenija* [The principles of Pollination Ecology.] Moscow, Mir Publ., 1982. 377 p. (In Russ.).
- Frenkel R., Galun È. *Mechanizmy opylenija, razmnoženie i selekcija* [The pollination mechanisms, reproduction and breeding]. Moscow, Kolos Publ., 1982. 384 p.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction of higher plants *Bot. Rev.* V. 23, N 3 (1957): pp. 135–233.
- Kugler H. *Blütenökologie*. Stuttgart: G. Fischer Verlag, 1970. 349 S.
- Kuhn M. Einige Bemerkungen über Vandellia and den Blütendimorphismus *Bot. Zeitung*, V. 25 (1867): S. 65–67.
- Lakin G.F. *Biometrija*. [] Moscow, Vyssšaja škola Publ., 1980. 291 p. (In Russ.).
- Lord E.M. The development of cleistogamous and chasmogamous flowers in *Lamium amplexicaule* L. (Labiatae): an example of heteroblastic inflorescence development *Bot. Gaz.* V. 140, N 1 (1979): pp. 39–50.
- Lord E.M. Intra-inflorescence variability in pollen ovule ratios in the cleistogamous species *Lamium amplexicaule* (Labiatae) *Amer. J. Bot.* V. 67, N 4 (1980a): pp. 529–533.
- Lord E.M. An anatomical basis for the divergent floral forms in the cleistogamous species, *Lamium amplexicaule* L. (Labiatae) *Amer. J. Bot.* V. 67, N 10 (1980b): pp. 1430–1441.
- Lord E.M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis function and evolution *Bot. Rev.* V. 47, N 4 (1981): pp. 421–449.
- Lovett J.V., Weerakoon W.L. Weed characteristics of the Labiatae, with special reference to allelopathy *Biol. Agr. Hort.* V. 1, N 2 (1983): pp. 145–158.
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. *Spravochnik po proraščivaniju pokojaščichsja semjan* [Guide on the germination of dormant seeds]. Leningrad, Nauka Publ., 1985. 347 c. (In Russ.).
- Nikolaeva M.G., Ljanguzova I.V., Pozdova L.M. *Biologija semjan* [Biology of seeds]. St. Petersburg, 1999. 231 p. (In Russ.).
- Ovesnov S.A., ed. *Illjustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 740 p. (In Russ.).
- Ponomarev A.N., Demyanova E.I. *Opylenie* [Pollination]. *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1980. V. 5, part 1, pp. 22–78. (In Russ.).
- Šiškin B.K., ed. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN USSR Publ., 1954. V. 21. 703 p. (In Russ.).
- Tzvelev N.N. *Semejstvo gubocvetnye (Lamiaceae, ili Labiatae)* [The Labiatae family (Lamiaceae, or Labiatae)]. *Žizn' rastenij* [Life of Plants]. Moscow, 1980. V. 5, part 2, pp. 404–412. (In Russ.).
- Uphof C. Cleistogamic flowers *Bot. Rev.* V. 4, N 1 (1938): pp. 21–49.
- Uttal L. Cleistogamy of *Salvia lyrata Castanea*. V. 28, N 4 (1963): pp. 162–164.
- Vajngacij I.V. [The method of statistical processing of the material on seed productivity of all plant *Potentilla aurea* L.] *Rastitel'nye resursy* V. 9, N 2 (1973): pp. 287–296. (In Russ.).
- Vajngacij I.V. [Methods of study of plant seed production] *Botaničeskij žurnal* V. 59, N 6 (1974): pp. 826–831. (In Russ.).

Поступила в редакцию 20.02.2015

Об авторах

Демьянова Евгения Ивановна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

Ворохобко Дарья Игоревна, студент биологического факультета ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15

About the authors

Demyanova Evgenija Ivanovna, doctor of biology, professor of the Department of botany and plant genetics Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; OvesnovSA@yandex.ru; (342)2396229

Vorochobko Dar'ja Igorevna, student of the biological faculty Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

УДК 582.675.1:581.34

С. В. Шевченко, Т. Н. Кузьмина

Никитский ботанический сад. Ялта. Республика Крым, Россия

МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МУЖСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ *CLEMATIS VITALBA* L.

Проведено изучение процессов формирования мужских генеративных структур *Clematis vitalba* L. Установлено, что особенности развития и строения элементов мужской генеративной сферы *C. vitalba* сходны с таковыми у других видов рода *Clematis* и некоторых представителей семейства *Ranunculaceae*. Основными эмбриологическими чертами *C. vitalba* является центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, 2–3-рядный средний слой, секреторный тапетум, 2-клеточные пыльцевые зерна, образование большого количества нормальных пыльцевых зерен, приспособленность не только к аллогении, но и к автогении. Показаны перспективы использования данного вида в озеленении и в селекции.

Ключевые слова: *Clematis vitalba* L.; микроспорангий; мужской гаметофит.

S. V. Shevchenko, T. N. Kuzmina

Nikitsky Botanical garden, Yalta, Republic Of Crimea, Russian Federation

MORPHOLOGICAL AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE MALE GENERATIVE SPHERE OF *CLEMATIS VITALBA* L.

The results of the studies *Clematis vitalba* L. male generative structures development processes have been presented. Characteristic of microsporangium wall and male gametophyte have been given. The perspective of the using this variety at the planting of greenery and breeding have been shown.

Key words: *Clematis vitalba* L.; microsporangium; male gametophyte.

Введение

Многие представители семейства Лютиковых (*Ranunculaceae*) благодаря ярко окрашенным цветкам являются признанными декоративными растениями. В настоящее время часть из них введены в культуру и широко используются в озеленении. К таким привлекательным декоративным растениям относятся виды рода *Clematis* L., которые отличаются продолжительным цветением и весьма эстетичны практически на протяжении всего вегетационного периода.

Во флоре Крыма отмечены 3 вида данного рода: *C. flammula* L., *C. integrifolia* L. и *C. vitalba* L. [Голубев, 1996; Ена, 2012]. Наиболее распространенным из них является *C. vitalba* L., который благодаря обильному цветению, ароматным цветкам и устойчивости к высоким температурам воздуха перспективен для использования в селекции.

Целью данной работы было выявление особенностей развития мужских генеративных структур *C. vitalba* и возможностей использования данного вида в качестве родительской формы при гибридизации.

Материал и методы исследований

Объектом исследования был лиановидный кустарник *C. vitalba*, произрастающий в естественной флоре Крымского полуострова. *C. vitalba* (ломонос виноградолистный) – лиановидный кустарник с сильно ребристой корой и ветвями, которые цепляются за опору с помощью завивающихся черешков листьев. Листья непарноперистые, сложные, из 5–7 яйцевидных, заостренных листочков. Цветки мелкие, ароматные, белые, многочисленные, собранные в метельчатые соцветия (рис. 1). Природный ареал *C. vitalba* охватывает Северную Африку, практически всю территорию Европы, Кавказ, Ближний и Средний

Ближний и Средний Восток. В Крыму произрастает в горной его части, в светлых лесах, на каменистых склонах. Цветет в июне-июле, на одном побеге может быть до 1200 цветков [Шевченко, Зубкова, 2008], весьма декоративен и в период плодоношения, когда покрыт множеством плодов с пе-

ристыми столбиками. Цветки имеют простой венчиковидный околоцветник, представленный свободными лепестковидными чашелистиками, густопушенными с обеих сторон. Цветки обоеполые, гинецей состоит из многочисленных свободных спирально расположенных пестиков.



Рис. 1. Общий вид цветоносного побега *Clematis vitalba* L.

Для изучения процессов формирования мужских генеративных структур брали бутоны и пыльники *C. vitalba* на разных стадиях развития, которые фиксировали фиксатором Карнуа (6:3:1) в течение 6 ч. Постоянные препараты готовили по общепринятым цитозембриологическим методикам [Паушева, 1990; Ромейс, 1954]. После промывки и обезвоживания фиксированный материал пропитывали хлороформом и парафином. Срезы толщиной 10–12 мкм выполняли с помощью ротационного микротомы марки МРТУ. Постоянные препараты окрашивали метилгрюнпирониом с подкраской алциановым синим [Шевченко, Чеботарь, 1992]. Анализ препаратов осуществляли с помощью микроскопа «Jenamed 2» фирмы Carl Zeiss. Морфометрические измерения проводили при помощи микроскопа Axio-Scope A.1 (Carl Zeiss), используя программное приложение Axio-Vision Rel. 4.8.2. Наблюдения проводили методами светлоступной и поляризационной микроскопии. Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения AxioCam ERc5s и цифровой фотокамеры Canon A550.

Результаты и их обсуждение

Андроцей ломоноса виноградолистного представлен многочисленными прямыми тычинками, расположенными спирально в несколько кругов. Тычиночная нить более чем в 3 раза длиннее пыльника. В начале цветения тычинки плотно прижаты к столбику, затем постепенно отклоняются, начиная с наружного круга (рис. 2). Пыльники 4-гнездные, 2-тековые, вскрываются экстрордно, также начиная с наружного круга.



Рис. 2. Фрагменты цветущего (А) и плодоносящего (Б) побегов *Clematis vitalba* L.

Стенка микроспорангия развивается центростремительно, тапетум является производным вторичного париетального слоя. К началу мейоза

стенка микроспорангия уже сформирована и состоит из эпидермиса, эндотеция, 2–3 средних слоев и секреторного тапетума (рис. 3).

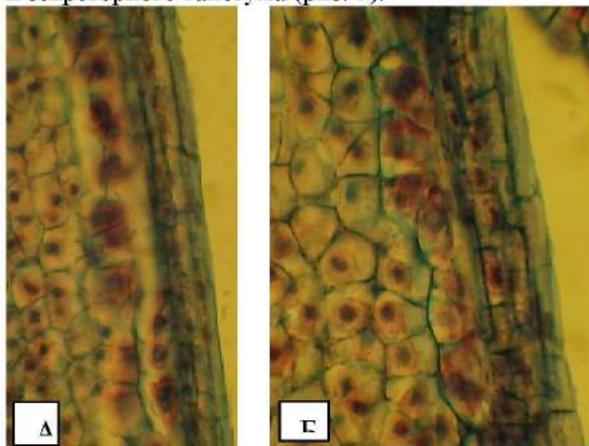


Рис. 3. Фрагменты сформированных стенок микроспорангиев *Clematis vitalba* L.

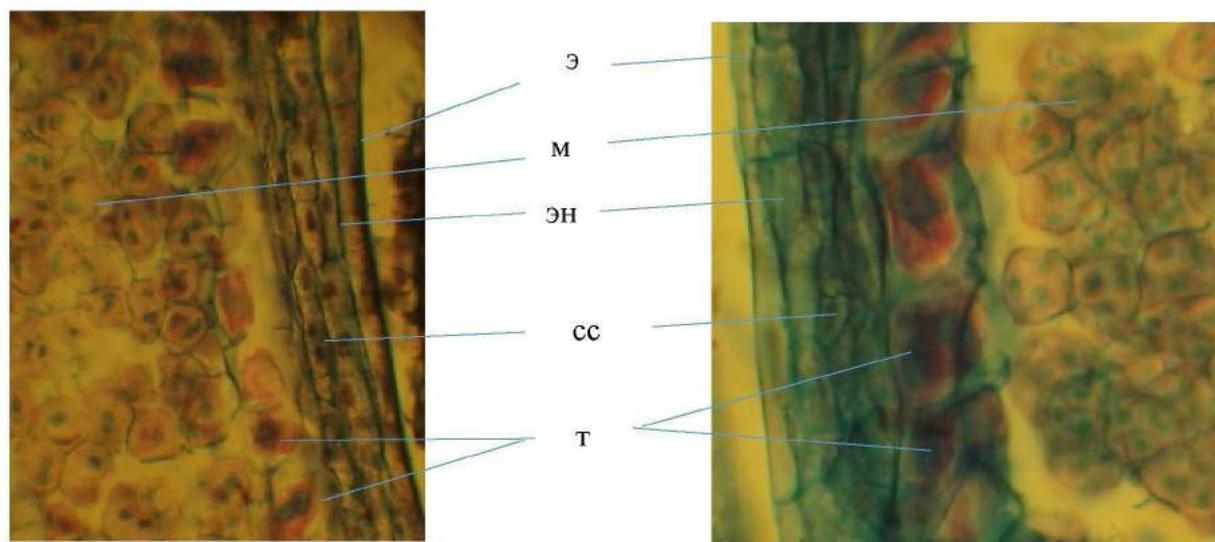


Рис. 4. Фрагменты микроспорангиев *Clematis vitalba* L. в период мейоза:
м – микроспорогенез, сс – средние слои, т – тапетум э – эпидермис, эн – эндотеций

На стадии дифференцирующего митоза клеток эпидермиса стенки микроспорангия *C. vitalba* уплощаются, а в клеточных стенках эндотеция формируются фиброзные утолщения, которые отчетливо видны в поляризованном свете (рис. 5А, 1). Средние слои в этот период облитерируются (рис. 5А). В зрелом пыльнике стенка микроспорангия представлена уплощенными клетками эпидермиса и фиброзным эндотецием (рис. 5Б).

Следует отметить, что по основным чертам развитие стенки микроспорангия и формирование мужского гаметофита *C. vitalba* сходны с таковыми у других представителей семейства Ranunculaceae (*C. integrifolia*, *C. jackmanii*, *Adonis vernalis*) [Марко, 2008; Соколовская, 1981; Шевченко, Чеботарь, 1992], хотя и есть некоторые отличия. Например, у *Anemone* L. и *Aquilegia vulgaris* L. в эн-

Клетки эпидермиса крупные, радиально вытянуты. Клетки эндотеция также вытянуты, но мельче эпидермальных, средние слои представлены рядами радиально вытянутых клеток. Ядра клеток тапетума могут делиться, и тогда образуются либо 2–4-ядерные клетки, либо происходит цитокinesis, в результате чего формируется два ряда клеток. Спорогенная ткань представлена несколькими слоями довольно крупных клеток (рис. 3).

Тетрада микроспор образуется одновременно (рис. 4). Микроспоры расположены тетраэдрически. Мейоз в одном пыльнике проходит довольно синхронно. К периоду мейоза тапетум начинает распадаться на отдельные клетки, средние слои дегенерируют, начиная с ряда, примыкающего к тапетуму (рис. 4).

дотеция фиброзные утолщения не образуются [Bhandari, 1968; Bhandari, Vijayaraghavan, 1970].

Зрелая пыльца *C. vitalba* 2-клеточная, 3-поровая, с довольно крупной генеративной клеткой в центре (рис. 5 Б). Пыльцевые зерна округлой формы, их диаметр составляет $19,60 \pm 0,11 \mu\text{m}$. В массе зрелой пыльцы преобладают морфологические нормальные пыльцевые зерна, доля которых составляет 70–90%. Доля дефективных пыльцевых зерен около 10%. В качестве аномалий развития отмечено образование многоклеточных и многоядерных структур и полиплоидных пыльцевых зерен.

Следует отметить асинхронность в развитии структур в пыльниках наружных и внутренних слоев тычинок: когда пыльники наружных слоев вскрываются и из них высыпается зрелая пыльца,

пыльники внутренних слоев тычинок еще закрыты, и в них проходит дифференцирующий митоз. Отставание в развитии внутренних слоев пыльников можно наблюдать и визуально в раскрытом цветке. *C. vitalba* относится к энтомофильным растениям,

и асинхронность развития генеративных структур в пыльниках разных слоев тычинок создает дополнительную возможность для автогении к концу цветения.

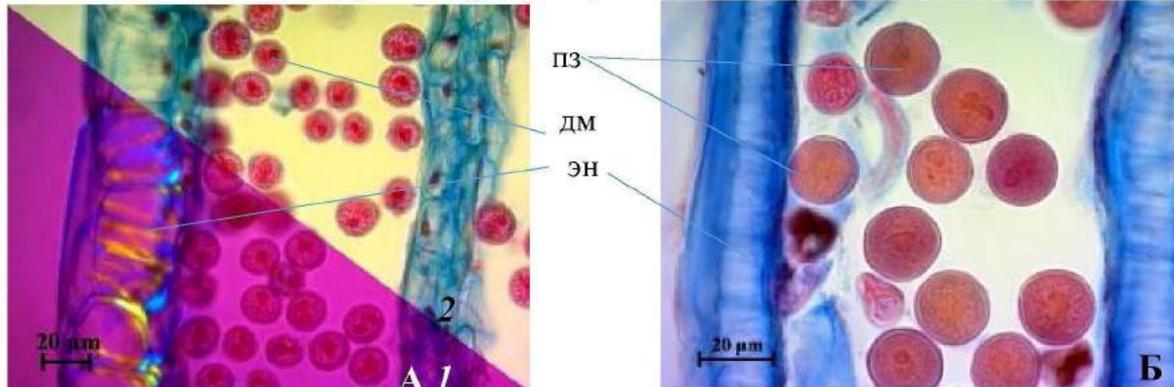


Рис. 5. Фрагменты микроспорангиев *Clematis vitalba* L. на стадиях дифференцирующего митоза (А) и зрелого пыльника (Б):

1 – в изображении в поляризованном свете; 2 – в светлом поле (пз – пыльцевые зерна, дм – дифференцирующий митоз, эн – эндотеций с фиброзными утолщениями)

Заключение

Таким образом, особенности развития и строения элементов мужской генеративной сферы *C. vitalba* сходны с таковыми у других видов рода *Clematis* и некоторых представителей семейства *Ranunculaceae*. Основными эмбриологическими чертами *C. vitalba* является центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, 2–3-рядный средний слой, секреторный тапетум, 2-клеточные пыльцевые зерна, образование большого количества нормальных пыльцевых зерен, приспособленность не только к аллогении, но и к автогении. Учитывая длительность цветения данного вида и способность к различным способам опыления, высокую долю морфологически нормальной пыльцы, устойчивость к засушливым условиям среды, его можно рекомендовать для использования в озеленении, а также в качестве отцовской формы при гибридизации с целью создания новых, устойчивых к экстремальным факторам сортов.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского научного фонда по проекту № 14-50-00079 (2014–2018 гг.).

Библиографический список

- Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта, 1996. 126 с.
 Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова. Симферополь, 2012. 232 с.

Марко Н.В. Эмбриология и особенности естественного возобновления *Adonis vernalis* L. и *Raeonia tenuifolia* L. в Крыму: дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2008. 193 с.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1990. 283 с.

Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Из-во инostr. лит.-ры, 1954. 718 с.

Соколовская Т.Б. Семейство *Ranunculaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Winteraceae – Juglandaceae. Л.: Наука, 1981. С. 130–138.

Шевченко С.В., Зубкова Н.В. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Clematis* L. (сем. *Ranunculaceae*) // Тр. Никит. бот. сада. 2008. Т. 129. С. 6–21.

Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Тр. Никит. бот. сада. 1992. Т. 113. С. 52–61.

Bhandari N.N. Studies in the family *Ranunculaceae*. X. Embryology of *Anemone* L. // *Phytomorphology*. 1968. Vol. 18. № 4. P. 487–497.

Bhandari N.N., Vijayaraghavan M.R. Studies in the family *Ranunculaceae*. XII. Embryology of *Aquilegia vulgaris* // *Beitr. Biol. Pflanz*. 1970. Vol. 46, № 3. P. 337–354.

References

- Bhandari N.N. Studies in the family *Ranunculaceae*. X. Embryology of *Anemone* L. *Phytomorphology* V. 18, N 4 (1968): pp. 487–497.

- Bhandari N.N., Vijayaraghavan M.R. Studies in the family Ranunculaceae. XII. Embryology of *Aquilegia vulgaris* Beitr. Biol. Pflanz. V. 46, N 3 (1970): pp. 337–354.
- Golubev W.N. *Biologicheskaya flora Kryma* [Biological flora of the Crimea]. Yalta. 1996. 126 p. (In Russ.).
- Marko N.W. *Embryologiya i osobennosti estestvennogo vozobnovleniya Adonis vernalis L. i Paeonia tenuifolia L. v Krymu. Diss. ...kand. biol. nauk* [Embryology and characteristics of natural regeneration of *Adonis vernalis* L. and *Paeonia tenuifolia* L. in Crimea. Ph.D.J. Yalta. 2008. 193 p. (In Russ.).
- Pausheva Z. P. *Praktikum po zytologii pastenij* [Workshop on Cytology of plants]. Moscow, Kolos Publ., 1990. 283 p. (In Russ.).
- Romeis B. *Microskopicheskaya tehnika* [Microscopic techniques]. Moscow, Izd-vo Inostran. lit-ry. 1954. 718 p. (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Zubkova N.V. [Some aspects of reproductive biology of *Clematis* L. (Fam. Ranunculaceae)] *Trudy Nikit. bot. sada* V. 129 (2008): pp. 6-21. (In Russ.).
- Shevchenko S.V., Cheboter A.A. [Features of the embryology of the European olive (*Olea europaea*)] *Trudy Nikit. bot. sada* V. 113 (1992): pp. 52-61. (In Russ.).
- Sokolovskaya T.B. [Family Ranunculaceae] *Sravnitel'naya embryologiya zvetkovykh rastenii. Winteraceae – Juglandaceae* [Comparative embryology of flowering plants. Winteraceae – Juglandaceae]. Leningrad: Nauka Publ., 1981. pp. 130-138. (In Russ.).
- Yena A.W. *Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova* [The natural flora of the Crimean Peninsula]. Simferopol. 2012. 232 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 10.04.2015

Об авторах

Шевченко Светлана Васильевна, доктор биологических наук, профессор, завсудующий лабораторией физиологии и репродуктивной биологии растений
Никитский ботанический сад
298648, Россия, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита; shevchenko_nbs@mail.ru; (3654)335467

Кузьмина Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории физиологии и репродуктивной биологии растений
Никитский ботанический сад
298648, Россия, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита; nbg1812@yandex.ru

About the authors

Shevchenko Svetlana Vasil'evna, doctor of biology, professor, head of the laboratory of physiology and reproductive biology of plants
Nikitsky Botanical garden, pgt. Nikita, Yalta, Respublika Krym, Russia, 298648;
shevchenko_nbs@mail.ru; (3654)335467

Kuzmina Tatyana Nikolaevna, candidate of biology, senior researcher of the laboratory of physiology and reproductive biology of plants
Nikitsky Botanical garden, pgt. Nikita, Yalta, Respublika Krym, Russia, 298648;
nbg1812@yandex.ru

ЗООЛОГИЯ

УДК 591.524.11

М. С. Алексеевна^а, И. В. Поздеев^а, Е. С. Веприкова^б, О. И. Веприкова^б

^а Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

^б Чусовская станция юных натуралистов, Чусовой, Пермский край, Россия

К ВОПРОСУ О ФОРМИРОВАНИИ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ ЛИМНОКРЕНОВ АНТРОПОГЕННОГО И ЗООГЕННОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Исследованы лимнокрены, различающиеся степенью проточности и зарастаемости гидрофитами, а также наличием древесного. Структура их донных сообществ различалась уровнем видового разнообразия, доминантными комплексами, уровнем сапробности вод и грунтов.

Ключевые слова: ручьи; лимнокрен; донные сообщества; Средний Урал.

M. S. Alexeynina^a, I. V. Pozdeev^a, Ye. S. Veprikova^b, O. I. Veprikova^b

^a Perm State University, Perm, Russian Federation

^b Chusovoy station of young naturalists, Chosovoy, Permskiy krai, Russian Federation

BENTHIC COMMUNITIES STRUCTURE OF ANTHROPOGENIC AND ZOOGENIC LIMNOCRENES

Limnocrenes with different amounts of hydrophytes were investigated. The structure of benthic communities differed in the number of species and the level of species diversity. Limnocrenes also differed significantly in terms of waters saprobity.

Key words: springs; limnocren; benthic communities; Middle Ural.

Введение

Среди многочисленных водных объектов Прикамья большое место занимают небольшие пруды, образовавшиеся в результате деятельности человека. Исследуемые нами водоёмы возникли совсем недавно. Для нужд Шушпанского леспромхоза в 1950-е гг. была создана «Шушпанская узкоколейная железная дорога». В конце 1970-х гг. железная дорога была полностью разобрана, но насыпь узкоколейки стала использоваться как грунтовая дорога. К началу XX в. леспромхоз прекратил своё существование, а дорога перестала поддерживаться в надлежащем состоянии. Тяжёлой техникой были сломаны мостики через лесные ручьи, в результате чего произошёл их подпор с образованием мелководных водоёмов. На отдельных ручьях появились бобровые запруды. Эти водоёмы соответствуют искусственным прудам и заводям [Липин, 1950] антропогенного и зоогенного происхожде-

ния. Отсутствие регулирования стока и ряда типичных для прудов и заводей форм донных беспозвоночных отличает эти водоёмы от описанных А.Н. Липиным. Преобладание грунтового питания, постоянные низкие температуры воды, дефицит кислорода, скопление ила на дне, а также фауна этих водоёмов соответствуют характеристикам лимнокренали [Шлес, Botosaneanu, 1963; Леванидов, 1981]. Креналь в условиях Западного Урала характеризуется большим разнообразием организации структуры донных сообществ [Леванидов, 1981; Поздеев, 2006; Островская, 2009; Паньков, Крашенинников, 2012].

В настоящее время на протяжении 3 км вдоль бывшей железнодорожной насыпи находится несколько водоёмов, разных по размеру (100–1800 м²), с глубинами от 0.5 до 1.3 м и отличающихся по внешнему виду. Одни создают впечатление «мёртвых»: их водная поверхность лишена растительности, в запрудах много стволов погибших деревьев, а сами водоёмы закрыты пологом леса. Такие водоёмы мы

назвали Голубыми. Другие водоёмы производили впечатление очень «живых»: их акватория была открыта, они заросли макрофитами, главным образом, ряской. Мы назвали их Зелёными.

Цель работы – определить особенности формирования структуры донных сообществ в условиях разных лимнокренов Среднего Урала.

Материал и методы

Работы проводились в июле-августе 2011–2012 гг. Гидрохимические показатели воды определены при помощи портативной химической лаборатории «AQUANAL – Okotest Wasserlabor», концентрация кислорода – методом Винклера, количество органических веществ в составе грунта – методом обжига.

Всего в ходе исследований собрано 24 пробы зообентоса, из них 9 проб – в Зелёном лимнокрене и 15 проб – в Голубом, в соответствии с площадями их акваторий. При отборе проб использовали гидробиологический скребок с длиной ножа 20 см [Жадин, 1960]. Грунт промывали через мельничное сито с размером отверстий 0.21 мм (газ № 35), пробы разбирали живыми, после чего донных животных фиксировали 4%-ным формалином. Первичную обработку осуществляли по стандартной методике [Методика изучения 1975]. Таксономическую принадлежность донных животных идентифицировали по определителям [Определитель пресноводных 1977, 1997, 1999, 2001]. При анализе качественного состава бентофауны учитывали все зарегистрированные формы длиной более 2 мм (макрозообентос).

Анализ данных и характеристику структуры гидробиоценозов проводили в соответствии с рекомендациями, широко используемыми в гидробиологии [Методика изучения 1975; Щербина, 1993; Алимов, 2001]. После знака «±» приведены стандартные ошибки средних величин.

Физико-географическая характеристика района исследования

Район исследования расположен в Чусовском муниципальном районе – на востоке Пермского края, в бассейне р. Чусовой. Здесь произрастают южно-таёжные пихтово-еловые леса с преобладанием осиновых и берёзовых на месте темнохвойных лесов [Овеснов, 1997]. Объектами нашего исследования явились водоёмы лимнокренали, расположенные на безымянных правых притоках р. Шушпанки, между устьями рек Бобровки и Южакровки. Река Шушпанка – правый приток р. Чусовой, впадает в неё на 3 км от устья, имеет длину 34 км [Ресурсы поверхностных 1973].

Зелёный лимнокрен находился в естественном понижении рельефа с подпором бывшей железно-

дорожной насыпью и не имел притоков. Площадь его акватории почти полностью (95%) покрыта ряской. Грунты – глинистые, покрытые слоем ила и крупным растительным детритом. Площадь Зелёного лимнокрена составляла 90 м² при максимальной глубине 0.5 м.

Таблица 1

Химические показатели, pH и температура воды Зелёного лимнокрена

Показатель	2011 г.	2012 г.
Азот аммонийный, мг/л	4.0	3.0
Азот нитритный, мг/л	0.2	0.3
Азот нитратный, мг/л	0.2	0.7
Фосфаты, мг/л	0.5	1.0
Кислород, мг/л	-	12.9
pH	7.5	7.5
T°C	12	13
Доля органического вещества в грунте, %	-	45.7

Голубой лимнокрен образовался также в результате подпора ручьёв бывшей железнодорожной насыпью. В 2012 г. в месте стока была построена бобровая плотина, подымавшая его уровень. Вокруг лимнокрена происходит разгрузка грунтовых вод, его питают несколько реокренов длиной до 25 м и постоянно низкой температурой воды – 5–6°C. Грунты глинистые, покрытые слоем ила. Голубой лимнокрен имел максимальную глубину – 0.9 м, прозрачность – до дна. Площадь акватории равнялась 1500 м².

Таблица 2

Химические показатели, pH и температура воды Голубого лимнокрена

Показатель	2011 г.	2012 г.
Азот аммонийный, мг/л	0.2	0.2
Азот нитритный, мг/л	0.1	0.2
Азот нитратный, мг/л	0.1	1.0
Фосфаты, мг/л	0.5	1.0
Кислород, мг/л	-	6.5
pH	8.5	8.0
T°C	9	9-10
Доля органического вещества в грунте, %	-	32.6

Температурный режим водоёмов оказался постоянным, и определяется поступлением родниковых вод. В Голубом лимнокрене с поверхностным притоком холодных родниковых вод температура воды в августе ниже – 9–10°C, а в Зелёном лимнокрене при замедленном водообмене и отсутствии питающих притоков летняя температура воды выше – 12–13°C.

Анализ биогенного состава воды в изучаемых водоёмах показал, что в Зелёном лимнокрене преобладают процессы денитрификации, о чём свидетельствует большое накопление аммонийного азо-

та. В Голубом лимнокрене процессы накопления и разложения органических веществ в летний период достаточно сбалансированы, отмечено некоторое увеличение нитритов и нитратов.

Летом воды Зелёного лимнокрена хорошо обогащены кислородом (122% насыщения), в Голубом – около 70%. Доля органического вещества в грунте Голубого, и особенно Зелёного лимнокрена, очень высока (32.6–45.7%). Столь большое количество органического вещества в грунте может спровоцировать значительное уменьшение растворённого кислорода в воде зимой, особенно в придонных слоях воды.

Как будет показано ниже, состав фауны свидетельствует о наличии заморных явлений, что вполне нормально для малых водоёмов с грунтовым питанием. Таким образом, в зависимости от характера питания и расположения лимнокренов, условия обитания в них значительно различаются, что определило формирование в них специфических бентоценозов.

Результаты

За период исследований нами зарегистрировано 18 видов донных животных, представителей классов Oligochaeta, Hirudinea, Bivalvia, Gastropoda и Insecta. Из насекомых отмечены формы, относящиеся к отрядам Ephemeroptera, Coleoptera и Diptera. Все группы беспозвоночных представлены в бентофауне лимнокренов одним–двумя видами, исключение составляет семейство Chironomidae, в составе которого отмечено 10 видов. Большинство видов (78%) имеют палеарктическое распространение (табл. 3).

Таблица 3

Видовой состав бентофауны Зелёного и Голубого лимнокренов

Таксон	Зелёный	Голубой
Класс Oligochaeta		
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Muller)	+	+
Класс Hirudinea		
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	-	+
Класс Bivalvia		
<i>Euglesa subtruncata</i> (Malm)	+	+
Класс Gastropoda		
<i>Anisus contortus</i> (Linnaeus)	+++	+
<i>Lymnaea ovata</i> (Draparnaud)	+	-
Класс Insecta		
Отряд Ephemeroptera		
<i>Clocon dipterum</i> (Linnaeus)	+	+
Отряд Coleoptera		
<i>Ilybius neglectus</i> (Erichson)	+	+
<i>Haliphys heydeni</i> Wehncke	-	+
Отряд Diptera		
Семейство Chironomidae		
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zetterstedt)	-	+

Окончание табл. 3

Таксон	Зелёный	Голубой
<i>Chironomus melanous</i> Keyl	+	+
<i>Derotanypus sibiricus</i> (Kruglova et Chernovskij)	++	++++
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)	+	+
<i>Micropectra apposita</i> (Walker)	-	++
<i>Procladius culiciformis</i> (Linnaeus)	+	-
<i>Procladius olivacea</i> (Meigen)	-	+
<i>Protanypus caudatus</i> Edwards	-	+
<i>Sergentia</i> sp. <i>longiventris</i>	-	+
<i>Telmatopelepis nemorum</i> (Goetghebuer)	-	+
Всего	10	16

В Зелёном лимнокрене зарегистрировано 10 видов: олигохеты (1 вид), двустворчатые моллюски (1), брюхоногие моллюски (2), подёнки (1), жуки (1) и хирономиды (4). Среди хирономид в Зелёном лимнокрене отмечены представители двух подсемейств – Tanypodinae и Chironominae. Биомасса зообентоса в среднем за два года исследований составила 7.33 г/м² при численности около 0.7 тыс. экз./м².

При относительно низком видовом богатстве бентофауны (10 видов) многие виды донных беспозвоночных (6 видов) отмечены единично – двустворчатый моллюск *E. subtruncata*, брюхоногий моллюск *L. ovata*, подёнка *C. dipterum*, личинки хирономид *E. albipennis*, *P. culiciformis*, *Ch. melanous*.

В 2011 г. в донном сообществе Зелёного лимнокрена отмечено 5 видов беспозвоночных с преобладанием брюхоножного моллюска *A. contortus* и личинок хирономид *D. sibiricus* (табл. 3). В соответствии с индексом плотности, к субдоминантам следует отнести жука плавунца-тинника *Ilybius neglectus* (Erichson). Численность зообентоса составила 300 экз./м², биомасса – 3.47 г/м². Величины индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности и по биомассе, оказались очень низкими: 0.91 бит/экз. и 0.78 бит/г, соответственно (табл. 4).

Таблица 4

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) зообентоса Зелёного лимнокрена

Таксон	2011 г.		2012 г.	
	N	B	N	B
Oligochaeta	0	0	40	0.37
Gastropoda	213	2.91	553	9.33
Bivalvia	7	0.07	0	0
Ephemeroptera	0	0	300	0.38
Coleoptera	13	0.36	20	0.51
Chironomidae	67	0.13	127	0.60
Всего	300	3.47	1040	11.19

В 2012 г. состав донных сообществ Зелёного лимнокрена расширился до 8 видов, доминировали

те же виды – брюхоногий моллюск *A. contortus* и личинки хирономид *D. sibiricus*. К числу субдоминантов относились олигохета *L. variegatus*, брюхоногий моллюск *L. ovata* и подёнка *C. dipterum*. Биомасса донных сообществ составила 11.19 г/м² при численности около 1.0 тыс. экз./м². Величины индекса Шеннона как по численности, так и по биомассе оказались несколько выше: 1.38 бит/экз. и 1.65 бит/г.

В межгодовой динамике структуры донного сообщества Зелёного лимнокрена от 2011 г. к 2012 г. прослеживается увеличение качественных и количественных показателей: возросло видовое разнообразие, численность и биомасса зообентоса. Величины индекса сапробности оказались достаточно постоянными и составили в среднем 2.16, что соответствует β-мезосапробному уровню.

В составе бентофауны Голубого лимнокрена отмечено 16 видов: олигохеты (1), пиявки (1), двустворчатые моллюски (1), брюхоногие моллюски (1), подёнки (1), жуки (2) и хирономиды (9). Здесь зарегистрированы личинки комаров-звонцов из четырех подсемейств: Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Chironominae. Средняя биомасса зообентоса оказалась равной 13.69 г/м², средняя численность – около 2.6 тыс. экз./м².

При относительно высоком видовом богатстве (16) половина видов отмечена единично. Это пиявка *E. octoculata*, двустворчатый моллюск *E. subtruncata*, брюхоногий моллюск *A. contortus*, подёнка *C. dipterum*, жук плавунчик *H. heydeni*, хирономиды *E. albipennis*, *P. caudatus*, *T. nemorum*.

В 2011 г. в Голубом лимнокрене отмечено 9 видов, доминантный комплекс донного сообщества формировали 2 вида личинок хирономид *D. sibiricus* и *M. apposita*. Биомасса зообентоса составила 20.77 г/м², численность – 3.8 тыс. экз./м². Так как в лимнокрене сформировалось по существу монодоминантное сообщество, то величины индекса Шеннона оказались очень низкими – 0.74 бит/экз. и 0.56 бит/г (табл. 5, 6).

Таблица 5
Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, г/м²) зообентоса Голубого лимнокрена

Таксон	2011 г.		2012 г.	
	N	B	N	B
Oligochaeta	68	0.07	16	0.27
Hirudinea	0	0	4	0.27
Gastropoda	4	0.02	0	0
Bivalvia	0	0	8	0.12
Ephemeroptera	0	0	4	<0.01
Colcoptera	12	0.08	12	0.14
Chironomidae	3668	20.60	1316	5.81
Всего	3752	20.77	1360	6.61

В 2012 г. видовой состав бентофауны Голубого лимнокрена увеличился до 12 форм. Доминировали те же виды хирономид – *D. sibiricus* и *M. ap-*

posita. Биомасса зообентоса значительно снизилась и составила 6.61 г/м² при численности около 1.4 тыс. экз./м². Величины индекса видового разнообразия возросли: 1.34 бит/экз. и 1.29 бит/г.

Таблица 6
Величины индекса сапробности (S) и индекса Шеннона, рассчитанного по численности (H, бит/экз.) и биомассе (H, бит/г) допых животных исследованных лимнокренов

Индекс Шеннона	Зелёный		Голубой	
	2011 г.	2012 г.	2011 г.	2012 г.
S	2.19	2.13	3.17	3.16
H, бит/экз.	0.91	1.38	0.74	1.34
H, бит/г	0.78	1.65	0.56	1.29

Таким образом, в межгодовой динамике структуры донного сообщества Голубого лимнокрена от 2011 г. к 2012 г. зарегистрировано увеличение биоразнообразия, сопровождавшееся снижением численности и биомассы зообентонтов. Величина индекса сапробности при этом остаётся стабильной – 3.17, характеризуюя грунты лимнокрена как α-мезосапробные.

Обсуждение

В условиях разных лимнокренов сформировались донные сообщества, различающиеся как по уровню биоразнообразия, так и по своей структуре. В Зелёном лимнокрене с высокой степенью зарастаемости гидрофитами, в основном ряской, развитие получает бедное в видовом отношении донное сообщество с преобладанием лёгочного брюхоножного моллюска *A. contortus*. Его доля в общей биомассе зообентоса в разные годы составляла 75-84%. Скрученная катушка обитает в постоянных водоёмах – озёрах и прудах, на растительности (Жадин, 1952; Старобогатов и др., 2004).

В Голубом лимнокрене, в условиях практически полного отсутствия высшей водной растительности, получило развитие донное сообщество с доминированием хирономид *D. sibiricus* и *M. apposita*. Суммарная доля этих видов в общей биомассе зообентоса составляла 79-99%. Личинки этих видов населяют или холодноводных озёр и медленнотекущих участков эпитриали рек, выдерживая плохие кислородные условия (Круглова, Черновский, 1940; Sawedal, 1976).

Таким образом, в донных сообществах обоих лимнокренов доминировали вторичноводные беспозвоночные. На наш взгляд, это связано с особенностями газового режима лимнокренов. Питание грунтовыми водами и высокое содержание органических веществ определяет недостаток кислорода, особенно в зимний период.

Выравнивание донных сообществ, оцениваемая по величине индекса Шеннона и рассчитанная как по численности, так и по биомассе зообентон-

тов, была выше в Зелёном лимнокрене, при меньшем видовом богатстве. Увеличение величин индекса видового разнообразия от 2011 г. к 2012 г. зарегистрировано для донных сообществ обоих лимнокренов.

Изменения численности и биомассы зообентоса в лимнокренах разного типа от 2011 к 2012 г. оказались противоположными: в Зелёном лимнокрене численность и биомасса донных животных увеличились, а в Голубом – снизились. Возможно снижение численности и биомассы зообентонтов в Голубом лимнокрене связано с дополнительным подпруживанием водоёма бобровой плотиной, что, с одной стороны, ведёт к усилению эвтрофикации, а с другой – к стабилизации уровня режима. Об эвтрофировании может свидетельствовать повышение представленности олигохет и хироноид *Ch. melanotus*, о стабильности водного баланса – наличие первичноводных животных – пиявок и двустворчатых моллюсков *E. subtruncata*.

Величина индекса видового разнообразия, рассчитанная для обоих водоёмов по численности донных животных равнялась в среднем 1.08 ± 0.15 бит/экз., по биомассе – 1.04 ± 0.17 бит/г. Таким образом, уровень видового разнообразия и степень его варьирования в изученных лимнокренах по разным количественным показателям донных сообществ (численность и биомасса) оказались достаточно близки. Возможно, это отличает водоёмы такого типа от потамали рек и водохранилищ, где величины индекса видового разнообразия по численности значительно выше, чем по биомассе (Поздеев, Котельникова, 2014; Никитенко, 2014).

Уровень сапробности Зелёного лимнокрена относительно невысок (β -мезосапробный) и близок к уровню, наблюдающемуся в реокренах равнинной части Прикамья. Сапробность Голубого реокрена выше (верхняя граница α -мезосапробного типа), что соответствует малым и средним водотокам бассейна р. Камы типа ритрали, на участках, подверженных слабому органическому загрязнению.

Заключение

Исследованные лимнокрены представляют тип водоёмов с постоянными низкими температурами воды и очевидно дефицитом кислорода в зимний период, что находит своё отражение в составе бентофауны и структуре донных сообществ. При ограниченном видовом богатстве (5–12 видов) массовое развитие получают формы, дышащие атмосферным кислородом или толерантные к недостатку кислорода в воде. Высокая количественная представленность зообентоса соответствует α -мезотрофному или β -эвтрофному уровню.

Сильно заросшие макрофитами лимнокрены Западного Урала ранее не описывались, их донные сообщества напоминают таковые литорали прудов,

но отличаются наличием ряда криофильных ручьевых форм. По уровню сапробности такие лимнокрены близки к реокренали. Качественные и количественные показатели развития кренона водоёма, не заросшего гидрофитами, типичны для лимнокренов и не зависят от их происхождения – естественные, антропогенные или зоогенные. Уровень их сапробности значительно превышает естественный уровень водотоков типа реокренали и ритрали.

Библиографический список

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 141 с.
- Круглова В.М., Черновский А.А. Новый представитель сем. *Tendipedidae* (*Chironomidae*) из Сибири *Anatopynia sibirica* sp. nova // Заметки по фауне Сибири. Томск, 1940. Вып. 2. С. 1–8.
- Леванидов В.Я. Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 3–21.
- Литин А.Н. Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 347 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Никитенко Е.В. Макрозообентос водоёмов долины Восточного Маньча: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10. Борок, 2014. 23 с.
- Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. СПб.: ЗИН РАН, 1997. 439 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые: Двукрылые насекомые. СПб.: ЗИН РАН, 1999. 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые: Ручейники. Бабочки. Жуки. Сетчатокрылые. СПб.: ЗИН РАН, 2001. 836 с.
- Островская Ю. В. Бентофауна родников Южного Урала и Предуралья // Вестник Оренбургского университета, 2009. № 6. С. 291–292.
- Паньков Н.Н., Крашенинников А.Б. Зообентос родников Урала и Предуралья (Пермское Прикамье) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология, 2012. Вып. 1. С. 18–24.
- Поздеев П.В. Роль личинок хироноид в донных сообществах рек бассейна Верхней и Средней Камы: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. СПб., 2006. 26 с.

- Поздеев И.В., Котельникова В.С. Общая характеристика зообентоса и сиртона верхнего течения реки Чепцы // Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные исследования: междунар. науч. конф., посвящённая 100-летию ГосНИОРХ. СПб., 2014. С. 621–633.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Средний Урал и Приуралье. Л.: Гидрометеиздат, 1973. Т. 11, ч. 1. 848 с.
- Щербина Г.А. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Illies J., Botosaneanu L. Problemes et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Consideres surtout du Point de vue Faunistique // Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Stuttgart. 1963. Bd. 12. № 2. S. 1–57.
- Säwedal L. Revision of the *notescens*-group of the genus *Micropsectra* Kieffer 1909 (Diptera: Chironomidae) // Entomol. scand. 1976. Vol. 7. P. 109–144.
- Stur E., Ekrem T. A revision on West Palearctic species of the *Micropsectra atrofasciata* species group (Diptera: Chironomidae) // Zool. journal of the Linnean Society. 2006. Vol. 146. P. 165–225.
- References**
- Alimov A.F. *Elementy teorii funkcionirovanija vodnykh ekosistem* [Elements of the theory of functioning of aquatic ecosystems]. St. Petersburg. Nauka Publ., 2001. 147 p. (In Russ.).
- Illies J., Botosaneanu L. Problemes et Methodes de la Classification et de la Zonation Ecologique des Eaux Courantes, Consideres surtout du Point de vue Faunistique // Int. Verein. Theor. Angew. Limnol. Bd. 12. № 2 (Stuttgart. 1963): s. 1–57.
- Kruglova V.M., Chernovskij A.A. [The new representative fam. Tendipedidae (Chironomidae) from Siberia *Anatopynia sibirica* sp. nova] *Zametki po faune Sibiri. Vyp. 2* [Notes on the fauna of Siberia. Iss. 2]. Tomsk, 1940: pp. 1–8. (In Russ.).
- Levanidov V.Ja. [Ecosystems of salmon rivers of the Far East] *Bespozvonochnye životnye v ekosistemach lososevych rek Dal'nego Vostoka* [Invertebrate animals in the ecosystems of salmon rivers of the Far East]. Vladivostok, 1981: pp. 3–21. (In Russ.).
- Lipin A.N. *Presnye vody i ich žizn'* [Fresh water and their lives]. Moscow. Uchpedgiz. Publ., 1950. 347 p.
- Metodika izuchenija biogeocенозов vnutrennich vodoemov* [Methods of studying the ecosystems of inland waters]. Moscow, Nauka Publ., 1975. 240 p.
- Nikitenko E.V. *Makrozoobentos voloemov doliny Vostochnogo Manycha. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Macrozoobenthos of water bodies of the valley of East Manych. Abstract Ph.D.]. Borok, 2014. 23 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Evropejskoj časti SSSR* [The key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. Leningrad. Gidrometeoizdat Publ., 1977. 510 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossi i sopredel'nykh territorij. T. 3. Paukoobraznye. Nizšie nasekomye* [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. V. 3. Arachnids. The lower insects]. St. Petersburg, ZIN PAN Publ., 1997. 439 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossi i sopredel'nykh territorij. T. 4. Vyssšie nasekomye: Dvukrylye nasekomye* [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. V. 4. Higher insects: Diptera insects]. St. Petersburg, ZIN PAN Publ., 1999. 998 p.
- Opredelitel' presnovodnykh bespozvonočnykh Rossi i sopredel'nykh territorij. T. 5. Vyssšie nasekomye: Ručejniki. Babochki. Žuki* [The key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. V. 5. Higher insects: The caddisflies. Butterfly. Beetles. Lacewing]. St. Petersburg, ZIN PAN Publ., 2001. 836 p.
- Ostrovskaja Ju.V. [Benefon springs of the southern Urals and pre-Urals] *Vestnik Orenburgskogo Universiteta* N 6 (2009): pp. 291–292.
- Ovesnov S.A. *Konspekt flory Permskoj oblasti* [The list of flora of the Perm region]. Perm. Perm univ. Publ., 1997. 252 p. (In Russ.).
- Pan'kov N.N., Krasheninnikov A.B. [The zoobenthos of the springs of the Urals and the Urals (Perm Kama region)] *Vestnik Permskogo Universiteta. Ser. Biologija* Iss. 1 (2012): pp. 18–24.
- Pozdeev I.V. *Rol' ličinok chironomidv donnykh soobščestvach rek bassejna Verchnej i Srednej Kamy. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [The role of chironomid larvae in the benthic communities of the river basin of Upper and Middle Kama. Abstract Ph.D.]. St. Petersburg, 2006. 26 p.
- Pozdeev I.V., Kotel'nikova V.S. [General characteristics of zoobenthos and Sirena upper reaches of the river Caps] *Rybochozjajstvennye vodoemy Rossii: fundamental'nye i prikladnye issledovanija* [Fishery water bodies of Russia: fundamental and applied research: international research. conference]. St. Petersburg, 2014, pp. 621–633.
- Resursy poverchnostnykh vod SSSR. Srednij Ural i Priural'e. T. 11, ch. 1* [Surface water resources of the USSR. The average Urals. V. 11, part 1. Leningrad. Gidrometeoizdat Publ., 1973. 848 p.

- Såwedal L. Revision of the notescens-group of the genus *Micropsectra* Kieffer 1909 (Diptera: Chironomidae) // *Entomol. scand.* V. 7 (1976): pp. 109-144.
- Stur E., Ekrem T. A revision on West Palearctic species of the *Micropsectra atrofasciata* species group (Diptera: Chironomidae) *Zool. journal of the Linnean Society* V. 146 (2006): pp. 165-225.
- Ščerbina G.X. [Annual dynamics of macrozoobenthos in the open shallow waters of the Volga reach of the Rybinsk reservoir] *Zoocenozy vodoemov bassejna Verchnij Volgi v uslovijach antropogenogo voz-*
- dejstvija* [The zoocenoses of reservoirs of the Upper Volga in the conditions of anthropogenic impact]. St. Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1993: pp. 108-144.
- Žadin V.I. *Metody gidrobiologičeskogo issledovanija* [Methods of hydrobiological research]. Moscow, Vyssšaja škola Publ., 1960. 141 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 18.03.2015

Об авторах

Алексевнина Маргарита Степановна, кандидат биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; (342)2396540

Поздеев Иван Викторович, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; pozdeev_ivan@mail.ru; (342)2396540

Веприкова Елена Сергеевна, учащаяся МБОУДОД «Чусовская станция юных натуралистов» 618201, Пермский край, г. Чусовой, пер. Чунжинский, 6

Веприкова Ольга Ивановна, преподаватель МБОУДОД «Чусовская станция юных натуралистов» 618201, Пермский край, г. Чусовой, пер. Чунжинский, 6; unnat1@list.ru; (34256) 57894

About the authors

Alexevnina Margarita Stepanovna, doctor of biology, professor of the Department of invertebrate Zoology and aquatic ecology Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; (342)2396540

Pozdeev Ivan Viktorovich, candidate of biology, associate professor of the Department of invertebrate Zoology and aquatic ecology Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; pozdeev_ivan@mail.ru; (342)2396540

Veprikova Yelena Sergeevna, schoolchild Chusovoy station of young naturalists, 6, per. Chunzhinskiy, Chosovoy, Permskiy kraj, Russia, 618201

Veprikova Ol'ga Ivanovna, teacher Chusovoy station of young naturalists, 6, per. Chunzhinskiy, Chosovoy, Permskiy kraj, Russia, 618201; unnat1@list.ru; (34256) 57894

УДК 597-574.5

В. Д. Богданов^a, Е. А. Зиновьев^b, Л. С. Безлепкин^b, А. М. Моисеевских^b

^a Институт экологии растений и животных УРО РАН, Екатеринбург, Россия

^b Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ СИБИРСКОГО ХАРИУСА Р. Б. ХАДАТА (ЯМАЛ)

Представлены морфобиологические особенности хариуса р. Б. Хадата в сравнении с другими популяциями вида на Ямале и других местообитаниях в бас. р. Оби. Хариус р. Б. Хадата отличается максимальным числом чешуй в боковой линии и пилорических придатков при минимальных значениях числа жаберных тычинок. Показатели роста и темпа созревания средние, характерные для речного экотипа.

Ключевые слова: хариус западносибирский; Ямал; морфометрия; рост; темп созревания.

V. D. Bogdanov^a, E. A. Zinoviev^b, L. S. Bezlepkin^b, A. M. Moiseevskikh^b

^a Institute plants and animals ecology Ural Branch RAS, Ekaterinburg, Russian Federation

^b Perm State University, Perm, Russian Federation

SPECIFIC FEATURES OF SIBERIAN GRAYLING IN GREAT HADATA RIVER (YAMAL)

Morphobiological features of Siberian grayling in river Great Hadata were studied and compared with Yamal's and Ob's populations of the species. Comparison is revealed the maximum number of scales in lateral line and pyloric appendage with minimal counts of gill rakers. Growth and rate of maturation are average and typical for river ecotype.

Key words: Grayling of West Siberian; Yamal; morphometrics; growth; rate of maturation.

Хариусовые рыбы (сем. *Thymallidae*) – типичные представители голарктической фауны, обладают гигантским ареалом в Евразии и Сев. Америке от 42 до 73° с.ш. [Световидов, 1936; Берг, 1948 и др.]. Наиболее распространены и обычны хариусы в северных, субарктических и арктических акваториях выше 56° с.ш., в том числе повсеместно на Ямале [Венглинский, Яковлева, 1976; Романов, 2004; Книжкин, 2009; Зиновьев, Богданов, 2012], однако изученность ямальских популяций пока невысока, что и побудило авторов к написанию данной работы, тем более, что взгляды на таксономический статус хариусов весьма различны: исследователями выделяется от 3 до 11 видов [Световидов, 1936; Берг, 1948; Дорофеева, 1998; Богуцкая, Насека, 2004; Зиновьев, 2005; Книжкин, 2009]. Для установления консенсуса необходимо исследование как можно большего числа популяций, чему послужит и данная статья.

Статья основана на сборах В.Д. Богданова, проведенных в середине августа 2013 г. неподале-

ку (200 м) от оз. Хадата-Юган-Лор, из которого река берет начало. Материал зафиксирован в 5–6% формалине (35 экз. длиной по Смитту от 164 до 255 мм), 3 особи взяты свежими (280, 437 мм, до 1080 г.).

Река Б. Хадата протекает по территории Горнохадатинского биологического заказника, имеет длину 75 км, впадает в р. Щучья. Основные характеристики типичны для большинства рек Полярного Урала. Грунт валунно-галечный или галечно-песчаный. На долю снежного питания приходится более 50% годового стока, на дождевое 25–30%, грунтовое – менее 15%. Скорость течения варьирует от 0.7 до 1.5 м/сек, на порогах и водопадах горной части реки может увеличиваться до 3–4 м/сек и более. Дебет реки непостоянен. Характерны весенне-летнее половодье и дождевые паводки в теплое время года. В эти периоды реализуется до 80–85% годового стока. Половодье обычно многопиковое, растянутое в связи с вертикальной зональ-

ностью водосбора и частой сменой погоды. Средние сроки половодья – от середины мая до начала июля. Летняя межень неустойчивая, с частыми кратковременными дождевыми паводками, зимняя межень самая длительная фаза водного режима с устойчиво низкими расходами воды. Продолжительность зимней межени – с ноября по май. Нередко река на перекатах промерзает до дна с образованием наледей. Минерализация воды низкая [Экологическое ..., 2005].

Описание внешних черт хариуса

Хариус реки Б. Хадата имеет вальковатое тело особенно в молодом и среднем возрасте (крупных особей в сборах не было), с красноватыми пятнами на хвостовом стебле и под D, хотя и не у всех особей. На теле многочисленны черные пятнышки, доходящие от головы до жирового плавника. Обычно курносы как все сибирские хариусы, но менее, чем в южных местообитаниях. Спинной плавник, как и у остальных представителей рода, увеличивается с возрастом, длинный и высокий. Пятна и полосы на D индивидуально варьируют, но в отличие от верхнеобских хариусов полосы

проходят почти по всему плавнику, а не только в задней половине, последнее – один из признаков подвида [Световицков, 1936]. Полос обычно 3–4, число и размер пятен разные, чаще красные пятна в светлых ореолах, иногда они объединяются в полосы. Сложенный D, обычно, не достигает жирового плавника. Последний чаще всего с красноватым отливом. Грудные и брюшные плавники серые или желтоватые. На V у взрослых особей всегда 3–5 красноватых или синеватых полос. Между грудными и брюшными плавниками по низу брюшка проходят симметричные темные полосы.

Счетные признаки

Общеизвестно, что меристические признаки считаются наиболее стабильными показателями и часто используется в систематике, в том числе у хариусовых рыб. В пределах двух размерных групп у хариуса р. Б. Хадата (164–196 и 203–255 мм) они практически не изменяются (табл. 1), т.к. различия не достигают достоверных значений. Вместе с тем наблюдается тенденция к увеличению в онтогенезе числа чешуй в боковой линии и жаберных лучей.

Таблица 1

Счетные признаки хариуса р. Хадата двух размерных групп и средние значения

Признаки	I группа М/м	II группа М/м	Вся проба		
			Min-max	М/м	σ/C_v
Lsm, мм	182.3/2.66	235.9/3.58	164-255	210.6/5.17	30.2/14.3
Чеш LI, прободен.	93.1/1.17	95.6/1.37	83-105	94.4/0.94	5.46/5.8
Жаб. тычинки	16.7/0.23	17.1/0.23	15-19	16.9/0.17	0.98/5.3
Пилор. придатки	19.3/0.31	20.2/0.48	16-23	19.7/0.30	1.76/8.9
Неветвистые лучи D	10.4/0.20	10.1/0.20	9-12	10.2/0.13	0.8/7.7
Ветвистые лучи D	13.5/0.18	14.1/0.29	12-17	13.8/0.18	1.0/7.5
Всего лучей D	23.8/0.18	24.3/0.31	21-27	24.0/0.18	1.1/4.5
Ветвистые лучи A	9.1/0.08	9.4/0.15	9-11	9.3/0.09	0.5/5.6
Ветвистые лучи P	13.8/0.4	14.2/0.19	13-15	14.0/0.12	0.7/4.8
Ветвистые лучи V	8.8/0.1	9.1/0.1	8-10	8.94/0.07	0.4/4.7
Жаберные лучи	9.1/0.08	9.7/0.17	9-11	9.47/0.11	0.6/6.5
Кол-во экз.	16	18	34	34	34

Если сопоставить среднепопуляционные значения счетных признаков хариуса р. Б. Хадата с аналогичными данными по 5 популяциям хариусов Ямала включая р. Сосьва [Богданов, Михель, Зиновьев, 1978], то оказывается, что при почти равной амплитуде индивидуальных отклонений, средние значения выделяются в Хадате большим числом пилорических придатков и минимальным числом лучей в грудных плавниках (последнее следует проверить, так как этот признак мало изменчив).

Пластические признаки

Измерительные признаки в интервале 3–4+ лет (длина 132–211 мм) изменяются мало, хотя в течение всего жизненного цикла по исследованиям

других популяций сибирского хариуса (Сосьва, Лозьва, Сось и др.) [Зиновьев, 1980, 1988; Зиновьев, Устюгова, 1988; Зиновьев, Бондарев, 2008; Зиновьев, Богданов, 2012:] статистически достоверно изменяются почти все. В данном случае такие отклонения претерпевают лишь 9 признаков из 34. Отрицательно коррелируют с длиной рыбы (и возрастом), индексы диаметра глаза, длины верхней челюсти, антедорсального расстояния и длины средних лучей хвостового плавника, в то время как относительно увеличиваются в размерах лишь высоты спинного плавника и длиной брюшных плавников (табл. 2). Характер изменения признаков одинаков с таковым для хариусов всех таксонов рода [Зиновьев, 1963, 1980, 2005].

Среднепопуляционные значения пластических признаков хариуса р. Б. Хадата статистически достоверно отличаются от всех близких субарктических популяций (р. Собь, оз. Безымянное в верховьях р. Хара-Маталоу, р. Харбей, р. Кара) [Зи-

новьев, 1988; Зиновьев, Богданов, 2012] соответственно в 11, 16, 18 и 24 показателях из 34 сопоставленных, больше всего с хариусом р. Собь и р. Кара и меньше всего с хариусом озера в верховьях Хара-Маталоу.

Таблица 2

Пластические признаки хариуса р. Хадата в двух размерных группах и средние значения

Признаки	I группа М/м	II группа М/м	Вся проба	
			Min-max	М/м
Lsm, мм	182.3/2.66	235.9/3.58	164-255	210.6/5.17
Длина рыла	5.26/0.11	5.06/0.07	4.6-5.8	5.16/0.07
Диаметр глаза	4.86/0.09	4.26/0.05	3.9-5.5	4.54/0.07
Заглазничный отдел головы	10.04/0.09	9.67/0.13	8.8-10.7	9.84/0.09
Высота головы	14.08/0.17	13.86/0.17	12.9-15.3	13.96/0.1
Ширина лба	5.47/0.10	5.32/0.04	4.8-6.0	5.39/0.05
Длина верхней челюсти	5.52/0.09	5.17/0.06	4.5-6.0	5.31/0.06
Ширина верхней челюсти	1.82/0.04	1.77/0.03	1.54-2.14	1.79/0.02
Длина нижней челюсти	8.85/0.18	8.56/0.14	7.4-10.1	8.69/0.1
Длина головы	18.74/0.2	18.57/0.2	16.5-20.7	18.65/0.14
Наибольшая высота тела	19.65/0.25	19.47/0.23	17.6-21	19.56/0.17
Наименьшая высота тела	7.54/0.12	7.63/0.10	6.5-8.5	7.59/0.08
Антедорсальное расстояние	32.88/0.23	31.09/0.22	29.5-34.5	31.94/0.22
Постдорсальное расстояние	40.86/0.50	40.44/0.29	38.1-46.5	40.64/0.28
Антевентр. расстояние	46.36/0.24	45.66/0.36	42.3-49.5	45.99/0.22
Антеанальное расстояние	71.16/0.31	70.31/0.43	66-73	70.71/0.28
P-V расстояние	28.42/0.31	29.11/0.38	26.5-32.3	28.79/0.25
V-A расстояние	26.10/0.28	26.32/0.29	23.5-28.5	26.21/0.20
Длина хвостового стебля	16.11/0.20	16.53/0.20	14.5-17.6	16.33/0.15
Наибольшая толщина тела	13.55/0.13	13.46/0.19	11.4-14.8	13.55/0.12
Расстояние от D до ж.п.	21.97/0.19	21.32/0.30	18.8-25.1	21.63/0.23
Толщина у жир. плавника	5.93/0.09	5.83/0.10	5.1-6.8	5.88/0.07
Длина основания D	24.31/0.25	25.2/0.32	22.0-27.6	24.78/0.22
Высота посл. неветв. луча D	12.51/0.17	13.29/0.19	11.2-14.9	22.92/0.14
Высота посл. ветв. луча D	8.87/0.45	12.78/0.31	7.5-15.4	10.94/0.43
Высота 4 луча с конца	10.56/0.30	14.54/0.33	8.2-17.0	12.67/0.41
Наибольшая высота D	13.05/0.11	15.07/0.27	12.4-17.4	14.12/0.23
Длина А	9.21/0.18	9.62/0.14	7.6-10.5	9.43/0.12
Высота А	11.31/0.22	11.91/0.14	9.3-13.3	11.62/0.14
Длина Р	14.53/0.16	14.73/0.14	13.4-15.8	14.64/0.10
Длина V	14.23/0.15	14.98/0.17	13.3-16.2	14.63/0.13
Длина верхней лопасти С	14.83/0.21	14.57/0.15	13.6-16.0	14.70/0.12
Длина нижней лопасти С	15.45/0.18	15.24/0.17	14.1-16.7	15.34/0.12
Длина средних лучей С	6.46/0.13	5.86/0.09	5.2-7.5	6.14/0.09
Длина жирового плавника	6.90/0.11	6.92/0.12	5.9-8.15	6.91/0.08

Следует отметить, что средние размеры рыб в пробах в последнем случае одинаковы (21 и 21.5 см) при минимуме различий и больше расходятся при несовпадении величины особей в остальных пробах (21 и 25.9 и 30.3 см в р. Кара). Соответственно закономерностям размерно-возрастной изменчивости у хариуса р. Б. Хадата заметно больше все индексы признаков головы, кроме равной ширины лба. Кроме того, хадатинский хариус выделяется минимальной наибольшей высотой тела и низкими значениями высоты спинного плавника от всех указанных популяций, а также большей длиной средних лучей хвостового плавника. Насколько стабильны указанные пластические показатели

данной популяции хариуса следует установить при анализе более крупных особей в дальнейшем.

Структура популяции, возраст, рост, упитанность

В период сбора материала в р. Б. Хадата были отловлены рыбы от 128 мм, 26.2 г (ювенальная особь) до 437 мм, 1030 г (♂3) в возрасте 1+ – 8+ лет. Большинство составили трехлетки (2+ лет – 15 экз.) и четырехлетки (3+ лет – 13 экз.), все половозрелые особи. Среди пятилеток (4+ – 6 экз.) половину также составили незрелые особи. Остальные созревающие рыбы. Половой состав близок

1:1 (20♀, 17♂).

Линейный и весовой рост отражает табл. 3. Аналогичные данные приведены и ранее [Экологическое ..., 2005] в возрасте 4+ 257 мм и 185 г, в 5+ 32 см и 390 г, в 6+ 34.4 см, 475 г, в 7+ 35.9 см и

550 г (по 13 экз., в 10+ 42 см и 1030 г. Кроме того, близкие данные характеризуют рост хариуса в оз. Хадата-Юган-Лор по 84 экз. [Экологическое ..., 2005], средневозрастные параметры чуть ниже.

Таблица 3

Рост и упитанность хариуса р. Б. Хадата

Показатели	1+	2+	3+	4+	5+	Сред.	Кол-во экз.
Lsm	<u>128</u> 128(1)	<u>164-208</u> 182.5(15)	<u>195-255</u> 227.5(13)	<u>231-298</u> 256.9(8)	<u>437</u> 437(1)	218.8	38
Вес, г	<u>26.2</u> 26.2(1)	<u>60-70</u> 75.1(15)	<u>90.2-190</u> 149.3(13)	<u>157-180</u> 181(8)	<u>1080</u> 1080(1)	152.7	38
К.уп. по Фультону	<u>1.25</u> 1.25(1)	<u>1.26-1.59</u> 1.45(15)	<u>1.34-1.61</u> 1.47(13)	<u>1.35-1.54</u> 1.45(8)	<u>1.54</u> 1.54(1)	1.45	38
К.уп. по Кларк	-	<u>1.01-1.34</u> 1.17(9)	<u>1.17-1.34</u> 1.24(11)	<u>1.22-1.29</u> 1.26(6)	-	1.22	26

Созревание и первый нерест происходит на 5-м году жизни, среди первых 4 возрастных групп полностью зрелых особей не отмечено. Линейный рост характеризуется средними показателями со значительными индивидуальными отклонениями (44–67 мм), особенно у четырехгодовиков (231–298 мм; табл. 3). То же наблюдается и в весовом росте, хотя здесь максимум индивидуальной изменчивости приходится на трех годовиков (90.2 – 190 г.). Коэффициент упитанности по Фультону варьирует от 1.25 до 1.61 и увеличивается с возрастом (табл. 3), коэффициент по Кларк изменяется в рамках 1.01–1.29, также возрастает в процессе роста. Следует отметить необычно высокие средние значения упитанности, что при прогонистости

тела отражает большую толщину хадатинских хариусов.

Темп роста хариуса р. Б. Хадата тоже является средним, причем на первом году даже сравнительно быстрым (61.3 мм) в связи с коротким вегетационным периодом (табл. 4), возможно, он не успевает зарегистрироваться и частично мальки уходят под лед с несформированным чешуйным покровом, как отмечалось для многих арктических популяций ранее [Богданов, Михель, Зиновьев, 1978]. Феномен Р. Ли проявляется во всех возрастных группах, но сравнительно небольшой (в пределах 1–2 см) индивидуальные отклонения в росте особенно значительны у 3–4 годовиков (табл. 4).

Таблица 4

Темп роста хариуса р. Хадата по реконструированным длинам (метод Е. Леа, переднего диагонального радиуса чешуи, МБС-10), мм

Год рождения	Возраст	Возрастная группа								Кол-во экз.
		1	2	3	4	5	6	7	8	
2012	1+	67	-	-	-	-	-	-	-	1
2011	2+	<u>60-70</u> 65.2	<u>126-137</u> 131.5	-	-	-	-	-	-	15
2010	3+	<u>47-69</u> 61.5	<u>93-138</u> 119.8	<u>140-190</u> 176.6	-	-	-	-	-	13
2009	4+	<u>46-67</u> 54.1	<u>93-130</u> 108.6	<u>139-192</u> 161.4	<u>185-260</u> 211.8	-	-	-	-	8
2005	8+	52	103	155	207	265	328	380	414	1
Среднее	1-8	61.3	121.7	170.1	211.2	265	328	380	414	38
Прирост	1-8	61.3	60.4	48.4	41.1	53.8	63	52	34	38

Примечание. Над чертой минимальное и максимальное значения, под чертой – среднее.

Выводы

1. Хариус р. Б. Хадата относится к западно-сибирскому подвиду хариуса с атипичным расположением пятен почти по всей поверхности спинного плавника, но характерным для сибирских хариусов наличием темных полос по краям брюшка, красных полос на брюшных плавниках и красных

пятен под D и на хвостовом стебле, а также коротким рылом, длинной верхней челюстью, почти доходящей до середины глаза.

2. Среди заполярных популяций подвида в бас. р. Оби он выделяется максимальным числом чешуй в боковой линии и пилорических придатков, а также большой толщиной тела. По комплексу морфобиологических характеристик относится к

речному длинноцикловому экотипу (до 8+ лет, длиной более 45 см и весом более 1 кг).

3. Размерно-возрастная изменчивость и половой диморфизм не обнаруживают популяционных особенностей. Темп роста средний. Созревание происходит на 4-5 годах жизни, первый нерест для самой наступает у 5-годовиков.

4. В целях более полной характеристики биологических особенностей необходимы дополнительные сборы материала (размножение, питание, молодь и др.).

Библиографический список

- Berg L.S. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1948. Т. 1. 467 с.
- Богданов В.Д., Михель А.Е., Зиновьев Е.А. К характеристике структуры чешуи и роста молоди хариусов некоторых субарктических популяций // Материалы по фауне субарктики Зап. Сибири. Свердловск. 1978. С. 23–32.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелостных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2004. 389 с.
- Венглинский Д.Л., Яковлева А.С. Морфологическая характеристика хариуса водоемов Ямала и Полярного Урала // Тр. Ин-та экологии растений и животных УрО РАН. 1976. Вып. 99. С. 41–50.
- Дорофеева Е.А. Сем. Thymallidae Gill. 1884 хариусы // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М., 1998. С. 48–50.
- Зиновьев Е.А. К возрастной изменчивости некоторых морфологических признаков хариуса Средней Камы // Изв. ЕНИ при Перм. ун-те. 1963. Т. 14, вып. 6. С. 105–114.
- Зиновьев Е.А. Параллелизм изменчивости у европейского и сибирского хариусов // Лососевидные рыбы: сб. науч. тр. Л., 1980. С. 69–80.
- Зиновьев Е.А. Хариусы *Thymallus thymallus* (L.) и *Thymallus arcticus* (Pallas) р. Кары // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. Л., 1988. Вып. 281. С. 92–104.
- Зиновьев Е.А. Экология и систематика хариусовых рыб Евразии: дис. ... д-ра биол. наук в виде науч. доклада. Пермь. 2005. 75 с.
- Зиновьев Е.А., Богданов В.Д. Сравнительный морфобиологический анализ сибирского хариуса (*Thymallus arcticus*, Thymallidae) северной и полярной части Урала // Вестник Астраханского государственного технического университета. 2012. Т. 2. Водные биоресурсы и их рациональное использование. С. 33–40.
- Зиновьев Е.А., Бондарев И.Э. Западно-сибирский хариус *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas, 1776) бассейна реки Лозьвы // Биология и экология рыб Прикамья: межвуз. сб. науч. тр. Пермь. 2008. Вып. 2. С. 108–115.
- Зиновьев Е.А., Устогова Т.В. Хариус р. Сосьвы // Экология гидробионтов водоемов Западного Урала. Пермь. 1988. С. 102–114.
- Книжнин Н.В. Хариусы (*Thymallus* Cuvier, 1829) Голарктики (систематика, филогеография, особенности экологии): дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 267 с.
- Световидов А.Н. Европейско-азиатские хариусы (genus *Thymallus* Cuvier) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1936. Т. 3. С. 183–301.
- Романов В.Н. Некоторые особенности изменчивости морфологических признаков у западно-сибирского хариуса *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas) // Вестник Томского государственного университета. Сер. Биол. науки. 2004. № 10. С. 107–111.
- Экологическое состояние притоков Нижней Оби (Реки Харбей, Лонготъеган, Щучья). Екатеринбург: Изд-во УРГУ. 2005. 236 с.

References

- Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* [Freshwater Fish of the USSR and adjacent countries]. Moscow, Leningrad. AN USSR Publ., 1948. Vol. 1. 467 p. (In Russ.).
- Bogdanov V.D., Bogdanova E.N., Goskova O.A., Melnichenko I.P., Stepanov L.N., Yarushina M.I. *Ėkologičeskoe sostojanie pritokov Nižnej Obi (Reki Charbej, Longot'egan, Šuč'ja)* [The ecological status of the tributaries of the Lower Ob (Rivers Harbei, Longotegan, Pike)]. Yekaterinburg. Publ. of the Ural University. 2005. 236 p. (In Russ.).
- Bogdanov V.D., Michael A.E., Zinoviev E.A. [The characterization of the structure of the scales and growth of juvenile grayling some subarctic populations] *Materialy po faune subarktiki Zapadnoj Sibiri* [Materials on the fauna of Western Subarctic. Siberia]. Sverdlovsk. 1978. pp. 23-32. (In Russ.).
- Bogutskaya N.G., Naseka A.M. *Katalog besčeljustnykh i ryb presnykh i solonovatykh vod Rossii s nomenklaturnymi i taksonomičeskimi kommentarijami* [Catalog jawless fish and fresh and brackish waters of Russia and nomenclatural and taxonomic comments]. Moscow, KMK Publ., 2004. 389 p. (In Russ.).
- Dorofeeva E.A. [Fam. Thymallidae Gill. 1884 grayling] *Annotirovannyj katalog kruglorotykh i ryb kontinental'nykh vod Rossii* [Annotated catalog of cyclostomes and fishes continental waters of Russia]. Moscow, Nauka Publ., 1998. pp. 48-50. (In Russ.).
- Knizhin N.B. *Chariusy (Thymallus Cuvier, 1829) Golarctiki (sistematika, filogenija, osobennosti ekologii)*. Diss. dokt. biol. nauk [Grayling (*Thymallus* Cuvier, 1829) Holarctic (systematics, phylogeography, especially ecology). Dr. biol. sci. diss. Moscow, 2009. 267 p. (In Russ.).

- Romanov V.N. [Some features of the variability of morphological traits in Western Siberian - grayling *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas)] *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija Biologičeskie nauki* N 10 (2004): pp. 107-111. (In Russ.).
- Svetovidov A.N. [Euro-Asian grayling (genus *Thymallus* Cuvier)] *Trudy Zoologičeskogo Instituta AN SSSR* V. 3 (1936): pp. 183-301. (In Russ.).
- Venglinskiy D.L., Yakovlev A.S. [Morphological characteristics grayling ponds Yamal and Polar Urals] *Trudy Instituta ėkologii rastenij i životnykh UrO RAN* Iss. 99 (1976): pp. 41-50. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. [By the age variation of some morphological characters grayling Central Kama] *Izvestija Estestvenno-naučnogo instituta pri Permskom universitete* V. 14, iss. 6 (1963): pp. 105-114. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. [Parallelism variation in European and Siberian grayling] *Lososevidnye ryby: sbornik naučnykh trudov* [Salmonid fishes: Sat. scientific. tr.] Nauka Publ., 1980, pp. 69-80. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. [Grayling *Thymallus thymallus* (L.) and *Thymallus arcticus* (Pallas) p. Kara] *Sbornik naučnykh trudov GOSNIORKh* [Coll. scientific. tr. GosNIORKh]. Leningrad, 1988, iss. 281, pp. 92-104. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. *Ėkologija i sistematika chariusovykh ryb Evrazii*. Diss. dokt. biol. nauk [Ecology and Systematics hariusovyh Fish Eurasia. Dr. biol. sci. diss. as scientific report]. Perm, 2005. 75 p. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. Bogdanov V.D. [Comparative analysis of Morfobiologi grayling (*Thymallus arcticus*, *Thymallidae*) northern and of the polar parts Urals] *Vestnik Astrachanskogo gosudarstvennogo tehničeskogo universiteta* V. 2 (2012): pp. 33-40. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. Bondarev I.E. [West Siberian Grayling *Thymallus arcticus arcticus* (Pallas, 1776) Basin Lozvy] *Biologija i ėkologija ryb Prikam'ja. Mežvuzovskij sbornik naučnykh trudov* [Biology and ecology of fishes Prikamye: Sat. scientific. tr.]. Perm, 2008, iss. 2, pp. 108-115. (In Russ.).
- Zinoviev E.A. Ustyugova T.V. [Grayling of river Sosva] *Ėkologija gidrobiontov vodoemov Zapadnogo Urala* [Ecology aquatic fauna basins of the Western Urals]. Perm, 1988, pp. 102-114. (In Russ.).

Поступила в редакцию 24.02.2015

Об авторах

Богданов Владимир Дмитриевич, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; bogdanov@ipae.uran.ru; (343)2608255

Зиновьев Евгений Александрович, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой зоологии позвоночных и экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15; zoovert@psu.ru; (342) 2396228

Безлепкин Леонид Сергеевич, студент биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15

Моисеевских Александр Михайлович, студент биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15

About the authors

Bogdanov Vladimir Dmitrievič, doctor of biology, professor, corresponding member of the RAS, Director
Institute plants and animals ecology Ural Branch RAS, 8 Marta str., 202, Ekaterinburg, Russia, 620144; bogdanov@ipae.uran.ru; (343)2608255

Zinoviev Evgenij Aleksandrovič, doctor of biology, professor, head of the Department of of vertebrate Zoology and ecology
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; zoovert@psu.ru; (342) 2396228

Bezlepkin Leonid Sergeevič, student of the biological faculty
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

Moiseevskikh Aleksandr Michajlovič, student of the biological faculty
Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

УДК 595.44(571.1)

А. С. Тураева, С. Л. Есюнин

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

НАСЕЛЕНИЕ ГЕРПЕТОБИОНТНЫХ ПАУКОВ (ARANEI) КСЕРОФИТНЫХ БИОЦЕНОЗОВ ЧУВАШСКОГО МЫСА (ТОБОЛЬСК, ТЮМЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Герпетобиионтные пауки трех ксерофитных местообитаний Чувашского мыса в окрестностях г. Тобольска исследовались в течение 5 лет (2008–2012) методом почвенных ловушек. Население пауков остепненного луга и полынно-пырейного склона различаются количеством и составом видов. Только на лугу обнаружены мезофитные лесные и луговые виды (*Allomengea scopigera*, *Bathyphantes gracilis*, *Drassylus pusillus*, *Haplodrassus soerenseni*, *Pardosa fulvipes*, *Troxochrus scabriculus*, *Zelotes latreillei*). Специфику фауны пауков склона определяют степные (*Alopecosa taeniopus*, *Gnaphosa madschurica*, *Herieus oblongus*, *Ipa terrenus*) и ксерофитные (*Gnaphosa bicolor*, *Haplodrassus kulczynskii*) виды. На лугу выражены три аспекта населения (весенний – летний – осенний), на склоне – два (весенне-летний и осенний). На лугу весной наиболее многочисленны *Pachygnatha degeeri* и *Xerolycosa miniata*, летом – *X. miniata*, осенью – *Centromerus sylvaticus*, на склоне весной – *Drassylus vinealis*, летом – *Asianellus festivus*.

Ключевые слова: население пауков; ксерофитные местообитания; южная тайга; Западная Сибирь.

A. S. Turaeva, S. L. Esyunin

Perm State University, Perm, Russian Federation

THE HERPETOBION SPIDER ASSEMBLAGES (ARANEI) OF THE XEROPHYTIC BIOCENOSES OF THE “CHUVASHSKIY MYS” (TOBOLSK, TYUMEN AREA)

The herpetobion spiders from three xerophytic biocenoses of the Chuvash Cape in environs of Tobolsk were sampled for five years (2008–2012) using pitfall-traps. The studied spider populations of the dry grass-multiherbaceous meadow and *Artemisia-Agropyron* slope habitat are differs by the number and composition of species. The dry meadow site is distinguishable by the presence of some mesophilous meadow and forest species, such as *Allomengea scopigera*, *Bathyphantes gracilis*, *Drassylus pusillus*, *Haplodrassus soerenseni*, *Pardosa fulvipes*, *Troxochrus scabriculus*, *Zelotes latreillei*. The slope site is characteristic by the presence of both, the steppe (*Alopecosa taeniopus*, *Gnaphosa madschurica*, *Herieus oblongus*, *Ipa terrenus*) and xerophilous (*Gnaphosa bicolor*, *Haplodrassus kulczynskii*) spider species. Whereas the three aspects (vernal – summer – autumnal) of spider assemblages are detected on a dry meadow site, only two aspects (vernal–summer and autumnal) – are distinguishable on the steppe slope site. On the dry meadow locality, the most abundant species include *Pachygnatha degeeri* in spring, *Xerolycosa miniata* in spring and summer, and *Centromerus sylvaticus* in autumn. On the slope locality, the most abundant species include *Drassylus vinealis* in spring and *Asianellus festivus* in summer.

Key words: spider assemblage; xerophytic biocenose; southern taiga subzone; West Siberia.

Введение

Ксеротермные экстразональные биоценозы, в том числе их животная компонента, представляют значительный интерес по нескольким причинам. С одной стороны, условия окружающей среды здесь экстремальны для обитания животных и исследователь име-

ет возможность в природном «эксперименте» изучать адаптации организменного и популяционного уровней к неблагоприятным условиям. С другой стороны, в таких местообитаниях, как правило, присутствуют реликтовые виды, зачастую являющиеся объектами охраны.

Фауна ксеротермных местообитаний давно и

достаточно активно изучается в Европе [Miller, Valesova, 1964; Steinberger, 1986; Buchhols, Kreuels, 2009]. В России население пауков остепненных местообитаний исследовалось в Пермском Предуралье [Есюнин, 2006, 2011; Есюнин, Шумиловских, 2008; Esyunin, 2008]. Аналогичных исследований на территории Западно-Сибирской равнины ранее не проводилось.

Целью данной работы является описание населения пауков ксеротермных местообитаний в подзоне южной тайги Западной Сибири.

Материал и методы исследования

Чувашский мыс — историческая местность на подножии Алафейской горы на правом берегу р. Иртыш вблизи г. Тобольска, входит в состав регионального памятника природы Тюменской области «Киселёвская гора с Чувашским мысом». Склоны Чувашского мыса покрыты луговой и остепненной растительностью.

Нами проанализированы данные о пробах населения герпетобионтных пауков за период с 2008 по 2012 гг. В 2008–2011 гг. материал был собран сотрудниками Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН (г. Тобольск). Мы исследовали население пауков Чувашского мыса в июне-июле 2012 г.

Было исследовано три биотопа, названия которых даются по Бухкало с соавторами [Конспект ..., 2014] с дополнениями по видовому составу растений.

Луг злаково-разнотравный суходольный с отдельными берёзами, в 5–7 м от кромки склона коренной террасы. В сообществе преобладают тысячелистник азиатский, тимофеевка луговая, горец, полевица гигантская, мятлики, овсяница луговая, клевер луговой, лапчатка серебристая, подмаренник белый.

Ложбина на склоне южной экспозиции коренной террасы занята злаково-разнотравной с шиповником иглистым растительной группировкой.

Склон (30–35°) коренной террасы покрыт ксерофитным полынно-пырейным с редким низкорослым шиповником ценозом. Проективное покрытие 50%.

Пауков собирали при помощи почвенных ловушек. В каждом биотопе устанавливалась линия из 10 ловушек с фиксатором — 10%-ный раствор формалина. Время экспозиции — 10 сут.

Данные по фауне пауков изученных биотопов опубликованы нами ранее [Есюнин, Степина, 2014].

Сходство группировок пауков оценивалось при

помощи индекса Чекановского-Соеренсена (I_{cs}); для оценки разнообразия населения использован индекс Шеннона (H'). Расчеты выполнены с применением программы BIODIV [Баев, Релев, 1993]. Оценка обилия видов пауков проводилась с использованием пятибалльной шкалы, предложенной Ю.А. Песенко [1982]. Классификация проб населения пауков-герпетобионтов Чувашского мыса выполнена с применением программы CANOCO [Ter Braak, 1988].

Таксономическое разнообразие и видовой состав

Всего в ксерофитных местообитаниях Чувашского мыса обнаружено 49 видов герпетобионтных пауков (табл. 1). Видовое разнообразие группировок пауков луга в 1.9–2.1 раза выше, чем склоновых. При этом 19 видов, обнаруженных на лугу, не отмечены в более экстремальных условиях склона. Большею частью это мезофитные лесные и луговые виды (*Allomengea scopigera*, *Bathypantes gracilis*, *Drassyllus pusillus*, *Haplodrassus soereni*, *Pardosa fulvipes*, *Troxochrus scabriculus*, *Zelotes latreillei*). Наряду с этим, на лугу обнаружен ряд ксерофитных видов как общих со склоном (*Asianellus festivus*, *Ozyptila pullata*, *O. scabricula*), так и обнаруженных только здесь (*Xerolycosa miniata*, *Zelotes azsheganovae*).

Несмотря на относительно невысокое разнообразие видов, группировки пауков склона отличаются высокой специфичностью видового состава. Только здесь обнаружен ряд степных (*Alopecosa taeniopus*, *Gnaphosa madschurica*, *Hiericus oblongus*, *Ipa terrenus*), и ксерофильных (*Gnaphosa bicolor*, *Haplodrassus kulczynskii*) видов. Луговые мезофитные виды встречаются на склоне как исключение.

Видовой состав группировок пауков ложбины закономерно имеет смешанный переходный характер между лугом и склоном.

Население пауков луга и ложбины имеет типичную для луговых биоценозов высокую долю пауков-волков (табл. 1). Высокое разнообразие пауков из сем. Gnaphosidae, характерное для зональных степей, обнаружено на склоне и на лугу. Если для полынно-пырейного сообщества высокое разнообразие пауков-гнафозид закономерно, то в случае луга оно свидетельствует об остепненности животного населения данного биоценоза, что не в полной мере соответствует составу растительности.

Таблица 1

Видовой состав и распределение по биотопам герпетобионтных пауков Чувашского мыса

Вид	Луг	Ложбина	Склон
<i>Hypsosinga pygmaea</i> (Sundevall, 1831)	-	-	+
<i>Drassyllus pusillus</i> (C.L.Koch, 1833)	+	-	-

Окончание табл. 1

Вид	Луг	Ложбина	Склон
<i>Drassyllus vinealis</i> (Kulczyński, 1897)	+	+	+
<i>Gnaphosa bicolor</i> (Hahn, 1833)	-	-	+
<i>Gnaphosa manschurica</i> Schenkel, 1963	+	+	+
<i>Haplodrassus kulczynskii</i> Lohmander, 1942	-	-	+
<i>Haplodrassus signifer</i> (C.L.Koch, 1839)	+	-	-
<i>Haplodrassus soerenseni</i> (Strand, 1900)	+	-	-
<i>Micaria nivosa</i> L.Koch, 1866	+	-	-
<i>Zelotes azsheganovae</i> Eshunin et Efimik, 1992	+	-	-
<i>Zelotes latreillei</i> (Simon, 1878)	+	-	-
<i>Zelotes potanini</i> Schenkel, 1963	+	-	+
<i>Allomengea scopigera</i> (Grube, 1859)	+	-	-
<i>Bathyphanes gracilis</i> (Blackwall, 1841)	+	-	-
<i>Centromerus sylvaticus</i> (Blackwall, 1841)	+	-	+
<i>Ceratinella brevis</i> (Wider, 1834)	+	-	+
<i>Dicymbium nigrum</i> (Blackwall, 1834)	+	+	-
<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider, 1834)	+	-	-
<i>Gnathonarium dentatum</i> (Wider, 1834)	+	-	-
<i>Ipa terrenus</i> (L.Koch, 1879)	-	-	+
<i>Neriene peltata</i> (Wider, 1834)	-	+	-
<i>Stemonyphanes conspersus</i> (L.Koch, 1879)	+	+	+
<i>Stemonyphanes lineatus</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-
<i>Tapinocyboides pygmaeus</i> (Menge, 1869)	+	-	-
<i>Troxochrus scabriculus</i> (Westring, 1851)	+	-	-
<i>Walckenaeria unicornis</i> O.P-Cambridge, 1861	+	-	-
<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	-	-	+
<i>Phrurolithus festivus</i> (C.L.Koch, 1835)	+	-	-
<i>Alopecosa cuneata</i> (Clerck, 1757)	+	+	-
<i>Alopecosa pulverulenta</i> (Clerck, 1757)	+	+	-
<i>Alopecosa taeniopus</i> (Kulczyński, 1895)	+	+	+
<i>Pardosa fulvipes</i> (Collett, 1875)	+	-	-
<i>Pardosa paludicola</i> (Clerck, 1757)	-	+	-
<i>Pardosa palustris</i> (Linnaeus, 1758)	+	-	-
<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	+	-	+
<i>Xerolycosa miniata</i> (C.L.Koch, 1834)	+	+	-
<i>Ero furcata</i> (Villers, 1789)	-	-	+
<i>Thanatus striatus</i> C.L.Koch, 1845	+	-	-
<i>Asianelus festivus</i> (C.L.Koch, 1834)	+	+	+
<i>Pachygnatha clercki</i> Sundevall, 1823	+	+	-
<i>Pachygnatha degeeri</i> Sundevall, 1830	+	+	-
<i>Pachygnatha listeri</i> Sundevall, 1830	+	-	-
<i>Tetragnatha extensa</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	+
<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	-	+	-
<i>Heriades oblongus</i> Simon, 1918	-	-	+
<i>Ozyptila pullata</i> (Thorell, 1875)*	+	+	+
<i>Ozyptila scabricula</i> (Westring, 1851)	+	+	+
<i>Xysticus cristatus</i> (Clerck, 1757)	+	+	+
<i>Xysticus ulmi</i> (Hahn, 1832)	-	+	-
Всего видов	37	18	20
Доля (%) пауков сем. Gnaphosidae	24	11	25
Доля (%) пауков сем. Lycosidae	20	28	10

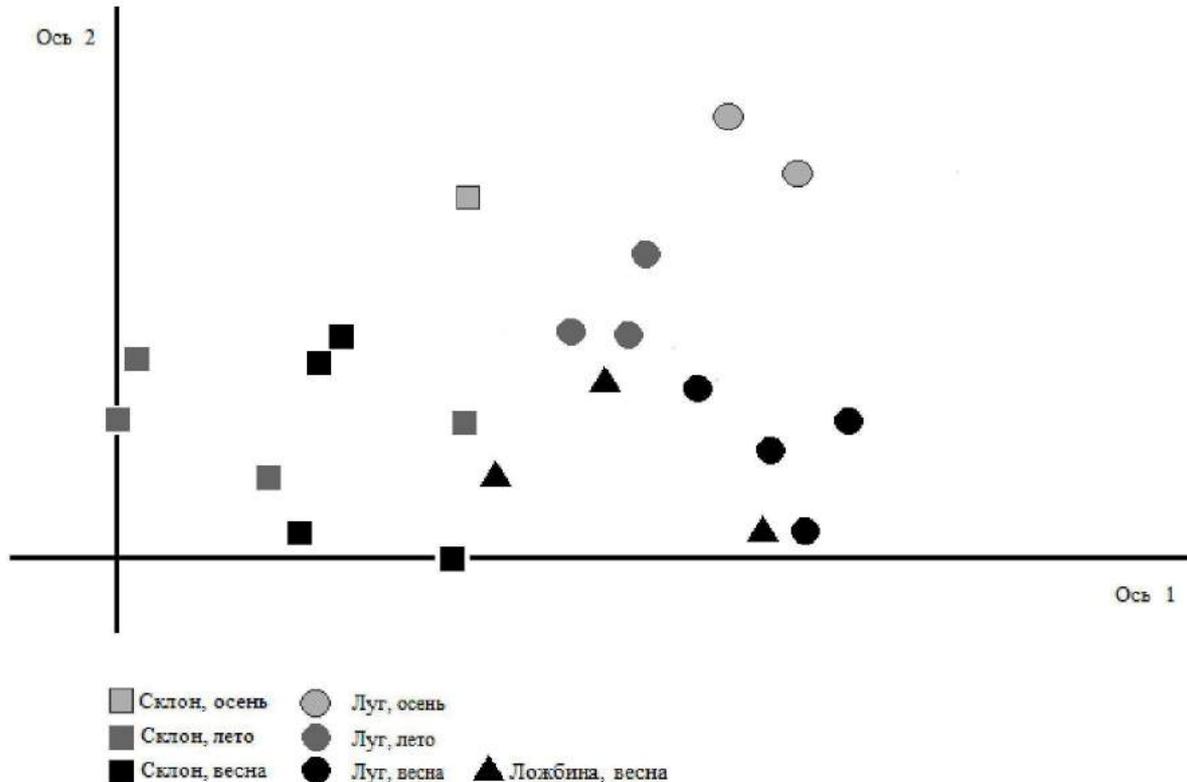
Таким образом, группировки герпетобийных пауков остепненного луга и склона значительно различаются по количеству и составу видов. По структуре таксоценов луговые группировки соответствуют таковым остепненных лугов, а склоновые – степным сообществам. Нами обнаружено,

что ряд степных видов, приуроченных к экстразональным биоценозам, способны вселяться в зональные сообщества, тогда как обратного проникновения луговых видов в экстразональные сообщества не происходит.

Закономерности изменения структуры

Пробы населения пауков склона в значительной мере отличаются от таковых луга, о чем свидетельствует их расположение вдоль первой оси биплота (рис.). Пробы населения пауков ложбины занимают промежуточное положение: как правило, их структура ближе к луговым группировкам, но в отдельные годы она подобна таковой склона. Рас-

пределение проб вдоль второй оси биплота, отражающее различия по сезонным аспектам населения, имеет второстепенное значение. В случае луга хорошо выражены все три аспекта: весенний, летний и осенний (рисунок). Весенние и летние пробы населения пауков склона достоверно друг от друга не отличаются, но значительно отличаются от единственной осенней пробы.



Биплот проб населения герпетобитных пауков Чувашского мыса

Таким образом, основное различие связано с межбиотопическими различиями структуры группировок пауков, сезонные различия имеют второстепенный характер. На лугу хорошо выражены три (весенний, летний и осенний) аспекта населения пауков, а на склоне предварительно можно говорить о весенне-летнем и осеннем аспектах населения.

Доминантная структура

Доминантный комплекс населения пауков ксеротермных местообитаний Чувашского мыса формируют 11 видов (табл. 2). В целом прослеживается закономерный характер состава доминантных видов, определяющий различия между населением пауков луга и склона. На лугу основу доминантного комплекса составляют луговые виды, а на склоне – степные и ксерофильные виды. Описанные выше сезонные различия населения отражаются и в его составе.

На лугу весной имеется четыре многочисленных вида, среди которых очень обильна *P. degeeri* и обильна *X. miniata* (табл. 2); летом происходит упрощение доминантного комплекса, очень обильным видом становится *X. miniata*. Осенний аспект населения пауков на лугу характеризуется исчезновением луговых видов и появлением мезофильного лесного вида *Centromerus sylvaticus*. На склоне осенью доминантный комплекс пауков не выражен; весной набор доминантных видов разнообразен, но виды имеют близкие умеренные показатели обилия; летом доминантный комплекс упрощается (табл. 2). Особо стоит обратить внимание, на тот факт, что в составе доминантов на склоне присутствует степной вид *G. madschurica*.

Заключение

При сравнении полученных нами данных о структуре населения пауков ксеротермных местообитаний Чувашского мыса с аналогичными данными по Пермскому Предуралью [Есюнин, 2006;

Esyunin, 2008], обнаруживаются как общие черты, так и региональные особенности.

Общим является отсутствие различий между весенним и летним аспектами населения. Несмотря на серьезные различия в видовом составе, наборе

доминантных видов, и в Предуралье, и в Западной Сибири для экстразональных ксеротермных группировок пауков характерно наличие двух аспектов населения: весенне-летнего и осеннего.

Таблица 2

Состав доминантных видов герпетобиионтных пауков Чувашского мыса по сезонам

Вид	Луг	Ложбина	Склон
Степные виды			
<i>Alopecosa taeniopus</i>	-	-	3/-/-
<i>Gnaphosa madschurica</i>	-	-	3/-/-
Ксерофильные виды			
<i>Asianellus festivus</i>	3/-/-	3/-/-	3/4/-
<i>Ozyptila pullata</i>	-	-	3/-/-
<i>Xerolycosa miniata</i>	4/5/-	-	-
Луговые виды			
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	3/-/-	-	-
<i>Pachygnatha degeeri</i>	5/-/-	4/-/-	-
<i>Pardosa fulvipes</i>	-/3/-	-	-
Мезофильные виды			
<i>Centromerus sylvaticus</i>	-/1/3	-	-
<i>Drassylus vinealis</i>	-	-	4/-/-
<i>Stemonyphantes conspersus</i>	-	3/-/-	-

Примечание. Цифры – балл обилия видов по Ю.А. Песенко [1982]: 3 – обычный, 4 – обильный, 5 – очень обильный вид. Баллы обилия приведены для трех сезонов в следующей последовательности – весна/лето/осень.

Различия в доминантном комплексе значительны, но не абсолютны. Обращает на себя внимание тот факт, что в его составе в различных регионах представлены различные, но близкие виды: *Xerolycosa nemoralis* – *X. miniata*, *Alopecosa accentuata* – *A. taeniopus*, *Gnaphosa lugubris* – *G. madschurica*, соответственно, в Предуралье и на Чувашском мысу. При этом в обоих регионах в состав доминантов входят одни и те же виды: *Centromerus sylvaticus*, *Pachygnatha degeeri* и *Pardosa fulvipes*. Можно предположить, что эти виды занимают сходное экологическое пространство (лицензию) в ксеротермных местообитаниях.

Второе важное различие связано с набором видов, формирующих доминантный комплекс пауков в сравниваемых регионах. В Предуралье его слагают луговые и даже лесные мезо-, реже ксерофильные виды [Esyunin, 2008]. На Чувашском мысе, особенно на склоне, обильны степные и ксерофильные виды пауков (табл. 2). Такое различие определяется, по-видимому, двумя причинами. С одной стороны, климат Западной Сибири более континентальный, что создает более благоприятные мезоклиматические условия для развития и сохранения в биоценозах ксерофильных видов. Наши данные подтверждают мнение Ю.И. Чернова и Л.Д. Пенева [1993], которые отмечали, что структура населения конкретных сообществ «отражает воздействие не только современных климатических условий и исторических причин, но и ме-

стных, биотопических и биоценологических условий». С другой стороны, нам кажется важным обратить внимание на другую особенность, которая может определять специфику сообществ Чувашского мыса. Ксеротермные группировки в обоих регионах сформировались на высоких берегах рек. В Предуралье р. Кама и ее приток Сылва текут с севера на юг. Тогда как в Западной Сибири р. Иртыш, берущий начало в горах Центральной Азии, течет с юга на север, пересекая степную зону.

Таким образом, степные виды в Предуралье могут распространяться на север только сухопутным путем, что проблематично и медленно, а в Западной Сибири важным фактором является постоянный и по временным показателям быстрый поток степных мигрантов из степной зоны в таежную. Примеры успешности такого потока приведены нами ранее [Esyunin, Stepina, 2014; Tanasevitch et al., 2012; Esyunin, Stepina, 2014], причем на Чувашский мыс проникли не только степные, но и горно-степные виды центральноазиатского происхождения [Esyunin, Stepina, 2014; Tanasevitch et al., 2012].

Авторы выражают благодарность сотрудникам Тобольской комплексной научной станции Уральского отделения РАН за предоставленный материал и помощь в организации экспедиции. Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (14-04-31178).

Библиографический список

- Есюнин С.Л. Структура и разнообразие группировок пауков (Aranei) на Среднеуральском трансекте // *Евразийский энтомологический журнал*. 2006. Т. 5, № 3. С. 249–262.
- Есюнин С.Л. Население герпетобионтных пауков ксерофитных сообществ памятника природы «Лунежские Горы» (весенний аспект) // *Вестник Пермского университета. Сер. Биология*. 2011. Вып. 2. С. 17–21.
- Есюнин С.Л., Стёпина А.С. Фауна и биотопическое распределение пауков (Aranei) подзоны южной тайги Западной Сибири // *Вестник Пермского университета. Сер. Биология*. 2014. Вып. 4. С. 24–54.
- Есюнин С.Л., Шумиловских Л.С. Население герпетобионтных пауков (Aranei) заказника «Предуралье» в Пермской области // *Евразийский энтомологический журнал*. 2008. Т. 7, № 1. С. 47–56.
- Конспект фауны беспозвоночных южной тайги Западной Сибири (в бассейне Нижнего Иртыша) / С.П. Бухкало [и др.]. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2014. 189 с.
- Несенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Чернов Ю.И., Певев Л.Д. Биологическое разнообразие и климат // *Успехи современной биологии*. 1993. Т. 113, № 5. С. 515–531.
- Baev P.V., Penev L.D. BIODIV — programs for calculation biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Version 4.1. Sofia: PENSOFT, 1993. 43 p.
- Buchhols S., Kreuels M. Diversity and distribution of spiders (Arachnida: Araneae) in dry ecosystems of North Rhine-Westphalia (Germany) // *Arachnologische Mitteilungen*. 2009. Bd. 38. S. 8–27.
- Esyunin S.L. Geographical variation in spider assemblages (Arachnida: Aranei) of steppe and steppe-like habitats of the Urals, Russia // *Species and communities in extreme environments*. Sofia-Moscow: Pensoft Publ., 2008. P. 143–158.
- Esyunin S.L., Stepina A.S. A new spider species of the genus *Argemma* (Aranei, Dictynidae) from Western Siberia // *Entomological Review*. 2014. Vol. 94, № 5. P. 781–784.
- Miller F., Valesova F. Zur Spinnenfauna der Kalksteinsteppen des radotiner tales in Mittelbohmen // *Casopis Ceskoslovenské společnosti entomologické*. 1964. Vol. 61, № 2. S. 180–188.
- Steinberger K.-H. Fallenfänge von Spinnen am Ahrnkopf, einem xerothermen Standort bei Innsbruck (Nordtirol, Österreich) (Arachnida: Aranei) // *Berichte des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck*. 1986. Bd. 73. S. 1–118.
- Tanasevitch A.V., Esyunin S.L., Stepina A.S. Two new *Stemonyphantes* Menge, 1866 from Kazakhstan (Aranei: Linyphiidae: Stemonyphantinae) // *Arthropoda Selecta*. 2012. Vol. 21, № 4. P. 363–368.
- Ter Baak C.J.F. CANOCO — a FORTRAN programs for canonical community ordination by [partial] [detrenden] [canonical] correspondence analysis, prineipal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen, 1988. 95 p.

References

- Baev P.V., Penev L.D. BIODIV — programs for calculation biological diversity parameters, similarity, niche overlap, and cluster analysis. Version 4.1. Sofia, PENSOFT, 1993. 43 p.
- Buchhols S., Kreuels M. Diversity and distribution of spiders (Arachnida: Araneae) in dry ecosystems of North Rhine-Westphalia (Germany). *Arachnologische Mitteilungen*. Bd. 38 (2009): s. 8-27.
- Bukhkalov S.P., Galich D.E., Sergeeva E.V., Vazhenina N.V. *Konspekt fauny bespozvonočnykh južnoj tajdi Zapadnoj Sibiri (v bassejne Nižnego Irtyša)* [Conspectus of the invertebrate fauna of the southern taiga of the West Siberia (in basin of the Nizhniy Irtysh River)]. Moscow, KMK Publ., 2014. 189 p. (In Russ.).
- Chernov Yu.I., Penev L.D. [Biological diversity and climate] *Uspekhi sovremennoy biologii* V. 113. N 5 (1993): pp. 515-531. (In Russ.).
- Esyunin S.L. [Structure and diversity of spider (Aranei) assemblage on Middle Urals transect]. *Euroasian Entomological Journal* V. 5, N 3 (2006): pp. 249-262. (In Russ.).
- Esyunin S.L. [Spider assemblages of xerophytic habitats of «Lunezhskie Gory» Reserve (spring aspects)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Serija Biologija* N 2 (2011): pp. 17-21. (In Russ.).
- Esyunin S.L. Geographical variation in spider assemblages (Arachnida: Aranei) of steppe and steppe-like habitats of the Urals, Russia. *Species and communities in extreme environments*. Sofia, Moscow, Pensoft Publ., 2008, pp. 143-158.
- Esyunin S.L., Shumilovskikh L.S. [The herpetobiont spider (Aranei) assemblages of the “Preduralie” Reserve (Perm Area)]. *Euroasian Entomological Journal* V. 7, N 1 (2008): pp. 47-56. (In Russ.).
- Esyunin S.L., Stepina A.S. [The fauna and biotopic distribution of the spiders (Aranei) in the southern taiga subzone of the West Siberia]. *Vestnik Permskogo universiteta. Serija Biologija* N 4 (2014): pp. 24–54. (In Russ.).
- Esyunin S.L., Stepina A.S. A new spider species of the genus *Argemma* (Aranei, Dictynidae) from Western Siberia. *Entomological Review*. V. 94. N 5 (2014): pp. 781-784.

- Miller F., Valesova E. Zur Spinnenfauna der Kalksteinsteppe des radotiner tales in Mittelbohlen. *Casopis Ceskoslovenské společnosti entomologické*. V. 61, N 2 (1964): s. 180-188.
- Pesenko Yu.A. *Principy i metody kolichestvennogo analiza v faunističeskich issledovanijach* [Principles and methods of quantitative analysis in faunistic investigations]. Moscow: Nauka Publ., 1982. 288 p. (In Russ.).
- Steinberger K.-H. Fallenfange von Spinnen am Ahrnkopf, einem xerothermen Standort bei Innsbruck (Nordtirol, Osterreich) (Arachnida: Aranei). *Berichte des Naturwissenschaftlich-medizinischen Vereins Innsbruck*. Bd. 73 (1986): s. 1-118.
- Tanasevitch A.V., Esyunin S.L., Stepina A.S. Two new *Stemonyphantes* Menge, 1866 from Kazakhstan (Aranei: Linyphiidae: Stemonyphantinae). *Arthropoda Selecta*. V. 21, N 4 (2012): pp. 363-368.
- Ter Baak C.J.F. CANOCO — a FORTRAN programs for canonical community ordination by [partial] [detrenden] [canonical] correspondence analysis, principle components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Wageningen, 1988. 95 p.

Поступила в редакцию 08.04.2015

Об авторах

Тураева Анна Сергеевна, аспирант биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; Anna.Styopina@mail.ru; (342)2396494

Есюнин Сергей Леонидович, доктор биологических наук, доцент, зав. кафедрой зоологии беспозвоночных и водной экологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614990, Пермь, ул. Букирева, 15; Sergei.Esyunin@psu.ru; (342)2396494

About the authors

Turaeva Anna Sergeevna, PhD student of biological faculty Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990: Anna.Styopina@mail.ru; (342)2396494

Esyunin Sergei Leonidovich, doctor of biology, associate professor of the Department of invertebrate animals and aquatic ecology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990: Sergei.Esyunin@psu.ru; (342)2396494

ЭКОЛОГИЯ

УДК 631.4

В. С. Артамонова^а, О. З. Еремченко^б

^а Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск, Россия

^б Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ *AZOTOBACTER CHLOROCOCCUM* BEIYRINCK И *BACILLUS MYCOIDES* FLUGGE В ГОРОДСКИХ ПОЧВАХ

Представлены результаты исследований роста растений и аэробных бактерий в городских почвах на территории Западного Урала. Установлено содержание подвижного Р и К в поверхностном слое почв, их влияние на биомассу растений и обилие бактерий. Показано, что *Azotobacter chroococcum* произрастал в анализируемых почвах по-разному, наблюдались различия в скорости роста вокруг почвенных комочков, диаметре колоний, антагонистической активности. Выявлена изменчивость колоний *Azotobacter chroococcum* и *Bacillus mycooides*. Это свидетельствует об адаптации бактерий в специфических местообитаниях.

Ключевые слова: городские почвы; аэробные бактерии; аммонификация; азотфиксация; антагонист; приспособительная изменчивость.

V. S. Artamonova^а, O. Z. Eremchenko^б

^а Institute of Soil Science and Agrochemistry, Novosibirsk, Russian Federation

^б Perm State University, Perm, Russian Federation

ADAPTIVE CHARACTERISTICS OF *AZOTOBACTER CHLOROCOCCUM* BEIYRINCK AND *BACILLUS MYCOIDES* FLUGGE IN SOILS OF THE CITY

Results of researches of growth plants and bacteria in urban soils of territory of West Ural are presented. Found content rolling P and K in surface layer soil their influence on biomass plants and plenty of bacteria. It is shown, that *Azotobacter* culture grows in soils analyzed in different ways, the difference observed in the growth rate, the diameter of the colonies, the antagonistic activity. The changeability of colonies of *Azotobacter chroococcum* and *Bacillus mycooides* was determined. It speaks about adaptations of bacteria in specific habitats.

Key words: soils of the city; aerobic bacteria; ammonification; nitrogen fixation; antagonist; adaptive changeability.

Введение

Живые организмы почв – это природный универсальный фактор почвообразования и динамики почв [Добровольский, Никитин, 2006]. Мир микробов является неперменной частью педобиоты. Специфической средой обитания микроорганизмов являются почвы и почвоподобные образования городских территорий [Скворцова, 1997; Марфенина, 2005; Почвы в биосфере.... 2012]. Городские почвы испытывают

хроническое воздействие урбаногенных факторов, что не может не сказаться на биологической активности и биоразнообразии почвенных образований, на их плодородии и самоочищении. Почвообразовательная деятельность микроорганизмов в городских условиях обитания вызывает особый интерес. Однако эколого-физиологические возможности выживания микробного населения изучены недостаточно.

В бактериальном сообществе урбаноземов г. Перми преобладают неспорообразующие бактерии, на долю бацилл приходится около 6%. По сравнению

с зональными дерново-подзолистыми почвами обнаружено более слабое развитие микроскопических грибов, увеличение числа колониеобразующих единиц (КОЕ) актиномицетов. Наиболее характерной особенностью урбаноземов является их высокая заселенность азотобактером [Москвина, 2004; Коньшина, 2014]. Активизацию роста азотобактера, как и других щелочелюбивых или щелочестойких бактерий в почвах селитебных территорий связывают с подщелачиванием почв [Куличева и др., 1996; Скворцова, 1997; Артамонова, 2002].

Развитие азотобактера в почвах во многом зависит от присутствия связанных форм азота, которые на первых этапах аммонификации убывают из-за роста бактерии *Bacillus mycoides*, предпочитающей аммонийные формы в отличие от других бацилл. Аэробная спорообразующая бактерия *Bac. mycoides* хорошо представлена в почвах, где минерализационные процессы протекают слабо [Мишустин, 1966, 1972], и урбаноземы г. Перми в этом отношении не исключение. Следует сказать, что наряду с бактериальной иммобилизацией аммонийного азота происходит его трансформация нитрифицирующими микроорганизмами до азотной кислоты и газообразного аммиака, который существенно теряется при подщелачивании почв. Возмещение потерь азота в почвенной среде путем фиксации молекулярного азота из атмосферы самим азотобактером, скорее всего, невелико, поскольку процесс энергозависим, а источники энергии в урбаноземах ограничены. Не исключено, что при этом активность нитрогеназы может быть ингибирована тяжелыми металлами [Тейт, 1991] – постоянными загрязнителями городских почв [Ильин, Сысо, 2001; Якубов, 2005; Минкина, Мотузова, Назаренко, 2009; Ильин, 2012]. В свою очередь, разложение азотсодержащих экзометаболитов азотобактера также снижено, особенно в присутствии меди и железа – до 50% [Тейт, 1991]. Не случайно в городских почвах азотобактер обнаруживает специфические особенности роста и развития: в присутствии тяжелых металлов в городских почвах изменяется скорость роста азотобактера, диаметр его колоний, частота обрастания почвенных комочков, расширяется разнообразие культурально-морфологических вариантов [Скворцова, 1997; Артамонова, 2002, 2014; Семенова, Суюндуков, 2013].

Существование микроорганизмов в условиях различной почвенной среды вызывает специфические изменения приспособительного характера [Мишустин, 1975]. Ранее сообщалось [Красильников, 1958], что в неблагоприятных условиях у бактерий проявляются атипичные формы колоний, что диагностируется по спектру полиформных колоний *Az. chroococcum*, так и *Bac. mycoides*, расту-

щих на агаризованных средах. Типичная форма *Bac. mycoides* дает мицелиальные плоские колонии, стелющиеся по поверхности агара с образованием пучков нитей, отходящих от края колонии и образующих ложное ветвление [Разумовская, Чижик, Громов, 1960]. Нити могут быть закручены направо или налево. Атипичные формы обнаруживают признаки роста, свойственные другим видам данного рода [Красильников, 1958]. Диссоциирование бактерий с образованием разных типов колоний рассматривается как признак адаптации к новым условиям среды [Скворцова, 1997].

Сравнительно устойчивы к техногенному загрязнению микроскопические грибы [Тейт, 1991; Евдокимова, 1995], в том числе опасные для растений [Артамонова и др., 2007; Артамонова, Лютых, Смирнова, 2009]. Учитывая, что тяжелые металлы негативно отражаются на росте растений [Титов и др., 2007; Ильин, 2012], грибы, участвующие в повышении подвижности экотоксикантов (например, меди, никеля, цинка) [Марфенина, 2005], могут оказаться причиной их активного метаболического поглощения растением, интенсивной диффузии в свободное пространство корня, а затем – угнетения всего растения. В этой связи, особый интерес вызывают штаммы азотобактера, которые проявляют фунгистатичность и фунгицидность к фитопатогенам (грибам родов *Verticillium*, *Helminthosporium*, *Pythium*, *Fusarium* и т.д.). В зависимости от условий обитания отдельные культуры азотобактера различаются по своим антагонистическим свойствам. Они обязаны продуцированию азотобактером антибиотиков [Мишустин, Емцев, 1970; Мишустин, 1972; Придачина, 1984].

Крайняя пестрота почвенного покрова города, его прерывистость и мозаичность служат источником сохранения определенных родов и видов бактерий, поддержанию их пула даже в условиях локального токсического загрязнения и ухудшения водно-воздушных и физических свойств [Строганова, Мягкова, Прокопьева, 1997]. По этой причине следует ожидать широкий спектр адаптационных механизмов у микробиоты, которые позволяют ее представителям выжить и обеспечить функционирование почвы как биокосной системы.

Цель нашей работы заключалась в изучении особенностей роста (процент обрастания комочков почвенного мелкозема и скорость роста бактерии вокруг них) и антифунгального действия *Azotobacter chroococcum*, а также формы колоний *Bacillus mycoides*, выделенных из почв и почвоподобных образований района разноэтажной застройки г. Перми. Ранее подобные исследования почвенных бактерий на территории Западного Урала не проводились.

Материалы и методы исследования

Для изучения бактерий были отобраны 13 проб с глубины 0–20 см из урбаноземов и почвоподобных образований на территории селитебного района разноэтажной застройки г. Перми. В почвенных образцах определили водное и солевое рН – потенциометрическим методом, содержание органического углерода – по Тюрину, содержание подвижных фосфатов фотометрическим методом в вытяжке по Кирсанову, подвижный калий пламенно-фотометрическим методом в кислотной вытяжке по Кирсанову.

Метод обрастания почвенных комочков *Az. chroococcum* по Н.А. Красильникову [1958], обеспечивает выявление бактерий даже при низкой встречаемости. Этот метод наиболее приближен к естественным условиям обитания [Сэги, 1983; Алексеева, 2005]. Показатель количества азотобактера по числу обросших комочков (частота колонизации), упоминается в списке критериев оценки биологической активности почв [Методические указания..., 2003], а процент подавления роста азотобактера включен в список эколого-гигиенических показателей определения класса опасности отходов производства и потребления [СП 2.1.7.1386-03.].

В нашей работе комочки мелкозема раскладывались на агаризованной среде Эшби из расчета 50 штук на чашку Петри в 3–4 – кратной повторности [Бабьева, Агре, 1971]. Чашки инкубировали в термостате при 28°C. Учет площади каждого комочка мелкозема и площади ореола вокруг него производили посуточно [Сэги, 1983]. Основанием для расчета площади комочка мелкозема было визуальное увеличение их площади и в некоторых случаях – «распада», что связано с ростом и отмиранием клеток, разрушением физических сцеплений между частицами. Учет площади ореола и комочка осуществляли по фотографиям, анализируемым на мониторе компьютера в программе «Corel» с применением увеличения изображения в 400 раз.

Для выявления антифунгального действия использовали метод «почвенного сэндвича» [Сэги, 1983], когда на газон микромицетов помещаются диски 2-суточной культуры азотобактера, а затем выявляются зоны угнетения грибов.

Полиформность колоний *Bac. mycoides* регистрировали на мясопептонном агаре (МПА).

С целью фитотестирования на почвенных пробах в течение 10 дней выращивали кресс-салат *Lepidium sativum* L. сорта «Дукат», у которого определены показатели высоты и массы (средняя сырая масса одного растения и общая сырая масса растений).

Результаты исследований обработаны с применением математической статистики и корреляционного анализа при помощи пакета программ Statistica 6.0.

Результаты и их обсуждение

В исследованных урбаноземах и почвоподобных образованиях агрохимические свойства в слое 0–20 см заметно варьировали (табл. 1). Изменчивость количества органического углерода была высокой и колебалась от 0.81 до 3.77%. Ранее установлено, что содержание органического углерода в почвах г. Перми зависит от зональных особенностей почв, от состояния растительности и внесения торфокомпоста [Еремченко, Москвина, 2005]. Реакция почвенного раствора колебалась от нейтральной до щелочной, что достаточно типично для почв районов многоэтажной застройки и связано с использованием при строительстве карбонатных материалов, применением антигололедных средств [Еремченко, Москвина, 2005; Shestakov, Eremchenko, Fil'kin, 2013]. Обеспеченность подвижным фосфором и калием была высокой, что вполне соответствует общей закономерности накопления этих биогенных элементов в почвах других городов России [Строганова, Мягкова, Прокопьева, 1997; Башаркевич, Самаев, 2007].

Таблица 1

Данные статистической обработки свойств почв жилых районов г. Перми (слой 0–20 см)

Показатель	Среднее	Диапазон	Доверительный интервал		Коэффициент вариации, %
			-95%	+95%	
С орг. %	1.9	0.8 ÷ 3.8	1.5	2.35	39
рН вод	7.7	7.3 ÷ 8.0	7.6	7.9	3
рН сол	5.8	5.6 ÷ 6.2	5.7	5.9	3
Фосфор подвижный, P ₂ O ₅ мг/100 г	45.3	12.3 ÷ 78.0	32.4	58.3	47
Калий подвижный, мг/100г	35.2	21.5 ÷ 45.0	30.7	39.8	21

Кресс-салат рекомендуют для исследования токсичности почв в качестве тест-культуры, так как он отличается быстрым ростом и почти стопроцентным прорастанием, отражает токсичность почв [Духовский и др., 2003; Багдасарян, 2005].

Высота и масса растений при выращивании на пробах из почв жилого района г. Перми изменялась в широких пределах (рис. 1). Хуже всего растения чувствовали себя при выращивании на пробе № 13, где средняя масса растений была в 2.5 раза

ниже по сравнению с наиболее благоприятными вариантами.

Площадь ореола обрастания *Az. chroococcum* из разных почв отличалась более чем в 2 раза, площадь минимальной колонии составляла 58–65% от площади колонии наибольшего размера (табл. 2). Низкими показателями роста отличились бактерии из почвенных проб № 4–6. Максимальные показатели роста имели бактерии из многолетнего урбаногема (проба 10), сформировавшегося в саду на территории гимназии (рис. 2).

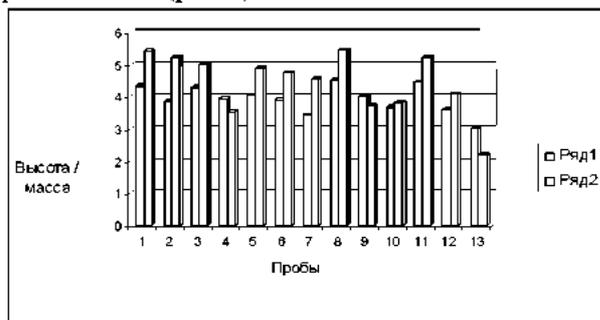


Рис. 1. Показатели состояния кресс-салата: ряд 1 – высота (см), ряд 2 – масса растений (г)

В последние годы экофизиологические особенности бактерий рода *Azotobacter* используют для индикации химического загрязнения почвы [Мынбаева, Курманбаев, Воронова, 2011], в оценке экологического состояния почв, загрязненных нефтепродуктами и тяжелыми металлами [Феоктистова, 2012], выявлении изменений биологических свойств почв при загрязнении тяжелыми металлами [Капралова, 2012].

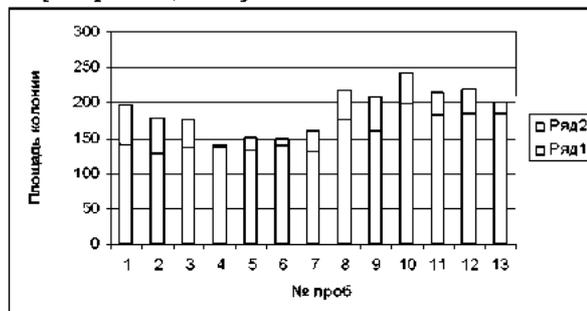


Рис. 2. Площадь колоний *Az. chroococcum*, мм²:

ряд 1 – прирост за 1-е сутки, ряд 2 – прирост за 2-е суток, мм²

Таблица 2

Показатели роста колоний *Az. chroococcum* из почв жилых районов г. Пермь, мм²

Показатель	Среднее	Диапазон	Доверительный интервал		Медиана
			-95%	+95%	
Площадь ореола за первые сутки	63.8	47.1 ÷ 102.0	53.9	73.7	56.4
Площадь ореола за двое суток	82.0	52.4 ÷ 113.7	70.7	93.3	84.8
Площадь колонии за первые сутки	156.7	128.2 ÷ 198.6	141.3	172.1	140.5
Площадь колонии за двое суток	189.1	141.9 ÷ 243.3	169.7	208.4	197.6

Нами была сделана попытка применить показатели роста азотобактера для оценки биологической активности почв жилого района г. Перми. С этой целью данные по свойствам почв, состоянию кресс-салата и росту колоний азотобактера подвергли математической обработке с применением непараметрического корреляционного анализа. В расчетах также использовано соотношение между площадью ореола и площадью комочка почвы, так как эта величина в наибольшей степени будет отражать прирост бактериальной колонии. Тесноту и достоверность связи между количественными рядами оценивали по коэффициенту Спирмена. Установлена определенная связь между соотношением площади ореола колонии *Az. chroococcum* к площади комочка почвы после 2-сут. роста и содержанием подвижного фосфора, калия, средней и общей массой кресс-салата (табл. 3). Можно утверждать, что чем больше питательных веществ в почве и лучше состояние растений, тем шире отношение между площадью ореола колонии и площадью комочка почвы. Ранее при фитотестировании городских почв было установлено, что состояние кресс-салата тесно связано с агрохимическими и биохимическими свойствами корнеобитаемого

слоя [Еремченко, Москвина, Шестаков, 2014]. Очевидно, рост колоний азотобактера также следует включить в набор информативных показателей биологической активности почв жилых районов г. Перми.

Антагонистическое действие азотобактера проявилось в подавлении роста представителей родов *Trichoderma* и *Mucor*, отмеченное в посевах из отдельных почвенных проб. Около дисков с культурой азотобактера на грибном газоне заметны зоны растворения мицелия, ширина ореолов лизиса достигает 3.6 мм. Данные микромицеты относятся к активным аммонификаторам белковых веществ, могут конкурировать за все формы связанного азота, в которых нуждается азотобактер, а также за углерод, как конструктивный и энергетический материал. Проявление азотобактером антифунгальной способности – явление не частое, но всегда вызывающее интерес у почвенных микробиологов.

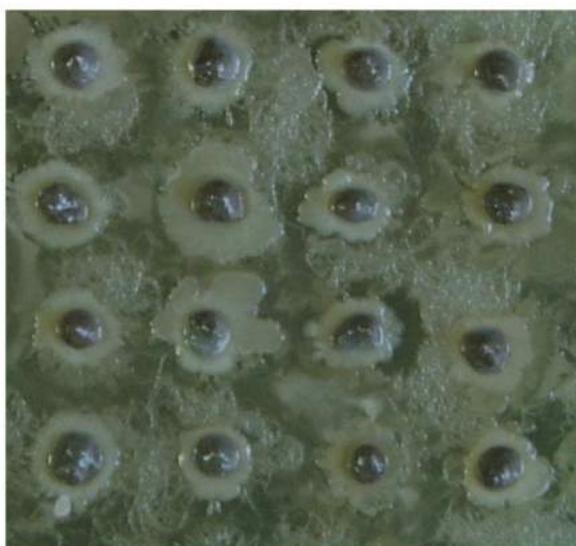
В отдельных пробах азотобактер обнаружил слизеобразование и пигментообразование, что вновь демонстрирует разные стратегии его конкурентного выживания в городских почвах с сильно варьирующими свойствами, загрязненных различными веществами.

Таблица 3

Коэффициент корреляции между показателями роста колоний азотобактера, с одной стороны, свойствами почв и состоянием кресс-салата, с другой

Показатель	S ореола за 1 сут., мм ²	S колонии за 1 сут., мм ²	S ореола/ S комочка за 1 сут.	S ореола за 2 сут., мм ²	S колонии за 2 сут., мм ²	S ореола/ S комочка за 2 сут.
Сорг	-0.31	-0.34	-0.28	0.13	0.15	0.05
pH вод	-0.03	0.02	0.08	-0.44	-0.41	-0.51
pH сол	0.08	0.06	0.23	-0.27	-0.27	-0.25
P, мг/100 г	-0.45	-0.54	-0.01	0.10	0	0.58*
K, мг/100 г	0.02	-0.02	0.48	0.43	0.30	0.69
Высота растений, мм	-0.03	-0.18	0.03	0.34	0.27	0.48
Масса растений средняя, г	0.02	-0.07	0.39	0.41	0.33	0.82
Масса растений общая, г	-0.14	-0.23	0.27	0.42	0.31	0.67

* Жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты; S – площадь.



А



Б



В

Рис. 3. Полиморфизм *Bacillus mycoides* (рост на среде МПА, 18 часов):

А – мицелиальная форма колоний, Б - пастообразные блестящие колонии с утолщенными ризоидными образованиями и продуцированием розового пигмента, В - колонии без выраженного мицелиального роста и без пигментообразования

Bacillus mycoides из разных почвенных проб формировал типичные (мицелиальные) и атипичные колонии (рис. 3). В пробах, где азотобактер обнаруживал слизеобразование и пигментообразование, доля типичных колоний резко снижалась и преобладающими оказывались пастообразные блестящие колонии с утолщенными ризоидными образованиями и колонии без выраженного мицелиального роста. Такая изменчивость *Bac. mycoides* может быть приспособлением бактерии к экотоксиканту, который подавляет распад органических соединений, а значит и ограничивает приток легкодоступного азота.

Заключение

Таким образом, изученные представители микробиоты почв и почвоподобных образований жилых районов г. Перми показали разнообразные адаптивные признаки выживания. *Az. chlorococcum* становится типичным представителем городских почв. Своеобразные по физико-химическим свойствам субстраты, обремененные человеку с его многообразным воздействием на окружающую среду, обеспечивают условия для выживания азотобактера после иммиграции из плодородных почв. Этому благоприятствует отсутствие кислотности и запас питательных элементов. Показатель скорости образования колониями почвенных комочков прямо пропорционально связан с обеспеченностью подвижными формами фосфора и калия, состоянием тест-культуры. Приспособительные возможности азотобактера к новой среде демонстрирует синтез экзометаболических, обладающих антибиотическими свойствами.

У *Bac. mycoides* наряду с типичным миконидным строением колоний обнаружены новые культурально-морфологические варианты, характерные для тех же проб, где азотобактер реализовал способность к слизи- и пигментообразованию.

Возможно, оба исследуемых вида проявили приспособительную изменчивость к определенной техногенной нагрузке. Состояние микробиоты в обстановке возрастающего антропогенного пресса требует дальнейшего углубленного изучения. Исследования механизмов биогенности и «антропофильности» преобразованных и нарушенных почв урбанизированных территорий Пермского края продолжаются.

Библиографический список

Алексеева А.Е. Физиолого-биохимическая активность и биоразнообразие штаммов *Azotobacter chlorococcum*, выделенных из почв Нижегородской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2005. 24 с.

Артамонова В.С. Микробиологические особенности антропогенно преобразованных почв Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 225 с.

Артамонова В.С. Методические аспекты качества молодых почв техногенных ландшафтов // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XII Всерос. научно-практ. конф. Киров, 2014. С. 165–169.

Артамонова В.С. и др. Микробные комплексы почв урбанизированных территорий // Сибирский экологический журнал. 2007. Т. 14. № 5. С. 797–808.

Артамонова В.С., Лютых И.В., Смирнова Н.В. Биогенные экотоксиканты городских почв // Сибирский экологический журнал. 2009. Т. 16. № 2. С. 269–277.

Бабьева И.И., Агре Н.С. Практическое руководство по биологии почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1971. С. 106.

Багдасарян А.С. Биотестирование почв техногенных зон городских территорий с использованием растительных организмов: дис. ... канд. биол. наук. Ставрополь, 2005. 160 с.

Башаркевич И.Л., Самаев С.Б. Геохимический мониторинг состояния зеленых насаждений города за 1997–2006 г. // Проблемы озеленения крупных городов: альманах. М.: Прима-М, 2007. Вып. 12. С. 61–69.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экология почв. Учение об экологических функциях почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2006. С. 10.

Духовский П. и др. Реакция растений на комплексное воздействие природных и антропогенных стрессоров // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 2. С. 165–173.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 1995. 342 с.

Еремченко О.З., Москвина Н.В. Свойства почв и техногенных поверхностных образований в районах многоэтажной застройки г. Пермь // Почвоведение. 2005. № 7. С. 782–789.

Еремченко О.З., Москвина Н.В., Шестаков П.Е. Использование тест-культур для оценки экологического состояния городских почв // Вестник Тамбовского университета. Естественные и технические науки. 2014. № 5. С. 1280–1284.

Пльин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва – растение. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 220 с.

Пльин В.Б., Сысо А.И. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 229 с.

- Капралова О.А. Изменение биологических свойств почв г. Ростова-на-Дону при загрязнении тяжелыми металлами: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 2012. 24 с.
- Коньшина С.М. Оценка токсичности антигололедных средств методом биотестирования // Антропогенная трансформация природной среды. Научные чтения памяти Н.Ф. Реймерса и Ф.Р. Штильмарка: материалы междунар. школы-семинара молодых. Пермь, 2014. С. 60–63.
- Красильников Н.А. Микроорганизмы почв и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 71–106, 196–197.
- Куличева Н.Н. и др. Бактерии в почве, опаде и филлосфере городской экосистемы // Микробиология. 1996. Т. 65, вып. 3. С. 416–420.
- Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Методические указания по проведению комплексного мониторинга плодородия почв сельскохозяйственного назначения. М.: Росинформ агротех, 2003. С. 82.
- Минкина Т.М., Мотузова Г.В., Назаренко О.Г. Состав соединений тяжелых металлов в почвах. Ростов н/Д: Эверест, 2009. 208 с.
- Мишустин Е.Н. Географический фактор, почвенные типы и их микробное население // Микрофлора почв северной и средней части СССР. М.: Наука, 1966. С. 12–23.
- Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. М.: Наука, 1972. 343 с.
- Мишустин Е.Н. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука, 1975. С. 88–94.
- Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. М.: Колос, 1970. С. 290–294.
- Москвица Н.В. Почвы и техногенные поверхностные образования многоэтажных жилых районов городов Прикамья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 2004. 19 с.
- Мынбаева Б.Н., Курманбаев А.А., Воронова Н.В. Микробная биоиндикация почв г. Алматы с помощью культуры *Azotobacter* // Fundamental research. 2011. № 6. С. 206–209.
- Почвы в биосфере и жизни человека. М.: Изд-во МГУЛ, 2012. 584 с.
- Придачина Н.Н. Биологически активные вещества из клеточных липидов азотфиксирующей бактерии *Azotobacter chroococcum*: дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 196 с.
- Разумовская З.Г., Чижик Г.Я., Громов Б.В. Лабораторные занятия по почвенной микробиологии. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1960. С. 96–99.
- Семенова И.И., Суяндукоев Я.Т. Оценка токсичности почв города Сибай с помощью культуры *Azotobacter* // Вестник ОГУ. 2013. № 10(159). С. 272–274.
- Скворцова И.Н. Микробиологические и некоторые санитарно-гигиенические свойства городских почв // Почва, город экология. М., 1997. С. 125–149.
- СП 2.1.7.1386-03. Почва, очистка населенных мест. Отходы производства и потребления. Определение класса опасности токсичных отходов производства и потребления. М., 2003. 15 с.
- Строганова М.Н., Мягкова А.Д., Прокопьева Т.В. Физико-химические свойства городских почв // Почва, город экология. М., 1997. С. 62–66.
- Сэги Й. Методы почвенной микробиологии. М.: Колос, 1983. 296 с.
- Тейт Р. Органическое вещество почвы: биологические и экологические аспекты. М.: Мир, 1991. С. 259–270.
- Тумов А.Ф. и др. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск, 2007. 172 с.
- Феоктистова Н.Д. Оценка экологического состояния почв урбанизированных территорий, загрязненных нефтепродуктами и тяжелыми металлами: (на примере г. Владимира): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владимир, 2012. 22 с.
- Якубов Х.Г. Экологический мониторинг зеленых насаждений Москвы. М.: Стагирит-Н. 2005. 264 с.
- Shestakov I.E., Eremchenko O.Z., Fil'kin T.G. Approaches toward Soil Mapping of Urban Territories with the City of Perm as an Example // Eurasian Soil Science. 2013. Vol. 46, № 12. P. 1130–1138.

References

- Alekseeva A.E. *Fiziologo-biohimičeskaja aktivnost' i bioraznoobrazie štammov Azotobacter chroococcum, vydelennykh iz počv Nižegorodskoj oblasti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [The physiological and biochemical activity and biodiversity of strains of *Azotobacter chroococcum* isolated from soil of the Nizhniy Novgorod region. Abstract Ph.D.]. Nizhniy Novgorod, 2005. 24 p. (In Russ.).
- Artamonova V.S. *Mikrobiologičeskie osobennosti antropogenno preobrazovannykh počv Zapadnoj Sibiri* [Microbiological features of anthropogenically transformed soils of Western Siberia]. Novosibirsk, Siberian branch of the RAS Publ., 2002. 225 p. (In Russ.).
- Artamonova V.S. [Methodological aspects of the quality of young soils of technogenic landscapes] *Biodiagnostika sostojanija prirodnykh i prirodno-technogennykh sistem* [Biodiagnostics of natural and natural-technogenic systems: proceedings of the XII all-Russian. scientific-practical. Conf.]. Kirov, 2014, pp. 165–169. (In Russ.).
- Artamonova V.S., Bortnikova S.B., Ivshina I.B.,

- Kamenskich T.N., Smirnova N.V., Shaporina N.A. [Microbial complexes of soils in urbanized areas] *Sibirskij ekologičeskij žurnal* V. 14, N 5 (2007): pp. 797–808. (In Russ.).
- Artamonova V.S., Ljutyč I.V., Smirnova N.V. [Biogenic toxicants urban soils] *Sibirskij ekologičeskij žurnal* V. 16, N 2 (2009): pp. 269–277. (In Russ.).
- Bab'eva I.P., Agre N.S. *Praktičeskoe rukovodstvo po biologii počv* [A practical Handbook on the biology of soils]. Moscow, Moscow University Publ., 1971. 106 p. (In Russ.).
- Bagdasarjan A.S. *Biotestirovanie počv tehnogennykh zon gorodskikh territorij s ispol'zovaniem rastitel'nykh organizmov. Diss. kand. biol. nauk* [Bioassay of soils of technogenic zones of urban areas using vegetative organisms. Diss. Ph. boil. sci.]. Stavropol. 2005. 160 p. (In Russ.).
- Bašarevič I.L., Samaev S.B. [Geochemical monitoring of a condition of green plantings of the city for 1997–2006]. *Problemy ozelenenija krupnykh gorodov. Al'manach* [The greening of large cities: an anthology]. Moscow, Prima-M, 2007. iss.12. pp. 61–69. (In Russ.).
- Dobrovol'skij G.V., Nikitin E.D. *Ėkologija počv. Učenie ob ekologičeskoch funkcijach počv* [Ecology of soils. The doctrine of the ecological functions of soils]. Moscow, Moscow University Publ., 2006. P. 10. (In Russ.).
- Duchovskij P., Juknis R., Brazajtite A., Žukauskajte I. [Plants respond to the integrated impact of natural and anthropogenic stressors] *Fiziologija rastenij* V. 50, N 2 (2003): pp. 165–173. (In Russ.).
- Eremchenko O.Z., Moskvina N.V. [Properties of soils and technogenic surface formations in the areas of high-rise buildings of the city of Perm] *Počvovedenie* N 7 (2005): pp. 782–789. (In Russ.).
- Eremchenko O.Z., Moskvina N.V., Shestakov I.E. [The use of the test cultures to assess the ecological condition of urban soils] *Vestnik Tambovskogo universiteta. Estestvennye i tehničeskije nauki* N 5 (2014): pp. 1280–1284. (In Russ.).
- Evdokimova G.A. *Ėkologo-mikrobiologičeskije osnovy ochrany počv Krajnego Severa* [Ecological and microbiological basis for the protection of soils of the far North]. Apatity, Kol'skogo naučnogo centra RAS Publ., 1995. 342 p. (In Russ.).
- Feoktistova I.D. *Ocenka ekologičeskogo sostojanija počv urbanizirovannykh territorij, zagryzennykh nefteproduktami i tjaželymi metallami: (na primere g. Vladimira). Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Assessment of the ecological state of soils in urbanized areas polluted with oil products and heavy metals: (on the example of Vladimir). Abstract Ph.D.]. Vladimir, 2012. 22 p. (In Russ.).
- Jakubov Ch.G. *Ėkologičeskij monitoring zelenykh nasazdenij Moskvy* [Environmental monitoring of green plantations of Moscow]. Moscow, Stagirit-N Publ., 2005. 264 p. (In Russ.).
- Il'in V.B. *Tjaželye metally i nemetally v sisteme počva – rastenie* [Heavy metals and non-metals in the system soil – plant]. Novosibirsk, Siberian branch of the RAS Publ., 2012. 220 p. (In Russ.).
- Il'in V.B., Syso A.I. *Mikročlementy i tjaželye metally v počvach i rastenijach Novosibirskoj oblasti* [Trace elements and heavy metals in soils and plants of the Novosibirsk region]. Novosibirsk, Siberian branch of the RAS Publ., 2001. 229 p. (In Russ.).
- Kapralova O.V. *Izmenenie biologičeskikh svojstv počv g. Rostova-na-Donu pri zagryznenii tjaželymi metallami. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [The change of biological properties of soils of Rostov-on-Don at pollution with heavy metals. Abstract Ph.D.]. Rostov-on-Don, 2012. 24 p. (In Russ.).
- Kon'sina S.M. [Evaluation of the toxicity of anticing means by the method of biotesting] *Antropogonnaja transformacija prirodnoj sredy. Naunye čtenija pamjati N.F. Rejmersa i F.R. Štil'marka* [Anthropogenic transformation of the natural environment. Scientific readings in memory of N. F. Of Reimers and F. R. Shtilmark: proceedings of the international. school-seminar of young]. Perm, 2014. pp. 60–63. (In Russ.).
- Krasil'nikov N.A. *Mikroorganizmy počv i vysšie restenija* [The soil microorganisms and higher plants]. Moscow, AN USSR Publ., 1958. Pp. 71–106, 196–197. (In Russ.).
- Kuličeva N.N., Lysak L.V., Koževin P.A., Zvjagincev D.G. [Bacteria in the soil, detritus and phyllosphere urban ecosystems] *Mikrobiologija* V. 65, iss.3 (1996): pp. 416–420. (In Russ.).
- Marfenina O.E. *Antropogennaja ekologija počvennykh dribov* [Anthropogenic ecology of soil fungi]. Moscow, Medicina dlja vsech Publ., 2005. 196 p. (In Russ.).
- Metodičeskije ukazanja po provedeniju kompleksnogo monitoringa plodородija počv sel'skochozjajstvennogo naznačeniija* [Methodical instructions on carrying out comprehensive monitoring of soil fertility for agricultural purposes]. Moscow, Rosinform agrotech Publ., 2003. P. 82. (In Russ.).
- Minkina T.M., Motuzova G.V., Nazarenko O.G. *Sjstav soedinenij tjaželykh metallov v počvach* [The composition of heavy metal compounds in soils]. Rostov-on-Don, Everest Publ., 2009. 208 p. (In Russ.).
- Mishustin T.N. [Geography, soil types and their microbial population] *Mikroflora počv severnoj i srednej časti SSSR* [The microflora of soils of the Northern and middle part of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1966. pp. 12–23. (In Russ.).
- Mishustin T.N. *Mikroorganizmy i produktivnost'*

- zemledelija* [Microorganisms and productivity of agriculture]. Moscow, Nauka Publ., 1972. 343 p. (In Russ.).
- Mishustin T.N. *Associacii počvennykh mikroorganizmov* [Association of soil microorganisms]. Moscow, Nauka Publ., 1975. Pp. 88–94. (In Russ.).
- Mishustin T.N., Emcev V.T. *Mikrobiologija* [Microbiology]. Moscow, Kolos Publ., 1970. Pp. 290–294. (In Russ.).
- Moskvina N.V. *Počvy i technogennye poverchnostnye obrazovanija mnogoetažnykh žilykh rajonov gorodov Prikam'ja. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Soils and technogenic superficial formations of multi-storey residential areas of the cities of Prikamye. Abstract Ph.D.]. Perm, 2004. 19 p. (In Russ.).
- Mynbaeva B.N., Kurmanbaev A.A., Voronova N.V. [Microbial bioindication of soil Almaty with *Azotobacter* culture] *Fundamental research*. N 6 (2011): pp. 206–209. (In Russ.).
- Počvy i biosfere i žizni loveka* [Soils in the biosphere and human life]. Moscow, MGUL Publ., 2012. 584 p. (In Russ.).
- Pridachina N.N. *Biologičeski aktivnye vestva iz kletočnykh lipidov azotifikirujuščej bakterii Azotobacter chroocum*. Diss. kand. biol. nauk [Biologically active substances from the cell lipids nitrogen-fixing bacteria *Azotobacter chroocum*. Diss. Ph. boil. sci.]. Moscow, 1984. 196 p. (In Russ.).
- Razumovskaja Z.G., Chizhik G.Ja., Gromov B.V. *Laboratornye zanjatija po počvennoj mikrobiologii* [Laboratory studies on soil Microbiology]. Leningrad, Leningrad University Publ., 1960. Pp. 96–99. (In Russ.).
- Sanitary rules venture 2.1.7.1386-03. Soil, cleaning of populated areas. Wastes of production and consumption. The definition of the hazard class of toxic wastes of production and consumption. Moscow, 2003. 15 p. (In Russ.).
- Sěgi J. *Metody počvennoj mikrobiologii* [Methods of soil Microbiology]. Moscow, Kolos Publ., 1983. 296 p. (In Russ.).
- Semenova I.N., Sujunducov Ja.T. [Toxicity assessment of soils in the town of Sibay through the culture of *Azotobacter*] *Vestnik OGU*. N 10(159) (2013): pp. 272–274. (In Russ.).
- Shestakov I.E., Eremchenko O.Z., Fil'kin T.G. Approaches toward Soil Mapping of Urban Territories with the City of Perm as an Example. *Eurasian Soil Science*. V. 46, N 12 (2013): pp. 1130–1138.
- Skvortcova I.N. [Microbiological and some hygienic properties of urban soils]. *Počva, gorod, ekologija* [Soil, city ecology]. Moscow, 1997. pp. 125–149. (In Russ.).
- Stroganova M.N., Mjagcova A.D., Procj'eva T.V. [Physico-chemical properties of urban soils]. *Počva, gorod, ekologija* [Soil, city ecology]. Moscow, 1997. pp. 62–66. (In Russ.).
- Tejt R. *Organičeskoe veščestvo počvy: biologičeskie i ekologičeskie aspekty* [Soil organic matter: biological and ecological aspects]. Moscow, Mir Publ., 1991. Pp. 259–270. (In Russ.).
- Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., Lajdinen G.F. *Ustojčivost' rastenij k tjaželym metallam* [Resistance of plants to heavy metals]. Petrozavodsk, 2007. 172 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 04.03.2015

Об авторах

Артамонова Валентина Сергеевна, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории рекультивации почв Институт почвоведения и агрохимии СО РАН 630090, Новосибирск, пр. Лаврентьева, 8/2; artamonova@issa.nsc.ru; (383)3639031

Еремченко Ольга Зиновьевна, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой физиологии растений и микроорганизмов ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; eremch@psu.ru; (342)2396412

About the authors

Artamonova Valentina Sergeevna, doctor of biology, associate professor, senior researcher laboratory of recultivation soils Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the RAS, 8/2, Lavrentjev pr., Novosibirsk, 630090, Russia; artamonova@issa.nsc.ru; (383)3639016

Eremchenko Olga Zinovievna, doctor of biology, professor, head of the Department of vegetable and microorganisms physiology Perm State University, 15, Bukireva str., Perm, Russia, 614990; eremch@psu.ru; (342) 2396412

УДК 634.24:551.524:581.543

Е. С. Шмыкова, А. Н. Папонов, Б. Н. Котюков

Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

К ВОПРОСУ ОЦЕНКИ ТЕМПЕРАТУРНО-ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ ЧЕРЕМУХИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PADUS AVIUM* MILL.)

Биологический минимум – присущий для растения показатель температуры воздуха, при котором начинается его активное развитие. Исходя из значения биологического минимума культуры, рассчитываются суммы активных и эффективных температур, необходимые растениям на разных этапах сезонного развития. Относительно минимума температуры, необходимого для развития черемухи обыкновенной, в литературе приводятся различные данные. Проведенный в работе анализ показал, что изменчивость сумм температур на момент наступления фенофаз черемухи обыкновенной, рассчитанных от 0°C, ниже, чем показатели сумм температур, рассчитанных от 5°C (эффективных), что позволяет считать их более точно отражающими потребность черемухи обыкновенной в тепле и принять биологическим минимумом для черемухи обыкновенной температуру 0°C.

Ключевые слова: черемуха обыкновенная; биологический минимум; активные температуры; эффективные температуры.

E. S. Shmykova, A. N. Paponov, B. N. Kotyukov

Perm State Agricultural Academy by academician D.N. Pryanishnikov, Perm, Russian Federation

TO THE ISSUE OF CORRELATION BETWEEN TEMPERATURE AND PHENOLOGY OF *PADUS AVIUM* MILL.

Biological low – inherent to a plant indicator of the temperature at which it begins its active development. Based on the biological value of low culture, the calculated amount of active and effective temperatures needed by the plants at different stages of seasonal development. Relative to the minimum temperature required for development of the bird cherry the literature provides different data. Performed in the analysis showed that the variability of the sums of temperatures at the time of the phenophases bird cherry, calculated from 0°C, lower than the sums of temperatures, calculated from 5°C (effective), that can be considered as more accurately reflecting the needs of the bird cherry in the warmth and take biological minimum for bird cherry a temperature of 0°C.

Key words: bird cherry; biological minimum; active temperature control; effective temperature.

Тепло является важнейшим экологическим фактором, определяющим жизнь растений. Нижний уровень температуры, при котором начинается активное развитие растений, определяется как биологический минимум [Чирков, 1986].

Для холодостойких растений (карликовая береза, голубика) биологическим минимумом принято считать 0°C, для большинства растений умеренного пояса этот показатель составляет 5°C, а для теплолюбивых видов – 10–15°C [Цыганов, 1983].

Для характеристики суммарной потребности растений в тепле используются суммы активных и

эффективных температур. Активная температура – температура воздуха, превышающая биологический минимум развития культуры, отсчитанная от 0°C. Сумма активных температур рассчитывается как сумма среднесуточных температур за те дни, когда среднесуточная температура превышает установленный порог (биологический минимум). Эффективная температура – температура воздуха, отсчитанная от биологического минимума. При подсчете суммы эффективных температур складываются среднесуточные температуры, уменьшен-

ные на величину биологического минимума [Чирков, 1986].

О роли показателей температурного режима для роста и развития черемухи обыкновенной в литературе нет единого мнения. Н.А. Царенко [1993] использует в своей работе суммы эффективных температур выше 5°C, А.В. Анциферов [2005] определяет биологический минимум для этой культуры – 0°C.

Цель и методика исследований

Задачей исследований являлось провести срав-

нительную оценку значения для развития черемухи обыкновенной сумм температур, рассчитанных от 0°C (активные температуры) и от 5°C (эффективные температуры).

Работа выполнена на основании 4-летних фенологических наблюдений за развитием черемухи обыкновенной в пригороде г. Перми (табл. 1). Суммы активных и эффективных температур подсчитывались по фазам развития черемухи нарастающим итогом и за отдельные межфазные периоды по данным метеостанции г. Перми.

Таблица 1

Сроки наступления фенологических фаз у черемухи обыкновенной в окрестностях г. Перми

Фенологическая фаза	2009	2010	2011	2012	среднее
Распускание почек	21.04	18.04	24.04	15.04	20.04
Начало бутонизации	6.05	26.04	6.05	22.04	30.04
Начало цветения	18.05	9.05	16.05	11.05	14.05
Окончание цветения	28.05	16.05	27.05	19.05	23.05
Созревание плодов	10.08	26.07	5.08	24.07	1.08
Начало листопада	29.09	14.09	28.09	29.09	25.09

Результаты исследований

Сопоставление сумм активных и эффективных температур за период вегетации черемухи выявляет естественную разницу в этих показателях (табл. 2). Оценка изменчивости этих признаков позволяет отметить существенность их различий. Изменчивость сумм эффективных температур на момент наступления фазы распускания почек ни в коей мере не отвечает показателям нормального рас-

пределения. В целом коэффициент вариации сумм активных температур в 1.2–2.6 раза ниже, чем эффективных. Наиболее значимые различия наблюдаются по степени вариации в первой фазе развития черемухи. Степень вариации на конец вегетации имеет небольшой общий характер. Приведенные данные позволяют считать, что суммы эффективных температур как показатель температуры развития растений менее стабильны.

Таблица 2

Суммы активных и эффективных температур на момент наступления очередного этапа развития черемухи обыкновенной (нарастающим итогом)

Фенофаза	2009	2010	2011	2012	Ср.	V, %
Активная температура (>0°C)						
Распускание почек	66	82	104	81	83±7.8	18.8
Начало бутонизации	155	138	210	151	164±15.9	19.5
Начало цветения	300	294	310	346	313±11.6	7.5
Окончание цветения	426	400	450	466	436±14.4	6.6
Созревание плодов	1633	1614	1656	1685	1647±15.3	1.9
Начало листопада	2230	2402	2351	2596	2395±76.2	6.4
Эффективная температура (>5°C)						
Распускание почек	21	18	15	38	24±5.6	44.8
Начало бутонизации	52	42	61	57	53±4.1	15.5
Начало цветения	137	133	111	169	138±12.0	17.4
Окончание цветения	213	204	200	255	218±12.6	11.6
Созревание плодов	1043	1076	1093	1159	1093±24.4	4.5
Начало листопада	1496	1651	1530	1764	1610±61.1	7.6

Оценка значения сумм активных и эффективных температур, накопленных за межфазные периоды, выявила ту же картину. Различия в варь-

ровании сумм температур в целом проявились более четко. Изменчивость эффективных температур выражена значительно сильнее. Для первых двух

периодов коэффициент вариации не соответствует характеристикам нормального распределения (табл. 3).

Суммарный коэффициент вариации при расчете сумм температур нарастающим итогом при

$t > 5^{\circ}\text{C}$ равен 101.4%, а при $t > 0^{\circ}\text{C}$ – 60.7%, за межфазные периоды – 146.7% и 97.4% соответственно. В обоих случаях вариация при $t > 5^{\circ}\text{C}$ более чем в 1.5 раза выше, чем при $t > 0^{\circ}\text{C}$.

Таблица 3

Суммы активных и эффективных температур за межфазные периоды развития черемухи обыкновенной

Межфазные периоды	2009	2010	2011	2012	Ср.	V, %
Активная температура ($>0^{\circ}\text{C}$)						
До распускания почек	66	82	104	81	83+7.8	18.8
Распускание почек – бутонизация	89	56	106	70	80+10.9	27.2
Бутонизация – начало цветения	145	156	100	195	149+19.5	26.2
Начало цветения – окончание цветения	126	106	140	120	123+7.1	11.5
Окончание цветения – созревание плодов	1207	1214	1206	1219	1212+3.1	0.5
Созревание плодов – начало листопада	697	788	695	911	748+50.9	13.2
Эффективная температура ($>5^{\circ}\text{C}$)						
До распускания почек	21	18	15	38	24+5.1	44.8
Распускание почек – бутонизация	31	24	45	17	29+6.0	40.9
Бутонизация – начало цветения	85	91	50	112	85+12.9	30.5
Начало цветения – окончание цветения	76	71	89	86	81+4.2	10.5
Окончание цветения – созревание плодов	830	872	893	904	875+16.3	3.7
Созревание плодов – начало листопада	453	575	437	605	518+42.4	16.4

К моменту распускания почек черемухи ежегодно накапливалась небольшая сумма эффективных температур выше 5°C . В то же время в отдельных случаях сама фаза распускания почек наступала раньше даты устойчивого перехода среднесуточной температуры через 5°C . Это свидетельствует о том, что на этапе начального развития черемухи суммы эффективных температур $>5^{\circ}\text{C}$ недостаточно полно отражают потребность растений в тепле на эту фазу развития.

Заключение

Для развития растений черемухи обыкновенной в условиях Пермского края за период вегетации требуется сумма активных температур ($>0^{\circ}\text{C}$) 2300–2500 $^{\circ}\text{C}$, эффективных ($>5^{\circ}\text{C}$) – 1500–2000 $^{\circ}\text{C}$.

Изменчивость сумм активных температур ($>0^{\circ}\text{C}$) меньше, чем эффективных ($>5^{\circ}\text{C}$), в связи с чем последние для установления температурно-фенологических связей для черемухи обыкновенной являются менее информативными.

Проведенные исследования согласуются с данными А.В. Анциферова – для оценки температурно-фенологических связей черемухи обыкновенной следует использовать суммы активных температур $t > 0^{\circ}\text{C}$.

Библиографический список

Анциферов А.В. Фенологические особенности черемухи // Нетрадиционные природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: сб. на-

уч. тр. М., 2005. Вып. 12. С. 118–129.
 Царенко Н.А. Особенности морфологии и биологии видов рода *Padus* Mill. Дальнего Востока: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 21 с.
 Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 198 с.
 Чирков Ю.И. Агротеморология. Л.: Гидрометиздат, 1986. 296 с.

References

Anciferov A.B. [Phenological features cherry] *Netradicionnye prirodnye resursy, innovacionnye tehnologii i produkty* [Non-traditional natural resources, innovation technologies and products: scientific collection]. Moscow, 2005. iss. 12. pp. 118–129. (In Russ.).
 Chirkov Ju.I. *Agrometeorologija* [Agrometeorology]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1986. 296 p. (In Russ.).
 Tsarenko N.A. *Osobennosti morfologii i biologii vidov roda Padus Mill. Dal'nego Vostoka. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Features of the morphology and biology of species of the genus *Padus* Mill. The Far East. Abstract Ph.D.]. St. Petersburg, 1993. 21 p. (In Russ.).
 Tsyganov D.N. *Fitoindikacija ekologičeskich režimov v podzone chvojno-širokolistvennyh lesov* [Phytoindication of ecological regimes in the subzone of coniferous-deciduous forests]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 198 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 08.04.2015

Об авторах

Шмыкова Екатерина Сергеевна, аспирант факультета агротехнологий и лесного хозяйства ФГБОУВПО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова»
614099, Пермь, ул. Петропавловская, 23;
schmykovakatja@mail.ru; +79504533293

Папонов Алексей Николаевич, доктор сельскохозяйственных наук, профессор кафедры плодовоощеводства, хранения и переработки сельскохозяйственной продукции, заслуженный деятель науки РФ
ФГБОУВО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова»
614099, Пермь, ул. Петропавловская, 23;
kafpererabotka@pgsha.ru; (342)2689729

Котюков Борис Николаевич, доцент кафедры ботаники, генетики, физиологии растений и биотехнологий
ФГБОУВО «Пермская государственная сельскохозяйственная академия имени академика Д.Н. Прянишникова»
614099, Пермь, ул. Петропавловская, 23;
botany@pgsha.ru; (342)2123696

About the authors

Shnykova Ekaterina Sergeevna, PhD student, faculty of agronomy and forestry
Perm State Agricultural Academy by academician D.N. Pryanishnikov, Petropavlovskaya st., 23, Perm, Russia, 614099; schmykovakatja@mail.ru; +79504533293

Paponov Aleksej Nikolaevich, doctor of agricultural Sciences, Professor of the Department of horticulture, storage and processing of agricultural products, honored scientist of the Russian Federation
Perm State Agricultural Academy by academician D.N. Pryanishnikov, Petropavlovskaya st., 23, Perm, Russia, 614099; kafpererabotka@pgsha.ru; (342)2689729

Kotyukov Boris Nikolaevich, associate professor of the Department of botany, genetics, plant physiology and biotechnology
Perm State Agricultural Academy by academician D.N. Pryanishnikov, Petropavlovskaya st., 23, Perm, Russia, 614099; botany@pgsha.ru; (342)2123696

МЕДИКО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

УДК 615.46/47

Н. В. Зайцева^а, О. Ю. Устинова^б, В. Н. Звездин^а, Т. И. Акафьева^б

^а ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения, Пермь, Россия

^б Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МИКРОИГОЛЬНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В ЛАБОРАТОРНЫХ МЕДИЦИНСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ И ЛЕЧЕБНОЙ ПРАКТИКЕ

В обзоре представлено аналитическое обобщение результатов исследований ведущих мировых специалистов по созданию и применению микроигольных технологий в рамках развития современных методов биомедицинских исследований, проводимых в том числе при решении проблем экологии человека. Систематизация научных данных позволяет получить представление о современных технологиях использования микроигольных устройств с последующим внедрением их в практическое здравоохранение и профилактическую медицину в Российской Федерации.

Ключевые слова: микроиглы; подкожная интерстициальная жидкость; клиническая диагностика; доставка лекарственных препаратов; транскутанный путь; биосовместимость.

N. V. Zaitseva^а, O. Y. Ustinova^б, V. N. Zvezdin^а, T. I. Akafeva^б

^а Federal Scientific for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russian Federation

^б Perm State University, Perm, Russian Federation

MICRONEEDLE TECHNOLOGIES AND APPLICATIONS IN BIOMEDICAL RESEARCH

The review presents summary of the results world's leading experts on creating and using microneedle technology in the development of modern methods of analytical laboratory diagnostics, including topic of human ecology. Systematization of scientific data give insights into use of modern technologies microneedle devices, with their further implementation in practical public health and preventive medicine in the Russian Federation.

Key words: Microneedles; Subcutaneous interstitial fluid; Clinical Diagnostics; Drug Delivery; Transdermal; Biocompatibility.

В России для диагностики заболеваний человека ежегодно выполняется порядка 60 млн. анализов крови [Лин, Соколова, 2012]. Темп прироста анализов ежегодно составляет 15–18%. Существующие традиционные технологии предусматривают отбор биоматериала (крови) для исследований с помощью инъекционной иглы, что обуславливает травматичность, негативное психологическое воздействие, риск инфицирования (до 30%), необходимость выполнения

процедуры в лицензированных медицинских учреждениях обученным персоналом, значительные затраты на утилизацию расходных материалов (на 1 шприц ценой 4 руб. расходы составляют около 9 руб.) [Haq et al., 2009].

Одним из способов решения данной проблемы является отбор подкожной интерстициальной жидкости (высокоинформативного биоматериала) с помощью микроигольных аппликаторов для по-

следующих аналитических исследований в целях диагностики заболеваний человека, в том числе ассоциированных с воздействием химических факторов среды обитания. Разработка и внедрение в практическое использование микроигольной технологии обеспечит: повышение эффективности ранней диагностики ряда заболеваний, контролируемых иммунной системой, повышение точности ряда методов лабораторной диагностики (~ 45%) в связи с устранением традиционных ошибок при отборе крови и пробоподготовке, расширение спектра биохимических и иммунологических аналитических исследований в микроколичестве биосубстрата, частично заменить традиционный инструмент для отбора биоматериала (инъекционную иглу) на безопасный для человека, минимизировать затраты на утилизацию инструментов и на приобретение расходных материалов. В связи с этим разработка и апробация микроигольных аппликаторов представляет собой перспективное направление исследований в области биомедицинских технологий, относящихся к «живым системам» в соответствии с приоритетными направлениями развития науки, техники и технологий, утвержденных президентом РФ [Приоритетные ... , 2006].

В настоящее время в научной литературе представлена информация о различных способах изготовления и использования микроигольных аппликаторов. При всей разрозненности и широкой направленности предлагаемых подходов с использованием микроигл мировое научное сообщество все больше отмечает перспективность данного направления, неоспоримый инновационный характер и востребованность для практического использования.

Изучение проблемы производства и использования различных вариантов микроигольных устройств для медицинских целей активно стало проводиться с 1998 г. в технологическом институте Джорджии, на факультете химической и биомолекулярной технологии (Атланта, США). Коллективом авторов был детально изучен вопрос преодоления биологических барьеров, в том числе при пенетрации кожного покрова с помощью микроигл [Prausnitz, Allen, Gujral, 1998]. Использование прочных игл высотой до 600 мкм обеспечивало пенетрацию кератинового слоя кожи, при этом за счет малой глубины проникновения иглы не достигали нервных окончаний капилляров дермы, что обуславливало безболезненность и низкую вероятность инфицирования [Prausnitz, Allen, Gujral, 1998].

Активно проводились исследования по разработке микроигольных устройств на основе различных материалов. С 1998 по 2014 гг. зарегистрирован ряд патентов на изобретение, касающихся спо-

собов пенетрации кожных покровов при помощи микроигл, изготовленных из металлов и полимеров [Prausnitz, Allen, Gujral, 1999; Petersson, Weber, 2000; Dalton, 2004; Fleming et al., 2002].

В последующем по своему функциональному назначению микроигольные аппликаторы были разделены на две группы: для трансдермальной доставки лекарственных веществ и для отбора подкожной интерстициальной жидкости. В связи с этим микроиглы могут различаться по особенностям конструкции (полые и цельные), по форме (пирамидальные, конические), по используемым материалам (металлические, полимерные, сочетание полимеров и металлов) [Зайцева и др., 2012].

К настоящему времени микроигольные аппликаторы широко применяются как средство переноса молекул через ткани для доставки лекарственных препаратов. В первую очередь, это касается доставки вакцин [Sullivan et al., 2010]. Доказана клиническая эффективность данного способа по сравнению с «классическими методами», так как предлагаемый подход не только безболезнен, но и обуславливает формирование более стойкой иммунной реакции [Pearton et al., 2010; Sullivan et al., 2010]. На территории США зарегистрированы вакцины от гриппа и полиомиелита, доставляемые в организм с помощью микроигл [Edensa et al., 2013; Pearton et al., 2010; Sullivan et al., 2010]. Применение микроигольных устройств для вакцинации в программах массовой иммунизации (например, при гриппе) позволит расширить охват населения, снизить общую стоимость программ за счет сокращения затрат на медицинский персонал и утилизацию отходов. Проведенные исследования свидетельствуют о потенциальной возможности и перспективности использования микроигольных устройств в биомедицинских и ветеринарных технологиях жизнеобеспечения и защиты человека и животных [Arora, Prausnitz, Mitragotr, 2008; Suh, Shin, Kim, 2014]. Микроиглы широко применяются для введения инсулина, разработки в этой области ведут ученые из Швеции [Hultström, Roxhed, Nordquist, 2014] и США [Davis et al., 2005]. В Ирландии ведутся активные разработки по созданию кроссполимерных микроигл, позволяющих осуществлять доставку не только инсулина, но и кофеина и метронидазола [Donnelly et al., 2012]. Микроигольные аппликаторы используют для введения лидокаина [Kochhar et al., 2013].

Следующим этапом расширения возможностей применения микроигл является транскутанное введение транспортных наночастиц для целей адресной доставки лекарственных препаратов [Pegoraro, MacNeill, Battaglia, 2012].

Исследования ряда авторов доказывают, что подкожная интерстициальная жидкость как биологический материал может являться достойной аль-

тернативой сыворотке венозной крови для решения задач диагностики заболеваний человека [Paliwal et al., 2013]. Обоснован спектр биомаркеров и их метаболитов, уровень которых в подкожной интерстициальной жидкости сопоставим с уровнем в сыворотке крови [Wang, Cornwell, Prausnitz, 2005], что делает микроигольные устройства востребованными для систем самодетекции и широкомасштабного скрининга [Sakaguchi et al., 2012]. Исследования в этом направлении развития микроигольных технологий несколько отстают по сравнению с развитием технологий по доставке лекарственных веществ [Prausnitz et al., 1998; Prausnitz, Allen, Gujral, 1998; Faiz, 2001]. Разработчики сталкиваются со следующими проблемами: микроиглы должны быть прочными для пенетрирования кератинового слоя кожи, при этом их конструкция должна обеспечивать диффузию из ткани в аппликатор подкожной интерстициальной жидкости за короткое время и в должном объеме (не менее 5 мкл): необходимо предотвратить испарение жидкой фазы отобранного биоматериала с поверхности микроигольного аппликатора; обеспечить максимально эффективную экстракцию биоматериала непосредственно из аппликатора без внесения дополнительных факторов, влияющих на точность анализа [Романюк и др., 2013].

Конструирование микроигольных аппликаторов для извлечения биосубстратов является технически более сложным процессом по сравнению с микроиглами для доставки лекарств и требует привлечения большого количества методов микропроизводства и химической инженерии [Park et al., 2007; Kim, Park, Prausnitz, 2012]. Необходимо учитывать изменение свойств материалов и полимеров в микроразмерном состоянии, а также контролировать отбор материалов и составляющих их компонентов на биосовместимость и безопасность для человека. Первые разработки в этой области были направлены на создание полых металлических игл с использованием методов наклонной ультрафиолетовой литографии, микроштамповки и кислотного травления [Davis et al., 2005]. Негативный момент заключался в следующем: несмотря на то, что микроиглы эффективно проникали через кератиновый слой кожи, они частично забивались фрагментами ткани. Для ускорения процесса отбора подкожной интерстициальной жидкости на микроигольный аппликатор накладывали дополнительные вакуумные аппликаторы, которые давали желаемый эффект, но делали всю систему отбора громоздкой и малопроизводительной [Prausnitz, Allen, Gujral, 1998; Davis et al., 2005].

Помимо вакуумного отбора через полые металлические микроиглы используются полимерные водорастворимые материалы, одним из которых является карбоксиметилцеллюлоза [Lee, Park,

Prausnitz, 2008]. Такие иглы изготавливаются преимущественно методом микроштамповки. В экспериментах *in vitro* установлено, что данные микроиглы правильной пирамидальной формы обладают достаточной жесткостью и упругостью, чтобы надежно, с вероятностью 100%, проникать через кератиновый слой свиной кожи и входить в эпидермис. Через 3 сек. после введения на концах микроигл отмечается растворение, но процесс всасывания жидкости требует больших затрат времени, так же установлен эффект выдавливания микроигл из кожи [Романюк и др., 2013]. В связи с этим данный тип микроигл не позволяет их использовать для отбора подкожной интерстициальной жидкости, но имеет перспективные возможности применения в косметологии и эстетической медицине в качестве компонента имплантов и филлеров [Quan, 2007].

Для решения проблемы, связанной с медленной диффузией подкожной интерстициальной жидкости в микроигольный аппликатор, группа японских исследователей, создавая систему малоинвазивной детекции глюкозы в интерстициальной подкожной жидкости, применила последовательно прокалывание кожи нерастворимыми пластиковыми микроиглами с последующим наложением на это место гидрогеля, обеспечивающего адсорбцию биоматериала [Sakaguchi et al., 2012]. Измерение уровня глюкозы при помощи микроигольных технологий так же достигалось применением полых микроигл со встроенными датчиками [Pettersson, Weber, 2000]. Существенным недостатком данного метода является высокая стоимость по сравнению с «традиционными методиками». На данном этапе наиболее перспективным является применение цельных микроигольных аппликаторов на основе кроссполимеризованного гидрогеля [Романюк и др., 2013], ранее апробированных в доклинических и клинических исследованиях, выполненных учеными из Ирландии и России [Donnelly et al., 2012; Землянова, Звездин, Прауснитц, 2014].

В России к настоящему времени выполнен ряд доклинических исследований эффективности прототипа микроигольного аппликатора, позволяющего отбирать подкожную интерстициальную жидкость [Зайцева и др., 2012; Романюк и др., 2013]. По своим характеристикам прототип микроигольного аппликатора представляет собой пластинку размером 1 × 1 см, на поверхности которой размещено 100±10 микроигл пирамидальной формы. Каждая микроигла размером 200–300 мкм в основании, с острием менее 30 мкм и длиной 500–1000 мкм. В качестве исходного материала для микроигл использован полиметилвиниловый эфир малеиновой кислоты и полиэтиленгликоль 10 кДа [Романюк и др., 2013]. Способ применения заклю-

чается в следующем: после нанесения микрогольного аппликатора на кожу предплечья человека в течение 15 мин. микроиглы путем осмодиффузии впиваются до 5 мкл подкожной интерстициальной жидкости, которая в дальнейшем извлекается с помощью буферного раствора, фильтруется и используется для анализа в целях диагностики заболеваний [Романюк и др., 2013].

В рамках выполнения доклинических исследований *in vitro* и *in vivo* по обоснованию перечня биохимических показателей и методов исследования подкожной интерстициальной жидкости установлено, что уровень альбуминов в подкожной интерстициальной жидкости в среднем составил 13.3 г/дм³ и достоверно отличался от уровня данного показателя в сыворотке крови в 2.3 раза ($p < 0.05$). При этом установлена корреляционная связь содержания данного показателя в подкожной интерстициальной жидкости и в сыворотке крови ($r = 0.64$). Уровень содержания глюкозы и натрия в подкожной интерстициальной жидкости имел достоверную зависимость от уровня содержания в сыворотке крови ($r = 0.83 - 0.89$). Полученные данные подтверждают результаты, представленные в работе японских авторов К. Sakaguchi et al [2012]. Уровень глюкозы в подкожной интерстициальной жидкости имел большую вариабельность по сравнению с аналогичным показателем в сыворотке крови. Полученные данные свидетельствуют о перспективности применения данной технологии для мониторинга уровня глюкозы пациентами с сахарным диабетом. Установлено, что уровень содержания мочевины в подкожной интерстициальной жидкости и сыворотке крови не отличается и имеет достоверную линейную корреляционную зависимость ($r = 0.88$). Уровень хлоридов в подкожной интерстициальной жидкости в 2.7 раз превышал содержание в сыворотке крови, но имел достоверную корреляционную зависимость от содержания в сыворотке крови [Землянова, Звездин, Праузитц, 2014]. Обоснованный перечень биохимических показателей использован при апробации в клинических исследованиях по оценке эффективности применения микрогольных аппликаторов для задач диагностики заболеваний человека.

На данном этапе развитие технологии микрогольных аппликаторов, используемых для исследования биохимических показателей, направлено на повышение скорости и объема подкожной отбираемой интерстициальной жидкости. По результатам собственных исследований существующие аналоги, содержащие 100 микроигл высотой 300 нм диаметром 0.1 мм, позволяют отбирать 1.2 ± 0.2 мкл подкожной интерстициальной жидкости.

Существующие прототипы микрогольных аппликаторов позволяют осуществлять транскутанную доставку лекарственных препаратов, широко-

масштабную вакцинацию населения. Развитие микрогольных технологий для решения задач исследования биохимических маркеров в перспективе может позволить частично заменить традиционно используемую для диагностики сыворотку крови на подкожную интерстициальную жидкость, что может обеспечить более эффективный мониторинг состояния пациентов с такими заболеваниями как сахарный диабет и аллергический дерматит. Позволит повысить эффективность выполнения обязательных и дополнительных диагностических исследований при реализации профилактических программ и проведении диспансеризации населения и работающих. Возможно применение данной технологии для определения уровня содержания в подкожной жидкости металлов, в том числе при их экзогенном поступлении в организм. Это поможет расширить популяционную выборку обследуемых при выполнении процедуры оценки риска для здоровья, обусловленного внешнесредовой экспозицией химических факторов, на этапе установления зависимости «экспозиция – маркер экспозиции», «маркер экспозиции – маркер эффекта». Использование микрогольных технологий может расширить спектр лабораторных биологических маркеров за счет исследования компонентов подкожной интерстициальной жидкости. Микрогольные технологии могут сделать более доступным внедрение в профилактическую медицину современных методов аналитической лабораторной диагностики, в том числе для решения проблем в области экологии человека; позволят реализовать инновационные подходы в рамках развития биотехнологий для целей оказания специализированной помощи населению, что декларируется в программе развития научных направлений исследований в здравоохранении России до 2025 г. [Прогноз 2007].

Работа выполнена при финансовой поддержке министерства образования Пермского края проекта международной исследовательской группы «Микрогольные технологии – будущее диагностики».

Библиографический список

- Зайцева Н.В. и др. Перспективы использования микрогольных аппликаторов для отбора подкожной интерстициальной жидкости для задач лабораторной диагностики // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2012. № 12. С. 12–14.
- Землянова М.А., Звездин В.Н., Праузитц М.Р. Апробация способа отбора подкожной интерстициальной жидкости на экспериментальной модели // Актуальные проблемы безопасности и оценки риска здоровью населения при воздействии факторов среды обитания: материалы

- Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Пермь, 2014. С. 594–597.
- Лин А.А., Соколова С.В. Фармацевтический рынок: фундаментальные особенности // Проблемы современной экономики. 2012. № 3. С. 372–376.
- Приоритетные направления развития науки, технологий и техники в Российской Федерации и Перечень критических технологий Российской Федерации (утв. Президентом РФ): письмо от 21.05.2006 № Пр-842, Пр-843.
- Прогноз развития медицинской науки на период до 2025 года. М., 2007. 72 с.
- Романюк А.В. и др. Разработка микронгольных аппликаторов для биомедицинской диагностики // Фундаментальные исследования. 2013. № 12-2. Р. 319–326.
- Aroraa A., Prausnitz M.R., Mitragotr S. Micro-scale devices for transdermal drug delivery // *International Journal of Pharmaceutics*. 2008. Vol. 364. P. 227–236.
- Dalton M.J. Device for subcutaneous infusion of fluids: Patent US 7150726 B2, 01.23.2004.
- Davis S.P. et al. Hollow metal microneedles for insulin delivery to diabetic rats // *Transactions on Biomedical Engineering*. 2005. Vol. 52, № 5. P. 909–915.
- Donnelly R.F. et al. Hydrogel-Forming Microneedle Arrays for Enhanced Transdermal Drug Delivery // *Advanced Functional Materials*. 2012. № 23. P. 4879–4890.
- Edensa C. et al. Measles vaccination using a microneedle patch // *Vaccine*. 2013. Vol. 31. P. 3403–3409.
- Faiz F.S. Portable interstitial fluid monitoring system: Patent US 6591124 B2, 11.05.2001.
- Fleming P.R. et al. Microneedle devices and methods of manufacture: Patent US 6908453 B2, 15.01.2002.
- Haq M.I. et al. Clinical administration of microneedles: skin puncture, pain and sensation // *Biomedical Microdevices*. 2009. № 11. P. 35–47.
- Hultström M., Roxhed N., Nordquist L. Intradermal Insulin Delivery: A Promising Future for Diabetes Management // *Journal of Diabetes Science and Technology*. 2014. Vol. 8. P. 453–445.
- Kim Y.C., Park J.H., Prausnitz M.R. Microneedles for drug and vaccine delivery // *Advanced Drug Delivery Reviews*. 2012. Vol. 64, № 14. P. 1547–1568.
- Kochhar J.S. et al. Microneedle integrated transdermal patch for fast onset and sustained delivery of lidocaine // *Molecular Pharmaceutics*. 2013. № 11. P. 4272–4280.
- Lee J.W., Park J.H., Prausnitz M.R. Dissolving microneedles for transdermal drug delivery // *Biomaterials*. 2008. Vol. 29. P. 2113–2124.
- Paliwal S. et al. Diagnostic opportunities based on skin biomarkers // *European Journal of Pharmaceutical Sciences*. 2013. Vol. 50, № 5. P. 546–556.
- Park J.H. et al. Tapered conical polymer microneedles fabricated using an integrated lens technique for transdermal drug delivery // *Transactions on Biomedical Engineering*. 2007. Vol. 54, № 5. P. 903–913.
- Pearson M. et al. Influenza virus-like particles coated onto microneedles can elicit stimulatory effects on Langerhans cells in human skin // *Vaccine*. 2010. Vol. 28, № 37. P. 6104–6113.
- Pegoraro C., MacNeilb S., Battaglia G. Transdermal drug delivery: from micro to nano // *Nanoscale*. 2012. № 4. P. 1881–1894.
- Petersson B., Weber A. Optical sensor for in situ measurement of analytes: Patent US 6671527 B2, 13.10.2000.
- Prausnitz M.R., Allen M.G., Gujral I.-J. Microneedle device for extraction and sensing of bodily fluids: Patent US 7344499 B1, 10.06.1998.
- Prausnitz M.R., Allen M.G., Gujral I.-J. Microneedle drug delivery device: Patent US 7226439 B2, 04.06.1999.
- Prausnitz M.R. et al. Microneedle device for transport of molecules across tissue: Patent US 6503231 B1, 10.07.1998.
- Quan Y. Microneedle device and method for producing the same: Patent US 8167852 B2, 15.05.2007.
- Sakaguchi K. et al. A minimally invasive system for glucose area under the curve measurement using interstitial fluid extraction technology: evaluation of the accuracy and usefulness with oral glucose tolerance tests in subjects with and without diabetes // *Diabetes Technology & Therapeutics*. 2012. Vol. 14, № 6. P. 485–491.
- Suh H., Shin J., Kim Y.C. Microneedle patches for vaccine delivery // *Clinical and Experimental Vaccine Research*. 2014. Vol. 3, № 1. P. 42–49.
- Sullivan S.P. et al. Dissolving polymer microneedle patches for influenza vaccination // *Nature Medicine*. 2010. № 16. P. 915–920.
- Wang P.M., Cornwell M., Prausnitz M.R. Minimally Invasive Extraction of Dermal Interstitial Fluid for Glucose Monitoring Using Microneedles // *Diabetes Technology & Therapeutics*. 2005. Vol. 7, № 1. P. 131–141.

References

- Aroraa A., Prausnitz M.R., Mitragotr S. Micro-scale devices for transdermal drug delivery. *International Journal of Pharmaceutics*. V. 364 (2008): pp. 227–236.
- Dalton M.J. Device for subcutaneous infusion of fluids: Patent US 7150726 B2, 01.23.2004.

- Davis S.P., Martanto W., Allen M.G., Prausnitz M.R. Hollow metal microneedles for insulin delivery to diabetic rats. *Transactions on Biomedical Engineering*. V. 52, N. 5 (2005): pp. 909–915.
- Donnelly R.F., Thakur R.S., Garland M.J., Migalska K., Majithiya R., McCrudden C.M., Kole P.L., Mahmood T.M., O'McCarthy H., Woolfson A.D. Hydrogel-Forming Microneedle Arrays for Enhanced Transdermal Drug Delivery. *Advanced Functional Materials*. N 23 (2012): pp. 4879–4890.
- Donnelly R.F., Singh T.R., Alkilani A.Z., McCrudden M.T., O'Neill S., O'Mahony C., Armstrong K., McLoone N., Kole P., Woolfson A.D. Hydrogel-forming microneedle arrays exhibit antimicrobial properties: potential for enhanced patient safety. *International Journal of Pharmaceutics*. V. 451, N 1-2 (2013): pp. 76–91.
- Edensa C., Collinsb M.L., Ayersd J., Rotab P.A., Prausnitz M.R. Measles vaccination using a microneedle patch. *Vaccine*. V. 31 (2013): pp. 3403–3409.
- Faiz F.S. Portable interstitial fluid monitoring system: Patent US 6591124 B2, 11.05.2001.
- Fleming P.R., Delmore M.D., Erickson L.E., Ferber R.H. Microneedle devices and methods of manufacture: Patent US 6908453 B2, 15.01.2002.
- [Forecast of development of medical science in the period up to 2025]. M., 2007. 72 p. (In Russ.).
- Haq M.I., Smith E., John D.N., Kalavala M., Edwards C., Anstey A., Morrissey A., Birchall J.C. Clinical administration of microneedles: skin puncture, pain and sensation. *Biomedical Microdevices*. N 11 (2009): pp. 35–47.
- Hultström M., Roxhed N., Nordquist L. Intradermal Insulin Delivery: A Promising Future for Diabetes Management. *Journal of Diabetes Science and Technology*. V. 8 (2014): pp. 453–445.
- Kim Y.C., Park J.H., Prausnitz M.R. Microneedles for drug and vaccine delivery. *Advanced Drug Delivery Reviews*. V. 64, N 14 (2012): pp. 1547–1568.
- Kochihar J.S., Lim W.X., Zou S., Foo W.Y., Pan J., Kang L. Microneedle integrated transdermal patch for fast onset and sustained delivery of lidocaine. *Molecular Pharmaceutics*. N 11 (2013): pp. 4272–4280.
- Lee J.W., Park J.H., Prausnitz M.R. Dissolving microneedles for transdermal drug delivery. *Biomaterials*. V. 29 (2008): pp. 2113–2124.
- Lin A.A., Sokolova S.V. [The pharmaceutical market: fundamental features]. *Problemyi sovremennoy ekonomiki*. N 3 (2012): pp. 372–376. (In Russ.).
- Paliwal S., Hwang B.H., Tsai K.Y., Mitragotri S. Diagnostic opportunities based on skin biomarkers. *European Journal of Pharmaceutical Sciences*. V. 50, N 5 (2013): pp. 546–556.
- Park J.H., Yoon Y.K., Choi S.O., Prausnitz M.R., Allen M.G. Tapered conical polymer microneedles fabricated using an integrated lens technique for transdermal drug delivery. *Transactions on Biomedical Engineering*. V. 54, N. 5 (2007): pp.903–913.
- Pearnton M., Kang S.M., Song J.M., Kim Y.C., Quan F.S., Anstey A., Ivory M., Prausnitz M.R., Compans R.W., Birchall J.C. Influenza virus-like particles coated onto microneedles can elicit stimulatory effects on Langerhans cells in human skin. *Vaccine*. V. 28, N 37 (2010): pp. 6104–6113.
- Pegoraro C., MacNeilb S., Battaglia G. Transdermal drug delivery: from micro to nano. *Nanoscale*. N 4. (2012): pp. 1881–1894.
- Petersson B., Weber A. Optical sensor for in situ measurement of analytes: Patent US 6671527 B2, 13.10.2000.
- Prausnitz M.R., Allen M.G., Gujral I.-J. Microneedle device for extraction and sensing of bodily fluids: Patent US 7344499 B1, 10.06.1998.
- Prausnitz M.R., Allen M.G., Gujral I.-J. Microneedle drug delivery device: Patent US 7226439 B2, 04.06.1999.
- Prausnitz M.R., Allen M.G., McAllister D.V., Henry S. Microneedle device for transport of molecules across tissue: Patent US 6503231 B1, 10.07.1998.
- [Priority directions of development of science, technology and engineering in the Russian Federation and the list of critical technologies of the Russian Federation (approved by the President of the Russian Federation): the letter from 21.05.2006 № Order.-842, Order-843]. (In Russ.).
- Quan Y. Microneedle device and method for producing the same: Patent US 8167852 B2, 15.05.2007.
- Romanyuk A.V., Zvezdin V.N., Samant P., Zemlyanova M.V., Prausnitz M.R., Ustinova O.Y. [Development microneedle applicator for biomedical diagnostics]. *Fundamental'nye issledovaniya*. N 2-2. (2013): pp. 319–326. (In Russ.).
- Sakaguchi K., Hirota Y., Hashimoto N., Ogawa W., Sato T., Okada S., Hagino K., Asakura Y., Kikawa Y., Kojima J., Maekawa Y., Nakajima H. A minimally invasive system for glucose area under the curve measurement using interstitial fluid extraction technology: evaluation of the accuracy and usefulness with oral glucose tolerance tests in subjects with and without diabetes. *Diabetes Technology & Therapeutics*. V. 14, N 6 (2012): pp. 485–491.
- Suh H., Shin J., Kim Y.C. Microneedle patches for vaccine delivery. *Clinical and Experimental Vaccine Research*. V. 3, N 1 (2014): pp. 42–49.
- Sullivan S.P., Koutsonanos D.G., Martin M.P., Lee J.W., Zarnitsyn V., Choi S.-O., Murthy N., Com-

- pans R.W., Skountzou I., Prausnitz M.R. Dissolving polymer microneedle patches for influenza vaccination. *Nature Medicine*. N 16 (2010): pp. 915–920.
- Wang P.M., Cornwell M., Prausnitz M.R. Minimally Invasive Extraction of Dermal Interstitial Fluid for Glucose Monitoring Using Microneedles. *Diabetes Technology & Therapeutics*. V. 7, N 1 (2005): pp. 131–141.
- Zaytseva N.V., Zemlyanova M.A., Prausnitz M.R., Zvezdin V.N. [Prospects of using microneedle applicator for the selection of the subcutaneous interstitial fluid for laboratory diagnostics tasks]. *Mezhdunarodnyy zhurnal prikladnykh i fundamentalnykh issledovaniyevoda*. N 12 (2012): pp. 12–14. (In Russ.).
- Zemlyanova M.A., Zvezdin V.N., Prausnitz M.R. [Approbation of method selection subcutaneous interstitial fluid in an experimental model]. *Aktual'nye problemy bezopasnosti i otsenki riska zdorov'yu naseleniya pri vozdeystvii faktorov sredy obitaniya: mat. Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem*. Perm, 2014, pp. 594–597. (In Russ.).

Поступила в редакцию 12.03.2015

Об авторах

Зайцева Нина Владимировна, доктор медицинских наук, профессор, академик РАН, директор ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» 614045, Пермь, ул. Монастырская, 82; root@fcrisk.ru; (342)2372534

Устинова Ольга Юрьевна, доктор медицинских наук, профессор кафедры экологии человека и безопасности жизнедеятельности ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; ustynova@fcrisk.ru; (342)2363264

Звездин Василий Николаевич, кандидат медицинских наук, заведующий лабораторией биохимической и наносенсорной диагностики ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения» 614045, Пермь, ул. Монастырская, 82; zvezdin@fcrisk.ru; (342)2371815

Акафьева Татьяна Игоревна, магистрант биологического факультета ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; akafeva@gmail.com; (342)2371815

About the authors

Zaitseva Nina Vladimirovna, doctor of medical Sciences, Professor, academician of RAS, Director FBFSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies" 82; Monastyrskaya St., Perm, 614045, Russia; znv@fcrisk.ru; (342)2372534

Ustinova Olga Yurievna, Doctor of medicine, associate professor, professor of the Department of human ecology and life safety Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; ustynova@fcrisk.ru; (342)2363264

Zvezdin Vasilii Nikolaevich, candidate of medicine, head of the laboratory of biochemical and nanosensors diagnosis FBFSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies" 82; Monastyrskaya St., Perm, 614045, Russia; zvezdin@fcrisk.ru; (342)2371815

Akafeva Tatyana Igorevna, graduate student of biological faculty Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; akafeva@gmail.com; (342)2371815

УДК 577.164.39–352.38

В. О. Пластун^а, Е. Э. Комарова^а, Н. А. Дурнова^а, Г. А. Афанасьева^а,
М. Н. Курчатова^а, Н. В. Андреева^б

^а Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского, Саратов, Россия

^б Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия

ИЗМЕНЕНИЯ АКТИВНОСТИ ПРОЦЕССОВ ЛИПОПЕРОКСИДАЦИИ ПОД ВЛИЯНИЕМ ЭКСТРАКТА ОЧИТКА БОЛЬШОГО (*SEDUM MAXIMUM* (L.) HOFFM.)

Изучено изменение активности процессов липопероксидации (ПОЛ) в сыворотке крови белых крыс под влиянием водного раствора спиртового экстракта очитка большого (*Sedum maximum* (L.) Hoffm., *Crassulaceae*) в концентрациях 100, 200 и 300 мг/кг на модели индуцированного окислительного стресса. Интенсивность процессов ПОЛ оценивали по содержанию в сыворотке крови животных МДА и ГПЛ, интенсивность аутоинтоксикации – по содержанию МСМ. Установлено, что экстракт в концентрации 200 мг/кг и выше обладает способностью снижать содержание промежуточных продуктов ПОЛ в сыворотке крови крыс, подвергшихся прооксидантному действию диоксида.

Ключевые слова: ПОЛ; *Sedum maximum* (L.) Hoffm.; растительные экстракты.

V. O. Plastun^a, E. E. Komarova^a, N. A. Durnova^a, G. A. Afanasieva^a,
M. N. Kurchatova^a, N. V. Andreeva^b

^a Saratov State Medical University n. a. V. I. Razumovsky, Saratov, Russian Federation

^b Saratov State University n.a. N.G. Chernyshevsky, Saratov, Russian Federation

LIPOPEROXIDATION ACTIVITY ALTERATION INFLUENCED BY BIG STONECROP (*SEDUM MAXIMUM* (L.) HOFFM.) EXTRACT

Liperoxidation activity (LPO) alteration in white rat blood serum, influenced by big stonecrop (*Sedum maximum* (L.) Hoffm., *Crassulaceae*) dry extraction water solution in concentrations 100, 200 and 300 mg/kg on the model of induced oxidation stress was studied. Liperoxidation activity was evaluated, measuring lipid hydroperoxide and malondialdehyde in rat blood serum autointoxication activity – measuring molecules of average weight concentration. The ability of big stonecrop extraction to decrease liperoxidation products amount in DO prooxidant-effected rat blood serum in dose 200 mg/kg and more was ascertained.

Key words: LPO; *Sedum maximum* (L.) Hoffm.; herbal extracts.

Проблема оксидативного стресса и состояния активности процессов липопероксидации в норме и при различных формах патологии привлекает внимание многих специалистов [Бобырев, 1989; Загидуллина, 2005; Гнусина, 2007]. В настоящее время не вызывает сомнения тот факт, что активация процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) является типовым патологическим процессом, сопровождающим развитие различных патологических состояний, в частности, в этиологии и

клинических проявлениях бактериальных инфекций и интоксикаций, неоплазий, эндокринных, сердечно-сосудистых, желудочно-кишечных и др. заболеваний [Афанасьева, Чеснокова, 2009].

В большинстве случаев исход развития патологии определяется не только особенностями происхождения, механизмами воздействия этиологических факторов, но и интенсивностью вторичных неспецифических функциональных и метаболических сдвигов, развивающихся, зачастую, по сте-

реотипным механизмам и в значительной мере потенцирующих действие патогенного агента. Поэтому актуальное значение приобретает проблема фармакологической коррекции свободно-радикальных процессов с использованием препаратов, оказывающих антиоксидантное и антигипоксантное действие.

Одним из перспективных направлений поиска новых средств патогенетической и симптоматической терапии заболеваний и патологических процессов является исследование возможностей эффективной регуляции процессов ПОЛ с помощью биологически активных соединений растительного происхождения. Преимуществами этих веществ являются отсутствие токсических, побочных эффектов, «мягкое» воздействие на организм, что позволяет использовать их не только для коррекции патологических сдвигов, но и в целях профилактики развития заболеваний и осложнений.

Очиток большой (*Sedum maximum* (L.) Hoffm., *Crassulaceae*) широко применяется в народной медицине, в том числе как тонизирующее и адаптогенное средство [Шнякина, Краснов, 1974; Барнаулов и др., 2001], однако спектр действия его БАВ пока мало изучен. Имеются сведения о способности отвара близкородственного вида о. пурпурного (*S. telephium* L.) ингибировать окислительные процессы *in vitro* [Барнаулов и др., 2001]. До настоящего момента в отечественной и зарубежной литературе отсутствуют сведения о влиянии биологически активных компонентов травы о.

большого на состояние активности процессов липопероксидации в условиях нормы и патологии.

Целью работы явилось установление возможностей влияния водного раствора спиртового экстракта травы очитка большого на активность свободнорадикального окисления липидов в экспериментальных условиях.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований являлась трава о. большого, собранная на территории Саратовской области в августе 2013 г. Спиртовые извлечения были получены методом двукратной экстракции 95%-ным этанолом, после чего упарены насухо. Спиртовые экстракты упаривали насухо, после чего растворяли сухой остаток в воде.

Исследования проводили в экспериментах *in vivo* на 54 беспородных белых крысах-самцах массой 180.0 ± 20.0 г, которые содержались в одинаковых условиях на стандартном пищевом рационе. Оксидативный стресс моделировали путем внутрибрюшинного введения экспериментальным животным 1%-ного раствора диоксида (ДО) в дозе 100 мг/мл. ДО часто используется в экспериментах в качестве прооксиданта, поскольку индуцирует образование в организме свободных форм кислорода (H_2O_2 , OH-радикалов) [Дурнев и др., 1989; Абдуллин и др., 2002; Празднова, 2013].

В эксперименте были использованы 9 групп по 6 крыс в каждой (таблица). Все животные содержались в стандартных условиях вивария.

Группы животных, использованных в эксперименте

№ группы	Название группы	Вводимые вещества и их концентрации, мг/кг
1	Интакная	-
2	Контроль 1 (позитивный)	ДО 100
3	Контроль 2 (негативный)	Вода 100
4	Опытная 1	ДО 100; экстракт 100
5	Опытная 2	Экстракт 100
6	Опытная 3	ДО 100; экстракт 200
7	Опытная 4	Экстракт 200
8	Опытная 5	ДО 100; экстракт 300
9	Опытная 6	Экстракт 300

Все препараты вводились внутрибрюшинно один раз в день на протяжении 4 сут. На четвертые сутки через 1 ч. после введения растворов животных декапитировали и отбирали кровь для анализа. Состояние активности процессов свободнорадикального окисления липидов оценивали по содержанию в сыворотке крови экспериментальных крыс промежуточных продуктов ПОЛ – гидроперексидом липидов (ГПЛ) и малонового диальдегида (МДА). Уровень ГПЛ и МДА определяли общепринятыми спектрофотометрическими методами на спектрофотометре «Shimadzu» СФ-UV 1800. Уро-

вень аутоинтоксикации определяли по содержанию в сыворотке крови молекул средней массы (МСМ) [Медицинские ..., 2002].

Статистическую обработку проводили при помощи пакета программного обеспечения StatSoft Статистика 10.0. Достоверность полученных результатов оценивалась с использованием критерия Манна – Уитни, различия групп считались достоверными при уровне значимости $p < 0.05$.

Результаты и их обсуждение

Как показали результаты проведенных иссле-

дований, после внутрибрюшинного введения белым крысам 1%-ного раствора ДО на протяжении 4 сут. в дозе 100 мг/кг происходило повышение уровня МДА (рис. 1, б) в сыворотке крови на 90%,

ГПЛ (рис. 2, б) на 20% раза ($p < 0.05$) по сравнению с аналогичными показателями интактной группы животных (рис. 1, а; рис. 2, а) и группой негативного контроля (рис. 1, в, рис. 2, в).

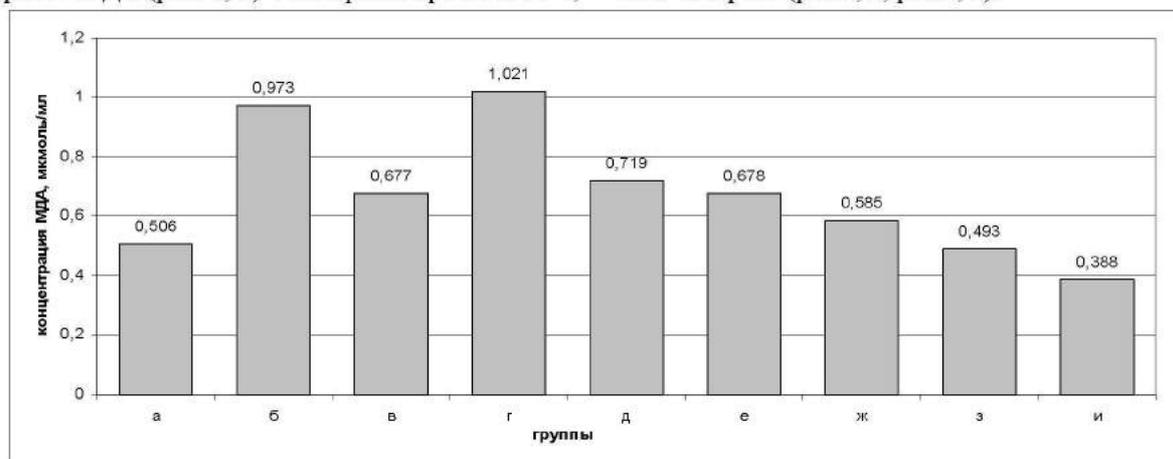


Рис. 1. Концентрация МДА в сыворотке крови экспериментальных белых крыс:

а – интактная группа; б – контроль 1; в – контроль 2; г – опытная 1; д – опытная 2; е – опытная 3; ж – опытная 4; з – опытная 5; и – опытная 6

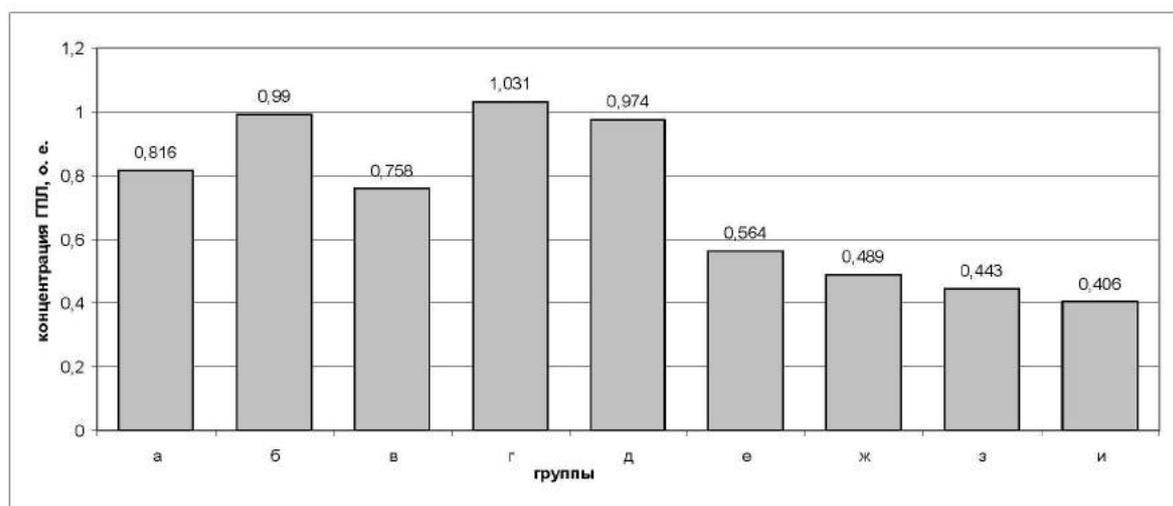


Рис. 2. Концентрация ГПЛ в сыворотке крови экспериментальных белых крыс.

Обозначения такие же, как на рис. 1

Накопление промежуточных продуктов липопероксидации на фоне введения диоксидина сочеталось с развитием выраженной эндогенной интоксикации белых крыс, что подтверждалось увеличением содержания в сыворотке крови МСМ (рис. 3, б) на 40% по сравнению с показателями животных, которым вводили эквивалентный объем воды ($p < 0.01$) (рис. 3, в). Полученные результаты свидетельствовали об активации процессов липопероксидации под влиянием ДО.

В последующих сериях экспериментов исследовали возможности биологически активных веществ водного раствора спиртового экстракта травы о. большого коррегировать прооксидантные эффекты ДО. Как оказалось, при сочетании введе-

ния на протяжении 4 сут. 1%-ного раствора ДО в дозе 100 мг/кг и последующего внутрибрюшинного введения водного раствора спиртового экстракта о. большого в дозе 200 мг/кг происходило значительное снижение уровня продуктов липопероксидации в сыворотке крови белых крыс: МДА на 40% (рис. 1, е), ГПЛ на 75% ($p < 0.01$) (рис. 2, е). Фоновое введение экстракта о. большого в дозе 200 мг/кг вызывало незначительное повышение уровня этих веществ в сыворотке экспериментальных животных (рис. 1, ж; рис. 2, ж) в сравнении с интактной группой и было сопоставимо с их уровнем у группы негативного контроля.

Уровень эндогенной интоксикации у экспериментальных животных, оцениваемый по содержа-

нию МСМ в сыворотке крови, при использовании этой концентрации экстракта о. большого сохранялся на том же уровне, что и у животных контрольных групп. Отличие количества МСМ как в сыворотке крови животных, получавших экстракт

о. большого в сочетании с ДО, от позитивного контроля, так и у группы животных, получавших только экстракт от негативного контроля, было не значимо ($p > 0.05$; рис. 3, е, ж).

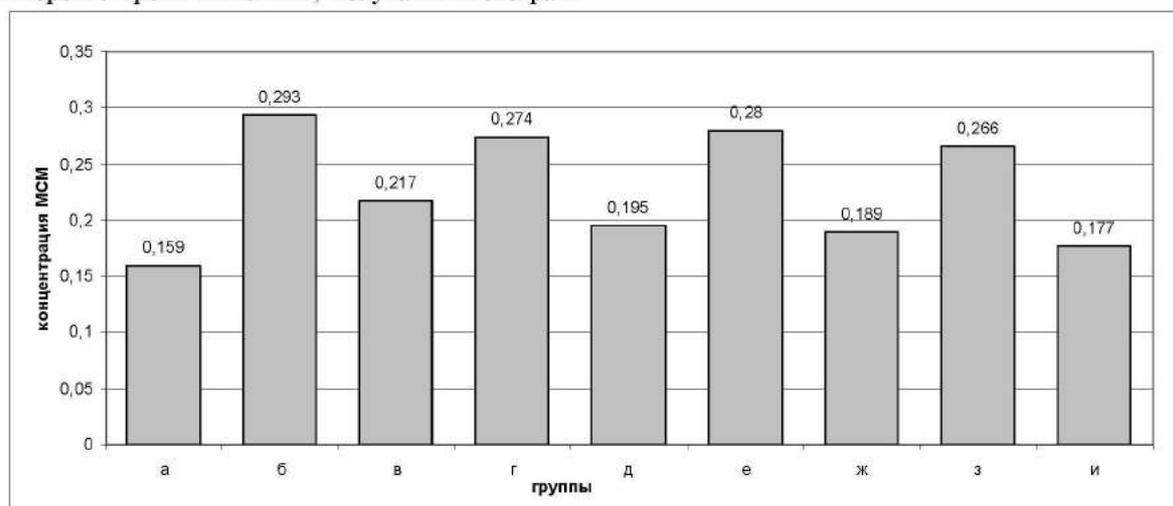


Рис. 3. Концентрация МСМ в сыворотке крови экспериментальных белых крыс.

Обозначения такие же, как на рис. 1

Далее была изучена зависимость протекторных эффектов водного раствора спиртового экстракта травы о. большого от величины используемой дозы растительного препарата. Для этого провели сравнительную оценку содержания промежуточных продуктов липопероксидации (ГПЛ, МДА) и интегративного показателя аутоинтоксикации – МСМ в крови белых крыс при использовании экстракта о. большого в дозах 100 мг/кг и 300 мг/кг.

Полученные результаты свидетельствовали об отсутствии протекторного эффекта препарата при использовании его в дозе 100 мг/кг, что подтверждалось сохранением высокого содержания МДА (рис. 1, г, д) и ГПЛ (рис. 2, г, д) в сыворотке крови животных, сопоставимого с таковым в группе позитивного контроля.

В серии экспериментов с сочетанным введением ДО с экстрактом о. большого в дозе 300 мг/кг отмечалось снижение уровня обоих продуктов липопероксидации не только по сравнению с соответствующими показателями группы животных, которым вводился только ДО, но и с показателями белых крыс, получавших ДО в сочетании с экстрактом травы о. большого в дозе 200 мг/кг.

Уровень эндогенной интоксикации в сыворотке крови экспериментальных животных одинаков во всех группах, которым вводили ДО в сочетании с экстрактом, независимо от его концентрации, и значимо не отличается от группы позитивного контроля ($p < 0.05$). В группах, получавших только экстракт о. большого в различных концентрациях, эндогенная интоксикация сохраняется на уровне негативного контроля для концентраций 100 и 200

мг/мл ($p < 0.05$). При введении исследуемого экстракта в концентрации 300 мг/мл количество МСМ в сыворотке крови экспериментальных животных снижается относительно позитивного контроля на 20% ($p < 0.05$) и становится сопоставимо с количеством МСМ у интактной группы. В целом, уровень эндогенной интоксикации, оцениваемый по концентрации МСМ в сыворотке крови экспериментальных животных, слабо коррелирует с концентрацией вводимых веществ и интенсивностью протекающих процессов ПОЛ.

Заключение

Установлено, что водный раствор спиртового экстракта о. большого обладает способностью снижать содержание промежуточных продуктов ПОЛ (МДА и ГПЛ) в сыворотке крови крыс, подвергшихся прооксидантному действию ДО. Способность компонентов экстракта подавлять интенсивность процессов липопероксидации в условиях патологии носит дозозависимый характер и проявляется при использовании экстракта о. большого в дозе 200 мг/кг и более. В связи с этим является перспективным более детальное изучение его антиоксидантных свойств по другим маркерам оксидативного стресса.

Библиографический список

Абдуллин И.Ф. и др. Экспрессная оценка антиоксидантной активности растительного сырья // Тез. докл. II Всерос. конф. «Химия и техноло-

- гия растительных веществ». Казань. 2002. С. 77–78.
- Азнабаева Ю.Г., Каспранский Р.Р., Фархутдинов Р.Р. Антиоксидантные свойства чайных напитков фирмы «Травы Башкирии» // Эфферентная терапия. 2001. Т. 7, № 2. С. 52–56.
- Афанасьева Г.А., Чеснокова Н.П. О патогенетической значимости активации процессов липопероксидации в механизмах нарушения реологических свойств крови при экспериментальной чумной интоксикации, индуцируемой фракцией FII вакцинного штамма EV Y.pestis // Вестник Российской академии медицинских наук. 2009. № 2. С. 14–18.
- Барнаулов О.Д. и др. Сравнительная оценка антиоксидантной активности (АОА) водных извлечений из растений. // Материалы X конф. «Нейроиммунология». СПб, 2001. Т. 2. С. 223–297.
- Бобырев В.Н. Антиоксиданты в клинической практике // Терапевтический архив. 1989. № 3. С. 122–125.
- Гнусина С.В. Перекисное окисление липидов и антиоксидантная система у больных сахарным диабетом I типа разного возраста: автореф. дис. ... канд. мед. наук. Иркутск, 2007. 21 с.
- Дурнев А.Д. и др. Роль свободных радикалов кислорода в механизме мутагенного действия фотрина и диоксида // Химико-фармацевтический журнал. 1989, Т. 23, № 11. С. 1289–1291.
- Загидуллина А.И. Патогенетическое значение процессов перекисного окисления липидов, антиоксидантной защиты и системы гемостаза, коррекция их нарушений методом озонотерапии при роже: автореф. дис. ... канд. мед. наук. СПб., 2005. 24 с.
- Колесова В.Г. и др. Антиоксидантная терапия растениями // Эфферентная терапия. 1996. Т. 2, № 1. С. 67–70.
- Медицинские лабораторные технологии: справочник / под ред проф. А.И. Карпищенко. СПб.: Интермедика. 2002. 600 с.
- Празднова Е.В. Оценка биологической активности антиоксидантов на основе анализа экспрессии стресс-индуцибельных бактериальных оперонов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 2013. 24 с.
- Шнякина Г.П., Краснов Е.А. О фитохимической и медико-биологической изученности видов рода *Sedum* L. // Растительные ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 1. С. 130–135.
- References**
- Abdullin I.F., Chernysheva N.N., Turova E.N. et al. [Herbal raw material antioxidant activity express evaluation] *Tezisy dokladov II Vserossijskoj konferencii "Chimija i tehnologija rastitel'nyh veščestv"* [Conference proceedings «Himiya i tehnologija rastitel'nyh veschestv»]. Kazan, 2002, pp. 77-78. (In Russ.).
- Afanasyeava G.A., Chesnokova N.P. [Lipoperoxidation activation pathogenetic significance in the blood rheology violations mechanisms in experimental plague intoxication induced fraction FII vaccine strain EV Y.pestis] *Vestnik Rossijskoj akademii medicinskih nauk*, N 2 (2009): pp. 14-18. (In Russ.).
- Azanabaeva J.G., Kasparansky R.R., Farhutdinov R.R. [«Travy Bashkirii» herbal teas antioxidant properties] *Efferentnaja terapija* V. 7, N 2 (2001): pp. 52-56. (In Russ.).
- Barnaulov O.D., Sergeeva T.V., Aleksandrova L.A. et al. [Herbal water extraction antioxidant activity comparative evaluation] *Materialy X konferencii "Nejroimmunologija"* [Conference proceedings. «Nejroimmunologija»]. St. Petersburg, 2001. V. 2, pp. 223-297. (In Russ.).
- Bobyrev V.N. [Antioxidants in clinical practice] *Terapevtičeskij archiv*, N 3 (1989): pp. 122-125. (In Russ.).
- Durnev A.D., Dubovskaya O.J., Nigarova E. et al. [The role of oxygen free radicals in the mechanism of mutagenic action of fotrin and dioksidin] *Chimiko-farmaceutičeskij žurnal* V. 23, N 11 (1989): pp. 1289-1291. (In Russ.).
- Gnuzina S.V. *Perekisnoe okislenie lipidov i antioksidantnaja sistema u bol'nyh sacharnym diabetom I tipa raznogo vozrasta. Avtoref. diss. kand. med. nauk* [Lipoperoxidation and the antioxidant system of patients with type I diabetes of different ages. Abstract Ph.D.]. Irkutsk, 2007. 21 p. (In Russ.).
- Karpischenko A.I., ed. *Medicinskie laboratornye tehnologii: spravočnik* [Medical laboratory technologies. Book of reference]. St. Petersburg, Intermedica Publ., 2002. 600 p. (In Russ.).
- Kolesova V.G., Dadali V.A., Loyko V.I. et al. [Herbal antioxidant therapy] *Efferentnaja terapija*, V. 2, N 1 (1996): pp. 67-70. (In Russ.).
- Prazdnova E.V. *Ocenka biologičeskoj aktivnosti antioksidantov na osnove analiza ěkspressii stress-inducibel'nyh bakterial'nyh operonov. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Antioxidant biological activity evaluation based on expression of stress-inducible bacterial operons. Abstract Ph.D.]. Rostov on Don, 2013. 24 p. (In Russ.).
- Shnyakina G.P., Krasnov E.A. [Phyto-chemical and medico-biological scrutiny of *Sedum* L. genera species] *Rastitel'nye resursy* V. 10, iss. 1 (1974): pp. 130-135. (In Russ.).
- Zagidullina A.I. *Patogenetičeskoe značenie processov perekisnogo okislenija lipidov, antioksidantnoj zaščity i sistemy gemostaza, korrekcija ich narušenij metodom ozonoterapii pri rože. Avtoref.*

diss. kand. med. nauk [Pathogenetic significance of lipoperoxidation, antioxidant protection and the hemostatic system and it's violations correction

by ozone therapy of the erysipelas. Abstract Ph.D.]. St. Petersburg, 2005. 24 p. (In Russ.).

Поступила в редакцию 24.02.2015

Об авторах

Пластун Валентина Олеговна, аспирант кафедры общей биологии, фармакогнозии и ботаники
ГБОУ ВПО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского»
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112;
foggy_morning@mail.ru; 89172077962

Комарова Елена Энгелевна, ассистент кафедры общей биологии, фармакогнозии и ботаники
ГБОУ ВПО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского»
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112;
komarowa_elena_sgmu@inbox.ru

Дурнова Наталья Анатольевна, доктор биологических наук, доцент, заведующая кафедрой общей биологии, фармакогнозии и ботаники
ГБОУ ВПО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского»
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112;
ndurnova@mail.ru

Афанасьева Галина Александровна, доктор медицинских наук, профессор, заведующая кафедрой патологической физиологии
ГБОУ ВПО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского»
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112;
gafanaseva@yandex.ru

Курчатова Мария Николаевна, аспирант кафедры общей биологии, фармакогнозии и ботаники
ГБОУ ВПО «Саратовский государственный медицинский университет им. В.И. Разумовского»
410012, Саратов, ул. Большая Казачья, 112;
kurchatova.marya@yandex.ru

Андреева Наталья Валерьевна, магистрант кафедры морфологии и экологии животных
ФГБОУ ВПО «Саратовский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского»
410012, г. Саратов, ул. Астраханская, 83

About the authors

Plastun Valentina Olegovna, PhD student, general biology, pharmacognosy and botany department
Saratov State Medical University n. a. V.I. Razumovsky. 112, Bolshaya Kazachia str., Saratov, Russia, 410012; foggy_morning@mail.ru; 89172077962

Komarova Elena Engelevna, assistant, general biology, pharmacognosy and botany department
Saratov State Medical University n. a. V.I. Razumovsky. 112, Bolshaya Kazachia str., Saratov, Russia, 410012; komarowa_elena_sgmu@inbox.ru

Durnova Natalia Anatolievna, assistant professor, doctor of biological science, head of department of general biology, pharmacognosy and botany
Saratov State Medical University n. a. V.I. Razumovsky. 112, Bolshaya Kazachia str., Saratov, Russia, 410012; ndurnova@mail.ru

Afanaseva Galina Aleksandrovna, professor, doctor of medical science, head of department of pathological physiology
Saratov State Medical University n. a. V.I. Razumovsky. 112, Bolshaya Kazachia str., Saratov, Russia, 410012; gafanaseva@yandex.ru

Kurchatova Maria Nikolaevna, PhD student, general biology, pharmacognosy and botany department
Saratov State Medical University n. a. V.I. Razumovsky. 112, Bolshaya Kazachia str., Saratov, Russia, 410012; kurchatova.marya@yandex.ru

Andreeva Natalia Valerjevna, master student of animal morphology and ecology department
Saratov State University n.a. N.G. Chernyshevsky. 83, Astrakhanskaja str., Saratov, Russia, 410012

УДК 571.27

Е. В. Сайдакова

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ СОВРЕМЕННЫХ ПОДХОДОВ К АНАЛИЗУ ПРОДУКТИВНОЙ ФУНКЦИИ ТИМУСА

Рассмотрена информация о тимусе – центральном органе иммунной системы, обеспечивающем микроокружение, необходимое для созревания и селекции CD4⁺ и CD8⁺ Т-лимфоцитов. Дана справка об основных событиях в истории изучения вилочковой железы. Продемонстрирована высокая значимость органа в восстановлении иммунной системы при опустошении пула Т-лимфоцитов. Представлены данные о молекулярных механизмах формирования разнообразия антигенраспознающих рецепторов Т-клеток, которые легли в основу современных подходов к анализу продуктивной функции вилочковой железы. Приведены примеры использования методов определения функциональной активности тимуса в науке и клинической практике.

Ключевые слова: тимус; Т-клеточный рецептор; реаранжировка сегментов генов; ПЦР.

E. V. Saidakova

Perm State University, Perm, Russian Federation

MOLECULAR BASIS OF MODERN APPROACHES TO THE THYMUS PRODUCTIVE FUNCTION ANALYSIS

The article provides information about the thymus, which is the central organ of the immune system, providing a microenvironment necessary for the CD4⁺ and CD8⁺ T lymphocyte maturation and selection. Major events in the history of the thymus gland research are presented. The high importance of the organ in the recovery of the immune system after immunodepletion is demonstrated. The data on the molecular mechanisms of the T cell antigen-receptor diversity formation, which formed the basis of modern approaches to the analysis of the thymus gland productive function, are provided. The use-cases of methods for determining the thymus functional activity in science and clinical practice are shown.

Key words: thymus; T cell receptor; gene segments` rearrangement; PCR.

Введение

Тимус – центральный орган иммунной системы – является основным местом созревания и селекции Т-лимфоцитов. Его функция состоит в создании и поддержании большого репертуара периферических CD4⁺ и CD8⁺ Т-клеток различной специфичности. Нарушение функции вилочковой железы приводит к развитию оппортунистических инфекций, иммунодефицитных состояний, аутоиммунных заболеваний, и значительно осложняет восстановление репертуара иммунных клеток в условиях их дефицита.

Историческая справка

Вилочковая железа, или тимус, впервые был описан в работах древнегреческих авторов. Ему

придавали особое значение, считая вместилищем души и эмоциональным центром человека. Во II в. н.э. Гален описал морфологию органа. Однако затем, на многие века, ученые потеряли интерес к вилочковой железе, считая ее простым наростом, не имеющим важных функций в организме. Позже – в эпоху Ренессанса – вновь были совершены попытки установить роль тимуса. Его описывали как подушку для предотвращения повреждений сердца, как разрастание легких у новорожденных, как орган кроветворения, как центр контроля метаболизма и т.д. В тот исторический период железу начали изображать в анатомических атласах. Впервые связь между опухолью вилочковой железы и заболеванием человека обнаружил Карл Вайгерт в 1901 г. [Weigert, 1901]. Он установил связь нарушений работы тимуса с развитием миастении. На сегодняшний день аномалии органа связывают уже с не-

сколькими заболеваниями (гипертиреоз, лимфома, гипоплазия костного мозга, неспецифический язвенный колит, гиперпаратиреоз, синдром Кушинга и т.д.).

В 50-х гг. XX в. тимус был признан местом образования Т-лимфоцитов – важнейших клеток адаптивной иммунной системы [Billingham, Brent, Medawar, 1956; Gowans, Gesner, McGregor, 1961]. Неоценимый вклад в понимание функции вилочковой железы внес Френсис Миллер. Проводя серии экспериментов с неонатально тимэктомированными мышами, он показал, что вилочковая железа в большей степени необходима в ранний период жизни, так как ее удаление у взрослых животных не приводило к серьезным последствиям. [Miller, 1960]. В его экспериментах мыши, подвергнувшиеся тимэктоми сразу после рождения, отличались от контрольных особей существенно меньшим количеством Т-клеток, как в тканях, так и в циркулирующей крови. У них наблюдались аномалии при формировании иммунной системы. Структура лимфоидных органов тимэктомированных мышей была значительно менее развита, чем у их интактных сородичей. [Miller, 1962]. Дальнейшие эксперименты показали, что особи, лишенные тимуса в разное время после рождения, отличаются по способности отторгать аллогенные кожные трансплантаты. [Miller, 1962]. Эти и некоторые другие работы позволили установить ключевую роль тимуса в развитии Т-лимфоцитов. В дальнейшем было показано, что именно тимус представляет клеткам особое микроокружение для реаранжировки генов Т-клеточных рецепторов (ТкР), а также созревания и селекции тимоцитов, формирующих пул периферических клеток иммунной системы [Cooper et al., 1991; Kisielow, von

Продукция Т-лимфоцитов для нужд периферии (продуктивная функция) – не единственная, из описанных функций вилочковой железы. Как известно, тимус также продуцирует несколько пептидов, оказывающих влияние на дифференцировку лимфоцитов *in vitro* и *in vivo* (эндокринная функция). [Bach, 1979]. Некоторые из этих пептидов ($\alpha 1$ -тимозин, тимопоэтин, сывороточный фактор тимуса) были секвенированы, искусственно синтезированы и тщательно изучены. В работах 70-х–80-х гг. показано, что эти пептиды – гормоны тимуса – оказывают различное влияние на субпопуляции Т-лимфоцитов [Wara et al., 1979; Tan, Shore, 1984], связываясь со специфичными клеточными рецепторами и реагируя с аденилатциклазой [Bach, 1979]. Исследование роли гормонов тимуса продолжается и сегодня, хотя эта тема характеризуется сравнительно небольшим числом публикаций.

Таким образом, современное понимание функции тимуса складывается из двух компонентов: продукции наивных Т-лимфоцитов и секреции гормонов. Мы рассмотрим продуктивный компонент функциональной активности вилочковой же-

лезы, его роль в организме, методы анализа и применение полученных данных в науке и медицине.

Роль тимуса в реставрации иммунной системы

Вилочковая железа является основным поставщиком наивных Т-лимфоцитов. Важность этого органа наиболее высока в первые шесть месяцев после рождения человека, когда формируется основная часть репертуара периферического пула Т-клеток [Haynes et al., 2000]. Функциональная активность тимуса непрерывно растет вплоть до пятнадцатого месяца жизни, когда она достигает своего максимума, после чего начинает постепенно снижаться [Taub, Longo, 2005]. За 80 лет количество наивных Т-лимфоцитов, продуцируемых тимусом, падает примерно в 100 раз [Steinmann, Klaus, Muller-Hermelink, 1985]. Таким образом, в течение жизни вилочковая железа претерпевает значительную инволюцию [Aspinall, Andrew, 2000]. При этом существенная часть ее периваскулярного пространства замещается жировой тканью [Flores et al., 1999]. Уменьшается размер корковой зоны органа. Теряется четкая граница между корой и мозговым веществом [Taub, Longo, 2005], и хотя видимый размер тимуса меняется не сильно, эпителиальное пространство органа, ответственное за генерацию новых Т-лимфоцитов, значительно сокращается. Обследование людей старшего возраста показало, что у них присутствуют лишь небольшие островки активного эпителиального пространства, поддерживающего функциональную активность тимуса. Наблюдая эти морфологические изменения, многие исследователи в течение долгого времени придерживались мнения о малом вкладе тимуса в реставрацию пула Т-клеток в постпубертатный период. Такое положение вещей не является удивительным. На периферии существуют еще два механизма тимуснезависимого поддержания численности лимфоцитов: гомеостатическая пролиферация Т-клеток и их антигензависимое деление [Mackall et al., 1996; Min, Paul, 2005]. Гомеостатическая пролиферация определяется цитокинами и сигналами, поступающими в Т-клетку через ТкР [Surh, Spent, 2008]. Антигензависимое деление осуществляется через взаимодействие рецепторов Т-лимфоцитов с экзогенными и эндогенными пептидами, презентированными в составе главного комплекса гистосовместимости [Min, Paul, 2005; Ernst et al., 1999]. Таким образом, не только тимус, но и другие лимфоидные органы обеспечивают постоянство численности периферического пула Т-клеток. Вклад каждого определяется возрастом организма, присутствующими на периферии субпопуляциями Т-клеток, концентрацией гомеостатических цитокинов и эндогенной стиму-

ляцией клеток антигенами [Mackall et al., 1997; Mackall, Gress, 1997]. Однако следует отметить, что разнообразие репертуара Т-лимфоцитов создается исключительно при участии вилочковой железы, что говорит о важности данного органа в восстановлении периферического пула Т-клеток в любом возрасте [Nakim et al., 2005].

Несмотря на инволюцию, тимус сохраняет свою функциональную активность на протяжении всей жизни организма [Poulin et al., 1999]. Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что, хотя у взрослых животных периферическая экспансия клеток имеет наибольшее значение для поддержания численности Т-лимфоцитов, их тимусы по-прежнему активно продуцируют наивные клетки (эффективность работы железы взрослой мыши может достигать половины эффективности работы тимуса детеныша) [Mackall et al., 1998]. Клинические наблюдения подтверждают значительный вклад тимуса в восстановление уровня периферических Т-клеток у людей старше 30 лет. Показано, что у взрослых первые три месяца после химиотерапии характеризуются преобладанием Т-лимфоцитов с фенотипом эффекторных клеток памяти ($CD62L^-CCR7^+CD45RA^-$). Однако эта периферическая экспансия лишь временно увеличивает популяцию периферических Т-клеток. Продукция наивных Т-лимфоцитов восстанавливает нормальные количества $CD4^+$ Т-клеток к концу второго года реабилитации. Без активации тимопоэза уровень $CD4^+$ Т-лимфоцитов может оставаться ниже нормы даже спустя 4–5 лет после трансплантации [Nakim et al., 2005]. Данные, полученные при исследовании разнообразия ТкР клеток периферической крови, количества тимических мигрантов, двуэпачечных разрывов ТкРВ генов в клетках тимуса и т.д. также убедительно говорят о непрекращающемся поступлении новых наивных Т-клеток из тимуса взрослых и даже пожилых людей [Douek et al., 1998].

Следует отметить, что в механизмах восстановления $CD4^+$ и $CD8^+$ Т-клеток после деплеции существуют значительные отличия [Mackall et al., 1997]. У людей отмечена отрицательная корреляционная зависимость между возрастом и способностью иммунной системы восстанавливать уровень $CD4^+$ Т-лимфоцитов после интенсивной химиотерапии, трансплантации клеток костного мозга или введения моноклональных антител при лечении ревматоидного артрита [Moreland et al., 1994; Storek et al., 1995]. В то же время, корреляционной зависимости между темпами репопуляции периферического отдела цитотоксическими Т-клетками и возрастом не обнаружено. Известно, что численность $CD8^+$ Т-клеток может вернуться к контрольным значениям всего через три месяца после деплеции, в то время как $CD4^+$ Т-

лимфоциты к этому времени восстановят лишь около 35% изначального количества. Столь эффективное увеличение числа цитотоксических Т-клеток опосредуется делением периферических лимфоцитов с фенотипом клеток памяти. При этом субпопуляция наивных $CD8^+$ Т-лимфоцитов восстанавливается с интенсивностью, характерной для $CD4^+$ Т-клеток [Mackall et al., 1997]. Эти данные свидетельствуют о том, что восстановление уровня $CD4^+$ Т-лимфоцитов может проходить только по тимусзависимому пути, эффективность которого падает параллельно с инволюцией вилочковой железы. Но для восстановления количества $CD8^+$ Т-клеток после деплеции более значимы тимуснезависимые механизмы. Следует отметить, что только тимусзависимый путь репопуляции периферического пула может обеспечить широкое разнообразие ТкР. Тимуснезависимая пролиферация отдельных субпопуляций $CD8^+$ Т-клеток приводит к формированию пула Т-лимфоцитов с низкой степенью разнообразия рецепторов, что ограничивает эффективность его работы [Mackall et al., 1997]. Опосредованное возрастом уменьшение числа вновь формирующихся наивных $CD4^+$ и $CD8^+$ Т-клеток является основным лимитирующим фактором тимусзависимой регенерации Т-клеток после деплеции [Douek et al., 1998; Mackall et al., 1995; Weinberg et al., 1995].

Таким образом, продуктивная функция вилочковой железы обеспечивает формирование пула наивных Т-лимфоцитов в раннем возрасте, а также восстановление $CD4^+$ и отдельных субпопуляций $CD8^+$ Т-лимфоцитов при деплеции в течение всей жизни.

Современные подходы к изучению продуктивной функции тимуса

На сегодняшний день существуют несколько подходов к прижизненной оценке продуктивной функции вилочковой железы. Данные об объеме тимуса, получаемые при томографии грудной клетки и данные о структуре ткани, доступные при ультразвуковом исследовании, дают представление о работе органа на основе косвенных признаков [Bogot, Quint, 2005; Lee et al., 2009]. Объективным показателем эффективности работы железы можно считать количество тимических мигрантов (RTE – recent thymic emigrants) в периферической крови [Douek et al., 2001; Pergar et al., 2003]. Эти клетки прошли все этапы созревания и селекции в тимусе, покинули железу, но еще не являются зрелыми наивными Т-лимфоцитами. В моделях на животных определение числа RTE реализуется прямым введением флуоресцентных красок (FITC) в тимус [Staton et al., 2004] или добавлением бромдезоксисуридина в питьевую воду [Tough, Sprent, 1994] с последующим обнаружением меченых Т-клеток на периферии. Однако данные методы являются не-

точными и не могут быть использованы на людях. Для получения сведений о субпопуляциях Т-лимфоцитов человека используют цитометрические методы исследований с определением поверхностных маркеров, характерных для фенотипически наивных Т-лимфоцитов. Однако на сегодняшний день вопрос о составе набора маркеров, полностью описывающих наивную популяцию Т-клеток, остается открытым, поэтому их сочетание варьирует от эксперимента к эксперименту [Kimmig S., 2002; Haines C.J., 2009; Oriola S.J., 2009; Prclog M., 2009]. Такое разнообразие говорит о сложности определения пула именно наивных Т-клеток только по фенотипическим признакам. Таким образом, ни один из представленных методов не дает возможности напрямую выявить и проанализировать изменения продуктивной функции вилочковой железы.

Разработка метода, не полагающегося на косвенные показатели продуктивной функции тимуса, долгое время не была возможна ввиду отсутствия молекулярных маркеров, достоверно отличающих RTE от долгоживущих наивных Т-клеток [Steffens et al., 2000; Ye, Kirschner, 2002]. Предложенный в 1998 г. Д. Дуэком и коллегами [Douek et al., 1998] оригинальный метод определения одного из побочных продуктов реаранжировки генов цепей ТкР – α TREC (T cell receptor excision circles – эписомальные кольца ТкР) – в качестве молекулярного маркера RTE открыл новые возможности в изучении динамики продуктивной функции вилочковой железы.

Молекулярные основы метода определения продуктивной функции тимуса

Для лучшего понимания метода анализа продуктивной функции тимуса по количеству α TREC, следует внимательнее рассмотреть механизмы, обеспечивающие продуктивную функцию вилочковой железы: процессы реаранжировки сегментов генов ТкР и селекции Т-лимфоцитов.

Созревание и селекция Т-клеток

Предшественники Т-клеток мигрируют в вилочковую железу из костного мозга [Donskoy, Goldschneider, 1992]. На начальном этапе они обозначаются как дубль-негативные (DN – double-negative cells) клетки, не экспрессирующие такие характерные для Т-лимфоцитов поверхностные маркеры, как ТкР, CD3-комплекс, молекулы CD4 и CD8 [Germain, 2002]. В этот период тимоциты активно пролиферируют. Последующая активация белков RAG1 и RAG2 (recombinase-activating gene) приводит к запуску реаранжировки сегментов генов ТкР [Spits, 2002].

Небольшая часть DN-timoцитов (<5%) успешно реаранжирует γ - и δ -цепи рецептора, в то время

как основная масса клеток формирует $\alpha\beta$ ТкР. Первым ключевым этапом в созревании $\alpha\beta$ -timoцитов является успешная перестройка сегментов генов β -цепи. Клетки, экспрессирующие на своей поверхности белковую β -цепь, подвергаются β -селекции [Petrie et al., 2000]. Они формируют пре-Т-клеточный рецепторный комплекс, соединяясь с гликопротеином (33kDa), известным как пре-Т α -цепь, и группой молекул CD3 [von Boehmer, 2005]. Предположительно такой пре-ТкР распознает некий внутритимический лиганд, что приводит к получению клеткой сигнала на выживание и дальнейшее развитие (в т.ч. подавляет сигнал на перестройку второй аллели β -цепи, индуцирует экспрессию молекул CD4 и CD8, обуславливает пролиферацию). В случае, если реаранжировка β -цепи была произведена некорректно, клетка устраняется путем апоптоза [Alvarez-Vallina et al., 1993].

Последующая успешная реаранжировка гена α -цепи рецептора обуславливает экспрессию $\alpha\beta$ ТкР [Hazenberg, Verschuren, 2001]. Такие клетки несут на своей поверхности CD4 и CD8 корецепторы, и называются дубль-позитивными (DP – double-positive cells) [Gascoigne, Palmer, 2011]. Они вступают в процесс положительной селекции, взаимодействуя с комплексом пептид-МНС на эпителиальных клетках тимуса. Тимоциты, несущие рецепторы, способные к такому взаимодействию, проходят позитивную селекцию, так как они должны быть способны проводить сигналы, опосредованные связыванием с антигенпрезентирующими клетками [Takahama et al., 2010]. Клетки, не получившие сигнал на выживание и дальнейшее развитие, умирают в течение 3–4 дней. В процессе позитивной селекции тимоциты становятся прекоммитированными развиваться в CD4+, либо CD8+ субпопуляции.

Тимоциты, экспрессирующие на своей поверхности только один из корецепторов, называются монопозитивными (SP – single positive). Благодаря наличию хемокинового рецептора CCR7 они мигрируют в мозговое вещество вилочковой железы, где подвергаются процессу негативной селекции, в котором из общей популяции устраняются клетки, несущие высокоаффинные рецепторы к аутоантигенам, что предотвращает развитие аутоиммунных процессов [Cheng et al., 2007].

CD4+ и CD8+ зрелые Т-клетки, несущие рецепторы с низкой аффинностью к аутоантигенам, покидают тимус и пополняют периферический пул лимфоцитов крови (рис. 1).

Реаранжировка сегментов генов ТкР и формирование TREC

Все разнообразие генов, кодирующих белковые цепи $\alpha\beta$ - и $\gamma\delta$ -ТкР, формируется при реаранжировке четырех локусов: D (δ -цепь), G (γ -цепь), V (β -

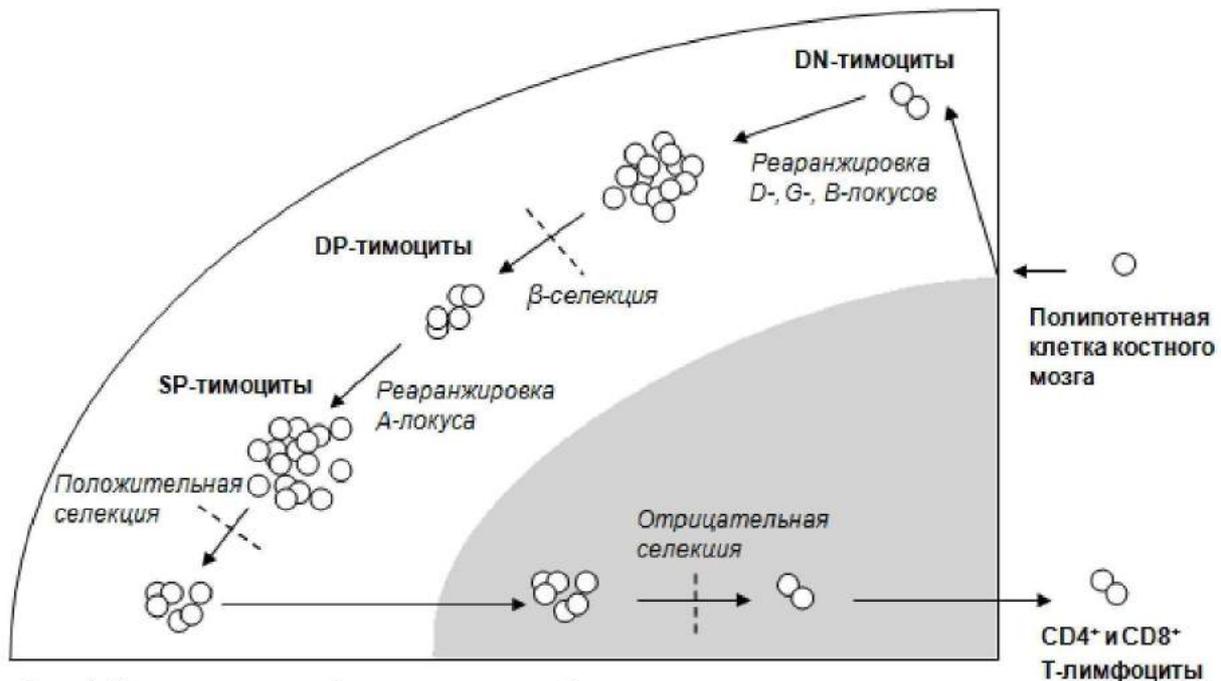


Рис. 1. Схематическое изображение тимуса с обозначенными этапами реаранжировки и селекции тимоцитов.

Белая область – корковый слой тимуса; серая область – мозговое вещество

цепь) и А (α -цепь). Они перестраиваются последовательно, подчиняясь строгому порядку. Первыми в процесс реаранжировки вступают сегменты генов ТкР-D локуса. Следом начинается реаранжировка ТкР-G. Эти два этапа рассматриваются как ранние, так как происходят до начала экспансии тимоцитов [Ramio et al., 1996]. Следующим шагом в формировании генов ТкР является реаранжировка сегментов ТкР-B. Этот этап созревания является ключевым, так как на нем клетки подвергаются β -селекции [Trigueros et al., 1998]. В последнюю очередь происходит реаранжировка ТкР-A. На 14q11 хромосоме сегменты ТкР-D расположены внутри ТкР-A (ТкР-AD локус). По этой причине последовательная реаранжировка А-локуса приводит к удалению генов δ -цепи. Таким образом, одна из аллелей всех $\alpha\beta$ -Т-лимфоцитов не несет в своем составе генов D-локуса, а 80% клеток удаляют эти гены и на второй аллели [Van Dongen, Wolvers-Tettero, 1991]. После вырезания δ -участка происходит продуктивная перестройка сегментов генов А-локуса, за которой следует экспрессия $\alpha\beta$ ТкР на поверхности тимоцитов [Verschuren et al., 1997].

Аффинность ТкР определяется результатом реаранжировки сегментов генов в каждом из локусов. Несмотря на структурную схожесть этих генетических элементов, их реорганизация позволяет создать все разнообразие репертуара ТкР. Это является возможным благодаря тому, что рекомбинация происходит между крупными участками ДНК, состоящими из V (Variable), D (Diversity) и J (Joining) генетических сегментов [Oltz, 2001]. Ко-

личество V, D и J сегментов в каждом локусе, а также возможность нуклеотидных вставок и делеций в местах их сочленений, определяют потенциальное комбинативное разнообразие.

Порядок реаранжировки сегментов генов ТкР контролируется на различных уровнях организации. Для того чтобы генетические сегменты могли включиться в процесс перестройки, они должны стать доступными для действия V(D)J-рекомбиназы [Bassing et al., 2002]. Генетическая регуляция этого процесса связана с наличием особых рекомбинационных сигнальных последовательностей (RSS – recombination signal sequences). Они состоят из консервативных участков в шесть пар нуклеотидов (гептамер) и девять пар нуклеотидов (нонамер), разделенных относительно неконсервативными 12 или 23 парами нуклеотидов. Эти рекомбинационные сигнальные последовательности фланкируют генетические сегменты антигенраспознающего рецептора и обозначаются как 12RSS и 23RSS соответственно [Tonegawa, 1983]. Рекомбинация инициируется связыванием RSS со специфичными белками: RAG-1 и RAG-2 [Fugmann et al., 2000]. За этим шагом следует формирование комплекса между двумя RSS, прежде находившимися на удалении друг от друга (расстояние до 10^6 пар нуклеотидов) [Fugmann et al., 2000]. Внутри комплекса RAG-1 и 2 создают двуцепочечные разрывы ДНК на обеих границах RSS, тем самым освобождая два «сигнальных» и два «кодирующих» конца нуклеиновой кислоты. Эти концы процессируются и соединяются белками репарации ДНК,

формируя последовательность, кодирующую цепь рецептора, и эписомальный кольцевой участок ДНК – TREC [Bassing et al., 2002]. Эффективное формирование комплексов происходит только между 12RSS и 23RSS [Fugmann et al., 2000]. Это ограничение, названное правилом 12/23, приводит к тому, что рекомбинация происходит исключительно между генетическими сегментами, фланкированными RSS со спейсерами различной длины, а следовательно, находящимися на большом удалении друг от друга [Tonegawa, 1983] (рис. 2).

Как уже было указано выше, суть рекомбинации сводится к «вырезанию» участка ДНК между удаленными сегментами, что приводит к их сближению и формированию гена, кодирующего белковую цепь рецептора. Вырезанные фрагменты замыкаются в кольца и остаются в клетке в виде внехромосомных образований, получивших название TREC. Это стабильные эписомальные молекулы [Guazzi V., 2002]. Так как, в отличие от остальной ДНК, они не дублируются во время клеточного деления, только одна дочерняя клетка наследует TREC [Lewin S.R., 2002]. Соответственно, количество маркерных молекул в популяции Т-клеток периферической крови обратно пропорцио-

нально пролиферативной истории, следующей за генерацией кольцевой молекулы. В случае, когда TREC образуется на поздних этапах тимопоэза, большинство делений происходит на периферии и соответствует гомеостатической пролиферации зрелых наивных Т-клеток.

Из четырех генов рецепторных цепей ТкР последним формируется ген α -цепи [Spits H., 1998]. Образующийся при этом α TREC является результатом удаления δ -гена из ТкР-AD локуса. Так как вырезание сегментов происходит у всех клеток в одинаковой области, кольцевые молекулы α TREC характеризуются единообразием [De Villartay, et al., 1988]. В связи с этим и тем, что разбавление α TREC при делении тимоцитов оказывается минимальным, определяя количество TREC α -цепи в периферических Т-лимфоцитах, мы можем примерно оценить выход тимических мигрантов, а следовательно, провести оценку продуктивной функции тимуса [Chavan et al., 2001].

Для количественного анализа α TREC в клетках периферической крови используется метод полимеразной цепной реакции в реальном времени (ПЦР-РВ). Так как определяемая область представляет собой участок ДНК, общий для всех кле-

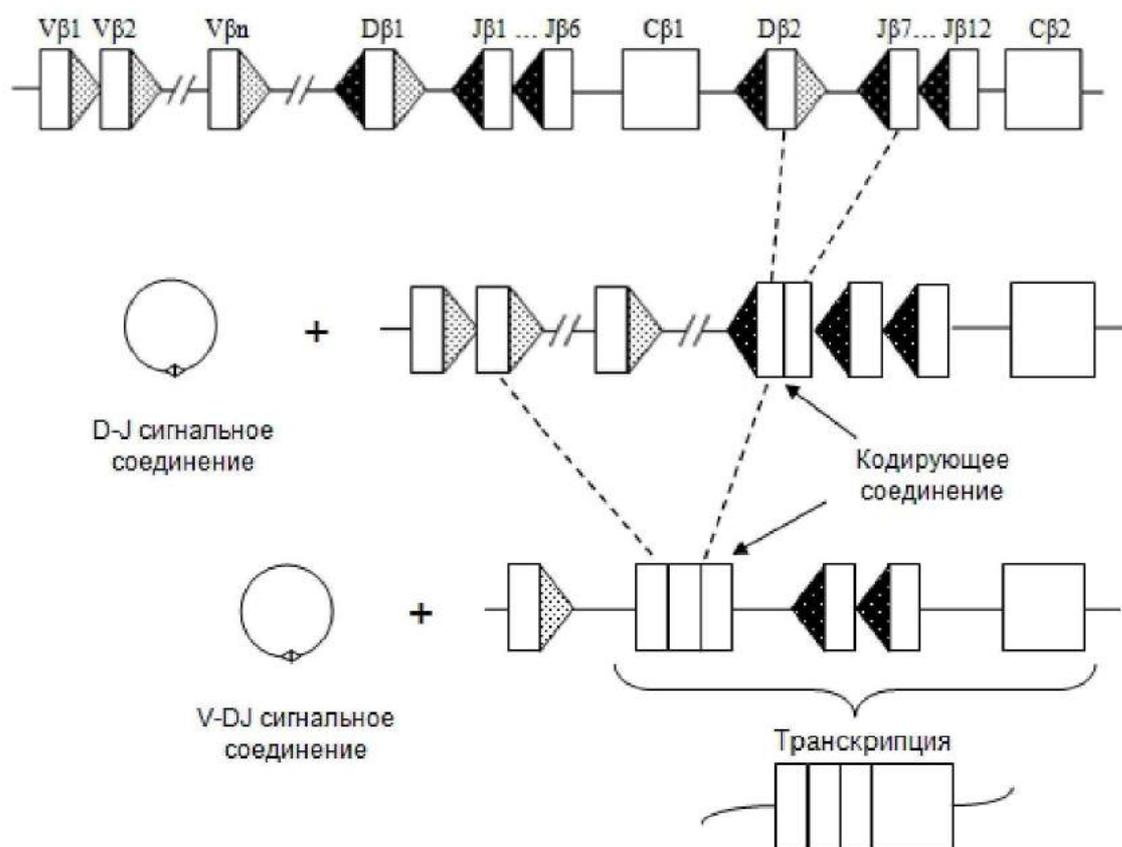


Рис. 2. Схематическая диаграмма последовательной реаранжировки β -цепи ТкР. Прямоугольниками обозначены V-, D-, J-сегменты гена и константные домены. Треугольниками обозначены рекомбинационные сигнальные последовательности (RSS): серая штриховка – 23RSS; черная штриховка – 12RSS. Кольцевые молекулы – TREC

ток, в ее нуклеотидном составе отсутствуют уникальные последовательности. Для того чтобы специфично определить интересующий участок, праймеры для реакции амплификации подбираются таким образом, чтобы места их «посадки» располагались по разные стороны «сигнального» соединения кольца α TREC. Отжиг таких праймеров на линейную последовательность ДНК, где места их гибридизации разнесены на 89000 п.н. [<http://ncbi.nlm.nih.gov/>; NT_026437.12], не способен дать продукт амплификации. Следовательно, наличие в системе ДНК клеток, в которых не была проведена рекомбинация генетических сегментов α -цепи, не влияет на качество прохождения реакции.

Детекция результатов амплификации может осуществляться с использованием любых зондов, комплементарных определяемому фрагменту (гибридизационные, гидролизные, и т.п.). В конце каждого круга ПЦР интенсивность генерируемого флуоресцентного сигнала пропорциональна количеству зондов, связавшихся с мишенью, поэтому увеличение детектируемого сигнала пропорционально увеличению количества продукта реакции. Детекция интенсивности флуоресцентного сигнала позволяет с высокой точностью установить момент начала экспоненциальной фазы реакции. Номер порогового цикла, во время которого значение флуоресценции пересекает пороговый уровень, зависит от количества целевой последовательности в исследуемом образце. Проще говоря, чем больше искомой последовательности (α TREC) содержится в пробе, тем раньше наступит пороговый цикл амплификации [Dion et al., 2007].

Для анализа данных количественных исследований молекул α TREC в периферической крови разработан ряд математических моделей [Ye, Kirschner, 2002]. Они учитывают факторы, оказывающие влияние на концентрацию TREC, а именно: общее число Т-лимфоцитов и общее количество кольцевых молекул ДНК. Общее число Т-лимфоцитов зависит от продуктивной функции вилочковой железы (количества RTE), пролиферации клеток вне тимуса и клеточной смерти. Молекулы α TREC формируются в тимоцитах и экспортируются на периферию в составе RTE, следовательно, количество маркерных молекул определяется продуктивной функцией железы, смертью Т-клеток и внутриклеточной деградацией кольцевой молекулы. Таким образом, математические модели учитывают все четыре фактора: продуктивную функцию тимуса, пролиферацию клеток, смерть Т-лимфоцитов и деградацию кольцевой молекулы ДНК.

Влияние каждого из описанных факторов на концентрацию α TREC оказалось неодинаковым. В своей работе Е и Киршнер [Ye, Kirschner, 2002]

показали, что эмиграция RTE, скорость клеточного деления, смерть клеток и деградация маркерной кольцевой молекулы имеют достоверную корреляцию с концентрацией α TREC на протяжении всей жизни ($p < 0.05$). Вклад продуктивной функции тимуса, деления и смерти клеток значительно увеличивается с возрастом, в то время как значимость деградации кольцевой молекулы остается постоянной. Выход тимуса, деление Т-клеток и деградация кольца – более критичные факторы в регуляции концентрации α TREC, нежели клеточная смерть ($p < 0.005$). Статистически значимых отличий между эффектом продуктивной функции тимуса и деления Т-клеток на концентрацию α TREC не обнаружено ($p > 0.05$). Если предположить, что период полураспада маркерной молекулы константен, то выход тимуса, и клеточное деление оказывают равнозначное влияние на концентрацию α TREC в течение жизни. Эти данные правомерны как для $CD4^+$, так и для $CD8^+$ Т-лимфоцитов.

Применение в медицинской и исследовательской практике

В настоящее время перечень клинических исследований, в рамках которых проводится определение количества α TREC, ограничен. Одна из сфер применения – установление природы и тяжести иммунодефицитов человека [Serana F., 2011]. Метод является полезным, так как зачастую данные о количестве Т-клеток в периферическом кровотоке недостаточны для диагностирования заболевания. Некоторые медицинские центры предлагают учитывать показатель количества α TREC при проведении высокоактивной антиретровирусной терапии для оценки эффективности лечения ВИЧ-инфекции [Weinberg A., 2008; Anselmi A., 2007]. Также функциональное состояние тимуса оценивают перед проведением трансплантации гемопоэтических стволовых клеток. Учет этого показателя позволяет избежать развития иммунодефицита у пациентов [Reiff A., 2009; Junge S., 2007].

В науке оценка продуктивной функции вилочковой железы нашла более широкое применение. Об этом свидетельствует все возрастающее число публикаций. Показатель количества α TREC используется в различных исследованиях, затрагивающих вопросы нарушения работы иммунной системы [Joshi et al., 2011; Horvath et al., 2010]. Количество α TREC является прогностическим при анализе развития заболеваний, в том числе раковых [Ducloux et al., 2011], оно используется для оценки восстановления ткани тимуса [van Gent et al., 2011]. Некоторые авторы также предлагают включить этот показатель в обязательный скрининг новорожденных на наличие дефектов иммунной системы [Comeau A.M., 2010].

Заключение

Вилочковая железа является источником наивных иммунокомпетентных клеток, несущих на своей поверхности рецепторы различной специфичности. Несмотря на постепенную возрастную инволюцию, приводящую к значительным перестройкам функционально активных тканей органа и их замещение жировой тканью, функция тимуса не теряет своей значимости даже в зрелом возрасте. Хотя количество периферических Т-клеток в основном поддерживается за счет механизмов гомеостатической пролиферации, функция тимуса необходима для восстановления полноценного репертуара Т-лимфоцитов при деpleции.

Так как многие факторы способны оказывать влияние на продуктивную функцию вилочковой железы, адекватная оценка этого показателя может стать эффективным инструментом иммунологических исследований. Определение количества RTE с использованием молекулярного маркера α TREC открыло новые возможности для науки и лабораторной клинической практики.

Библиографический список

- Alvarez-Vallina L., González A., Kreisler M., Diaz-Espada F. Delimitation of the proliferative stages in the human thymus indicates that cell expansion occurs before the expression of CD3 (T cell receptor) // *J. Immunol.* 1993. Vol. 150. P. 8–16.
- Aspinall R., Andrew D. Thymic involution in aging // *J. Clin. Immunol.* 2000. Vol. 20. P. 250–256.
- Bach J.F. Thymic hormones // *J. Immunopharmacol.* 1979. Vol. 1(3). P. 277–310.
- Bassing C.H., Svat W., Alt F.W. The mechanism and regulation of chromosomal V(D)J recombination // *Cell.* 2002. Vol. 109. P. S45–S55.
- Billingham R.E., Brent L., Medawar P.B. Quantitative studies on tissue transplantation immunity. III. Actively acquired tolerance // *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 1956. Vol. 239B. P. 357–412.
- Bogot N.R., Quint L.E. Imaging of thymic disorders // *Cancer Imaging.* 2005. Vol. 5. P. 139–149.
- Chavan S., Bennuri B., Kharbanda M., et al. Evaluation of T cell receptor gene rearrangement excision circles after antiretroviral therapy in children infected with human immunodeficiency virus // *J. Infect. Dis.* 2001. Vol. 183. P. 1445–1454.
- Cheng M.H., Shum A.K., Anderson M.S. What's new in the Aire? // *Trends in Immunology.* 2007. Vol. 28. Iss. 7. P. 321–327.
- Cooper M.D., Chen C.H., Bucy R.P., Thompson C.B. Avian T cell ontogeny // *Adv. Immunol.* 1991. Vol. 50. P. 87–117.
- De Villartay J.P., Hockett R.D., Coran D., Korsmeyer S.J., Cohen D.I. Deletion of the human T-cell receptor δ -gene by a site specific recombination // *Nature.* 1988. Vol. 335. P. 170–174.
- Dion M.L., Sékaly R.P., Cheynier R. Estimating thymic function through quantification of T-cell receptor excision circles // *Methods Mol. Biol.* 2007. Vol. 380. P. 197–213.
- Donskov E., Goldschneider I. Thymocytopoiesis is maintained by blood-borne precursors throughout postnatal life. A study in parabiotic mice // *J. Immunol.* 1992. Vol. 148. P. 1604–1612.
- Douek D.C., Betts M.R., Hill B.J. et al. Evidence for increased T cell turnover and decreased thymic output in HIV infection // *J. Immunol.* 2001. Vol. 167. P. 6663–6668.
- Douek D.C., McFarland R.D., Keiser P.H. et al. Changes in thymic function with age and during the treatment of HIV infection // *Nature.* 1998. Vol. 396. P. 690–695.
- Ducloux D., Bamoulid J., Courivaud C., Gaugler B., Rebibou J.M., Ferrand C. et al. Thymic function, anti-thymocytes globulins, and cancer after renal transplantation // *Transpl. Immunol.* 2011. Vol. 25(1). P. 56–60.
- Ernst B., Lee D.S., Chang J.M., Sprent J., Surh C.D. The peptide ligands mediating positive selection in the thymus control T cell survival and homeostatic proliferation in the periphery // *Immunity.* 1999. Vol. 11. P. 173–181.
- Flores K.G., Li J., Sempowski G.D., Haynes B.F., Hale L.P. Analysis of the human thymic perivascular space during aging // *J. Clin. Invest.* 1999. Vol. 104(8). P. 1031–1039.
- Fugmann S.D., Lee A.I., Shockett P.E., Villy L.J., Schatz D.G. The RAG proteins and V(D)J recombination: complexes, ends, and transposition // *Annu. Rev. Immunol.* 2000. Vol. 18. P. 495–527.
- Gascoigne N.R.J., Palmer E. Signaling in thymic selection // *Current Opinion in Immunology.* 2011. Vol. 23, Iss. 2. P. 207–212.
- Germain R.N. T-cell development and the CD4-CD8 lineage decision // *Nat. Rev. Immunol.* 2002. Vol. 2(5). P. 309–322.
- Gowans J.L., Gesner B.M., McGregor D.D. The immunological activities of lymphocytes // Wolstenholme G.E.W., O'Connor M. eds. Biological activity of leucocyte. Ciba Foundation Study Group. London: Churchill, 1961. P. 32–34.
- Hakim F.T., Memon S.A., Cepeda R., Jones E.C., Chow C.K., Kasten-Sportes C. et al. Age-dependent incidence, time course, and consequences of thymic renewal in adults // *J. Clin. Invest.* 2005. Vol. 115(4). P. 930–939.
- Haynes B.F., Markert M.L., Sempowski G.D. et al. The role of the thymus in immune reconstitution in aging, bone-marrow transplantation and HIV-1 infection // *Annu. Rev. Immunol.* 2000. Vol. 18. P. 529–560.

- Hazenberg M.D., Verschuren M.C.M. T cell receptor excision circles as markers for recent thymic emigrants: basic aspects, technical approach, and guidelines for interpretation // *J. Mol. Med.* 2001. Vol. 79. P. 631–640.
- Horvath D., Kayser C., Silva C.A., Terreri M.T., Hilário M.O., Andrade L.E. Decreased recent thymus emigrant number in rheumatoid factor-negative polyarticular juvenile idiopathic arthritis // *Clin. Exp. Rheumatol.* 2010. Vol. 28(3). P. 348–353.
- Joshi A.Y., Abraham R.S., Snyder M.R., Boyce T.G. Immune evaluation and vaccine responses in Down syndrome: Evidence of immunodeficiency? // *Vaccine.* 2011. Vol. 29(31). P. 5040–5046.
- Kisielow P., von Boehmer H. Development and selection of T cells: facts and puzzles // *Adv. Immunol.* 1995. Vol. 58. P. 87–209.
- Lee W.K., Duddalwar V.A., Rouse H.C. et al. Extranodal lymphoma in the thorax: cross-sectional imaging findings // *Clin. Radiol.* 2009. Vol. 64. № 5. P. 542–549.
- Mackall C.L., Bare C.V., Granger L.A., Sharrow S.O., Titus J.A., Gress R.E. Thymic-independent T cell regeneration occurs via antigen-driven expansion of peripheral T cells resulting in a repertoire that is limited in diversity and prone to skewing // *J. Immunol.* 1996. Vol. 156(12). P. 4609–4616.
- Mackall C.L., Fleisher T.A., Brown M.R., Andrich M.P., Chen C.C., Feuerstein I.M. et al. Distinctions between CD8⁺ and CD4⁺ T-cell regenerative pathways result in prolonged T-cell subset imbalance after intensive chemotherapy // *Blood.* 1997. Vol. 89(10). P. 3700–3707.
- Mackall C.L., Fleisher T.A., Brown M.R. et al. Age, thymopoiesis, and CD4⁺ T-lymphocyte regeneration after intensive chemotherapy // *N. Engl. J. Med.* 1995. Vol. 332. P. 143–149.
- Mackall C.L., Gress R.E. Pathways of T-cell regeneration in mice and humans: implications for bone marrow transplantation and immunotherapy // *Immunol. Rev.* 1997. Vol. 157. P. 61–72.
- Mackall C.L., Punt J.A., Morgan P., Farr A.G., Gress R.E. Thymic function in young/old chimeras: substantial thymic T cell regenerative capacity despite irreversible age-associated thymic involution // *Eur. J. Immunol.* 1998. Vol. 28(6). P. 1886–1893.
- Miller J.F.A.P. Analysis of the thymus influence in leukaemogenesis // *Nature.* 1960. Vol. 191. P. 248–249.
- Miller J.F.A.P. Immunological significance of the thymus of the adult mouse // *Nature.* 1962. Vol. 195. P. 1318–1319.
- Min B., Paul W.E. Endogenous proliferation: burst-like CD4 T cell proliferation in lymphopenic settings // *Semin Immunol.* 2005. Vol. 17(3). P. 201–207.
- Moreland L.W., Pratt P.W., Bucy R.P., Jackson B.S., Feldman J.W., Koopman W.J. Treatment of refractory rheumatoid arthritis with a chimeric anti-CD4 monoclonal antibody. Long-term followup of CD4⁺ T cell counts // *Arthritis Rheum.* 1994. Vol. 37(6). P. 834–838.
- Oltz E.M. Regulation of antigen receptor gene assembly in lymphocytes // *Immunol. Res.* 2001. Vol. 23. P. 121–133.
- Permar S.R., Moss W.J., Ryon J.J. et al. Increased thymic output during acute measles virus infection // *Journal of Virology.* 2003. Vol. 77, № 14. P. 7872–7879.
- Petrie H.T., Tourigny M., Burtrum D.B. et al. Precursor thymocyte proliferation and differentiation are controlled by signals unrelated to the pre-TCR // *J. Immunol.* 2000. Vol. 165. P. 3094–3098.
- Poulin J.F., Viswanathan M.N., Harris J.M., Komanduri K.V., Wieder E., Ringuette N. et al. Direct evidence for thymic function in adult humans // *J. Exp. Med.* 1999. Vol. 190(4). P. 479–486.
- Ramio A.R., Trigueros C., Toribio M.L., San Milan J.L. Regulation of pre-T cell (pT α -TCR β) receptor gene expression during human thymic development // *J. Exp. Med.* 1996. C. 184. P. 519–530.
- Shortman K., Wu L. Early T lymphocyte progenitors // *Annu. Rev. Immunol.* 1996. Vol. 14. P. 29–47.
- Spits H. Development of $\alpha\beta$ T cells in the human thymus // *Nature reviews: immunology.* 2002. Vol. 2. P. 760–772.
- Staton T.L., Johnston B., Butcher E.C., Campbell D.J. Murine CD8⁻ recent thymic emigrants are alphaE integrin-positive and CC chemokine ligand 25 responsive // *J. Immunol.* 2004. Vol. 172. P. 7282–7288.
- Steffens C.M., Al-Harhi L., Shott S. et al. Evaluation of thymopoiesis using T cell receptor excision circles (TRECs): differential correlation between adult and pediatric TRECs and naïve phenotypes // *Clinical Immunology.* 2000. Vol. 97, № 2. P. 95–101.
- Steinmann G.G., Klaus B., Muller-Hermelink H.K. The involution of the ageing human thymic epithelium is independent of puberty. A morphometric study // *Scand. J. Immunol.* 1985. Vol. 22. P. 563–575.
- Storek J., Witherspoon R.P., Storb R. T cell reconstitution after bone marrow transplantation into adult patients does not resemble T cell development in early life // *Bone Marrow Transplant.* 1995. Vol. 16(3). P. 413–425.
- Surh C.D., Spent J. Homeostasis of Naïve and memory T cells // *Immunity.* 2008. Vol. 29. P. 848–862.

- Takahama Y., Nitta T., Mat R.A., Nitta S., Murata S., Tanaka K. Role of thymic cortex-specific self-peptides in positive selection of T cells // *Semin. Immunol.* 2010. Vol. 22(5). P. 287–293.
- Tan P.L., Shore A. Thymosin induces helper function in OKT3-positive, E-rosette-negative human cord blood T cells // *Scand. J. Immunol.* 1984. Vol. 20(1). P. 27–34.
- Taub D.D., Longo D.L. Insights into thymic aging and regeneration // *Immunol. Rev.* 2005. Vol. 205. P. 72–93.
- Tonegawa S. Somatic generation of antibody diversity // *Nature.* 1983. Vol. 302. P. 575–581.
- Tough D.F., Sprent J. Turnover of naïve- and memory-phenotype T cells // *J. Exp. Med.* 1994. Vol. 179. P. 1127–1135.
- Trigueros C., Ramio A.R., Carrasco Y.R., De Yébenes V.G., Albar J.P., Toribio M.L. Identification of a late stage of small noncycling pT α -pre-T cells as immediate precursors of T cell receptor $\alpha\beta^+$ thymocytes // *J. Exp. Med.* 1998. Vol. 188. P. 1401–1412.
- Van Dongen J.J.M., Wolvers-Tettero I.L.M. Analysis of immunoglobulin and T cell receptor genes. Part II: Possibilities and limitations in the diagnosis and management of lymphoproliferative diseases and related disorders // *Clin. Chim. Acta.* 1991. Vol. 198. P. 93–174.
- van Gent R., Schadenberg A.W., Otto S.A., Niveelstein R.A., Sieswerda G.T., Haas F. et al. Long-term restoration of the human T-cell compartment after thymectomy during infancy: a role for thymic regeneration? // *Blood.* 2011. Vol. 118(3). P. 627–634.
- Verschuren M.C.M., Wolvers-Tettero I.L.M., Breit T.M., Noordzij J., Van Wering E.R., Van Dongen J.J.M. Preferential rearrangements of the T cell receptor δ -deleting elements in human T cells // *J. Immunol.* 1997. Vol. 158. P. 1208–1216.
- von Boehmer H. Unique features of the pre-T-cell receptor α -chain: not just a surrogate // *Nat. Rev. Immunol.* 2005. Vol. 5. P. 571–577.
- Wara D.W., Barrett D.J., Ammann A.J., Cowan M.J. In vitro and in vivo enhancement of mixed lymphocyte culture reactivity by thymosin in patients with primary immunodeficiency disease // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1979. Vol. 32. P. 128–134.
- Weigert C. Pathologisch-anatomischer Beitrag zur erb'schen krankheit (Myastia gravis) // *Neurol. Centralbl.* 1901. Vol. 20. P. 597–601.
- Weinberg K., Annett G., Hashyap A. et al. The effect of thymic function on immunocompetence following bone marrow transplantation // *Biol. Blood Marrow Transplant.* 1995. Vol. 1. P. 18–23.
- Ye P., Kirschner D.E. Reevaluation of T cell receptor excision circles as a measure of human recent thymic emigrants // *The Journal of Immunology.* 2002. Vol. 169. P. 4968–4979.
- ### References
- Alvarez-Vallina L., González A., Kreisler M., Diaz-Espada F. Delimitation of the proliferative stages in the human thymus indicates that cell expansion occurs before the expression of CD3 (T cell receptor). *J. Immunol.* V. 150 (1993): pp. 8–16.
- Aspinall R., Andrew D. Thymic involution in aging. *J. Clin. Immunol.* V. 20 (2000): pp. 250–256.
- Bach J.F. Thymic hormones. *J. Immunopharmacol.* V. 1(3) (1979): pp. 277–310.
- Bassing C.H., Swat W., Alt F.W. The mechanism and regulation of chromosomal V(D)J recombination. *Cell.* V. 109 (2002): pp. S45–S55.
- Billingham R.E., Brent L., Medawar P.B. Quantitative studies on tissue transplantation immunity. III. Actively acquired tolerance. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.* V. 239B (1956): pp. 357–412.
- Bogot N.R., Quint L.E. Imaging of thymic disorders. *Cancer Imaging.* V. 5 (2005): pp. 139–149.
- Chavan S., Bennuri B., Kharbanda M. et al. Evaluation of T cell receptor gene rearrangement excision circles after antiretroviral therapy in children infected with human immunodeficiency virus. *J. Infect. Dis.* V. 183 (2001): pp. 1445–1454.
- Cheng M.H., Shum A.K., Anderson M.S. What's new in the Aire? *Trends in Immunology.* V. 28, 1. 7 (2007): pp. 321–327.
- Cooper M.D., Chen C.H., Bucy R.P., Thompson C.B. Avian T cell ontogeny. *Adv. Immunol.* V. 50 (1991): pp. 87–117.
- De Villartay J.P., Hockett R.D., Coran D., Korsmeyer S.J., Cohen D.I. Deletion of the human T-cell receptor δ -gene by a site specific recombination. *Nature.* V. 335 (1988): pp. 170–174.
- Dion M.L., Sékaly R.P., Cheynier R. Estimating thymic function through quantification of T-cell receptor excision circles. *Methods Mol. Biol.* V. 380 (2007): pp. 197–213.
- Donskoy E., Goldschneider I. Thymocytopoiesis is maintained by blood-borne precursors throughout postnatal life. A study in parabiotic mice. *J. Immunol.* V. 148 (1992): pp. 1604–1612.
- Douek D.C., Betts M.R., Hill B.J. et al. Evidence for increased T cell turnover and decreased thymic output in HIV infection. *J. Immunol.* V. 167 (2001): pp. 6663–6668.
- Douek D.C., McFarland R.D., Keiser P.H. et al. Changes in thymic function with age and during the treatment of HIV infection. *Nature.* V. 396 (1998): pp. 690–695.
- Ducloux D., Bamoulid J., Courivaud C., Gaugler B., Rebibou J.M., Ferrand C. et al. Thymic function, anti-thymocytes globulins, and cancer after renal transplantation. *Transpl. Immunol.* V. 25(1) (2011): pp. 56–60.
- Ernst B., Lee D.S., Chang J.M., Sprent J., Surh C.D. The peptide ligands mediating positive selection

- in the thymus control T cell survival and homeostatic proliferation in the periphery. *Immunity*. V. 11 (1999): pp. 173–181.
- Flores K.G., Li J., Sempowski G.D., Haynes B.F., Hale L.P. Analysis of the human thymic perivascular space during aging. *J. Clin. Invest.* V. 104(8) (1999): pp. 1031–1039.
- Fugmann S.D., Lee A.I., Shockett P.E., Villey I.J., Schatz D.G. The RAG proteins and V(D)J recombination: complexes, ends, and transposition. *Annu. Rev. Immunol.* V. 18 (2000): pp. 495–527.
- Gascoigne N.R.J., Palmer E. Signaling in thymic selection. *Current Opinion in Immunology*. V. 23, 1. 2 (2011): pp. 207–212.
- Germain R.N. T-cell development and the CD4-CD8 lineage decision. *Nat. Rev. Immunol.* V. 2(5) (2002): pp. 309–322.
- Gowans I.L., Gesner B.M., McGregor D.D. The immunological activities of lymphocytes. *Wolstenholme G.E.W., O'Connor M., eds. Biological activity of leucocyte. Ciba Foundation Study Group.* London: Churchill, 1961, pp. 32–34.
- Hakim F.T., Memon S.A., Cepeda R., Jones E.C., Chow C.K., Kasten-Sportes C. et al. Age-dependent incidence, time course, and consequences of thymic renewal in adults. *J. Clin. Invest.* V. 115(4) (2005): pp. 930–939.
- Haynes B.F., Markert M.L., Sempowski G.D. et al. The role of the thymus in immune reconstitution in aging, bone-marrow transplantation and HIV-1 infection. *Annu. Rev. Immunol.* V. 18 (2000): pp. 529–560.
- Hazenbergh M.D., Verschuren M.C.M. T cell receptor excision circles as markers for recent thymic emigrants: basic aspects, technical approach, and guidelines for interpretation. *J. Mol. Med.* V. 79 (2001): pp. 631–640.
- Horvath D., Kayser C., Silva C.A., Terreri M.T., Hilário M.O., Andrade L.E. Decreased recent thymus emigrant number in rheumatoid factor-negative polyarticular juvenile idiopathic arthritis. *Clin. Exp. Rheumatol.* V. 28(3) (2010): pp. 348–353.
- Joshi A.Y., Abraham R.S., Snyder M.R., Boyce T.G. Immune evaluation and vaccine responses in Down syndrome: Evidence of immunodeficiency? *Vaccine*. V. 29(31) (2011): pp. 5040–5046.
- Kisielow P., von Boehmer H. Development and selection of T cells: facts and puzzles. *Adv. Immunol.* V. 58 (1995): pp. 87–209.
- Lee W.K., Duddalwar V.A., Rouse H.C. et al. Extranodal lymphoma in the thorax: cross-sectional imaging findings. *Clin. Radiol.* V. 64, N 5 (2009): pp. 542–549.
- Mackall C.L., Bare C.V., Granger L.A., Sharrow S.O., Titus J.A., Gress R.E. Thymic-independent T cell regeneration occurs via antigen-driven expansion of peripheral T cells resulting in a repertoire that is limited in diversity and prone to skewing. *J. Immunol.* V. 156(12) (1996): pp. 4609–4616.
- Mackall C.L., Fleisher T.A., Brown M.R., Andrich M.P., Chen C.C., Feuerstein I.M. et al. Distinctions between CD8⁺ and CD4⁺ T-cell regenerative pathways result in prolonged T-cell subset imbalance after intensive chemotherapy. *Blood*. V. 89(10) (1997): pp. 3700–3707.
- Mackall C.L., Fleisher T.A., Brown M.R. et al. Age, thymopoiesis, and CD4⁺ T-lymphocyte regeneration after intensive chemotherapy. *N. Engl. J. Med.* V. 332 (1995): pp. 143–149.
- Mackall C.L., Gress R.E. Pathways of T-cell regeneration in mice and humans: implications for bone marrow transplantation and immunotherapy. *Immunol. Rev.* V. 157 (1997): pp. 61–72.
- Mackall C.L., Punt J.A., Morgan P., Farr A.G., Gress R.E. Thymic function in young/old chimeras: substantial thymic T cell regenerative capacity despite irreversible age-associated thymic involution. *Eur. J. Immunol.* V. 28(6) (1998): pp. 1886–1893.
- Miller J.F.A.P. Analysis of the thymus influence in leukaemogenesis. *Nature*. V. 191 (1960): pp. 248–249.
- Miller J.F.A.P. Immunological significance of the thymus of the adult mouse. *Nature*. V. 195 (1962): pp. 1318–1319.
- Min B., Paul W.E. Endogenous proliferation: burst-like CD4 T cell proliferation in lymphopenic settings. *Semin Immunol.* V. 17(3) (2005): pp. 201–207.
- Moreland L.W., Pratt P.W., Bucy R.P., Jackson B.S., Feldman J.W., Koopman W.J. Treatment of refractory rheumatoid arthritis with a chimeric anti-CD4 monoclonal antibody. Long-term followup of CD4⁺ T cell counts. *Arthritis Rheum.* V. 37(6) (1994): pp. 834–838.
- Oltz E.M. Regulation of antigen receptor gene assembly in lymphocytes. *Immunol. Res.* V. 23 (2001): pp. 121–133.
- Permar S.R., Moss W.J., Ryon J.J. et al. Increased thymic output during acute measles virus infection. *Journal of Virology*. V. 77, N 14 (2003): pp. 7872–7879.
- Petrie H.T., Tourigny M., Burtrum D.B. et al. Precursor thymocyte proliferation and differentiation are controlled by signals unrelated to the pre-TCR. *J. Immunol.* V. 165 (2000): pp. 3094–3098.
- Poulin J.F., Viswanathan M.N., Harris J.M., Komanduri K.V., Wieder E., Ringuette N. et al. Direct evidence for thymic function in adult humans. *J. Exp. Med.* V. 190(4) (1999): pp. 479–486.
- Ramio A.R., Trigueros C., Toribio M.L., San Milan J.L. Regulation of pre-T cell (pT α -TCR β) receptor gene expression during human thymic development. *J. Exp. Med.* C. 184 (1996): pp. 519–530.

- Shortman K., Wu L. Early T lymphocyte progenitors. *Annu. Rev. Immunol.* V. 14 (1996): pp. 29–47.
- Spits H. Development of $\alpha\beta$ T cells in the human thymus. *Nature reviews: immunology.* V. 2 (2002): pp. 760–772.
- Staton T.L., Johnston B., Butcher E.C., Campbell D.J. Murine CD8⁺ recent thymic emigrants are α E integrin-positive and CC chemokine ligand 25 responsive. *J. Immunol.* V. 172 (2004): pp. 7282–7288.
- Steffens C.M., Al-Harhi L., Shott S. et al. Evaluation of thymopoiesis using T cell receptor excision circles (TRECs): differential correlation between adult and pediatric TRECs and naïve phenotypes. *Clinical Immunol.* V. 97, N 2 (2000): pp. 95–101.
- Steinmann G.G., Klaus B., Muller-Hermelink H.K. The involution of the ageing human thymic epithelium is independent of puberty. A morphometric study. *Scand. J. Immunol.* V. 22 (1985): pp. 563–575.
- Storek J., Witherspoon R.P., Storb R. T cell reconstitution after bone marrow transplantation into adult patients does not resemble T cell development in early life. *Bone Marrow Transplant.* V. 16(3) (1995): pp. 413–425.
- Surh C.D., Spent J. Homeostasis of Naïve and memory T cells. *Immunity.* V. 29 (2008): pp. 848–862.
- Takahama Y., Nitta T., Mat R.A., Nitta S., Murata S., Tanaka K. Role of thymic cortex-specific self-peptides in positive selection of T cells. *Semin. Immunol.* V. 22(5) (2010): pp. 287–293.
- Tan P.L., Shore A. Thymosin induces helper function in OKT3-positive, E-rosette-negative human cord blood T cells. *Scand. J. Immunol.* V. 20(1) (1984): pp. 27–34.
- Taub D.D., Longo D.L. Insights into thymic aging and regeneration. *Immunol. Rev.* V. 205 (2005): pp. 72–93.
- Tonegawa S. Somatic generation of antibody diversity. *Nature.* V. 302 (1983): pp. 575–581.
- Tough D.F., Sprent J. Turnover of naïve- and memory-phenotype T cells. *J. Exp. Med.* V. 179 (1994): pp. 1127–1135.
- Trigueros C., Ramio A.R., Carrasco Y.R., De Yébenes V.G., Albar J.P., Toribio M.L. Identification of a late stage of small noncycling pT α -pre-T cells as immediate precursors of T cell receptor $\alpha\beta$ ⁺ thymocytes. *J. Exp. Med.* V. 188 (1998): pp. 1401–1412.
- Van Dongen J.J.M., Wolvers-Tettero I.L.M. Analysis of immunoglobulin and T cell receptor genes. Part II: Possibilities and limitations in the diagnosis and management of lymphoproliferative diseases and related disorders. *Clin. Chim. Acta.* V. 198 (1991): pp. 93–174.
- van Gent R., Schadenberg A.W., Otto S.A., Nieselstein R.A., Sieswerda G.T., Haas F. et al. Long-term restoration of the human T-cell compartment after thymectomy during infancy: a role for thymic regeneration? *Blood.* V. 118(3) (2011): pp. 627–634.
- Verschuren M.C.M., Wolvers-Tettero I.L.M., Breit T.M., Noordzij J., Van Wering E.R., Van Dongen J.J.M. Preferential rearrangements of the T cell receptor- δ -deleting elements in human T cells. *J. Immunol.* V. 158 (1997): pp. 1208–1216.
- von Boehmer H. Unique features of the pre-T-cell receptor α -chain: not just a surrogate. *Nat. Rev. Immunol.* V. 5 (2005): pp. 571–577.
- Wara D.W., Barrett D.J., Ammann A.J., Cowan M.J. In vitro and in vivo enhancement of mixed lymphocyte culture reactivity by thymosin in patients with primary immunodeficiency disease. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* V. 32 (1979): pp. 128–134.
- Weigert C. Pathologisch-anatomischer Beitrag zur erb'schen krankheit (Myastia gravis). *Neurol. Centralbl.* V. 20 (1901): pp. 597–601.
- Weinberg K., Annett G., Hashyap A. et al. The effect of thymic function on immunocompetence following bone marrow transplantation. *Biol. Blood Marrow Transplant.* V. 1 (1995): pp. 18–23.
- Ye P., Kirschner D.E. Reevaluation of T cell receptor excision circles as a measure of human recent thymic emigrants. *The Journal of Immunology.* V. 169 (2002): pp. 4968–4979.

Поступила в редакцию 16.01.2015

Об авторах

Сайдакова Евгения Владимировна, кандидат биологических наук, доцент кафедры микробиологии и иммунологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; radimira@list.ru; (342)2808334

About the authors

Saidakova Evgeniya Vladimirovna, candidate of biology, associate Professor in the Department of Microbiology and immunology Perm State University, 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; radimira@list.ru; (342)2808334

УДК 574.24

О. С. Углицких^a, Д. А. Кирьянов^{a, b}, О.Ю. Устинова^{a, b}

^a Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

^b ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения, Пермь Россия

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ДЕСИНХРОНОЗА НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ПРИМАТОВ

Рассматривается проблема влияния временного десинхроноза на жизнедеятельность приматов. Приведены результаты экспериментальных данных. Выявлена связь между сдвигом кормления приматов по времени и показателями, отражающими дезадаптацию и последующую адаптацию приматов, что может говорить о влиянии фактора смены исчисления времени на жизнедеятельность живых организмов, в том числе и человека.

Ключевые слова: десинхроноз; жизнедеятельность приматов; сценарные условия; гормоны стресса; адаптация.

O. S. Uglitskikh^a, D. A. Kiryanov^{a, b}, O. Y. Ustinova^{a, b}

^a Perm State University, Perm, Russian Federation

^b Federal Scientific for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russian Federation

EXPERIMENTAL RESEARCH OF INFLUENCE DESYNCHRONOSIS ON THE LIFE OF PRIMATES

Considered the problem of influence desynchronosis on the life of primates. Shows the results of the data experimental. identify the connection between the displacement feeding time for primate and indicators reflecting disadaptation and following adaptation of primates that can talk about the influence factor calculation time change on the life organisms, including humans.

Key words: desynchronosis; livelihoods of primates; scenario conditions; stress hormones; adaptation.

Введение

Ряд административных и законодательных решений в сфере изменений систем исчисления времени на территории России, обусловили актуальность исследований для получения достоверной и объективной информации о дезадаптации и адаптации организма человека к временному десинхронозу (лат. de - отрицание, sup — вместе, chronos — время), а также об уровне его стресса, при различных сценарных условиях изменений во времени [Колесников, 2011; Новиков, 2011].

Активное обсуждение проблем, связанных с изменением времени исчисления, на уровне общества и органов государственной власти позволило инициировать ряд научных исследований по оценке влияния отклонений административного времени от астрономического (временного десинхроноза) на здоровье населения, в результате которых были получены закономерности формирования наруше-

ния популяционного здоровья населения Пермского края и г. Перми [Новикова, Кирьянов, 2013; Кирьянов, Новикова, Алексеев, 2013; Сравнительный ... 2014].

Цель представленной работы: оценить степень влияния изменений параметров системы исчисления времени на адаптационные возможности живых организмов, в том числе человека.

Для достижения поставленной цели был разработан план экспериментальных исследований влияния десинхроноза на жизнедеятельность приматов, который заключался в проведении наблюдения за приматами, а также проведении сбора моче-фекальных масс для изучения уровня гормонов стресса (кортизола и кортикостерона).

Материал и методы

Работа была выполнена на основе проведения и анализа результатов эксперимента по моделирова-

нию десинхроноза на животных. В качестве модели животных была выбрана стая приматов вида Японский макак (*Macaca fuscata*) [Японский макак], содержащихся в Пермском зоосаде.

Эксперимент общей длительностью 3 недели проводился в два этапа. На первом этапе производился замер фонового уровня контролируемых параметров в естественных условиях содержания приматов. Длительность первого этапа составляет одну неделю. Второй этап эксперимента связан с моделированием изменения условий исчисления времени с последующим замером изменения контролируемых параметров. Длительность второго этапа составляла две недели.

Моделирование изменения условий исчисления времени производилось за счет смещения времени кормления приматов на 2 ч. вперед относительно обычного времени кормления.

В ходе экспериментальных исследований определялось влияние смещения режимов кормления относительно естественного светового дня на жизнедеятельность приматов и изменение параметров поведения (всего 9 показателей), выраженное в проявлении локомоции (перемещение животных в пространстве, обусловленное их активными действиями), груминга (активное поведение животных, направленное на очистку поверхности тела), пищевой деятельности (еда), агрессии. Кроме того, изучалась степень стрессированности животных путем проведения измерений уровня гормонов в моче животных.

В ходе всего эксперимента учитывались климатические показатели (осадки, давление, температура и ветер). Данные были занесены в специальный журнал наблюдений за животными, всего произведена 21 запись.

Определение параметров поведения заключалось в визуальном наблюдении за проявлениями активности, коммуникабельности, локомоции, нервного состояния и агрессии у приматов. Замер биохимических показателей, отражающих степень стрессированности приматов (кортизола и кортикостерона) производился с помощью методов бесконтактного анализа (ИФА) уровня гормонов в среднегрупповых пробах мочи. Отбор проб и визуальные наблюдения производились ежедневно, за 2 ч. до начала кормления.

В основе обработки данных экспериментальных исследований поведения животных при изменении режима кормления лежат методы непараметрической статистики (критерий хи-квадрат и критерий Манна-Уитни). Сравнительный анализ результатов лабораторных исследований выполнялся на основе двухвыборочного критерия Стьюдента.

Анализ динамики поведенческих показателей

На основании критерия Манна-Уитни ($p < 0.05$) был выполнен сравнительный анализ показателей поведения животных до начала эксперимента (первая неделя) и после начала эксперимента (последующие две недели), в результате были получены достоверные различия по следующим показателям: «нервное состояние», «крикливость», «агрессия», «питание», «коммуникабельность» и «активность». При этом по показателям «состояние здоровья», «отношение к игрушкам», «расположение в вольере» на протяжении всего наблюдения у всех особей оставалось стабильным.

На рис. 1 приведена динамика показателей поведения.

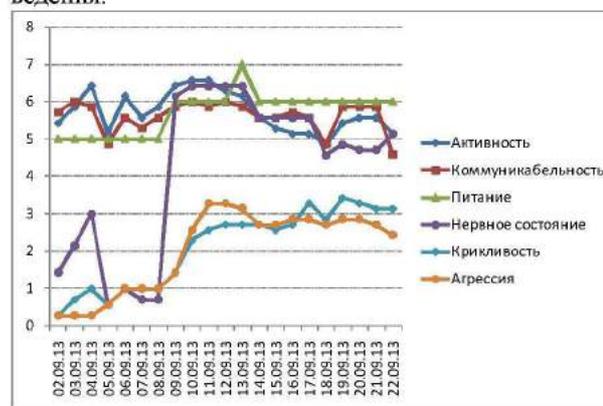


Рис. 1. Динамика изменения показателей поведения у исследуемых особей в среднем по группе

Из рис. 1 видно, что начиная с 09.09.2013 (начало моделирования десинхроноза), повышаются средний балл показателей «нервное состояние», «крикливость», «агрессия», «питание». Причем после резкого скачка «нервное состояние» через 5 дней начинает постепенно снижаться, но все еще продолжает находиться на достаточно высоком уровне, что может быть связано с адаптацией к изменению режима.

Кроме того, анализ показал, что изменения динамики показателей поведения не зависят от пола и возраста особи, т.е. животные реагируют на изменение режима кормления одинаково.

Следует отметить, что средние значения показателей «нервное состояние», «крикливость» и «агрессия» среди особей мужского пола выше, чем среди особей женского пола, что может говорить о большей восприимчивости мужских особей к смене режима.

Изменения показателей «активность», «коммуникабельность» и «отношение к игрушкам» в результате смены режима выражены не так ярко, но являются важными критериями для нормальной жизнедеятельности приматов.

Сравнивая показатели у особей с различным положением в иерархии стаи, можно отметить, что у особей, занимающих доминирующее положение, показатели «нервное состояние», «агрессия», «крикливость» выше, чем у особей, не занимающих данное положение.

В наблюдаемый период отмечены тенденции к понижению температуры и к снижению влажности воздуха. Характер изменений давления и скорости ветра не имеет явного тренда, высокие и низкие значения присутствуют как в первую, так и в последующие две недели.

Динамика изменения уровня гормонов стрессированности у приматов

В результате исследований было обнаружено, что при смоделированном путем смещения времени кормления десинхронизации ответ организма выражается всплеском гормонов стресса, а именно, кортизола и кортикостерона. В качестве критерия для оценки различий использовался двухвыборочный критерий Стьюдента.

На рис. 2 и 3 приведена динамика изменения уровня кортизола и кортикостерона.



Рис. 2. Динамика изменения уровня кортизола (нг/мл) в отобранных пробах



Рис. 3. Динамика изменения уровня кортикостерона (пг/мл) в отобранных пробах

Наблюдается тенденция к увеличению в моче уровня гормонов стресса (рис. 2, 3).

На рис. 4 и 5 приведены средние значения кортизола и кортикостерона в первую неделю и две последующие недели эксперимента.

Анализ средних концентраций показателей в первую и в две последующие недели выявил статистически достоверное межгрупповое различие между ними ($p < 0.03$) (рис. 4, 5).

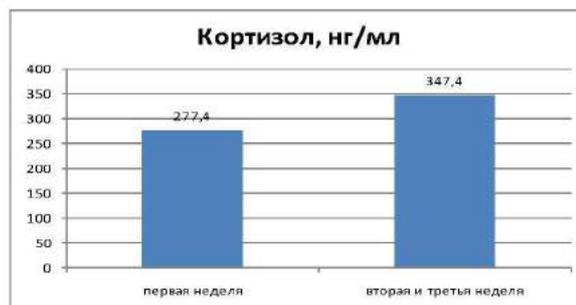


Рис. 4. Средние значения кортизола (нг/мл) в отобранных пробах

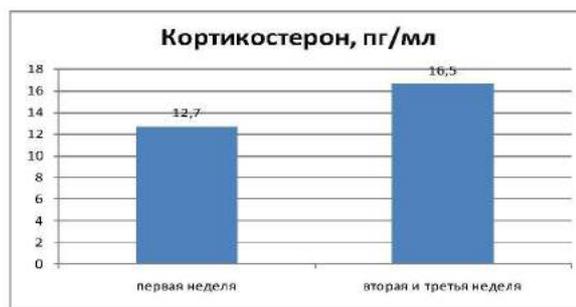


Рис. 5. Средние значения кортикостерона (пг/мл) в отобранных пробах

Анализ средних концентраций показателей в первую и в две последующие недели выявил статистически достоверное межгрупповое различие между ними ($p < 0.03$) (рис. 3).

Для связи показателей, наблюдаемых у приматов, с факторами среды обитания было проведено стандартное многомерное линейное регрессионное моделирование. Выбор модели был выполнен на основе нашего анализа и предварительных знаний о взаимосвязи факторов. Коэффициенты были получены обычным методом наименьших квадратов. Последовательно построены модели влияния погодных условий и временного фактора на каждый параметр, характеризующий состояние приматов.

Концентрация кортизола

При рассмотрении зависимости выработки кортизола была принята гипотеза о временном лаге между воздействием и ответом, в данном случае значение лага составило двое суток. Полученная зависимость влияния погодных и временных условий на концентрацию кортизола записывается в следующем виде (1):

$$\text{Cortisol} = 3.823 \times Hum + 4.63 \times Press + 15.539 \times Temp + 35.079 \times Wind + 169.811 \times (Factor = 1) - 3802.425 \quad (1)$$

где Cortisol – концентрация кортизола, нг/мл;
Hum – влажность воздуха, %;
Press – давление атмосферного воздуха, мм рт.ст.;

Temp – температура воздуха, °C;

Wind – скорость ветра, м/с;

Factor – фактор временного смещения (1 – смещение кормления на 2 часа, 0 – отсутствие смещения).

Сравнение результатов численного моделирования и реальных данных приведено на рис. 6.



Рис. 6. Динамика изменения значений кортизола, полученных в реальных замерах и с помощью модели

Проведенный дисперсионный анализ выявил статистически значимую связь между кортизолом и временным фактором. Предикторы *Hum*, *Wind*, *Factor* с большой вероятностью влияют на величину кортизола. Коэффициент детерминации полученной модели составил 0.23.

Концентрация кортикостерона

При рассмотрении зависимости выработки кортикостерона была принята гипотеза о временном лаге между воздействием и ответом, в данном случае значение лага составило одни сутки. Полученная зависимость влияния погодных и временных условий на концентрацию кортикостерона записывается в следующем виде (2):

$$\text{Cortic} = 0.131 \times \text{Hum} + 0.311 \times \text{Press} + 1.707 \times \text{Temp} + 1.09 \times \text{Wind} + 9.337 \times (\text{Factor} - 1) - 257.532 \quad (2)$$

где Cortic – концентрация кортикостерона, нг/мл;

Hum – влажность воздуха, %;

Press – давление атмосферного воздуха, мм рт.ст.;

Temp – температура воздуха, °C;

Wind – скорость ветра, м/с;

Factor – фактор временного смещения (1 – смещение кормления на 2 часа, 0 – отсутствие смещения).

Сравнение результатов численного моделирования и реальных данных приведено на рис. 7.

Проведенный дисперсионный анализ выявил статистически значимые связи между кортикостероном и влажностью, температурой, временным фактором. Предикторы *Hum*, *Wind*, *Factor* с большой вероятностью влияют на значение концентрации кортикостерона. Коэффициент детерминации полученной модели составил 0.417.



Рис. 7. Динамика изменения значений кортикостерона, полученных в реальных замерах и с помощью модели

Проведенный дисперсионный анализ не выявил статистически значимых связей между активностью (коэффициент детерминации полученной модели составил 0.04) и параметрами окружающей среды, а также между коммуникабельностью (коэффициент детерминации полученной модели составил 0.37) и параметрами окружающей среды.

Проведенный дисперсионный анализ выявил статистически значимые связи между питанием и всеми анализируемыми параметрами окружающей среды, а также между крикливостью и всеми анализируемыми параметрами окружающей среды, кроме скорости ветра. Предиктор *Factor* с большой вероятностью влияет на значение параметров питания (коэффициент детерминации полученной модели составил 0.774.) и крикливости приматов (коэффициент детерминации полученной модели составил 0.577).

Проведенный дисперсионный анализ выявил статистически значимые связи между нервным состоянием приматов и всеми анализируемыми параметрами окружающей среды, кроме давления. Предикторы *Factor* и *Press* с большой вероятностью влияют на значение параметра нервного состояния приматов. Коэффициент детерминации полученной модели составил 0.885.

Проведенный дисперсионный анализ выявил статистически значимые связи между агрессивией и всеми анализируемыми параметрами окружающей среды, кроме скорости ветра и температуры воздуха. Предикторы *Factor* и *Hum* с большой вероятностью влияют на значение параметра агрессививного состояния приматов. Коэффициент детерминации полученной модели составил 0.696.

Результаты

Проведенный анализ выявил статистически значимую связь между содержанием адаптивных гормонов надпочечников (кортизола и кортикостерона) в пробах мочи и временным фактором. Но в связи с тем, что гормоны меряются не напрямую в крови, существует временной лаг между воздействием и ответом.

Несмотря на то, что обнаружены значимые влияния погодных условий, таких как влажность, температура и ветер, основной стресс у животных наблюдается за счет изменения временного фактора.

При этом не было выявлено явного влияния ни одного из выбранных природных факторов на такие поведенческие проявления приматов, как активность и коммуникабельность. Это может говорить о более отдаленных эффектах влияния выбранных факторов, превышающих по времени анализируемый период.

Также в результате эксперимента, была выявлена явная статистически значимая связь между временным фактором и параметрами поведения, такими как питание, нервное состояние, крикливость, агрессия. Данные поведенческие параметры в большей степени характеризуют состояние дезадаптации приматов.

В заключение можно сказать, что в результате эксперимента была выявлена связь между сдвигом кормления приматов по времени и показателями, отражающими дезадаптацию приматов, что может говорить о влиянии фактора смены исчисления времени на их жизнедеятельность. Также было учтено влияние погодных условий на проявление стресса. Результаты показывают, что через 2–3 недели можно ожидать адаптацию к этому стрессу, как по поведенческим показателям, так и по уровню стресса. Проведенное исследование является одним из оснований для утверждения того, что незначительные нарушения здоровья живых организмов, в том числе и человека, могут возникать в период смены исчисления времени, с незначительным периодом адаптации.

Библиографический список

- Кирьянов Д.А., Новикова О.С., Алексеев В.Б. Оценка влияния на здоровье населения систем исчисления времени // *Здоровье населения и среда обитания*. 2013. № 11 (248). С. 46–47.
- Колесников С.И. Пусть всегда будет лето: о проблеме перехода на летнее/зимнее время // *Профиль*. 2011. № 10. С. 59.

Новиков Н.Ю. Отмена переходов на летнее и зимнее время в Российской Федерации // *Федеральный справочник*. М., 2011. Вып. 25. С. 189–194.

Новикова О.С., Кирьянов Д.А. Медико-биологические аспекты изменения соотношения административного и астрономического времени на территории РФ // *Экологические проблемы антропогенной трансформации городской среды: сб. материалов науч.-практ. конф.* Пермь, 2013. С. 228–231.

Сравнительный анализ вероятных последствий влияния на здоровье граждан различных сценарных условий исчисления времени / В.Б. Алексеев, Д.А. Кирьянов, М.Ю. Цинкер и др. // *Анализ риска здоровью*. 2014. №1. С. 88–98.

Японский макак. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Японский_макак (дата обращения: 25.12.2014).

References

- Alekseev V.B., Kiryanov D.A., Cinker M.Ju., Kamaltdinov M.R., Novikova O.S. [Comparative analysis of expectable consequences of impact on the health of citizens of different scenario conditions of time computation]. *Analiz riska zdorov'ju*. N 1 (2014): pp. 88–98. (In Russ.).
- Kiryanov D.A., Novikova O.S., Alekseev V.B. [Assessment of the computation of time systems' impact on the people health]. *Zdorov'e naselenija i sreda obitanija*. N 11 (248) (2013): pp. 46–47. (In Russ.).
- Kolesnikov S.I. [Let it always be summer: about the questions during day-light saving time]. *Profil'*. N 10 (2011): p. 59. (In Russ.).
- Japanese macaque. Available at: http://ru.wikipedia.org/wiki/Японский_макак (accessed: 25.12.2014). (In Russ.).
- Novikov N.Ju. [Cancellation of day-light saving time in Russian Federation]. *Federal'nyj spravochnik. [Federal information guide]*. Moscow, 2011, vol. 25, pp. 189–194. (In Russ.).
- Novikova O.S., Kiryanov D.A. [Medical and biological aspects of the modification in proportion of the administrative and astronomic time on the territory of Russian Federation]. *Ekologicheskie problemy antropogennoj transformacii gorodskoj sredy*. [Ecological problems of the urbane human-caused transformation. The collection of materials of scientific-practical conference]. Perm, 2013, pp. 228–231. (In Russ.).

Поступила в редакцию 24.04.2015

Об авторах

Углицких Ольга Сергеевна, магистрант биологического факультета
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15;
olga.uglitskih@gmail.com; +79082738715

Кириянов Дмитрий Александрович, кандидат технических наук, доцент кафедры экологии человека и безопасности жизнедеятельности
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15

начальник отдела математического моделирования систем и процессов
ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения»
614045, Пермь, ул. Монастырская, 82;
KDA@fcrisk.ru; (342)2371804

Устинова Ольга Юрьевна, доктор медицинских наук, профессор кафедры экологии человека и безопасности жизнедеятельности
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
614099, Пермь, ул. Букирева, 15; (342)2363264
заместитель директора по лечебной работе
ФБУН «ФНЦ медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения»
614045, Пермь, ул. Монастырская, 82;
ustinova@fcrisk.ru; (342)2372534

About the authors

Uglitskikh Olga Sergeevna, graduate student of biological faculty
Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; olga.uglitskih@gmail.com; +79082738715

Kiryanov Dmitriy Aleksandrovich, candidate of technical Sciences, associate professor of the Department of human ecology and life safety
Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

head of Department of mathematical modeling of systems and processes
FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies"
82; Monastyrskaya St., Perm, 614045, Russia;
KDA@fcrisk.ru; (342)2371804

Ustinova Olga Yurievna, Doctor of medicine, associate professor, professor of the Department of human ecology and life safety
Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; (342)2363264

Deputy Director for clinical work
FBSI "Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies"
82; Monastyrskaya St., Perm, 614045, Russia;
ustinova@fcrisk.ru; (342)2372534

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЕЙ ДЛЯ ОПУБЛИКОВАНИЯ ИХ В ЖУРНАЛЕ «ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. СЕРИЯ БИОЛОГИЯ»

Редакционная коллегия научного журнала «Вестник Пермского университета. Серия Биология» просит авторов руководствоваться следующими правилами при подготовке рукописи к печати.

1. Оформление рукописи

1.1. Статья должна быть представлена в электронном виде (на диске или по электронной почте) и обязательно в виде распечатанной на принтере копии формата А4. Электронная версия записывается в формате Microsoft Word (версии 6.0, 7.0, 97, 2003) или RTF. Размеры верхнего и нижнего полей – 2.6 см. правого и левого – 2.5 см. Расстояние до верхнего и нижнего колонтитулов – 1.25 см. Шрифт Times New Roman. Межстрочный интервал – одинарный. Абзацный отступ – 0.5 см. При оформлении статьи необходимо различать дефис (-) и тире (–). В качестве знака «минус» надо использовать тире, а в качестве разделителя в десятичных дробях – точку (а не запятую). В тексте статьи использовать кавычки «ёлочка». Переносы в словах делать только в тексте статьи, не допускаются переносы в названиях статьи, заголовках всех уровней и названиях таблиц. Страницы должны иметь сквозную нумерацию.

1.2. Статьи без списка процитированной литературы не рассматриваются. Список цитированной литературы должен включать, как правило, не менее 10–15 публикаций. Коэффициент самоцитирования не должен превышать 30%.

1.3. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы автором (авторами). При этом материал должен быть структурирован, изложен ясно и последовательно.

1.4. Рукопись статьи должна быть подписана авторами.

1.5. Объём рукописи статьи (включая таблицы, рисунки, подписи к рисункам, библиографический список) не должен быть более 15 с., для информационных публикаций и рецензий – 1–5 с., кратких

сообщений – 1–3 с. Суммарный объём таблиц и рисунков не должен превышать 1/3 объёма статьи.

1.6. Общий порядок расположения частей статьи и их оформление (смотри образец):

- УДК (размер шрифта 12, курсив).
- Инициалы, фамилия автора (авторов) (размер шрифта 12, полужирный).
- Места работы авторов (размер шрифта 10 пт).
- Название статьи (размер шрифта 16, полужирный, прописные).
- Аннотация (размер шрифта 10, объём 100–250 слов; она должна включать краткую информацию о целях, объекте и методах исследования, краткие результаты и заключение).
- Словосочетание «Ключевые слова» (размер шрифта 10, полужирный курсив), сами ключевые слова (до 8 слов, прямым светлым шрифтом) должны отделяться друг от друга точкой с запятой.
- Инициалы, фамилии, места работы авторов, название статьи, её аннотация и ключевые слова на английском языке должны полностью соответствовать шрифтам и объёму на русском языке.
- Текст статьи. В статьях экспериментального характера должны быть выделены разделы: **Введение** (можно без заголовка), **Материалы (или Объект) и методы исследований, Результаты и их обсуждение, Выводы (или Заключение)**. Набор текста статьи производится в две колонки одинаковой ширины, расстояние между колонками – 0.5 см. Основной текст набирается шрифтом Times New Roman Cyr, размер – 10 пт. Латинские названия таксонов (до семейства включительно) должны быть набраны *курсивом* (кроме авторов таксонов). Литературные ссылки даются на фамилии авторов и располагаются в хронологическом порядке.
- Заголовки разделов набрать в левый край, размер шрифта 12, полужирн. строчные. Заголовки подразделов, если таковые есть, набираются в левый край (размер шрифта 10, жирн. курсив).
- Благодарности (размер шрифта 10).

- Библиографический список (размер шрифта 10). Литературные источники в списке приводятся по алфавиту: сначала на кириллице, затем на латинице.

- Пристатейный список литературы на латинице (References), помещается сразу за Библиографическим списком, либо вместе с другой англоязычной частью, размещаемой за статьей. Не допускается смешивать русскоязычную и англоязычную часть в одной ссылке, точно также как сокращать русскоязычный Библиографический список, перенося все англоязычные ссылки в References.

- Поступила в редакцию (дата ставится ответственным редактором выпуска, размер шрифта 10).

- Ф.И.О. автора или всех авторов (полностью, без сокращений), учёная степень, учёное звание и должность каждого автора, название учреждения, где выполнялась работа и его почтовый адрес, адрес электронной почты, телефон (размер шрифта 10) (на русском и английском языках).

Оформление формул, рисунков и таблиц. Формулы набираются в редакторе Microsoft Equation с выравниванием по центру и пробелами сверху и снизу по 6 пт (номер формулы, если формул несколько, выравнивается по правому краю колонки). Размеры и начертание всех элементов формул должны быть одинаковыми с их представлением в тексте (основной размер 10 пт, индексы 7 пт, например, A_i). В тексте статьи и в математических уравнениях коэффициенты и аргументы функций набираются *наклонным* шрифтом, векторы – *наклонным жирным* шрифтом, цифры – обычным прямым шрифтом. Если уравнение не входит в одну строку, то его можно разбить на две или более строк. Химические символы и формулы набираются прямым шрифтом.

Таблицы и рисунки нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица и рисунок должны иметь свой заголовок. Заголовок таблицы обязателен и набирается полужирным строчным, размер шрифта 10 пт; текст таблицы набирается шрифтом размером 10 или 9 пт. Если в заголовке используются латинские названия таксонов, они набираются *курсивом*. Все столбцы должны иметь заголовки. Цифры в столбцах таблицы должны быть выровнены по точке десятичных дробей или по единице младшего разряда. Если таблица занимает по ширине две колонки, она должна быть расположена либо в начале, либо в конце страницы. Таблица может сопровождаться примечаниями.

Рисунки следует делать экономно, если они выполнены из отдельных элементов, то должны быть сгруппированы. Подписи к рисункам обязательны и набираются обычным прямым текстом размером шрифта 10 пт; обозначения и примечание к рисунку – размер шрифта 9 пт. Названия таксонов в подписях даются только по латыни,

подписях даются только по латыни, *курсивом*. Оригиналы рисунков должны представлять собой файлы форматов gif, jpg либо tif. Авторам следует учесть, что в журнале не предусмотрена цветная печать, поэтому рисунки, как правило, должны быть монохромными. За потерю качества при типографской печати цветных оригиналов редакция ответственности не несёт.

Следует избегать прямого импорта диаграмм в электронный оригинал статьи из редактора MS Excel и ему подобных путём копирования и вставки. Не допускается вставка со связью с оригиналом. Данные диаграммы должны быть доработаны автором в графическом редакторе.

При использовании для создания в тексте статьи схем и диаграмм встроенного графического редактора MS Word по окончании работы над изображением обязательно группируйте все его объекты в формате gif, jpg либо tif. Рамки вокруг изображений, в т. ч. диаграмм и легенд диаграмм, не допускаются. Рекомендуется обращать особое внимание на контрастность рисунков во избежание потерь информации при печати. В случае недостаточной контрастности исходных материалов она может быть повышена в графическом редакторе. Следует избегать большого числа цветов (полутон) на изображении, а также выбора близких тонов заливки рядом расположенных элементов изображения.

Единственный в статье рисунок (*или* единственная таблица) должен иметь только заголовок и не обозначаться как рис. 1 (*или* табл. 1).

Если таблица не помещается на одну страницу, то на следующей странице – «Продолжение (*или* Окончание) табл. 1».

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т.п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение, при повторных упоминаниях даётся сокращённое название учреждений. *Пример:* Пермский государственный национальный исследовательский университет (ПГНИУ), повторно – ПГНИУ, в Гербарии ПГНИУ и т.д.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования научных исследований, если таковые имеются.

Оформление списка литературы. Убедительно просим при оформлении статей руководствоваться новыми правилами. Список литературы

должен быть оформлен строго в соответствии с ГОСТ Р 7.0.5-2008 «Библиографическая ссылка». Для связи библиографических ссылок с текстом статьи используют идентифицирующие сведения: фамилия автора (авторов) или название публикации, год издания, при необходимости страницу; отсылки в тексте заключают в квадратные скобки [Israeli, Shaffer, Lighthart, 1993, с. 142]. Названия периодических изданий не сокращаются. За правильность и полноту предоставления библиографических данных ответственность несёт автор.

Оформление References. Предлагается следующий порядок описания литературного источника:

- авторы (транслитерация);
- [перевод заглавия статьи на английский язык в квадратных скобках];
- название русскоязычного источника (транслитерация);
- [перевод названия источника на английский язык – парафраз (для журналов можно не делать)];
- выходные данные с обозначениями на английском языке;
- указание на язык статьи (In Russ.) после описания статьи.

Например:

Vyzov A.L., Utina I.A. [The centrifugal effects on amacrine cells in the retina of frog]. *Neirofiziologiya*. 1971. № 3. p. 293-300 (In Russ.).

Это наиболее приемлемая схема, т.к. в ней даётся информация о содержании статьи и полные данные об источнике. Перевод заглавия приведён в квадратных скобках, имея в виду, что английское заглавие не является основным в этой статье.

Подробное руководство по оформлению References помещено на странице (<http://www.psu.ru/nauchnye-zhurnaly/metodicheskie-materialy/oforneniye-spiska-literatury-v-latinitse-references>).

Внимание! Единственным критерием для публикации в журнале «Вестник Пермского университета. Серия Биология» является научный уровень работы, выявляемый при её

рецензировании. Журнал не взимает плату за публикацию статей с аспирантов и соискателей учёных степеней.

2. Редакционная подготовка

Рукопись регистрируется при получении ответственным секретарем журнала. К рукописи прикладываются:

1) выписка из протокола заседания кафедры (или другого научного подразделения вуза, иной научной организации) об апробации работы;

2) рекомендация доктора наук, чья научная специальность или перечень научных работ соответствует научному направлению статьи (если автор, или один из авторов – доктор наук, то соответствующая рекомендация не требуется).

После рецензирования при наличии замечаний к рукописи она отсылается автору (авторам) на доработку. Доработанный вариант статьи автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром не позднее чем через неделю после получения замечаний. В случае невозвращения рукописи автором в редакцию по истечении этого срока или необходимости более двух доработок, первоначальная дата её регистрации аннулируется. Датой поступления считается день получения окончательного варианта статьи.

В Редакционно-издательский отдел Пермского университета рукописи статей «Вестника» сдаёт ответственный редактор выпуска. После редакционной правки рукопись может быть возвращена автору (авторам) для согласования (срок – не более 3-7 дней).

3. Лицензионный договор

Авторами подписывается договор о согласии на использование статьи в открытой печати. Авторы гарантируют, что статья является оригинальным произведением, и они обладают исключительными авторскими правами на неё. Форма Лицензионного договора находится на сайте журнала (<http://www.psu.ru/nauchnye-zhurnaly/series-biology>).

Редакционная коллегия

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЬИ

УДК 581.9

И. И. Иванов^a, П. П. Петров^b, С. С. Сидоров^c^a Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия^b Московский государственный университет, Москва, Россия^c Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия**НАЗВАНИЕ СТАТЬИ**

В аннотации (реферате) отражается основное содержание статьи. Аннотация должна содержать не менее 100 слов. Например: определён показатель жизнеспособности лиофилизированных культур *Rhodococcus* ssp. после длительного хранения, достаточный для восстановления клеточной популяции. Консервацию алканотрофных родококков рекомендовано производить в условиях предварительного их культивирования на питательных средах. Ключевых слов или словосочетаний должно быть не более 8; они должны отделяться друг от друга точкой с запятой.

Ключевые слова: оформление; статья; правила.**I. I. Ivanov^a, P. P. Petrov^b, S. S. Sidorov^c**^a Perm State University, Perm, Russian Federation^b Moscow State University, Moscow, Russian Federation^c Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russian Federation**THE TITLE OF THE ARTICLE**

Viability level necessary to recover cell populations upon long-term storage was measured. It is recommended to preserve alkanotrophic rhodococci pre-cultivated on nutrient hydrocarbon-containing media. The duration of rhodococci storage could be increased using protectants. The most effective lyoprotectants are shown to be a sucrose-gelatine agar or gelatine agar supplemented with *Rhodococcus*-biosurfactants.

Key words: actinobacteria; *Rhodococcus*; biosurfactants.**Введение**

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор. Автор, Автор. 2012; Автор. 2014].

Текст. Текст. Текст [Автор. Автор. Автор. 1992; Автор. 2001]. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Материал и методы исследования**Материал**

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Методы исследования

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор, Автор, Автор, 1999, Author, 2012].

Текст. Текст. Текст [Author, Author, 1992; Автор, 2000]. Текст. Текст.

Результаты и их обсуждение

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (рис. 1). Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст (рис. 2, табл. 1). Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (формула 1).

$$a = \operatorname{th} x + \int_a^b f(x) dx + \operatorname{ch} x - 25 \sum_{i=1}^N k_i A_i. \quad (1)$$

где текст, текст, текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

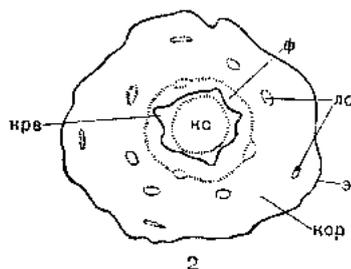


Рис. 1. Название рисунка:

кор – название, крв – название, кв – название, лс – название, ф – название, э – название

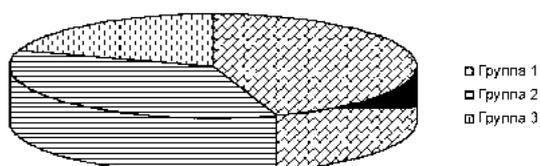


Рис. 2. Название рисунка:

1 – Группа 1 – название, 2 – Группа 2 – название, 3 – Группа 3 – название

Таблица 1

Пример оформления таблицы и заголовка к ней для объекта X

Область оценки	Дисперсия сигнала (D)	v (МГц)	Среднее
А	79	8.91*	5.6
Б	170	13.0	208.0
В	165	12.8	124.05

*Текст примечания.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Об авторах

Иванов Иван Иванович, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой гистологии ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет» 614099, Пермь, ул. Букирева, 15; ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Петров Петр Петрович, кандидат биологических наук, доцент кафедры органической химии ФГБОУВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова» 119991, Москва, Ленинские горы, 123; PPetrov@yandex.ru

Сидоров Семен Семенович, инженер лаборатории адаптации микроорганизмов ФГБУН Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН 614081, Пермь, ул. Голева, 13; Sid709@iegm.ru

Выводы

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Благодарности. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Библиографический список

- Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.
 Автор И.О., Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.
 Автор И.О. Заголовок // Источник. Место публикации, год публикации. Страницы.
 Author N., Author N. Title // Place of publication. Year Published. Volume Number. Issue Number. Page Numbers.
 Author N. Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.
 Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.

References

- Last Name, First Name. *Title of Book*. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers.
 Last Name, First Name. [Title]. *Journal Name* Volume Number. Issue Number (Year Published): Page Numbers. (In Russ.).
 Last Name, First Name. [Title]. *Journal Name* Volume Number. Issue Number (Year Published): Page Numbers.
 Last Name, First Name. *Title of Book*. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers. (In Russ.).

Поступила в редакцию 00.00.2014

About the authors

Ivanov Ivan Ivanovich, doctor of biology, professor, head of the Department of histology Perm State University. 15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990; ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Petrov Petr Petrovich, candidate of biology, associate professor of the Department of organic chemistry Lomonosov Moscow State University. 123, Leninskije gory str., Moscow, Russia, 119991; PPetrov@yandex.ru

Sidorov Semyon Semyonovich, engineer of the laboratory of microbial adaptation Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS. 13, Golev str., Perm, Russia, 614081; Sid709@iegm.ru

Вестник Пермского университета
БИОЛОГИЯ
2015. Выпуск 2

Bulletin of Perm University
BIOLOGY
2015. Number 2

Редактор *Л. Л. Савенкова*

Корректор *Л. Л. Соболева*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 22.06.2015. Формат 60×84¹/₈.
Усл. печ. л. 13,84. Тираж 500 экз. Заказ

Редакционно-издательский отдел Пермского государственного национального
исследовательского университета
614990. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии издательства «Книжный формат»
614000, г. Пермь, ул. Пушкина, 80



Фото: Полудницын Анатолий