

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Сосудистые* растения советского Дальнего Востока / Под ред. С. С. Харкевича. Л. Т. 1—4. 1985—1989; Л.; СПб. Т. 5—7. 1991—1995.

Толмачев А. И. К методике сравнительно-флористического исследования. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. общ-ва. 1931. Т. 16. № 1. С. 3—18.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1994. 244 с.

## SUMMARY

An analysis of point areas of plant species, widely spread in Russian Far East, that were published in the multivolume series «Vascular plants of Russian Far East» (ed. S. S. Kharkevitch. 1985—96) is presented. The number of collections of these species as a rule corresponds to the degree of floristic exploration of the territory.

УДК 632.15(543.42)—582.345.186(576.31)

Бот. журн., 2001 г., т. 86, № 8

© О. В. Яковлева,<sup>1\*</sup> А. А. Бузников,<sup>2</sup> А. А. Паутов,<sup>3</sup> Е. Н. Андреева,<sup>1</sup>  
Т. К. Юрковская,<sup>1</sup> Н. В. Алексеева-Попова<sup>1</sup>

### МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *HYLOCOMIUM SPLENDENS* (*HYLOCOMIACEAE*, *MUSCI*) — ИНДИКАТОРА ЗАГРЯЗНЕНИЯ ЛЕСОВ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА

O. V. YAKOVLEVA, A. A. BUZNIKOV, A. A. PAUTOV, E. N. ANDREJEVA, T. K. YURKOVSKAYA,  
N. V. ALEXEEVA-POPOVA. THE MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERISTICS  
OF *HYLOCOMIUM SPLENDENS* (*HYLOCOMIACEAE*, *MUSCI*) AS THE POLLUTION DEGREE INDICATOR  
OF KARELIAN ISTHMUS FORESTS

<sup>1</sup> Ботанический ин-т им. В. Л. Комарова РАН  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2

<sup>2</sup> С.-Петербургский государственный электротехнический ун-т  
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 5

<sup>3</sup> С.-Петербургский государственный ун-т. Биологический научно-исследовательский ин-т  
198504 С.-Петербург, Старый Петергоф, Оранненбаумское шоссе, 2  
Получено 14.12.2000

Дано описание строения гаметофита *Hylocomium splendens* в условиях Карельского перешейка. Рассмотрен вопрос о структурных изменениях мха при накоплении в нем ряда химических элементов. Приведены содержание 9 химических элементов и величины коэффициентов спектральной яркости 13 длин волн.

Ключевые слова: *Hylocomium splendens*, морфология, анатомия, изменчивость, содержание химических элементов, коэффициенты спектральной яркости.

Мох *Hylocomium splendens* (Hedw.) В. S. G. — циркумполярный арктобореальный вид, обладает высокой чувствительностью к атмосферному загрязнению (Андреева, 1990). Он широко используется в Скандинавских странах как индикатор загрязнения воздушной среды тяжелыми металлами (Rühling et al., 1992). Работа посвящена изучению морфолого-анатомического строения *H. splendens* в лесах Карельского перешейка (Ленинградская обл.), а также рассмотрению структурных изменений, происходящих при накоплении различных химических элементов.

Большой вклад в организацию исследования внесла безвременно ушедшая из жизни Ирина Ивановна Паянская-Гвоздева, памяти которой мы посвящаем эту статью.

## Материал и методы исследования

Материал собран в октябре 1992 г. в нормально увлажненных сосновых зеленомошных лесах Карельского перешейка методом тестовых площадей (ТП).

Величина ТП соответствовала стандартным размерам при описании лесных фитоценозов (20 × 20 м). При выборе ТП подбирали участки, по возможности максимально выравненные в отношении растительного покрова (в том числе по степени сомкнутости древостоя), почв, увлажненности и освещенности, характеристик рельефа. Участки располагались на элювиальных или транзитно-элювиальных позициях по линии от С.-Петербурга до границы с Финляндией и вдоль границы. Расположение тестовых площадей показано на карте (рис. 1).

Все участки расположены в пределах южной тайги, в основном в ее северной полосе, в которой наряду с южнотажными типами леса встречаются среднетаежные (Юрковская, Паянская-Гвоздева, 1993). В целом состояние фитоценозов на тестовых площадях можно оценить как хорошее, хотя уже с некоторыми признаками антропогенного влияния (небольшое снижение жизненности видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, сокращение количества эпифитных лишайников, незначительное количество некрозов и хлорозов на иглах елей, сосен и можжевельника).

На каждой ТП были выделены площадки (1 × 1 м) с доминированием *H. splendens* и незначительным участием черники и брусники, которые располагались на вырав-

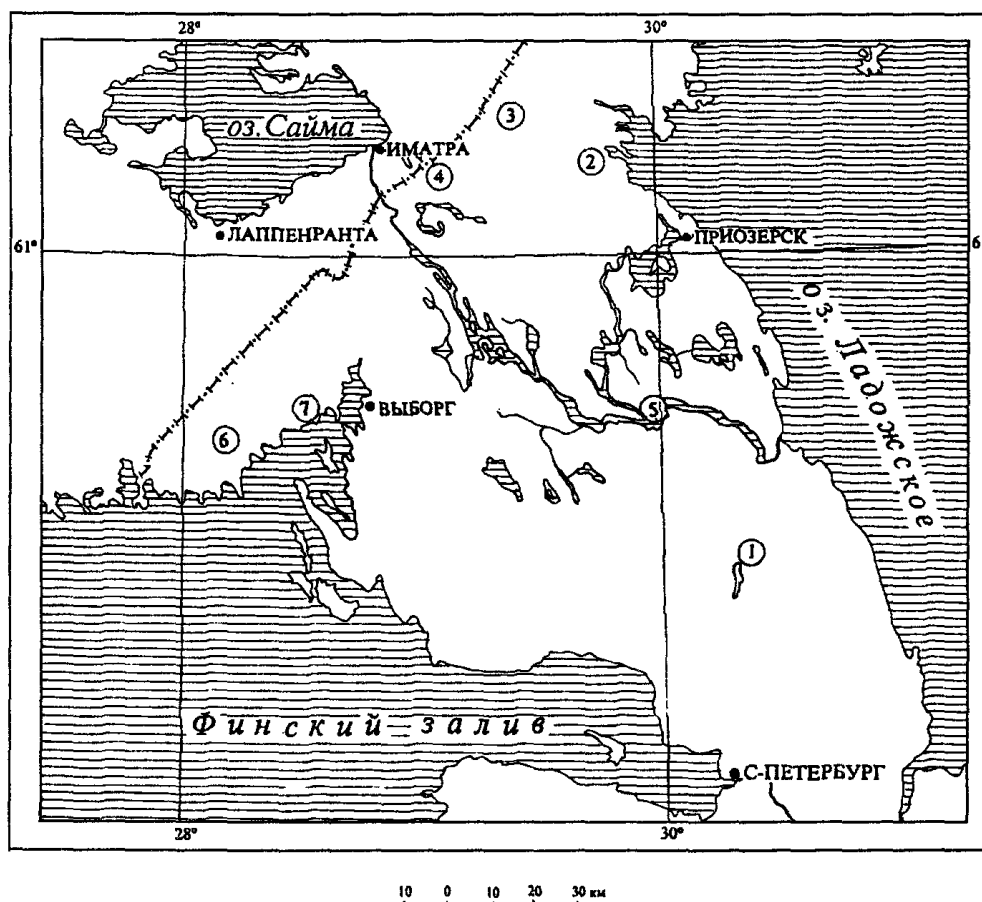


Рис. 1. Расположение тестовых участков.

ТП 1 — окр. пос. Васкелово; ТП 2 — пос. Куликово; ТП 3 — пос. Риитала; ТП 4 — пос. Топольки; ТП 5 — пос. Лосево; ТП 6 — пос. Кондратьево; ТП 7 — пос. Большое Поле.

ненных участках нанорельефа. Во время сбора материала и до него стояли облачные дни с кратковременными осадками в виде дождя и почными заморозками, температура днем в районе исследования не поднималась выше 7—10 °С.

С модельных ТП для анализа отбирали по 100 стебельков (гаметофитов) *H. splendens*. Описывали их морфологическое строение и определяли возраст. Исследование поверхности стеблевых листьев 1-, 2-, 3-летних побегов *H. splendens* проводили с использованием сканирующего электронного микроскопа JSM 35. Анатомию листьев изучали с помощью просвечивающего электронного микроскопа (ТЭМ) Tesla BS-500. Для исследования брали средние части веточек прироста текущего года. Материал фиксировали по общепринятой методике 3 %-м раствором глутарового альдегида и 2 %-м раствором четырехоксида осмия. Обезвоживание проводили в серии растворов ацетона возрастающих концентраций (от 30 до 100 %). Обезвоженный материал заключали в смесь эпона и аралдита. Ультратонкие срезы приготавливали на ультрамикротоме Ultracut-E. Срезы окрашивали (контрастировали) лимоннокислым свинцом в течение 5 мин. Изучали поперечные срезы листьев. На негативах, полученных с помощью ТЭМ, измеряли диаметр клеток, толщину клеточных стенок, длину и ширину хлоропластов. Для каждой тестовой площади проводили по 25 измерений. На фотографиях определяли парциальный объем цитоплазмы (включающей в себя митохондрии, рибосомы, ядра, цистерны эндоплазматической сети и т. д.), хлоропластов, электронно-прозрачных включений (табл. 1). Парциальный объем, выраженный в процентах от общего объема поперечного среза клетки, определяли точечным методом, подробно описанным А. М. Силаевой и А. В. Силаевым (1979). Для каждого варианта производили по 50 измерений (Мирославов, Яковлева, 1983).

В отобранных образцах мха атомно-абсорбционным методом на спектрометре ААС-1N в пламени ацетилен/воздух определяли содержание 9 химических элементов (СХЭ). Относительные отклонения при  $P = 95\%$  не превышали 2 % для Са, К, Mg, для микроэлементов — 5 %. Определяемые химические элементы перечислены в табл. 1.

С помощью спутникового спектрографа РСС-3 на тестовых площадях проводили измерения коэффициентов спектральной яркости в спектральной области 400—690 нм (КСЯ). Оно осуществлялось на расстоянии 1—1.5 м от исследуемого объекта в условиях сплошной облачности в интервале времени с 9 до 17 ч. Микрофотометрирование спектрограмм осуществляли с шагом 16—17 нм. Длины волн, для которых определяли КСЯ, приводятся в табл. 1. Точность измерения яркости 10 %. Данный метод используется для оценки загрязнений наземных экосистем, так как содержание поллютантов в растениях оказывает влияние на спектры отражения (Бузников и др., 1995, 1998). В настоящее время имеется насущная необходимость в расширении круга объектов, на которых был бы опробован данный подход. Возможности метода и приборная база подробно описаны в литературе (Бузников, Орлов, 1980; Бузников и др., 1995, 1998).

## Результаты и обсуждение

Для *H. splendens* характерно этажное расположение годичных побегов (рис. 2, а). Верхние части годичных побегов единожды-трижды перисто ветвятся. В зеленомошных сосняках каждый гаметофит обычно представлен 4—6-годовыми побегами (этажами), остальные, если они имеются, находятся на разных стадиях отмирания и разложения. Наименьшее число разновозрастных побегов отмечено у мхов из ТП 1, 5.

Годичный побег в верхней его части ветвится и несет ветви — побеги II, III и IV порядков (рис. 2, а, б). Веточки IV порядка образуются у *H. splendens* не всегда и обнаруживаются на разновозрастных побегах. Наиболее сильное их развитие обнаружено у образцов из ТП 3, 4, 5.

ТАБЛИЦА 1  
Характеристики *Нубсотium splendens* из разных мест произрастания

Параметры	Точки сбора материала						
	ТП 1	ТП 2	ТП 3	ТП 4	ТП 5	ТП 6	ТП 7
Морфологические							
Число годичных побегов (этажей) у особей	2(3)	4(5)	4	4—5	3—4	4(5)	4(5)
Варианты образования годичных побегов	1. Обычное (этажное). 2. Преобразование веточек II порядка, расположенных в основании обветвленной части побега, в этаж	Обычное (этажное)	1. Обычное (этажное). 2. Пропуск годичных приростов	1. Обычное (этажное). 2. Пропуск годичных приростов. 3. Преобразование верхушечной веточки II порядка в этаж	1. Обычное (этажное). 2. Преобразование веточек II порядка, расположенных в основании обветвленной части побега, в этаж	Обычное (этажное)	Обычное (этажное)
Наличие веточек IV порядка на разновозрастных побегах <sup>1</sup>	1 — есть	1 — нет; 2 — есть	1—4 — есть	1 — нет; 2—5 — есть	1 — нет; 2, 3 — есть	1, 2 — есть	—
Наличие папилл (П) у клеток листьев 1—3-летних побегов <sup>2</sup>	—	Отсутствуют	1, 2 — П	2, 3 — П	2, 3 — П	—	1, 2 — П
Анагомические							
Число слоев в клеточных стенках	2	2	2	2	2	2	2
Диаметр клеток, мкм	6.19 ± 0.18	5.98 ± 0.22	5.75 ± 0.09	5.78 ± 0.09	6.60 ± 0.18	5.07 ± 0.18	6.73 ± 0.26
Толщина клеточных стенок, мкм	1.40 ± 0.06	1.22 ± 0.04	1.16 ± 0.05	1.24 ± 0.04	0.73 ± 0.04	1.09 ± 0.04	0.81 ± 0.04
Толщина межклеточных перегородок на поперечном срезе	4.96 ± 0.09	4.53 ± 0.10	4.77 ± 0.11	4.72 ± 0.06	3.94 ± 0.04	4.32 ± 0.06	4.23 ± 0.09
Размеры хлоропластов (длинная ось) на поперечном срезе, мкм	2.19 ± 0.06	2.40 ± 0.09	2.18 ± 0.08	2.24 ± 0.09	2.16 ± 0.07	2.37 ± 0.07	2.83 ± 0.09
Размеры хлоропластов (короткая ось) на поперечном срезе, мкм	0.68 ± 0.02	0.65 ± 0.02	0.69 ± 0.022	0.65 ± 0.02	0.75 ± 0.02	0.69 ± 0.02	1.06 ± 0.04

ТАБЛИЦА 1 (продолжение)

Параметры	Точки сбора материала						
	ТП 1	ТП 2	ТП 3	ТП 4	ТП 5	ТП 6	ТП 7
Парциальный объем хлоропластов, %	40.64 ± 0.91	41.79 ± 1.21	38.70 ± 0.76	41.59 ± 1.11	46.74 ± 1.67	42.96 ± 0.89	66.20 ± 0.75
Парциальный объем цитоплазмы, %	24.04 ± 0.88	23.19 ± 0.92	24.22 ± 0.93	26.81 ± 0.88	18.27 ± 1.00	16.68 ± 0.66	24.51 ± 1.06
Парциальный объем ЭПВ, %	35.32 ± 0.87	35.03 ± 1.53	37.06 ± 1.40	31.60 ± 1.18	34.99 ± 1.22	40.35 ± 0.84	9.25 ± 0.94
Химические элементы	Содержание <sup>3</sup>						
K	5.98	4.87	5.49	6.70	6.60	5.02	5.52
Ca	1.82	1.67	1.65	2.08	2.20	2.08	2.10
Mg	0.066	0.057	0.069	0.069	0.074	0.066	0.061
Zn	40.5	39.0	46.0	56.0	45.0	57.5	40.0
Mn	221	300	295	225	500	198	201
Fe	655	550	438	340	400	462	560
Cu	8.46	5.48	6.00	5.50	6.80	4.60	5.30
Pb	10.20	8.70	10.10	10.2	7.80	7.96	9.60
Ni	0.00	3.80	4.70	4.00	3.92	3.78	3.50
Длины волн, нм	Коэффициенты спектральной яркости (отражения)						
400	0.048	0.058	0.055	0.06	0.051	0.057	0.071
435	0.061	0.072	0.072	0.062	0.052	0.06	0.094
450	0.066	0.095	0.082	0.067	0.056	0.066	0.101
465	0.083	0.099	0.104	0.091	0.071	0.083	0.11
485	0.094	0.108	0.116	0.1	0.083	0.112	0.111
500	0.115	0.141	0.128	0.117	0.111	0.145	0.114
550	0.234	0.355	0.349	0.323	0.352	0.323	0.296
585	0.211	0.296	0.322	0.297	0.324	0.269	0.215
600	0.178	0.261	0.320	0.295	0.337	0.242	0.204
620	0.139	0.201	0.305	0.306	0.311	0.218	0.194
635	0.111	0.171	0.313	0.307	0.275	0.211	0.236
670	0.097	0.144	0.255	0.232	0.233	0.215	0.247
685	0.085	0.132	0.275	0.245	0.233	0.23	0.283

Примечание. <sup>1,2</sup> — цифры обозначают возраст побегов, на которых имеются веточки IV и соответственно разных порядков; <sup>3</sup> — содержание химических элементов: K, Co, Mg — % от сухой массы; Zn, Mn, Fe, Cu, Pb, Ni — мг/кг сухой массы.

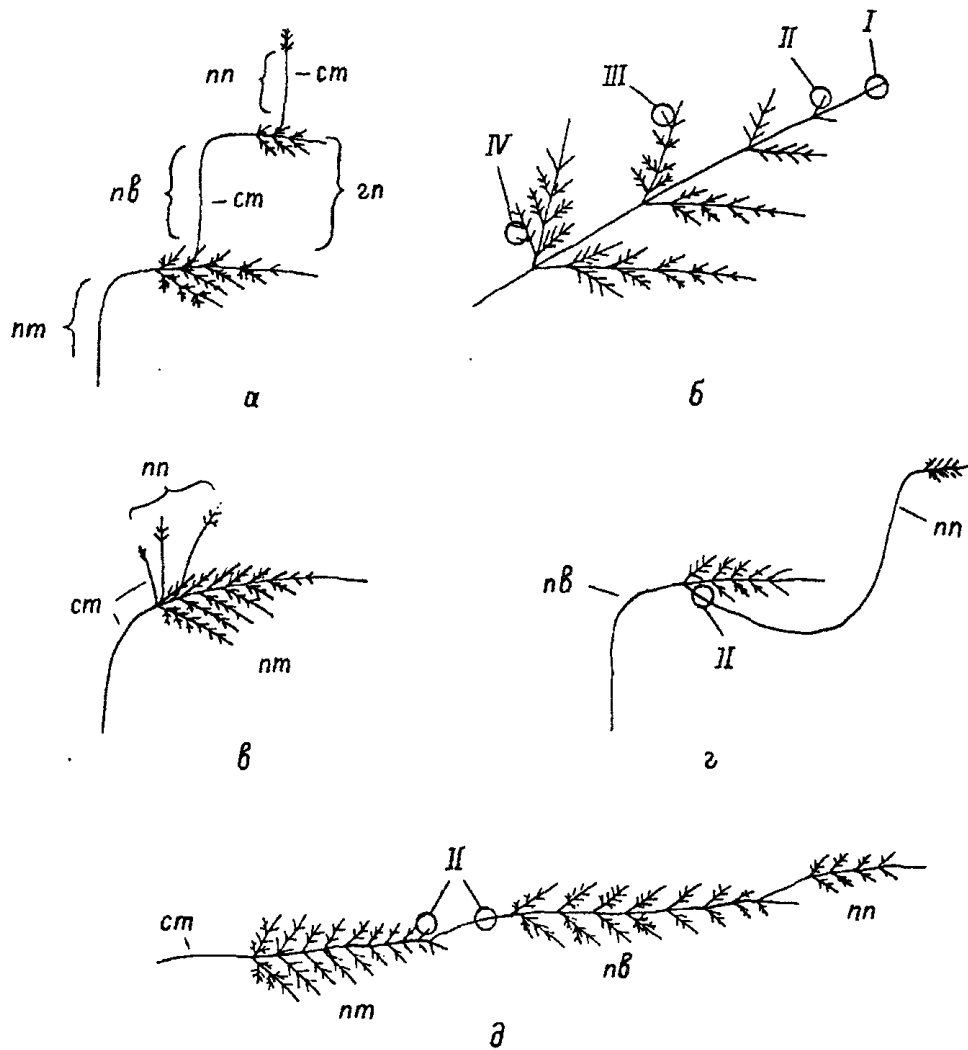


Рис. 2. Схемы ветвления годичных побегов *Hylocomium splendens*.

**a** — этажное (обычное); **б** — схема ветвления побега; **в** — ветви текущего года на побеге 3-летнего возраста; **г** — образование этажа одной из первой пары ветвей II порядка; **д** — образование годичного побега из верхушечной пары ветвей II порядка. *gn* — годичный побег (этаж), *nв* — побег 2-го года, *nn* — побег 1-го года, *nm* — побег 3-го года, *ст* — стебель. I — стебель (побег I порядка), II—IV — веточки (побеги соответствующих порядков).

Образование новых этажей может происходить по-разному. Обычно побег следующего года развивается приблизительно посередине обветвленной части стебля предыдущего года. Как правило, новые побеги (1—2) возникают ежегодно, образуя этаж следующего года (рис. 2, *a*). Однако в некоторые годы новые этажи не образуются, и молодые побеги развиваются только через 1—2 года, закладываясь скученно, по 2—3 (рис. 2, *в*). Такой пропуск годичных приростов обнаружен в пробах из ТП 3, 4.

В некоторых случаях на побеге прошлого года начинает разрастаться одна из первой пары веточек II порядка, которая и преобразуется в ось I порядка и образует этаж следующего года (рис. 2, *г*). Этот вариант образования годичных побегов встречен в пробах из ТП 1, 5.

На ТП 4 выявлено несколько морфологических вариаций роста. Помимо особей с пропуском годичных приростов в пробах обнаружены образцы, у которых новый годичный побег формируется за счет одной последней (верхушечной) веточки II порядка (а не первой пары, как было описано выше). Основной особенностью данной морфологической вариации роста является то, что новые побеги не образуют

ТАБЛИЦА 2

Ряды по убыванию измеренных параметров в тестовых точках

Признаки	Точки сбора материала, ТП						
	7	5	1	2	4	3	6
Размеры клеток	7	5	1	2	4	3	6
Толщина клеточных стенок	1	4	2	3	6	7	5
Толщина межклеточных перемычек	1	3	4	2	6	7	5
Размеры хлоропластов (длинная ось)	7	2	6	4	1	3	5
Размеры хлоропластов (короткая ось)	7	5	3=6	1	2=4		
Парциальный объем хлоропластов	7	5	6	2	4	1	3
Парциальный объем цитоплазмы	4	7	3	1	2	5	6
Парциальный объем ЭПВ	6	3	1	2	5	4	7
Ионы K <sup>+</sup>	4	5	1	7	3	6	2
Ионы Ca <sup>2+</sup>	5	7	4=6	1	3	2	
Ионы Mg <sup>2+</sup>	5	3=4	6	1	7	2	
Ионы Zn <sup>2+</sup>	6	4	3	5	1	7	2
Ионы Mn <sup>2+</sup>	5	2	3	4	1	7	6
Ионы Fe <sup>3+</sup>	1	7	2	6	3	5	4
Ионы Cu <sup>2+</sup>	1	5	3	4	2	7	6
Ионы Pb <sup>2+</sup>	1=4	3	7	2	6	5	
Ионы Ni <sup>2+</sup>	3	4	5	2	6	7	
КСЯ 400	7	4	2	6	3	5	1
КСЯ 435	7	2	3	4	1	6	5
КСЯ 450	7	2	3	4	1=6	5	
КСЯ 465	7	3	2	4	1	6	5
КСЯ 485	3	6	7	2	4	1	5
КСЯ 500	6	2	3	4	1	7	5
КСЯ 550	2	5	3	4	6	7	1
КСЯ 585	5	3	4	2	6	7	1
КСЯ 600	5	3	4	2	6	7	1
КСЯ 620	5	4	3	6	2	7	1
КСЯ 635	3	4	5	7	6	2	1
КСЯ 670	3	7	5	4	6	2	1
КСЯ 685	7	3	4	5	6	2	1

отдельного этажа, а продолжают развиваться в плоскости предыдущего, образуя стелющуюся форму (рис. 2, *д*). Такая форма роста распространена у арктических и высокогорных растений (Mårtensson, 1956).

Проведенное исследование показало, что *H. splendens* пластичен в отношении реализации того или иного варианта образования годичных приростов и зависит от условий обитания. Это согласуется с экспериментальными данными, полученными в работе G. D. Vrumelis и H. Brown (1997).

Пластинка веточного листа *H. splendens* состоит из одного слоя слабоизвилистых толстостенных прозенхимных клеток. Выступы клеточных стенок образуют мамиллозную структуру поверхности листа (табл. 1, 1—3, *б*). Вблизи верхушки листа (как на внешней, так и на внутренней его поверхности) у клеток имеются острые и тупоконические папиллозные утолщения (табл. 1, 3). Папиллозность более развита на внешней стороне листа. Наибольшее развитие папиллозности отмечено у 2—3-летних побегов образцов, собранных на ТП 3, 4, 5.

При изучении поверхности листьев в клеточных стенках особей из ТП 4, 5, 7 были обнаружены отверстия-поры (табл. 1, 3, 4, 5). Вероятно, именно они обеспе-

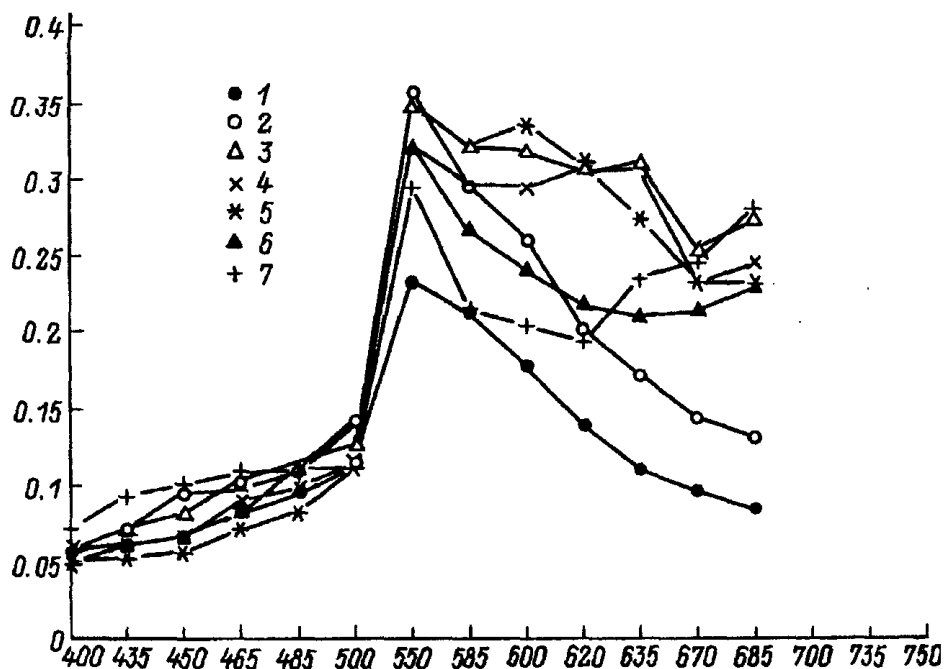


Рис. 3. Спектры отражения *Hylocomium splendens*.

1—7 — номера тестовых площадей. По оси ординат — значения коэффициента спектральной яркости, выраженные как отношение отраженного света к падающему; по оси абсцисс — длины волны в нм.

чивают капиллярные свойства клеточных стенок отдельных клеток мха. Считается, что пористость клеточных стенок помогает мхам, лишенным корней, регулировать водный баланс (Haberlandt, 1924; Абрамов, Абрамова, 1978; Гарибова и др., 1978).

Как уже отмечалось, листовая пластинка мха состоит из одного слоя клеток (табл. I, 6). На поперечных срезах клетки листа имеют, как правило, довольно толстые (немного более 1 мкм), обычно 2-слойные клеточные стенки (табл. I, 6). На их поверхности находится бахрома из электронно-плотного материала, вероятно пектиновой природы (табл. I, 7; II, 1). Здесь нередко обнаруживаются микроорганизмы (табл. I, 8). На срезе клетки можно видеть 1—2 хлоропласта (табл. II, 4, 6), митохондрии, ядро, осмиофильные глобулы (табл. II, 2, 4) и включения (ЭПВ), которые в электронном микроскопе имеют вид электронно-прозрачных полостей (табл. I, 6, 8; II, 1—3). Природа ЭПВ пока остается неясной. В работах, выполненных с применением ТЭМ, о них не упоминается (Wells et al., 1987). В хлоропластах хорошо развита тилакоидная система (табл. II, 1—6), имеются пластоглобулы (табл. II, 1, 3, 5, 6) и крахмальные зерна (табл. II, 3). В хлоропластах листьев иногда встречаются одиночные округлые светлые образования, окруженные мелкими осмиофильными глобулками (табл. II, 5). Вполне вероятно, что эти образования представляют собой пиреноиды. Вакуоль, как правило, отсутствует.

Растения, произрастающие на различных ТП, могут достаточно сильно различаться по некоторым из перечисленных признаков (табл. I). Это позволяет выделить для ряда из них специфические черты строения. Так, самые тонкие клеточные стенки и межклеточные перемычки свойственны мхам с ТП 5, толстые — с ТП 1. Хлоропласты (размеры, парциальный объем) достигают максимального развития в ТП 7. На этой же ТП очень низок парциальный объем ЭПВ, а листья сложены наиболее крупными клетками и т. д. (табл. I, 2).

Сведения по накоплению химических элементов в изученных образцах приведены в табл. 1 и 2. Согласно А. Мäkinen (1987), количество элементов в образцах находится в пределах фоновых содержаний металлов в *H. splendens*. По другим оценкам (Melsted, 1973, по: В. Б. Ильин, 1991), их содержание в отдельных точках выше нормального для растений из незагрязненных местообитаний.



Содержание микроэлементов в образцах варьирует в широких пределах (табл. 1). Прежде всего это касается Fe, Mn, Mg. В ряде случаев количество микроэлементов более или менее резко отклоняется лишь в отдельных точках (Cu). Особенно выделяются ТП 1, 5. На 1-й идет активное накопление Fe, Cu, Pb. Содержание Fe здесь на 15—48 % выше, чем в остальных точках (больше 650 мг/кг сух. вещества), Cu — на 20—46 % (около 8.5 мг/кг). Именно в этой точке отмечено максимальное количество свинца (более 10 мг/кг). На ТП 5 наиболее интенсивно аккумулируются другие микроэлементы — Ca, Mg, Mn. Содержание Mn на 40—60 % больше, чем в прочих точках. Характерной особенностью минерального состава мха является высокий уровень K.

Полученные кривые коэффициентов спектральной яркости (КСЯ) имеют 1 максимум (рис. 3), который находится в зоне максимального отражения ФАР зеленым листом (Шульгин, 1973). Наибольшие расхождения между ТП отмечены в диапазоне волн от 550 до 685 нм. В диапазоне 400—500 нм они были незначительны. Можно видеть, что в диапазоне более коротких волн несколько выше значения КСЯ в ТП 7, ниже — в ТП 5 (рис. 3; табл. 2). В диапазоне же волн 550—685 нм минимальные значения КСЯ наблюдаются в ТП 1, высокие чаще свойственны ТП 3, 4, 5.

*H. splendens* свойственно этажное расположение разветвленных олиственных побегов. Пластинка листа сложена одним слоем клеток и имеет сложный рельеф поверхности. Клетки содержат ядро, хлоропласты с хорошо развитой тилакоидной системой, митохондрии, осмиофильные глобулы, включения, имеющие вид электронно-прозрачных полостей, и др. При таком общем плане строения мха на изученной территории наблюдается значительный структурный полиморфизм, который затрагивает как внешний облик растений, так и ультраструктуру клеток листьев. Первое проявляется в нарушениях ритмичности в образовании годичных побегов, в наличии у растений разного числа жизнеспособных годичных побегов, в образовании стелющихся форм. Второе — в размерах клеток и их отдельных элементов, степени развития складчатости поверхности и др.

Наличие отмеченных различий может быть связано как с генотипической, так и модификационной изменчивостью. Определенное значение имеет, вероятно, накопление в растениях металлов. В пользу этого свидетельствует несколько фактов. Во-первых — повышенная чувствительность *H. splendens* к накоплению ряда микроэлементов; во-вторых — наличие существенных различий между образцами из разных точек по содержанию в них микроэлементов; в-третьих — наиболее резкие отклонения в строении наблюдаются в самых контрастных по содержанию микроэлементов образцах.

Так, отчетливо выраженное накопление Fe, Cu, Pb наблюдали в ТП 1. Произрастающие здесь растения отличаются толстой клеточной стенкой и межклеточной перемычкой. Следует отметить, что, согласно литературным данным, свинец накапливается в основном в клеточных стенках (Malone et al., 1974; Zimdahl, 1976; Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989) и при значительном избытке выявляется в виде электронно-плотных частиц (Gullvåg et al., 1974). Другой точкой, где мхи также интенсивно аккумулируют микроэлементы, является ТП 5. Однако их набор здесь совершенно иной — Ca, Mg, Mn. Иное и строение клеток у листьев, произрастающих на данной площадке растений. Они отличаются достаточно крупными размерами, наиболее тонкими клеточными стенками и межклеточными перемычками. Как известно, Ca участвует в стабилизации мембран (Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). В связи с этим интересно отметить наличие у образцов из ТП 5 в периплазматическом пространстве мембранных структур, а не слизи. В пользу того, что именно растения из ТП 1, 5 находятся в отличающихся экологических условиях, свидетельствует и наличие у них наименьшего числа разновозрастных годичных побегов. Сокращение этого показателя является, по наблюдениям А. В. Домбровской и Р. Н. Шлякова (1967), свидетельством экологического стресса. Наиболее же благоприятная ситуация, судя по полученным данным, сложилась в ТП 7 (среднее содержание микроэлементов, большое число разновозрастных побегов, самые крупные клетки и хлоро-

пласты, минимальный парциальный объем ЭПВ, которые могут быть местом аккумуляции ряда микроэлементов, поскольку некоторые из них, по данным Кабата-Пендиас и Пендиас (1989), образуют нерастворимые комплексы в зрелых клетках). Однако следует отметить, что уровень наиболее токсичных элементов (Cu, Ni, Pb) в образцах *H. splendens* на Карельском перешейке соответствует фоновым содержаниям для Скандинавии (Rühling et al., 1992).

Использование для целей биоиндикации коэффициентов спектральной яркости (КСЯ) показало, что их величина в ряде случаев скоррелирована с набором и количеством аккумулируемых в растительных образцах микроэлементов и сопряженных с ними структурных изменений. Так, накопление Fe, Cu, Pb и происходящее при этом увеличение толщины клеточных стенок и межклеточных перемычек скоррелировано с резким снижением КСЯ в диапазоне волн 550—685 нм. При аккумуляции же Ca, Mg, Mn, сопровождаемой утоньшением клеточных стенок и межклеточных перемычек, происходит устойчивое снижение КСЯ в диапазоне 435—500 нм и, напротив, наблюдается тенденция к увеличению этого показателя для некоторых длин волн в диапазоне 550—685 нм. Однако во втором случае отличие КСЯ от коэффициентов в других точках, где растения имеют иное строение и накопление микроэлементов, незначительно. Это указывает на наличие определенных трудностей для использования только значений КСЯ в биоиндикационных исследованиях. Для их преодоления необходимо определить весь перечень факторов, непосредственно влияющих на коэффициенты спектральной яркости. Среди них конкретные морфолого-анатомические и физиологические особенности растений, их возрастные и сезонные изменения, способность к накоплению тех или иных микроэлементов и др.

### Благодарности

В течение 1995 и 1996 гг. работы в данном направлении поддерживались фондом ГНТП по биоразнообразию, а также выполнялись в рамках научной программы «Университеты России».

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Класс листостебельные мхи, или мхи, или бриопсиды (*Bryopsida*, или *Musci*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 75—96.
- Андреева Е. Н. Анатомо-морфологические аспекты реакции мхов на загрязнение // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского п-ова. Л., 1990. С. 131—133.
- Бузников А. А., Виролайнен А. В., Андреев М. В., Алексева-Попова Н. В., Беллева А. И. Влияние тяжелых металлов на спектры отражения сосудистых растений // Оптический журнал. Таллин, 1998. Т. 65. № 5. С. 93—97.
- Бузников А. А., Лахтанов Г. А., Алексева-Попова Н. В., Паянская-Гвоздева И. И. и др. Исследование спектров отражения индикаторных мхов // Исследование земли из космоса. Таллин, 1995. № 2. С. 37—45.
- Бузников А. А., Орлов В. М. Ручной спутниковый спектрограф РСС-3 для спектрографирования Земли // Тр. XI Всесоюз. совещ. по актинометрии. Ч. II. Приборы и методы наблюдений. Таллин, 1980. С. 131—134.
- Гарибова Л. В., Дундин Ю. К., Коптяева Т. Ф., Филин В. Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. М., 1978. 365 с.
- Домбровская А. В., Шляков Р. Н. Лишайники и мхи севера европейской части СССР. Л., 1967. 182 с.
- Ильин В. Б. Тяжелые металлы в системе почва-растение. Новосибирск, 1991. 151 с.
- Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М., 1989. 439 с.
- Мирославов Е. А., Яковлева О. В. Структура хлоропластов мезофилла некоторых представителей флоры Крайнего Севера // Экология. 1983. № 6. С. 23—29.
- Силаева А. М., Силаев А. В. Методы количественного анализа электронно-микроскопических изображений хлоропластов // Физиология и биохимия культурных растений. 1979. Т. 11. № 6. С. 547—562.

- Шульгин И. А. Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.
- Юрковская Т. К., Паянская-Гвоздева И. И. Широтная дифференциация растительности вдоль российско-финляндской границы // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 12. С. 72—98.
- Brumelis G. D., Brown H. Movement of metals to new growing tissue in the moss *Hylocomium splendens* (Hedw.) BSG // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. P. 679—686.
- Gullvåg B. M., Skaar H., Ophus E. M. An ultrastructural study of lead accumulation within leaves of *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst. A comparison between experimental and environmental poisoning // J. Bryology. 1974. Vol. 8. Pt 1. P. 117—122.
- Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 671 S.
- Mäkinen A. Use of *Hylocomium splendens* for regional and local heavy metal monitoring around a coal-fired power plant in Southern Finland // Symposia biol. Hungarica, 1987. N 35. P. 777—794.
- Malone C., Koeppel D. E., Miller R. J. Localization of lead accumulated by Corn plants // Plant Physiol. 1974. Vol. 53. P. 388—394.
- Mårtensson O. Bryophytes of the Tornetrask Area, Northern Swedish Lapland. II. Musci // Kungl. Svenska Vet. Avh. Nat. 1956. N 14. 321 p.
- Rühling A., Brumelis G., Goltsova N., Kvietkus K. et al. Atmospheric heavy metal deposition in Northern Europe, 1990 // Nord. 1992. N 12. 41 p.
- Wells J. M., McNally S. F., Richardson D. H. S. The effects of arsenate, selenite and distilled water on the physiology and fine structure of *Hylocomium splendens* // J. Bryology. 1987. Vol. 14. P. 551—563.
- Zimdahl R. L. Entry and movement in vegetation of lead derived from air and soil sources // J. Air Pollut. Control Assoc. 1976. Vol. 26. P. 655—660.

#### SUMMARY

A description of *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. gametophyte structure and its variation in plants growing in Karelian Isthmus is given. The content of 9 chemical elements and the value of spectral brightness coefficients in 23 wavelengths are estimated on 7 test areas. Structural changes in the moss due to the accumulation of certain chemical substances are discussed.

УДК 581.82 : 581.544

Бот. журн., 2001 г., т. 86. № 8

© Г. М. Борисовская, М. А. Романова, В. Ю. Шалиско

### МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГА И ФОРМИРОВАНИЕ СТЕЛЫ *PHEGOPTERIS CONNECTILIS* (THELYPTERIDACEAE)

G. M. BORISOVSKAYA, M. A. ROMANOVA, V. Yu. SHALISKO. *PHEGOPTERIS CONNECTILIS* (THELYPTERIDACEAE) SHOOT MORPHOLOGY AND STELE DEVELOPMENT

Санкт-Петербургский государственный университет  
Поступила 16.12.1999

Исследование динамики развития побега *Phegopteris connectilis* выявило цикличность в заложении и росте его органов. Описано морфолого-анатомическое строение корневища в терминах теории метамерно-модульной организации. На примере сравнения метамеров разного уровня *Phegopteris connectilis* и *Gymnocarpium dryopteris* показана методическая ценность такого подхода для изучения жизненных форм. Выявлено различие в строении элементарного побега и модуля у этих 2 видов, относимых к одной биоморфе. Авторы принимают в качестве структурной единицы побега только элементарный метамер и приводят аргументы в пользу того, что первостепенное значение для структурной организации побега папоротников имеют закономерности его развития, а не периодичность роста органов.

Ключевые слова: морфология побега, формирование стелы, *Phegopteris*.

Эта работа продолжает изучение формирования структуры побега папоротников. По результатам предыдущих исследований строения побега 4 видов папоротников (Романова, 1997; Борисовская, Романова, 1997, 1998, а, б, 1999) определены общие черты в формировании их стелы. Показано, что строение корневища определяется