

## ИЗМЕНЕНИЕ РЯДА ХАРАКТЕРИСТИК ОДУВАНЧИКА ЛЕКАРСТВЕННОГО (*TARAXACUM OFFICINALE* WIGG) ПРИ ИНВАЗИИ В АНТРОПОГЕННО НАРУШЕННЫЕ РАЙОНЫ ВЫСОКОГОРЬЯ

© 2023 Реутова Н.В.<sup>а, \*</sup>, Малаева М.Б.<sup>а</sup>, Дреева Ф.Р.<sup>а</sup>, Реутова Т.В.<sup>а</sup>,  
Джамбетова П.М.<sup>б, \*\*</sup>

<sup>а</sup> Федеральный научный центр «Кабардино-Балкарский научный центр Российской академии наук»,  
г. Нальчик, 360010, Россия

<sup>б</sup> Чеченский государственный университет, г. Грозный, 364037, Россия  
e-mail: \*reutova371@mail.ru; \*\*petimat-lg@rambler.ru

Поступила в редакцию 20.02.2023. После доработки 29.04.2023. Принята к публикации 18.05.2023

Были изучены хромосомные числа, высота растений, количество соцветий на одно растение, количество семян на одно соцветие, масса семян, всхожесть и энергия прорастания семян *Taraxacum officinale* Wigg, произрастающих на высотах 200, 600, 1300, 2050, 2700 и 3050 м над уровнем моря (Центральный Кавказ). Исследования проводились в 2013, 2014 и 2018 гг. на одних и тех же площадках. Хромосомные числа определяли цитогенетическим методом. У вида *T. officinale* при инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья в популяциях преобладают высоко полиплоидные особи. Отмечена тенденция к снижению количества плодов на одно соцветие и уменьшение числа соцветий на одно растение (что наблюдалось не во все годы). Увеличение массы семян, характерное для полиплоидных растений, поддерживалось естественным отбором и в условиях высокогорья. Всхожесть и энергия прорастания не изменялись с увеличением высоты над уровнем моря.

**Ключевые слова:** высотный градиент, высота растений, масса плодов, полиплоидия.

DOI: 10.35885/1996-1499-16-2-151-162

### Введение

Влияние условий высокогорья на растения начали изучать ещё в конце XIX – начале XX в. Данному вопросу посвящено большое количество работ. Значительное внимание уделялось изучению видового разнообразия высокогорных экосистем и изучению причин этого разнообразия [Körner, 1995; Bowman, Damm, 2002; Körner, Spehn, 2002; Grytnes, 2003]. В последние годы появились работы по изучению распространения чужеродных видов по высотному градиенту на территории Центрального и Западного Кавказа [Шхагапсоев и др., 2018; Акатова, Акатов, 2019; Чадаева и др., 2019].

К настоящему времени установлен целый ряд морфологических, анатомических и физиологических особенностей, присущих растениям высокогорья. Так, кроме уменьшения высоты растений значительно уменьшается площадь листовой поверхности, но не изменяется количество листьев [Körner et al.,

1989; Cordell et al., 2012]. С увеличением высоты над уровнем моря не изменяется размер цветков, но увеличивается длительность цветения отдельных цветков [Blionis et al., 2001; Blionis, Vokou, 2002; Fabbro, Körner, 2004]. Выявлена корреляция аномалий пыльцы у сосны обыкновенной с высотой местообитания, но не отмечена связь между качественными показателями пыльцы и градиентом высоты [Моллаева, Темботова, 2022]. Заметные изменения происходят в анатомическом строении листьев. Увеличивается толщина листьев за счёт увеличения количества клеточных слоёв палисадной паренхимы и увеличения размеров воздухоносных полостей в мезофилле, увеличивается толщина клеточных стенок в эпидермисе, увеличивается плотность и изменяется распределение устьиц на листьях. Несмотря на уменьшение размеров растений, размеры клеток не изменяются [Körner et al., 1989]. Также изучались физиологические особенности растений высокогорья, а

именно, процесс фотосинтеза [Körner et al., 1988, 1991], и изменение химического состава в связи с повышенным уровнем УФ-В облучения [Ziska et al., 1992; Rau, Hofmann, 1996; Bernal et al., 2013] и понижением температур [Rathorea et al., 2018]. В условиях высокогорья имеет место повышенный фон ультрафиолетового излучения. Аборигенные виды приспособились к этому. Так, Shi с соавторами [2004] показали, что дополнительное облучение УФ-В не оказывает влияния на интенсивность фотосинтеза у высокогорных растений *Saussurea superba* и *Gentiana straminea*, обитающих на высоте 3200 м.

Несмотря на то, что проблема влияния природного стресса на растения в настоящее время привлекает к себе пристальное внимание из-за глобального потепления и разрушения озонового слоя, основными изучаемыми факторами стали УФ излучение, высокие температуры, засуха и случаи участвовавших весенних похолоданий. В условиях высокогорья есть возможность изучить комплексное влияние всех этих факторов, но этот вопрос изучался меньше [Grytnes, 2003; Shimono et al., 2010].

В данной работе представлены результаты исследования влияния условий высокогорья на растения на примере *T. officinale*. Регион Центрального Кавказа даёт уникальные возможности для изучения влияния природного стресса на живые организмы. С ростом высоты над уровнем моря закономерно снижается температура, усиливается солнечная радиация, повышаются суточные колебания температур, снижается парциальное давление углекислого газа и водяного пара, возрастает роль ветра как экологического фактора, изменяется почвенный состав [Нахуцришвили, Гамцелидзе, 1984]. Таким образом, происходит изменение практически всех абиотических факторов. Для изучения этого комплексного влияния изменяющихся природных факторов на живые организмы особую значимость имеет изучение видов, представители которых могут обитать на разных высотах. В связи с этим особый интерес представляют растения, главным образом те из них, которые произрастают в большом диапазоне высот. Одним из таких универсальных видов является одуванчик ле-

карственный (*T. officinale*). Представители этого вида вслед за человеком (при строительстве канатных дорог в Приэльбрусье) поднялись в горы до высоты более 3000 м над уровнем моря. Одуванчик лекарственный является хорошо изученным видом, который уже давно широко используется для целей мониторинга состояния окружающей среды [Савинов, 1998; Евсеева и др., 2002; Позолотина и др., 2006]. Мы также ранее использовали этот вид для изучения генотоксического влияния загрязнения окружающей среды тяжёлыми металлами и нефтепродуктами [Джамбетова и др., 2005; Reutova et al., 2018].

Целью данной работы является изучение изменения ряда морфологических и цитогенетических характеристик *T. officinale* при его инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья (Центральный Кавказ). Эти работы были начаты в 2013–2014 гг. В 2018 г. они были повторены на тех же самых площадках.

### Материалы и методы

Работы по изучению влияния условий высокогорья на растения на примере *T. officinale* проводились в 2013, 2014 и 2018 гг. в разных районах Кабардино-Балкарской Республики (КБР, Россия) на высотах 200 м (43°44'30" с. ш.; 44°12'25.5" в. д.), 600 (43°27'07.7" с. ш.; 43°33'57.3" в. д.), 1300 (43°19'32.8" с. ш.; 42°47'53.8" в. д.), 2050 (43°14'54.0" с. ш.; 42°32'37.8" в. д.), 2700 (43°14'26.3" с. ш.; 42°30'24.1" в. д.) и 3050 м (43°14'27.5" с. ш.; 42°29'51.8" в. д.) над уровнем моря. В качестве объекта исследования был выбран одуванчик лекарственный (*T. officinale*) семейство Сложноцветные (Asteraceae). Это связано с тем, что представители данного вида широко распространены в равнинной, предгорной и горной зонах. При строительстве канатных дорог более 50 лет назад они поднялись до высот более 3000 м. На этих высотах одуванчик лекарственный произрастает только на южных склонах рядом со станциями канатных дорог на горах Чегет и Эльбрус и преимущественно занимает нарушенные участки, защищённые от ветра строениями. В других местах КБР на таких значительных высотах этот вид не встречается.

Площадки для изучения растений располагались в сельских районах, вдали от населённых пунктов на расстоянии более 200 м от дорог. Пункт отбора растений «1300» расположен на днище ущелья в долине р. Баксан. Площадка на высоте 2050 м также расположена на днище этого же ущелья, но на 23 км выше вверх по долине реки. Последние две площадки находятся в окрестности станций канатной дороги на горе Чегет и расположены на высотах 2700 и 3050 м над уровнем моря с перепадом высот 350 м. Точки отбора растений приведены на рисунке.

Для каждой высоты обследовали не менее 30 растений. Изучаемыми морфологическими признаками были: высота цветоноса, количество соцветий на одно растение, количество плодов на одно соцветие. Непосредственно на участках измеряли высоту растений и подсчитывали количество соцветий, имеющих у каждого растения на момент обследования. Для определения количества плодов на одно соцветие с каждого обследуемого растения

брали одно соцветие в стадии неполного созревания, чтобы избежать потерь плодов. Каждое соцветие помещали в маркированный бумажный пакет. Количество плодов подсчитывали при дальнейшей камеральной обработке материала.

Для проведения дальнейших исследований не менее чем с 50 растений для каждой высоты собирали семянки. На высотах 200 и 600 м над уровнем моря плоды собирали в конце апреля – начале мая. На высотах 1300 и 2050 м – в конце мая. На высотах 2700 и 3050 м – в конце июля, поскольку на этих высотах плоды созревают только к этому сроку.

Собранные семянки просушивали на воздухе до воздушно-сухого состояния и хранили в маркированных бумажных пакетах. Для определения массы плодов, всхожести и энергии прорастания срок хранения для всех высот был одинаковым и составлял один-два месяца. Для определения массы плодов для каждой высоты отсчитывали 1000 зрелых плодов примерно одинакового размера и

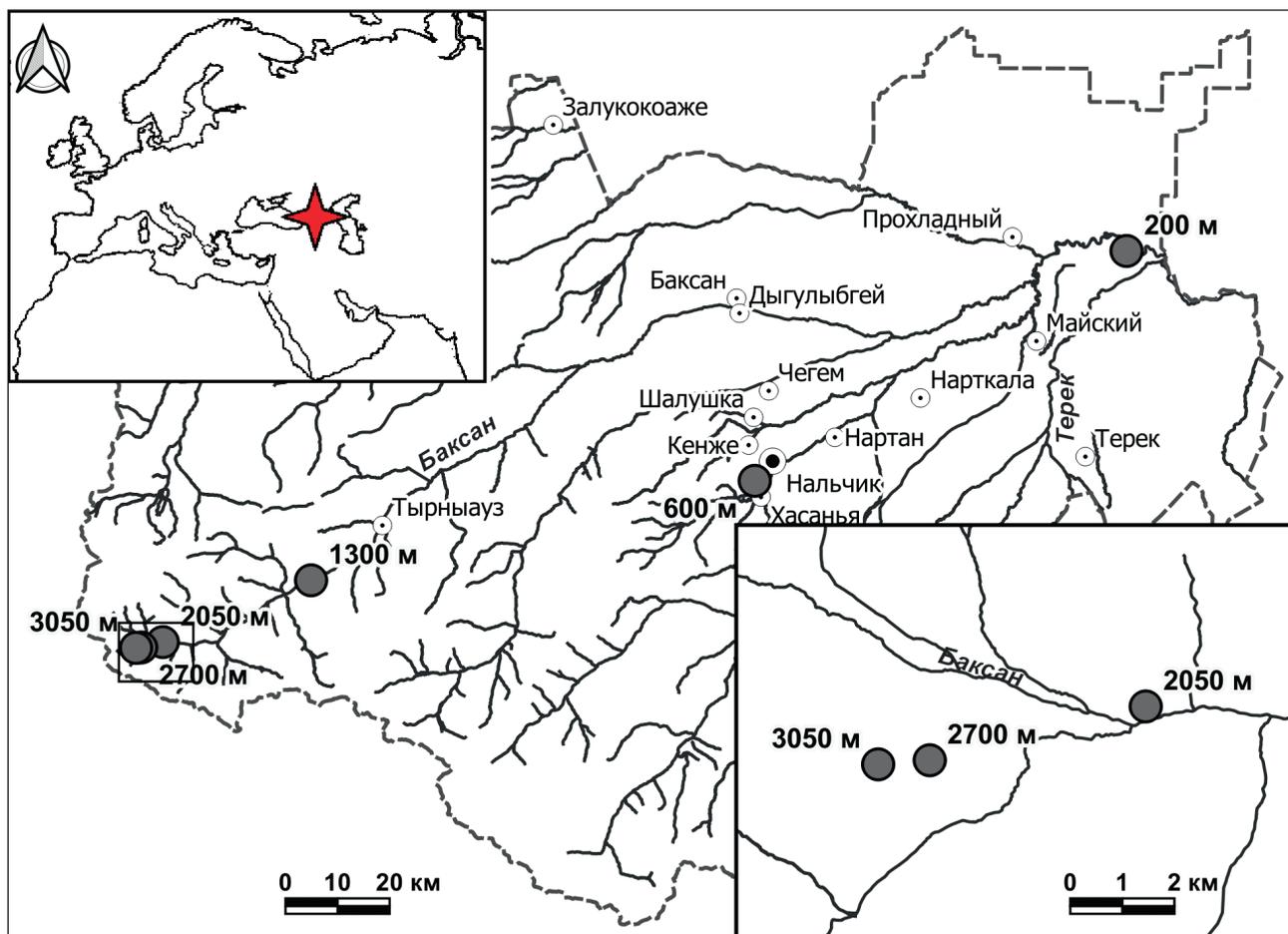


Рис. Места отбора растений.

взвешивали на аналитических весах. Измерения проводили в пяти повторностях для каждой высоты.

Для определения всхожести и энергии прорастания (ЭП) семянки проращивали в чашках Петри по 100 штук в каждой в пяти повторностях для каждой высоты. Проращивали на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре в течение 10 дней и ежедневно подсчитывали количество проросших семян. Проросшими считали те, у которых появились корешки длиной не менее половины длины плода. Энергию прорастания определяли как средний срок прорастания одной семянки.

Хромосомный набор определяли цитологическими методами. Для этого семянки проращивали в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре до появления корешков длиной 5–10 мм. Затем проростки помещали в 0.05%-й раствор колхицина на 3 часа, промывали дистиллированной водой и фиксировали в свежеприготовленной спирт-уксусной (3:1) смеси. Зафиксированные проростки хранили в холодильнике при +4 °С. Проростки окрашивали 2.5%-м орсеином (Merck) в 45%-й уксусной кислоте и готовили временные давленные препараты по общепринятой методике. Анализ препаратов производили с использованием иммерсионного объектива. Для каждой высоты определяли хромосомный набор не менее чем для 50 проростков.

Статистическую обработку проводили с использованием стандартных методов математической статистики. Использованы библиотеки языка программирования python. Для выявления тесноты связи исследуемых признаков с высотой использован непараметрический метод ранговой корреляции Спирмена.

### Результаты исследования

В таблице 1 приведены результаты количественного измерения морфологических признаков растений. В таблицах 1 и 2 приведены средние значения признака и стандартная ошибка среднего ( $\pm m$ ). Поскольку распределение признаков во все годы отличалось от нормального, для установления наличия

их зависимости от высоты были использованы непараметрические методы: определён коэффициент ранговой корреляции Спирмена и проведены тесты на его статистическую значимость на уровне 0.05.

Уменьшение размеров растений с увеличением высоты над уровнем моря – факт общеизвестный. В 2013 и 2014 гг. наблюдалась чёткая высокозначимая отрицательная корреляция этого признака с высотой произрастания. Но в 2018 г. эта зависимость слабая, статистически не значимая.

Поскольку варибельность полигенно наследуемых количественных признаков является, в том числе, и показателем генетического разнообразия, мы рассчитали коэффициенты вариации (табл. 1). По признаку «высота растений» на высотах 2700 и 3050 м над уровнем моря коэффициенты вариации были выше, чем на более низких высотах. Это свидетельствует о том, что и генетическое разнообразие растений по этому признаку на этих высотах также больше.

По показателю «количество соцветий на одно растение» и «количество плодов на одно соцветие» значимой корреляции с высотой над уровнем моря не наблюдалось.

Масса плодов закономерно возрастала с увеличением высоты над уровнем моря (табл. 2). Конкретные значения веса семян по годам отличаются незначительно. Увеличение веса с ростом высоты над уровнем моря чётко просматривается все три года. Также все три года отмечается снижение веса семян на предельной для данного вида высоте 3050 м по сравнению с высотой 2700 м над уровнем моря.

В таблице 2 также приведены данные по всхожести и энергии прорастания. Эти исследования проводились с использованием семенного потомства растений с разных высот. Материнские растения, произраставшие на высотах 2050 м и более, подвергались воздействию условий высокогорья. Несмотря на это, никаких закономерностей в изменении этих показателей с ростом высоты над уровнем моря мы не выявили.

В таблице 3 приведены данные по хромосомным числам растений одуванчика, обитающих на разных высотах. Следует отме-

**Таблица 1.** Морфологические признаки растений одуванчика лекарственного, средняя  $\pm m$  (коэффициент вариации)

Высота над уровнем моря (м)	Высота растений (см)	Количество соцветий на одно растение (шт)	Количество плодов на одно соцветие (шт)
2013 г.			
200	25.22 $\pm$ 0.995 (0.24)	4.42 $\pm$ 0.43 (0.59)	93.46 $\pm$ 6.46 (0.32)
600	25.31 $\pm$ 1.08 (0.25)	2.54 $\pm$ 0.21 (0.50)	132.10 $\pm$ 7.17 (0.32)
1300	15.91 $\pm$ 0.66 (0.24)	1.73 $\pm$ 0.16 (0.54)	76.59 $\pm$ 5.84 (0.45)
2050	22.04 $\pm$ 0.98 (0.28)	4.92 $\pm$ 0.38 (0.49)	170.10 $\pm$ 6.48 (0.24)
2700	18.70 $\pm$ 1.36 (0.40)	3.66 $\pm$ 0.65 (0.98)	84.40 $\pm$ 6.67 (0.43)
3050	10.94 $\pm$ 0.89 (0.48)	4.14 $\pm$ 0.38 (0.55)	77.26 $\pm$ 3.28 (0.25)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-0.9 $p = 0.0374$	-0.1 $p = 0.8729$	-0.3 $p = 0.5441$
2014 г.			
200	24.73 $\pm$ 1.10 (0.24)	4.33 $\pm$ 0.66 (0.83)	137.77 $\pm$ 8.56 (0.34)
1300	17.63 $\pm$ 1.15 (0.36)	2.53 $\pm$ 0.27 (0.59)	99.70 $\pm$ 6.88 (0.38)
2050	16.89 $\pm$ 0.87 (0.27)	3.18 $\pm$ 0.46 (0.77)	123.60 $\pm$ 6.17 (0.27)
2700	16.43 $\pm$ 1.06 (0.36)	2.00 $\pm$ 0.27 (0.75)	67.13 $\pm$ 4.27 (0.35)
3050	12.26 $\pm$ 1.11 (0.47)	2.56 $\pm$ 0.30 (0.60)	70.15 $\pm$ 5.39 (0.40)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-1.0 $p = 0$	-0.5 $p = 0.391$	-0.8 $p = 0.1041$
2018 г.			
200	29.90 $\pm$ 1.565 (0.29)	3.70 $\pm$ 0.52 (0.77)	104.20 $\pm$ 7.72 (0.41)
600	15.57 $\pm$ 0.66 (0.23)	1.80 $\pm$ 0.175 (0.53)	60.03 $\pm$ 6.27 (0.43)
1300	15.91 $\pm$ 0.66 (0.24)	1.73 $\pm$ 0.16 (0.54)	76.59 $\pm$ 5.84 (0.45)
2050	11.77 $\pm$ 0.54 (0.27)	3.67 $\pm$ 0.31 (0.46)	134.60 $\pm$ 7.13 (0.29)
2700	27.37 $\pm$ 1.21 (0.24)	3.63 $\pm$ 0.63 (0.90)	111.00 $\pm$ 12.49 (0.62)
3050	19.02 $\pm$ 1.32 (0.38)	5.70 $\pm$ 0.64 (0.81)	108.80 $\pm$ 7.97 (0.40)
Корреляции с высотой над уровнем моря	-0.0857 $p = 0.8717$	0.6 $p = 0.208$	0.5429 $p = 0.2657$

**Таблица 2.** Характеристики семенного размножения одуванчика лекарственного (средняя  $\pm m$ )

Высота над уровнем моря (м)	Всхожесть (%)	Энергия прорастания (сутки)	Масса 1000 плодов (г)
2013 г.			
200	43.2 $\pm$ 2.94	5.87 $\pm$ 0.04	0.317 $\pm$ 0.005
600	47.4 $\pm$ 2.75	5.92 $\pm$ 0.12	0.403 $\pm$ 0.005
1300	57.5 $\pm$ 3.07	6.39 $\pm$ 0.04	0.356 $\pm$ 0.004
2050	69.8 $\pm$ 2.33	6.20 $\pm$ 0.32	0.448 $\pm$ 0.001
2700	37.0 $\pm$ 3.03	4.87 $\pm$ 0.12	0.598 $\pm$ 0.006
3050	69.8 $\pm$ 2.33	6.20 $\pm$ 0.32	0.457 $\pm$ 0.013
2014 г.			
200	23.67 $\pm$ 2.4	7.43 $\pm$ 0.09	0.442 $\pm$ 0.008
600	66.5 $\pm$ 2.72	5.73 $\pm$ 0.20	0.560 $\pm$ 0.005
1300	60.33 $\pm$ 1.45	5.49 $\pm$ 0.08	0.374 $\pm$ 0.004
2050	44.33 $\pm$ 3.48	5.87 $\pm$ 0.30	0.480 $\pm$ 0.006
2700	56.33 $\pm$ 8.35	6.08 $\pm$ 0.40	1.139 $\pm$ 0.009
3050	25.67 $\pm$ 1.33	6.86 $\pm$ 0.16	0.746 $\pm$ 0.136
2018 г.			
200	25.0 $\pm$ 2.83	8.22 $\pm$ 2.10	0.423 $\pm$ 0.004
600	66.5 $\pm$ 2.72	5.73 $\pm$ 0.20	0.560 $\pm$ 0.005
1300	57.5 $\pm$ 3.07	6.39 $\pm$ 0.04	0.356 $\pm$ 0.004
2050	51.2 $\pm$ 3.01	5.60 $\pm$ 0.21	0.521 $\pm$ 0.013
2700	22.75 $\pm$ 5.39	7.66 $\pm$ 0.18	0.639 $\pm$ 0.026
3050	30.75 $\pm$ 3.15	7.51 $\pm$ 0.11	0.582 $\pm$ 0.028

**Таблица 3.** Хромосомные числа одуванчика лекарственного (*T. officinale*)

Высота над уровнем моря (м)	Хромосомные числа					
	16 (2n)	24 (3n)	32 (4n)	48 (6n)	72 (9n)	96 (12n)
	Количество растений					
200	1	48	1	0	0	0
600	0	47	1	2	0	0
1300	0	50	0	0	0	0
2050	1	49	0	0	0	0
2700	0	4	23	5	11	7
3050	0	0	0	0	26	24

тить, что мы определяли хромосомные числа с использованием цитогенетических методов. В связи с этим подсчёт хромосом у высокополиплоидных видов сильно затруднён. В клетках с 96 хромосомами очень сложно точно подсчитать количество хромосом. Поэтому в этих клетках возможны ошибки на 1–2 хромосомы. Но это не отменяет того факта, что уровень пloidности на максимальных высотах значительно возрастает до 12n на высоте 3050 м.

До высоты 2050 м включительно (которая является границей естественного ареала данного вида) практически все растения являются триплоидами. С высоты 2700 м над уровнем моря уровень пloidности начинает увеличиваться. В данной популяции растения имеют самые разнообразные наборы хромосом с преобладанием растений с 4n и 9n. В популяции растений на высоте 3050 м растения только с набором 9n и 12n примерно в одинаковых пропорциях.

### Обсуждение результатов

Общеизвестным фактом, подтверждённым и в наших исследованиях, является уменьшение высоты растений с ростом абсолютных высот. Низкие температуры являются одной из основных причин уменьшения высоты растений [Körner et al., 1989; Cordell et al., 2012]. Как известно, условия высокогорья в вегетационный период характеризуются резкими перепадами суточных температур. На высотах 2700 и 3050 м в середине лета в ранние утренние часы при ясном небе возможны заморозки.

Ещё одной причиной уменьшения высоты растений с увеличением высоты над уровнем моря является ультрафиолетовое излучение. В связи с уменьшением озонового слоя и усилением УФ-В радиации на поверхности Земли вопрос её влияния на живые организмы привлекает пристальное внимание в последнее время. М.А. Jansen с соавторами [1998] показали, что УФ-В облучение вызывает уменьшение высоты растений, площади листовой поверхности, увеличение толщины листьев, скручивание листьев и ряд других морфологических нарушений. Имеется ряд работ, в которых влияние УФ излучения изучали с использованием высокогорных видов растений [Shi et al., 2004; Zhu, Yang, 2015]. В интересной работе Р. Zhu и L. Yang [2015] было показано, что у растений рапса (*Brassica napus* L.), выращиваемых в условиях высокогорья, при снижении уровня УФ-В излучения с помощью защитных экранов в полевых условиях наблюдается увеличение высоты растений и биомассы. Таким образом, УФ излучение является ещё одним фактором, влияющим на высоту растений.

Особое внимание мы обращаем на тот факт, что на экстремальных высотах 2700 и 3050 м в популяциях преобладают растения с высоким уровнем пloidности. Общеизвестно, что с ростом пloidности увеличиваются размеры клеток. С увеличением размера клеток коррелируют и изменения в морфологии растений: полиплоиды обычно более высокие и крепкие, с более крупными цветками и семенами. Это ведёт к росту потребностей в питательных веществах [Beest et al., 2012].

Но с ростом высоты над уровнем моря высота растений закономерно уменьшалась. Возможно, это объясняется тем фактом, что под влиянием условий высокогорья имеет место отбор более мелких фенотипов, которые более выгодны в условиях, ограничивающих рост [Kiełtyk, 2021]. Мелкие растения имеют сниженную потребность в ресурсах [Herrera, 2005], они более устойчивы к воздействию сильных ветров, характерных для горной местности [Takahashi, 2014]. Видимо поэтому, несмотря на высокий уровень плоидности, высота растений всё же уменьшалась.

В популяциях растений, обитающих на высотах 2700 и 3050 м, отмечаются более высокие значения коэффициентов вариации для показателя «высота растений» (табл. 1), что вполне согласуется с тем фактом, что полиплоиды имеют более высокую изменчивость [Beest et al., 2012; Madlung, 2013].

В условиях высокогорья кроме уменьшения высоты растений имеется тенденция к снижению их плодovitости, выражающаяся в уменьшении числа соцветий на одно растение и количества семян на одно соцветие. Но в наших исследованиях эта тенденция проявлялась только в 2014 г. для показателя количество соцветий на одно растение и в 2013 и 2014 гг. для показателя количество плодов на одно соцветие (табл. 1). Вопросы изменения плодovitости растений под влиянием естественных факторов окружающей среды давно привлекают внимание учёных. Исследования проводились в основном на сельскохозяйственных культурах. Так Н. Shiono с соавторами [2007] показали, что воздействие низких температур воздуха и воды на рис в период формирования метёлки приводит к появлению стерильных колосков, а, следовательно, и к снижению урожайности. Л. Хiao с соавторами [2018] пришли в выводу, что под влиянием низких температур в ранневесенний период урожайность озимой пшеницы снижается на 1.7–2.1% на каждый градус снижения температуры. Н. Ji с соавторами [2017] изучали по отдельности компоненты, из которых складывается урожай, и показали, что под влиянием низких температур в ранневесенний период происходит уменьшение числа колосьев на одно растение и количе-

ства семян на один колос озимой пшеницы. В условиях высокогорья даже в конце июля имеет место влияние низких температур, особенно в ночной период.

Ещё одной возможной причиной снижения плодovitости растений является УФ излучение. По данным ряда авторов [Liu et al., 2013; Vacelara et al., 2015], УФ излучение вызывает уменьшение количества плодов на одно растение сои и тритикале. Таким образом, можно предположить, что выявленная нами тенденция к снижению количества семян на одно соцветие и тенденция снижения числа соцветий на одно растение в условиях высокогорья обусловлены сочетанным действием низких температур и повышенного уровня УФ излучения. С уменьшением количества семян на одно соцветие мы столкнулись и при изучении влияния экстремальных условий высокогорья на растения ещё одного вида – подорожника большого (*Plantago major* L.) [Реутова и др., 2015].

Одним из исследованных морфологических признаков была масса 1000 плодов. Вопрос о влиянии условий окружающей среды на массу семян имеет достаточно долгую историю изучения. В том числе рассматривались и вопросы влияния высоты на этот признак. Имеющиеся в литературе данные весьма неоднозначны. Так в работе Н. Guo с соавторами [2010] отмечено, что для пар родственных видов, обитающих на равнине и в высокогорье, у альпийских видов семена имеют большую массу. Но внутри видов у высокогорных популяций масса семян уменьшается с ростом высоты над уровнем моря. Сходные данные получены и Н. Vu с соавторами [2007]. Предполагается, что низкие температуры на больших высотах могут снижать интенсивность фотосинтеза, а более короткий вегетационный период сокращает время на формирование семян. С другой стороны, более крупные семена имеют более высокую выживаемость в условиях стресса и, соответственно, с ростом высоты над уровнем моря масса семян увеличивается [Oyama, 1993; Lord, 1994; Ayana, Bekele, 2000], что выявлено как для травянистых [Mariko et al., 1993; Piano et al., 1996; Blionis, Vokou, 2002], так и для древесных растений [Holm, 1994; Boulli, 2001].

Мы выявили закономерное возрастание массы плодов с ростом высоты над уровнем моря (табл. 2). Как известно, у полиплоидных растений масса семян больше по сравнению с их низкоплоидными исходными формами [Beest et al., 2012; Madlung, 2013]. Более крупные семена с большим запасом питательных веществ, безусловно, полезный признак для обитания в экстремальных условиях высокогорья. Поэтому в данном случае этот признак, обусловленный высоким уровнем плоидности, поддерживался отбором (в отличие от признака «высота растений»). Но на высоте 3050 м масса плодов всё же снижалась по сравнению с высотой 2700 м над уровнем моря, но всё равно была больше, чем у растений равнин и низкогорья. Возможным объяснением этого является значительное сокращение длительности вегетационного периода на больших высотах. Как известно, среднегодовая температура снижается на 1 °C при подъёме на каждые 100 м. В соответствии с этим, продолжительность вегетационного периода также сокращается. Такое же увеличение массы семян с ростом высоты над уровнем моря мы обнаружили и у другого вида – подорожника (*Plantago major* L.) [Реутова и др., 2015].

Мы проращивали семянки при комнатной температуре (22±2 °C) и не выявили различий ни в показателях всхожести, ни в энергии прорастания семян с разных высот, что вполне согласуется с имеющимися литературными данными. Особенности влияния условий проращивания на всхожесть и скорость прорастания семян альпийских растений были исследованы достаточно подробно [Fernandez-Pascual et al., 2021]. Было выявлено, что реакция на стратификацию и положительные температуры более выражена у строго альпийских видов при сравнении их с универсальными видами, которые могут обитать в альпийском поясе. Кроме того, семена растений, произрастающих на больших высотах, показывали большую всхожесть и скорость прорастания при более низких температурах по сравнению с низкогорными популяциями, но эти различия исчезали при температуре 25 °C [Mariko et al., 1993; Lord, 1994].

Строительство двух очередей канатных дорог на горе Чегет до высоты 2700 м произошло в 1963 и 1969 гг., а на высоту 3050 м – в 1966 г. Поэтому период заселения растениями одуванчика этих территорий насчитывает примерно полвека. Исследуемые популяции на высотах 2050, 2700 и 3050 м расположены практически на одной прямой с перепадом высот (см. рисунок). Популяция 2050 м расположена у подножья горы Чегет на левом берегу р. Баксан. Популяции 2700 и 3050 м – на правом берегу вверх по склону. Популяция 2700 м занимает площадь примерно 20 000 м<sup>2</sup>. Популяция 3050 м совсем небольшая и занимает примерно 2000 м<sup>2</sup>. На высоте 2050 м одуванчик лекарственный распространён по всему Приэльбрусью, и на рисунке отмечено расположение мест обследования растений.

Эти места посещают сотни тысяч туристов в год. Вегетационный период приходится на время наиболее массового туристического потока, когда в день эти территории посещают тысячи людей. Поэтому три высокогорных популяции не могут считаться изолированными друг от друга. Особенно тесно связаны между собой популяции 2700 и 3050 м. Популяции *T. officinale* на последних двух высотах расположены только на нарушенных строительством территориях станций канатных дорог. В естественных условиях обитания на таких высотах одуванчик лекарственный на территории КБР не встречается. Его также нет на склонах горы Чегет, над которыми проходит кресельная дорога. Если в естественных равнинных низко- и среднегорных популяциях представлены (за небольшим исключением) триплоидные растения, то на больших высотах преобладают высокополиплоидные растения (табл. 3). На высоте 2700 м имеется целый набор растений с разной плоидностью и с явным преобладанием 4n и 9n растений. В популяции на высоте 3050 м представлены только 9n и 12n растения. Взаимное проникновение семян в эти популяции с более низко расположенных популяций (2050 м и особенно 2700 м) происходит постоянно, но, по-видимому, преимущественно выживают и сохраняются в условиях высокогорья только высокополиплоидные растения. С другой стороны, семена полиплоидных рас-

тений с больших высот с высокой частотой проникают в естественные местообитания (высота 2050 м). Но в естественных условиях существования они не имеют преимуществ. Следовательно, по нашим данным, при расселении растений одуванчика лекарственного в условия высокогорья преимущество имеют высоко полиплоидные особи.

Вопрос влияния высотной поясности на хромосомные числа растений является спорным. В ряде работ приводятся данные о преобладании диплоидных видов в высокогорных популяциях по сравнению с низкогорными [Madlung, 2013]. С другой стороны, имеется целый ряд работ, доказывающих, что полиплоидия способствует успеху полиплоидных растений при их инвазии в новые значительно нарушенные территории с нестабильными условиями существования [Parisod, Besnard, 2007; Beest et al., 2012]. Полученные нами результаты подтверждают вторую точку зрения.

Предполагается, что генетическая избыточность и полисомное наследование являются лишь переходными эволюционными стадиями в жизни автополиплоида [Parisod et al., 2010]. Возраст изученных нами высокогорных популяций не превышает 50 лет, и размеры их весьма ограничены. Возможно, в будущей долгосрочной перспективе эти популяции либо исчезнут, поскольку полиплоидия, по мнению ряда авторов, является эволюционным тупиком [Soltis et al., 2014, 2015], либо подвергнутся процессу длительной диплоидизации, поскольку полиплоидия является транзитной стадией и способствует анеуплоидии [Van de Peer et al., 2017; Mandáková, Lysak, 2018].

### Заключение

В данной работе впервые исследованы изменения ряда признаков одуванчика лекарственного при его инвазии в антропогенно нарушенные территории высокогорья. У *T. officinale* в экстремальных условиях высокогорья в популяциях представлены высоко полиплоидные особи. Срок существования популяций на данный момент не превышает полвека. Вероятно, это краткосрочный переходный период в существовании этих высокогорных популяций.

Несмотря на то, что в целом полиплоидные растения имеют большие размеры по сравнению с их диплоидными предшественниками, влияние условий высокогорья на морфологические признаки растений одуванчика лекарственного привело к уменьшению высоты растений. Это связано с тем, что в неблагоприятных условиях высокогорья отбор направлен на сохранение более мелких фенотипов. Также отмечена тенденция к снижению количества плодов на одно соцветие и уменьшению числа соцветий на одно растение (что наблюдалось не во все годы). Увеличение массы семян, характерное для полиплоидных растений, поддерживалось естественным отбором в условиях высокогорья. Всхожесть и энергия прорастания не изменялись с увеличением высоты над уровнем моря.

### Финансирование работы

Работа выполнена в рамках темы «Исследование динамики состава природных вод Северного Кавказа в зависимости от высотной зональности и биоиндикация влияния условий высокогорья на живые организмы». Регистрационный номер: ААА-А-А19-119011890119-7

### Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

### Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием живых организмов в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

### Литература

- Акатова Т.В., Акатов В.В. Высотное распространение чужеродных видов растений на Западном Кавказе // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 25–29.
- Джамбетова П.М., Реутова Н.В., Ситников М.Н. Влияние нефтезагрязнений на морфологические и цитогенетические характеристики растений // Экологическая генетика. 2005. Т. 3. № 4. С. 5–10.
- Евсеева Т.И., Гераськин С.А., Фролова Н.П., Храмова Е.С. Использование природных популяций *Taraxacum officinale* Wigg для оценки состояния техногенно нарушенных территорий // Экология. 2002. № 5. С. 393–396.

- Моллаева М.З., Темботова Ф.А. Качество и аномалии пыльцы сосны обыкновенной на Центральном Кавказе // Изв. РАН. Сер. биол. 2022. № 3. С. 272–278.
- Нахуцришвили Г.Ш., Гамцелидзе З.Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий. Л.: Наука, 1984. 123 с.
- Позолотина В.Н., Антонова Е.В., Безель В.С., Жуйкова О.А., Северюхина О.А. Пути адаптаций ценопопуляций одуванчика лекарственного к длительному химическому и радиационному воздействию // Экология. 2006. № 6. С. 440–445.
- Реутова Н.В., Дреева Ф.Р., Реутова Т.В. Влияние условий высокогорья на морфогенетические характеристики подорожника большого (*Plantago major* L.) // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. 2015. Т. 64. № 2. С. 252–257.
- Савинов А.Б. Анализ фенотипической изменчивости одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* Wigg) из биотопов с разным уровнем техногенного загрязнения // Экология. 1998. № 5. С. 362–365.
- Чадаева В.А., Шхагапсоев С.Х., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к «чёрному списку» флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики): Часть вторая // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 12. № 2. С. 96–113.
- Шхагапсоев С.Х., Чадаева В.А., Цепкова Н.Л., Шхагапсоева К.А. Материалы к «чёрному списку» флоры Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарской Республики) // Российский журнал биологических инвазий. 2018. Т. 11. № 3. С. 119–129.
- Ауана А., Bekele E. Geographical patterns of morphological variation in *Sorghum* (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) germplasm from Ethiopia and Eritrea: quantitative characters // Euphytica. 2000. Vol. 115. P. 91–104.
- Bacelara E., Moutinho-Pereira J., Ferreira H., Correia C. Enhanced ultraviolet-B radiation affect growth, yield and physiological processes on triticale plants // Proc. Environ. Sci. 2015. Vol. 29. P. 219–220.
- Beest M., Le Roux J.J., Richardson D.M., Brysting A.K., Suda J., Kubesová M., Pysek P. The More the Better? The Role of Polyploidy in Facilitating Plant Invasions // Annals of Botany. 2012. Vol. 109. P. 19–45.
- Bernal M., Llorens L., Julkunen-Tiitto R., Badosa J., Verdager D. Altitudinal and seasonal changes of phenolic compounds in *Buxus sempervirens* leaves and cuticles // Plant Physiology and Biochemistry. 2013. Vol. 70. P. 471–482.
- Blionis G.J., Halley J.M., Vokou D. Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece // Ecography. 2001. Vol. 24. P. 696–706.
- Blionis G.J., Vokou D. Structural and functional divergence of *Campanula spatulata* subspecies on Mt Olympos (Greece) // Plant System and Evolution. 2002. Vol. 232. P. 89–105.
- Boulli A., Baaziz M., M'Hirit O. Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters // Euphytica. 2001. Vol. 119. P. 309–316.
- Bowman W.D., Damm M. Causes and consequences of alpine vascular plant diversity in the Rocky Mountains // In: Mountain Biodiversity, a Global Assessment. / Eds Körner C., Spehn E.M. The Parthenon Publishing Group, Boca Raton, 2002. P. 35–47.
- Bu H., Chen X., Xu X., Liu K., Jia P., Du G. Seed mass and germination in an alpine meadow on the eastern Tsinghai-Tibet plateau // Plant Ecol. 2007. Vol. 191. P. 127–149.
- Cordell S., Goldstein G., Muller-Dombois D., Webb D., Vitousek P.M. Physiological and morphological in *Metrosideros* variation polymorpha, Physiological a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity // Oecologia. 2012. Vol. 113. P. 188–196.
- Fabbro Th., Körner Ch. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation // Flora. 2004. Vol. 199. P. 70–81.
- Fernandez-Pascual E., Carta A., Mondoni A., et al. The seed germination spectrum of alpine plants: a global metaanalysis // New Phytologist. 2021. Vol. 229. P. 3573–3586.
- Grytnes J.A. Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway // Ecography. 2003. Vol. 26. P. 291–300.
- Guo H., Mazer S.J., Du G. Geographic variation in seed mass within and among nine species of *Pedicularis* (Orobanchaceae): effects of elevation, plant size and seed number per fruit // Journal of Ecology. 2010. Vol. 98. P. 1232–1242.
- Herrera J. Flower size variation in *Rosmarinus officinalis*: individuals, populations and habitats // Ann. Bot. 2005. Vol. 95. P. 431–437.
- Holm S.O. Reproductive patterns of *Betula pendula* and *B. pubescens* Coll. along a regional altitudinal gradient in northern Sweden // Ecography. 1994. Vol. 17. P. 60–72.
- Jansen M.A.K., Gaba V., Greenberg B.M. Higher plants and UV-B radiation: balancing, damage, repair and acclimation // Trends Plant Sci. 1998. Vol. 3. P. 131–135.
- Ji H., Xiao L., Xia Y., Song H., Liu B., Cao W., Zhu Y., Liu L. Effects of jointing and booting low temperature stresses on grain yield and yield components in wheat // Agric. For. Meteorol. 2017. Vol. 243. P. 33–42.
- Kieltyk P. Patterns of floral allocation along an elevation gradient: variation in *Senecio subalpinus* growing in the Tatra Mountains. // Alpine Botany. 2021. Vol. 131. P. 117–124.
- Körner Ch. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. In: Arctic and Alpine Biodiversity: Patterns, Causes and Ecosystem Consequences. / Eds Chapin F.S., Körner C. Ecol. Studies 113, Springer, Berlin, 1995. P. 45–62.
- Körner Ch., Farquhar G.D., Roksandic Z. A global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude // Oecologia. 1988. Vol. 74. P. 623–632.
- Körner Ch., Farquhar G.D., Wong S.C. Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends // Oecologia. 1991. Vol. 88. P. 30–40.
- Körner Ch., Neumayer M., Pelaez Menendez-Riedl S., Smeets-Scheel A. Functional Morphology of Mountain Plants // Flora. 1989. Vol. 182. Issues 5–6. P. 353–383.

- Körner Ch., Spehn E.M. Mountain Biodiversity, a Global Assessment. Parthenon, Boca Raton. 2002. 336 p.
- Liua B., Liua X., Li Ya.-Sh., Herbert S.J. Effects of enhanced UV-B radiation on seed growth characteristics and yield components in soybean // *Field Crops Research*. 2013. 154. P. 158–163.
- Lord J. Variation in *Festuca-novae-zelandiae* (Hack) Cockayne germination behaviour with altitude of seed source // *New Zealand Journal of Botany*. 1994. Vol. 32. P. 227–235.
- Madlung A. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools // *Heredity*. 2013. Vol. 110. P. 99–104.
- Mandáková T., Lysak M.A. Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes // *Current Opinion in Plant Biology*. 2018. Vol. 42. P. 55–65.
- Mariko S., Koizumi H., Suzuki J., Furukawa A. Altitudinal variations in germination and growth-responses of *Reynoutria japonica* populations on Mt Fuji to a controlled thermal environment // *Ecol. Res.* 1993. Vol. 8. P. 27–34.
- Oyama K. Geographic differentiation among populations of *Arabis serrata* Fr. and Sav. (Brassicaceae) // *J. of Plant Res.* 1993. Vol. 106. P. 15–24.
- Parisod C., Besnard G. Glacial *in situ* survival in the Western Alps and polytopic autopolyploidy in *Biscutella laevigata* L. (Brassicaceae) // *Molecular Ecology*. 2007. Vol. 16. P. 2755–2767.
- Parisod C., Holderegger R., Brochmann C. Evolutionary consequences of Autopolyploidy // *New Phytologist*. 2010. Vol. 186. P. 5–17.
- Piano E., Pecetti L., Carroni A.M. Climatic adaptation in subterranean clover populations // *Euphytica*. 1996. Vol. 92. P. 39–44.
- Rathorea N., Thakura D., Chawla A. Seasonal variations coupled with elevation gradient drives significant changes in eco-physiological and biogeochemical traits of a high altitude evergreen broadleaf shrub, *Rhododendron anthopogon* // *Plant Physiology and Biochemistry*. 2018. Vol. 132. P. 708–719.
- Rau W., Hofmann H. Sensitivity to UV-B of plants growing in different altitudes in the Alps // *J. Plant Physiol.* 1996. Vol. 148. P. 21–25.
- Reutova N., Dzhambetova P., Abilev S. Species of wild flora as indicators of the environmental genotoxicity // *Annales Series Historia Naturalis*. 2018. Vol. 28 (2). P. 137–146.
- Shi Sh.-B., Zhu W.-Ya., Li H.-M., Zhou D.-W., Han F., Zhao X.-Q., Tang Ya.-H. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation // *Environ. and Exp. Bot.* 2004. Vol. 51. P. 75–83.
- Shimono A., Zhou H K., Shen H.H., Hirota M., Ohtsuka T., Tang Y.H. Patterns of plant diversity at high altitudes on the Qinghai-Tibetan Plateau // *J. Plant Ecol. – UK*. 2010. Vol. 3. P. 1–7.
- Shimono H., Okada M., Kanda E., Arakawa I. Low temperature-induced sterility in rice: evidence for the effects of temperature before panicle initiation // *Field Crops Res.* 2007. Vol. 101. P. 221–231.
- Soltis D.E., Segovia-Salcedo M.C., Jordon-Thaden I., Mажure L., Miles N.M., Mavrodiev E.V., Mei W., Cortez M.B., Soltis P.S., Gitzendanner M.A. Are polyploids really evolutionary dead-ends (again)? A critical reappraisal of Mayrose et al. (2011) // *New Phytologist*. 2014. Vol. 202. P. 1105–1117.
- Soltis P.S., Marchant D.B., Van de Peer Y., Soltis D.E. Polyploidy and genome evolution in plants // *Curr. Opin. Genet. Developm.* 2015. Vol. 35. P. 119–125.
- Takahashi K. Effects of wind and thermal conditions on timberline formation in central Japan: a lattice model // *Ecol. Res.* 2014. Vol. 29. P. 121–131.
- Van de Peer Y., Mizrachi E., Marchal K. The evolutionary significance of polyploidy // *Nature Reviews Genetics*. 2017. Vol. 18. P. 411–424.
- Xiao L., Liu L., Asseng S., Tang L., Liu B., Cao W., Zhu Ya. Estimating spring frost and its impact on yield across winter wheat in China // *Agricultural and Forest Meteorology*. 2018. Vol. 260–261 (15). P. 154–164.
- Zhu P., Yang L. Ambient UV-B radiation inhibits the growth and physiology of *Brassica napus* L. on the Qinghai-Tibetan plateau // *Field Crops Research*. 2015. Vol. 171. P. 79–85.
- Ziska L.H., Teramura A.H., Sullivan J.H. Physiological sensitivity of plants along an elevational gradient to UV-B radiation // *Am. J. Bot.* 1992. Vol. 79. P. 863–871.

# CHANGES IN A NUMBER OF CHARACTERISTICS OF COMMON DANDELION (*TARAXACUM OFFICINALE* WIGG) DURING INVASION INTO ANTROPOGENICALLY DISTURBED AREAS OF THE HIGHLANDS

© 2023 Reutova N.V.<sup>a, \*</sup>, Mallaeva M.B.<sup>a</sup>, Dreeva F.R.<sup>a</sup>, Reutova T.V.<sup>a</sup>,  
Dzhambetova P.M.<sup>b, \*\*</sup>

<sup>a</sup>Kabardino-Balkar Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360002, Russia

<sup>b</sup>Chechen State University, Grozny, 364037, Russia

e-mail: \*reutova371@mail.ru; \*\*petimat-lg@rambler.ru

Chromosome count, plant height, number of inflorescences per plant, number of seeds per inflorescence, seed weight, germination and germination energy of plant seeds growing at altitudes of 200, 600, 1300, 2050, 2700 and 3050 m above sea level (Central Caucasus) were studied. The studies were conducted in 2013, 2014 and 2018 at the same sampling points. Chromosome counts were determined by cytogenetic method. In the *T. officinale* species, high ploid individuals predominate in populations when invading anthropogenically disturbed territories of the highlands. Polyploid plants are larger in size compared to their low ploid predecessors, but in high-altitude, selection is aimed at preserving smaller phenotypes. The increase in seed mass characteristic of polyploid plants was supported by natural selection and in conditions of highlands. Germination and germination energy did not change with the increase of altitude.

**Keywords:** altitudinal gradient, plant height, seed mass, polyploidy.