

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ЛИСТЬЕВ  
КЛОНОВОГО ПОДВОЯ КУБАНЬ-86 В УСЛОВИЯХ ДАГЕСТАНАЗ.М. АСАДУЛАЕВ<sup>1</sup>, З.Р. РАМАЗАНОВА<sup>1,2</sup>, Д.М. АНАТОВ<sup>1</sup><sup>1</sup> Горный ботанический сад – обособленное структурное подразделение  
Дагестанского федерального исследовательского центра РАН;<sup>2</sup> Дагестанский государственный педагогический университет)

В статье обсуждается анатомическое строение пластинки и черешка листа растений клонового подвоя яблони Кубань-86 (АП-1) в зависимости от их произрастания на различных высотных уровнях Горного Дагестана и в городских условиях. Обоснован паратипический характер изменений, возникающих в эколого-генетическом эксперименте с клоновыми растениями, в пределах нормы реакции. Анализируется связь адаптивных изменений с условиями произрастания растений и местом прикрепления листа в кроне (солнечная или теневая сторона), выделены лабильные и устойчивые признаки. В качестве таксоноспецифических признаков листа АП-1 предложены извилистость стенок клеток эпидермы, типы простых и железистых трихом, аномоцитный тип устьичного комплекса, углубление устьиц относительно эпидермы, овальная форма поперечного сечения черешка с городчатыми краями, вместилища с липофильным секретом во флоэмной части и наличие друз оксалата кальция в коровой паренхиме. Показаны более высокая изменчивость признаков черешка по сравнению с показателями признаков листовой пластинки и информативность показателей тканей склеренхимы, ксилемы и колленхимы. Рассмотрены возможности количественного анализа анатомических признаков листьев и черешка и перспективность петиолярной анатомии гибрида АП-1 в оценке пластичности показателей под влиянием контрастных внешних условий вдоль высотного градиента. В пределах кроны выявлена специфичность изменений анатомической структуры тканей черешка на освещенность. При этом толщина большинства механических тканей больше у световых листьев в горных условиях, а на низменности – у теневых. Последнее объясняется высокой световой и термической нагрузкой, которой подвержены листья на южной стороне кроны.

**Ключевые слова:** *Prunus divaricata* × *Persica vulgaris* (АП-1), анатомическое строение, листовая пластинка и черешок, условия Равнинного и Горного Дагестана.

**Введение**

Живые организмы постоянно находятся под воздействием изменяющихся во времени и в пространстве различных факторов среды, изменение которых обусловлено глобальными климатическими или иными причинами. В то же время каждый организм стремится к расширению своего ареала и к освоению новых территорий благодаря распространению диаспор. В последнем случае часть из них может попасть в неблагоприятные для жизни вида условия, где они могут выжить только благодаря значительным перестройкам всех механизмов жизнеобеспечения. Возникающие при этом в организмах изменения могут иметь как генотипическую, так

и паратиписическую природу [13]. Считается, что приспособление вида к новым условиям (если это возможно в пределах нормы реакции) происходит «...двумя способами: изменением в биотическом составе популяций или пластичностью (толерантностью) самих биотипов» [19].

Наиболее часто значительным перемещениям по территории и воздействию критических условий среды подвергаются растения, культивируемые человеком для решения определенных хозяйственных задач. Ясно, что при этом приспособление к новым условиям происходит на основе второго способа – пластичности биотипов, и оценка адаптированности к определенной среде сортов или форм однолетних или малолетних видов решается относительно быстро. В этом направлении известны давние начало «Зеленой революции» эксперименты по «челночной селекции» Нормана Борлауга [22] на основе формирования экологического вектора эдафических и климатических условий [20].

Вместе с тем проверка адаптированности древесных растений к новым условиям при интродукции, особенно плодовых культур, сталкивается с определенными трудностями. Во-первых, плодовые растения вступают в плодоношение поздно, и не всегда успешное произрастание самих растений в новых условиях означает получение качественных плодов. Во-вторых, в настоящее время выращивание садов большинства плодовых культур (яблоня, груша, абрикоса, черешня, персик и др.) во всем мире основано на получении привитых растений. При этом для создания садов с сильнорослыми деревьями в качестве подвоев используются сеянцы, а при создании интенсивных садов со среднерослыми или слаборослыми деревьями – клоновые подвои. В обоих случаях актуальной остается проблема устойчивости и адаптированности подвоев к различным условиям произрастания и совместимости привитых компонентов [8, 16].

Алычово-персиковый гибрид (*Prunus divaricata* × *Persica vulgaris*) Кубань 86, или АП-1, созданный Г.В. Ереминым, И.М. Рядновой и Ю.А. Гнездиловым на Крымской опытно-селекционной станции ВНИИР им. Вавилова как клоновый подвой, обладает достаточно морозостойкой корневой системой, не образует поросли и рекомендуется для использования на юге России в качестве клонового подвоя разных косточковых культур. Кроме того, растение АП-1 имеет эстетическую привлекательность во время цветения и по окраске листьев, что делает его перспективным декоративным растением для городского озеленения.

По результатам многолетних испытаний, подвой АП-1 в последние годы находит все большее распространение в различных плодородных регионах России, в том числе в Дагестане. Растения, привитые на АП-1, завозятся спонтанно в республику и садоводами-любителями, особенно из Краснодарского края. Необходимо признать, что условия Краснодарского края и других садоводческих регионов несколько отличаются от условий для садоводства в Дагестане, где косточковые культуры представлены в основном во внутренигорной, более засушливой части, с орошением или на богаре.

В связи с неизученностью растений АП-1 в условиях Дагестана как перспективного подвоя прогнозирование параметров изменчивости морфологических и анатомических признаков вызывает научный и практический интерес. Одновременно ставится вопрос о зависимости возникающих изменений от расположения тех или иных органов в пределах побега и кроны, возраста дерева или же от негативного воздействия различных поллютантов. Полученные при этом данные позволят дифференцировать изменения, происходящие в листьях, побегах и других органах растений, в зависимости от естественного или антропогенного характера воздействий и разработать рекомендации по использованию и размещению АП-1 в насаждениях

различного назначения и различной антропогенной нагрузки. Действительно, ранее в условиях Дагестана было показано [2], что анатомические изменения древесных растений отражают их адаптивный потенциал в стрессовых условиях. Например, степень развития склеренхимы и других тканей корней и стеблей клоновых подвоев яблони, груши и айвы были признаны имеющими диагностическую ценность при оценке их экологической пластичности.

Для изучения степени устойчивости растений на основе адаптивных изменений их органов нами взяты листья от растений АП-1, произрастающих в условиях Низменного Дагестана вдоль автодороги в поселке Ленинкент (Махачкала), в условиях Внутреннегорного Дагестана (с. Цудахар) и в условиях Среднегорного Дагестана (Гунибское плато). Поскольку изменчивость признаков листа изучена у клонов (генетически идентичных растений) АП-1, выращенных в контрастных экологических условиях вдоль высотного градиента в эколого-генетическом эксперименте, наблюдаемая фенотипическая изменчивость является информативной.

На первом этапе исследований изучены морфолого-анатомические признаки листьев растений, произрастающих в условиях г. Махачкалы, для дальнейшего их использования в системных исследованиях при выращивании в различных условиях Дагестана. На втором этапе оценена информативность количественных показателей этих же признаков листовой пластинки и черешка, полученных в результате эколого-генетического эксперимента на трех высотных уровнях произрастания.

Изучение анатомических признаков пластинки и черешка листьев, а в перспективе – побега и корня АП, позволит решить некоторые теоретические и прикладные вопросы, касающиеся, в частности, адаптивности этого подвоя к условиям Горного Дагестана, при его использовании в качестве подвоя и его способности формировать устойчивые привойно-подвойные комбинации не только с персиком и алычой, но и с абрикосом и другими косточковыми культурами. Кроме того, полученные данные позволят провести сравнительную оценку анатомических изменений, происходящих в листьях АП под действием антропогенных факторов в условиях г. Махачкалы.

Перспективным методом диагностики анатомических изменений и подтверждения подлинности растительных объектов является петиолярная анатомия. По мнению специалистов, анатомическое строение основных органов растения: корня, стебля и листьев – является относительно постоянным и типичным для двудольных растений, однако строение черешка листа отличается большим разнообразием признаков, а также видовой специфичностью, позволяющей проводить узкоселективный анализ.

Петиолярная анатомия на сегодняшний день является одним из основных эффективных методов стандартизации при фармацевтическом анализе растительного материала и для диагностики близкородственных видов [11]. Ее методы и полученные данные успешно применены при диагностике и идентификации таксономической принадлежности видов рода *Populus* (*P. nigra* L., *P. laurifolia* Ledeb. и их естественного гибрида *P. × irtyschensis* Chang Y.) [10], видов копеечников (*Hedysarum razoumovianum* DC.) и *H. grandiflorum* Pall.), собранных в Кинельском районе Самарской области [17], при исследовании и идентификации анатомического строения черешков листьев 16 видов рода *Carum* [7] и травы женьшеня [12].

**Цель исследований:** описание анатомического строения листьев клоновых растений АП-1 и оценка информативности количественных показателей морфолого-анатомических признаков листьев, полученных в эколого-генетическом эксперименте, при их адаптации к различным условиям произрастания в Низменном и Горном Дагестане.

## Материал и методы исследований

Исходные маточные растения АП-1 произрастают в саду крестьянско-фермерского хозяйства (КФХ) «Питомник» в окрестностях г. Махачкалы (Низменный Дагестан). Там же в 2015 г. растения АП-1 были размножены одревесневшими черенками. Полученные саженцы были высажены для эколого-генетического эксперимента в условиях названного выше КФХ (далее – П), в придорожной озеленительной полосе в поселке Ленинкент (далее – Д), на Цудахарской и Гунибской экспериментальных базах Горного ботанического сада ДФИЦ РАН (далее – ЦЭБ и ГЭБ соответственно), расположенных во Внутреннегорном и Среднегорном Дагестане. Условия ЭБ отличаются рядом климатических и почвенных характеристик. Среднее количество осадков на ЦЭБ составляет 440 мм, на ГЭБ – 619 мм. Почвы – горностепные на известняках на территории ЦЭБ, горно-луговые и черноземовидные – на известняках на территории ГЭБ.

Для Махачкалы характерен полупустынный климат. Осадков выпадает от 250 до 350 мм в год, и в течение года они распределены неравномерно, больше – в осенний период. Острый недостаток осадков для растений наблюдается здесь в летний период. Ветры в Махачкале продолжительные, с преобладанием юго-восточных (летом) и северо-западных (зимой). Почвы – светло-каштановые.

Листья для анатомических исследований были взяты на четырех точках: 1 – ЦЭБ (1100 м н.у.м.); 2 – ГЭБ (1700 м н.у.м.); 3 – П, г. Махачкала (50 м н.у.м., условно оптимальная точка); 4 – Д, г. Махачкала (50 м н.у.м., с высокой техногенной нагрузкой) – на третий год после посадки с растений, которые за это время приспособились к новым условиям произрастания.

Исследованы 3 морфологических признака, 18 анатомических признаков листовой пластинки и 22 анатомических признака черешка растений гибрида АП-1. Число клеток, устьиц, трихом посчитаны в поле зрения микроскопа девятикратно в 3 повторностях ( $N = 27$ ) с последующим пересчетом на  $1 \text{ мм}^2$  поверхности эпидермы. Метрические измерения проводили у 9 листьев с каждой из сторон кроны (световой южной и теневой северной) в 10 повторностях ( $N = 90$ ).

Листья для изучения брали с ортотропных побегов одной генерации (восьмые листья от основания годичного вегетативного побега), на одной высоте от уровня земли и у растений одного возраста.

На анатомическое строение черешка оказывают влияние два важных фактора. Во-первых, черешок участвует в транспорте веществ, обеспечивая непрерывный ток воды и минеральных веществ к листовой пластинке и отток пластических веществ к стеблю. Во-вторых, черешок постоянно противодействует механическим нагрузкам в виде ветра, дождя и веса самой листовой пластинки. В Махачкале, где ветровая нагрузка на растения является чрезвычайно высокой, эти факторы имеют направленное воздействие на внутреннее строение (соотношение тканей) черешка.

Фиксацию материала и приготовление временных микропрепаратов производили по общепринятой методике анатомических исследований [4]. Основные структурные элементы тканей листа описывали в соответствии с работками И.А. Самылиной, О.Г. Аносовой [18].

Работа проводилась в Лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений ГорБС ДФИЦ РАН. Измерения морфометрических параметров тканей и клеток производили на оптическом микроскопе Levenhuk D870T с помощью окуляр-микрометра. Микропрепараты фотографировали с помощью оптического микроскопа Ломо-АТ 054 и видеоокуляра DCM 510 SCOP. Статистическая обработка полученных данных выполнена с использованием прикладной компьютерной программы Microsoft Office Excel 2019 и StatSoft Statistica 13.3.

## Результаты и их обсуждение

*Анатомо-морфологические особенности строения листьев АП-1.* Общее анатомическое строение изучено на листьях АП-1, собранных в окрестностях г. Махачкалы, так как независимо от высоты над уровнем моря и места произрастания деревьев отличия наблюдаются только в количественных показателях.

Прежде всего изучены покровные ткани листовой пластинки с использованием парадермальных срезов. Выявлено, что клетки верхней эпидермы изодиаметрические, имеют многоугольную форму с прямыми стенками (длина – 34,8 мкм, ширина – 25,9 мкм), равномерно утолщенные, вдоль жилок полигональные (рис. 1). Число клеток на 1 мм<sup>2</sup> поверхности составляет 1374,5 шт. Кутикула адаксиальной эпидермы продольно-морщинистая, выступы слабо выражены и в форме прямых ребер направлены по длине клеток. Абаксиальная эпидерма мелкоклеточная (длина – 21 мкм, ширина – 14,6 мкм), клетки имеют многоугольную форму со слегка извилистыми стенками. Число клеток на 1 мм<sup>2</sup> составляет 2986,5 шт., что в 2 раза превышает показатели верхней эпидермы. Листья – гипостоматного типа. Волоски, простые длинные, остроконусовидные и шиловидные, серповидноизогнутые, расположены вдоль жилок листа.

Тип устьичного аппарата аномоцитный. Число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> листовой поверхности составляет 357,5 шт. (длина – от 22,5 до 35, ширина – от 17,5 до 27,5 мкм). На поперечных срезах толщина листовой пластинки составила 176,5 мкм. Высота клеток абаксиальной эпидермы (14,9 мкм) меньше, чем у адаксиальной (23,9 мкм). В клетках мезофилла располагаются кристаллы в виде друз. Палисадная ткань двурядная, клетки вытянутые: высота составляет 24 мкм, ширина – 7 мкм. Губчатая ткань 4-рядная, клетки ее плотно прижаты друг к другу, что больше характерно для структуры листа ксерофитов. Длина черешка листа составляет 0,97 см, диаметр – 1,5 мм, форма – желобчатая, с вытянутыми с верхней стороны краями (рис. 2). Эпидерма с верхней (вогнутой) стороны черешка имеет единичные простые остроконусовидные одноклеточные волоски – такие же, как на нижней стороне листовой пластинки. Кутикула черешка хорошо развита. Клетки эпидермы имеют овальную или округлую форму с размерами от 14 до 26 мкм.

Колленхима – пластинчатая 4–5-рядная. Во многих клетках коровой паренхимы содержатся кристаллы солей в виде друз (рис. 3). Межклетники коровой паренхимы небольшие, клетки крупные (17,5–82,5 мкм) в 3–5 слоев. Эндодерма выраженная, толщиной 32,7 мкм. Склеренхима прерывистая, развита неравномерно и сосредоточена в местах, где дилатируются сердцевидные лучи. Толщина ее составляет в среднем 144,2 мкм и состоит из клеток различных размеров: от 7,5 до 57,5 мкм.

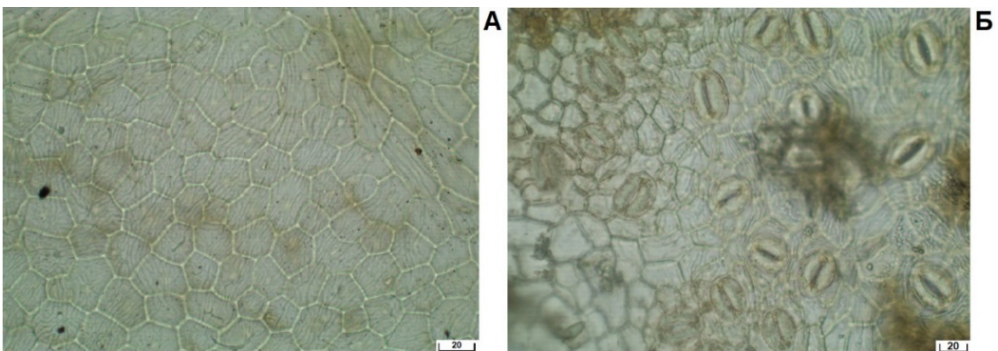
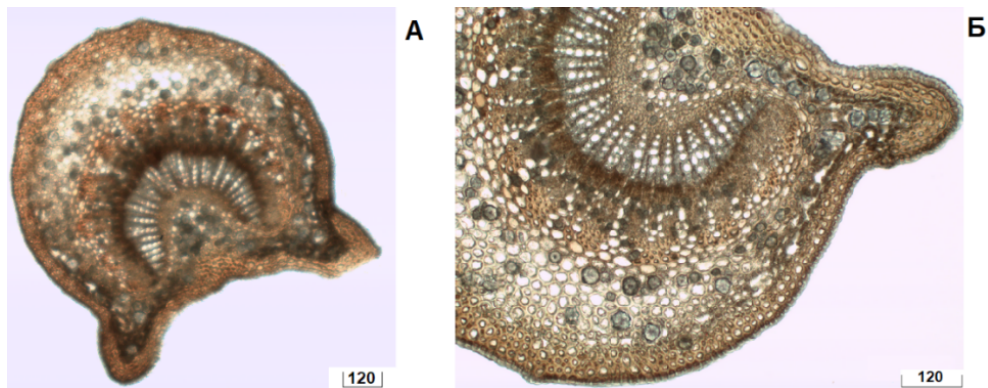
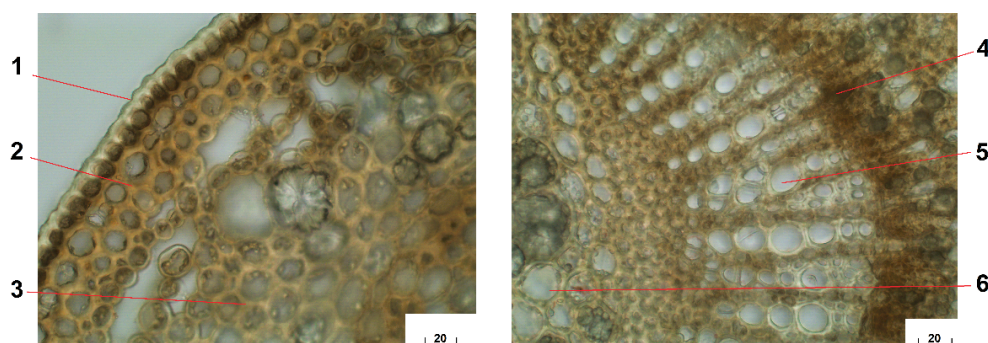


Рис. 1. Верхняя (А) и нижняя (Б) эпидермы листьев АП-1





**Рис. 2.** Поперечный срез черешка АП:  
А – общая форма; Б – соотношение тканей



**Рис. 3.** Ткани черешка АП:  
1 – эпидерма; 2 – колленхима; 3 – коровая паренхима;  
4 – флоэма; 5 – ксилема; 6 – перимедуллярная зона

В центральной части черешка расположен один коллатеральный пучок. Форма проводящего пучка с адаксиальной стороны – подковообразно-вогнутая. Клетки протофлоэмы визуально отличаются от метафлоэмы: они крупнее и заполнены кристаллами солей. Толщина ее составляет в среднем 100,3 мкм. Ксилема образована большим числом рядов (до 45), в каждом из которых в среднем имеется 5–12 сосудов. Ближе к перимедуллярной зоне и к флоэме сосуды мельче, в центре пучка они крупнее. Толщина ксилемы составляет 198 мкм. Перимедуллярная зона – выраженная, составляет по центру проводящего пучка 63,7 мкм.

Поскольку изученные растения АП представляют собой клоны с одинаковой генетической основой, то полученная информация по фенотипической изменчивости морфолого-анатомических признаков строения листьев вдоль высотного градиента является информативной.

*Количественная оценка изменчивости анатомических признаков листовой пластинки вдоль высотного градиента.* Адаптационный потенциал растительного организма в различных условиях произрастания проявляется в преобразованиях тканей и органов, которые имеют генетически обусловленные пределы. У древесных растений колебание параметров морфолого-анатомических признаков листьев имеет большую зависимость от места их расположения на побеге или в кроне. Поэтому для унифицирования паратипических внутрикронных колебаний признаков и оценки влияния внешних условий нами были мобилизованы листья одной генерации и на одной высоте от уровня земли у растений одного возраста. Естественно, что

на признаках листа отражаются и контрастные условия, складывающиеся на южной и северной сторонах крон деревьев. Поэтому формирование выборки морфологически близких листьев явилась основой достоверной и объективной интерпретации анатомических изменений, которые наблюдаются в листьях в зависимости от высоты над уровнем произрастания деревьев (высотный градиент) и контрастных условий на солнечной или теневой сторонах кроны.

При оценке морфологических показателей листовой пластинки АП-1 в зависимости от высотных уровней произрастания оказалось, что в трех точках изучения (ГЭБ, ЦЭБ, П) основные признаки имеют небольшой размах фенотипического реагирования с незначительной (9,5–13,9%) или средней (20,8%) изменчивостью (табл. 1). Относительная устойчивость показателей листьев указывает на наличие эндогенных механизмов, нивелирующих последствия от воздействия различных внешних факторов и контролирующих размеры элементов листа независимо от условий произрастания в пределах нормы реакции.

В то же время отсутствие больших различий в размерах листьев может быть следствием относительной стабильности условий мест произрастания: в г. Махачкале, в окрестностях селения Цудахар Внутреннегорного Дагестана и на Гунибском плато Среднегорного Дагестана. Однако известно, что последнее не является таковым. Условия Низменного, Внутреннегорного и Среднегорного Дагестана значительно отличаются как по уровню освещенности в силу различий высотных уровней, так и по распределению, количеству осадков и температурному режиму (Акаев и др., 1996). Из элементов листа существенные различия ( $\eta^2 = 13,2$ ) выявлены только в развитии черешка листьев. Это подтверждает существующее мнение о том, что особенности строения и развития черешка более информативны с точки зрения реакции организма на меняющиеся условия среды (Куркин и др., 2014).

Одновременно нами была поставлена задача оценки различий в развитии листьев и их внутренней структуры в зависимости от расположения на световой или теневой сторонах кроны деревьев (табл. 2). Анализ полученных данных показывает, что в условиях Низменного Дагестана (П) листья на разных сторонах кроны достоверно различаются по длине. При этом листья с северной стороны кроны более развиты, чем листья с южной стороны, что можно объяснить большей прогреваемостью последних на солнечной стороне. В целом можно констатировать, что на низменности листья крупнее на теневой стороне, а в Горном Дагестане – на световой стороне кроны.

Таблица 1

**Некоторые метрические и статистические характеристики морфологических признаков листьев АП вдоль высотного градиента (50, 1100, 1700 м н.у.м.)**

Признаки (N = 27)	$\bar{x} \pm S_x$ , см			$\eta^2$ , %	CV, %		
	ГЭБ	ЦЭБ	П		ГЭБ	ЦЭБ	П
Длина пластинки	7,5±0,24	7,8±0,19	7,9±0,23	4,1	13,9	10,2	12,4
Ширина пластинки	3,2±0,09	3,3±0,07	3,4±0,17	2,8	11,7	9,5	20,8
Длина черешка	0,92±0,03	0,88±0,03	0,99±0,03	13,2**	12,1	13,0	12,0

**Примечание.** Здесь и в остальных таблицах отличия достоверны: \*P > 0,95; \*\*P > 0,99; \*\*\*P > 0,999.

Меристические показатели элементов эпидермы листовой пластинки растений АП, произрастающих в условиях Низменного, Внутреннегорного и Среднегорного Дагестана, представлены в таблице 3. Вариабельность этих показателей незначительна, хотя несколько выше по сравнению с морфологическими признаками листа. Наибольшие различия выявлены в количестве эпидермальных клеток на единице площади на нижней стороне листьев. Так, на ЦЭБ этот показатель меньше на 1 мм<sup>2</sup>, чем в ГЭБ. Однако количество устьиц на единице поверхности листа на нижней эпидерме больше у растений на ЦЭБ, чем на ГЭБ. Различия по количеству клеток на верхней эпидерме намного ниже и доказаны между базами и питомником.

Общепризнано, что плотность и размеры устьиц на единице поверхности листа связаны с регулированием газообмена и транспирации и отражаются на оптимальной продуктивности фотосинтеза растений в соответствующих условиях [15]. Выявлено, что по сравнению с крупными мелкие устьица закрываются быстрее при потере влаги листом [3]. Однако в работах ряда исследователей результаты по изучению зависимости параметров устьиц от условий произрастания вдоль высотного градиента являются противоречивыми: одни авторы наблюдали уменьшение плотности устьиц и увеличение их размеров, другие не выявили каких-либо общих тенденций зависимости этих признаков вдоль высотного градиента [3]. Тем не менее они считают, что высокая плотность устьиц и соответственно меньшие их размеры у мезофитов в экстремальных условиях обитания являются адаптивным признаком [21], и рассматривают эту зависимость как функциональную адаптацию, необходимую для усиления транспирации и ослабления перегрева [9].

Таблица 2

**Количественные показатели морфологических признаков листа АП –1 в зависимости от сторон кроны и уровней произрастания**

Признаки, см (n = 27)	ГЭБ		ЦЭБ		П	
	юг	север	юг	север	юг	север
Длина пластинки	7,9±0,32	7,1±0,34	7,8±0,30	7,9±0,24	7,4±0,30	8,4±0,27*
Ширина пластинки	3,2±0,13	3,1±0,13	3,3±0,09	3,3±0,12	3,1±0,21	3,7±0,22
Длина черешка	0,96±0,02*	0,89±0,05	0,94±0,03*	0,82±0,03	0,97±0,04	1,01±0,04
Диаметр черешка	–	–	–	–	1,5,4±0,03	1,6±0,04*

Таблица 3

**Количественные показатели анатомических признаков эпидермы листа АП-1**

Число элементов на 1 мм <sup>2</sup> , шт.	ГЭБ		ЦЭБ		П	
	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	$\bar{x} \pm s_x$	V, %	$\bar{x} \pm s_x$	V, %
Кл вэ	1640,5±29,61	13,3	1588,0±30,22	14,0	1374,5±56,18***	30,0
Кл нэ	3089,8±34,21***	8,1	2944,4±46,24	11,5	2986,5±66,99	16,5
Устьиц нэ	347,9±7,12	15,0	402,6±9,70***	17,7	357,5±9,07	18,6

**Примечание.** Сокращения для всех представленных таблиц: вэ – верхняя эпидерма; нэ – нижняя эпидерма; кл – клетка; тк – ткани; ниж – нижняя; верх – верхняя.



Приспособление листьев АП к почвенно-климатическим условиям на территории ЦЭБ, где среднегодовое количество осадков меньше, чем на территории ГЭБ, а средняя дневная температура значительно выше, выразилось в увеличении количества устьиц на нижней эпидерме листовой пластинки, а в «Питомнике», где растения АП-1 выращивают в условиях орошения, показатели ниже.

Известно также, что мезофиты адаптируются к неблагоприятным условиям за счет уменьшения размеров клеток эпидермы и устьиц при увеличении их количества [5]. АП считается мезофитом, поэтому приспособление к высокой инсоляции (южная сторона) проявляется в увеличении во всех точках произрастания клеток на верхней и нижней эпидермах и количества устьиц на нижней эпидерме на единицу поверхности листовой пластинки.

В целом различия морфометрических показателей структурных элементов покровной ткани на парадермальном срезе доказаны у 8 признаков в 9 случаях из 32, и показатели этих признаков выше у теневых листьев, кроме длины клеток нижней эпидермы над жилками (табл. 4). В «Питомнике» и на ГЭБ различия выявлены по 3 признакам из 8, а у листьев с «Дороги» различия выявлены только у признака «Ширина клеток верхней эпидермы». В целом различий больше у показателей признаков нижней эпидермы (6 случаев), чем у верхней эпидермы (3 случая).

Таблица 4

**Морфометрические показатели структурных элементов покровной ткани листа АП-1 на разных уровнях произрастания и значимость различий в зависимости от сторон кроны (парадермальны́й срез)**

Признаки, мкм	П	Д	ГЭБ	ЦЭБ
Длина кл вэ	34,8±0,77	33,8±0,58	30,3±0,60	32,0±0,59
Ширина кл вэ	25,9±0,54	24,9±0,39*	23,0±0,37	23,1±0,36
Длина кл вэ над жилками	50,5±1,03	51,9±0,81	43,5±0,84	47,7±0,86
Ширина кл вэ над жилками	19,2±0,32***	19,4±0,28	18,7±0,26*	18,4±0,31
Длина кл нэ	21,0±0,43*	21,8±0,48	20,8±0,41	20,9±0,43
Ширина кл нэ	14,6±0,30**	15,2±0,30	14,6±0,29	14,4±0,27
Длина кл нэ над жилками	44,5±0,90	45,8±0,74	36,0±0,66	39,9±0,80*
Ширина кл нэ над жилками	15,6±0,23	16,1±0,24	15,8±0,27	15,4±0,21*
Длина устьиц нэ	28,7±0,28	28,8±0,27	29,4±0,25**	28,3±0,21
Ширина устьиц нэ	21,0±0,16	21,0±0,18	21,5±0,15***	21,4±0,14
Число побочных кл	5,7±0,07	5,9±0,07	6,1±0,08	6,1±0,08
Индекс формы устьиц	1,37±0,01	1,37±0,01	1,37±0,01	1,33±0,01

У структурных элементов покровной ткани листа АП-1 различия доказаны для длины и ширины клеток над жилками нижней эпидермы на ЦЭБ, для ширины клеток верхней эпидермы над жилками и длины и ширины устьиц на ГЭБ, для длины и ширины клеток и ширины клеток над жилками нижней эпидермы в «Питомнике», и только для ширины клеток верхней эпидермы – в условиях «Дороги», у остальных признаков различия являются недостоверными (табл. 4). При этом уровень варьирования показателей большинства признаков средний, кроме признаков «Длина и ширина устьиц нижней эпидермы». Для последних характерна низкая (9,9 и 10,5%) вариабельность, которая указывает на генетическую детерминированность показателей устьиц у АП-1.

В зависимости от условий среды могут меняться не только общие размеры клеток устьичных комплексов листа, но и их индексные характеристики. Так, индекс формы устьиц, отражающий отношение длины устьица к ширине и специфику дыхательной активности, у листьев АП принимает следующие значения: в условиях ГЭБ – 1,37; в условиях ЦЭБ – 1,33; «Питомник» – 1,37; «Дорога» – 1,37. Как видим, данные показатели дыхательного аппарата листа мало отличаются у изученных растений.

Анатомические различия элементов мезофилла листа АП-1 вдоль высотного градиента более выражены и по многим показателям доказаны (табл. 5). Большинство морфометрических признаков внутренней структуры листовой пластинки имеет низкий уровни изменчивости (5,8–15,0%).

Толщина кутикулы на нижней стороне листовой пластинки имеет повышенный уровень варьирования (23,0–32,4%) относительно верхней стороны (14,8–25,3%). Кутикула верхней и нижней эпидермы толще достоверно у листьев в условиях ЦЭБ. Эти признаки можно считать адаптивными, способствующими повышению устойчивости растений в засушливых условиях среды. Толщина столбчатого и губчатого мезофилла увеличивается с высотой над уровнем моря, соответственно толщина листа больше в условиях ГЭБ по сравнению с условиями ЦЭБ, и такое утолщение листовой пластинки происходит за счет развития всех тканей при одновременном уменьшении ее размеров [3, 5].

Отмеченное утолщение пластинки в зависимости от интенсивности солнечной инсоляции наблюдается у изученных образцов листьев АП-1 на южной стороне кроны во всех точках произрастания, кроме «Дороги». Специфичность изменений структуры листьев на освещенность в условиях техногенной нагрузки можно объяснить одновременным влиянием и других отрицательных факторов, в том числе поллютантов.

Таблица 5

**Морфометрическая характеристика анатомической структуры мезофилла листа АП-1 и значимость различий в зависимости от сторон кроны (поперечный срез листа)**

Признаки, мкм	ГЭБ		ЦЭБ		П	
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %
Толщина лист пласт	160,2±1,11***	9,3	149,7±1,30***	11,7	176,5±0,76***	5,8
Высота кл вэ	22,7±0,21	12,4	21,6±0,25**	15,0	23,9±0,21**	11,8
Высота кл нэ	13,9±0,15	14,4	13,5±0,14	13,8	14,9±0,15	13,6
Толщина палисадной тк	58,2±0,56***	12,8	55,5±0,70***	17,0	65,6±0,42***	8,5
Толщина губчатой тк	60,9±0,63***	13,8	55,2±0,58	14,2	65,4±0,52	10,8
Толщина верх кутикулы	2,7±0,04	18,6	2,7±0,05***	25,3	2,3±0,03	14,8
Толщина ниж кутикулы	1,8±0,04*	28,8	2,2±0,05***	32,4	1,5±0,03***	23,0

Реакция кутикулы у образцов, взятых с разных точек произрастания, различается в пределах кроны. Толщина верхней и нижней кутикул достоверно больше у световых листьев с точек ЦЭБ и «Дорога», чем у теневых с точек ГЭБ и «Питомник». Чем жестче условия произрастания (ЦЭБ и «Дорога»), тем толще кутикула с южной стороны кроны, и наоборот (ГЭБ и «Питомник»). В целом на нижней стороне изменение толщины кутикулы доказано для всех точек произрастания АП-1. При объединении данных признаков поперечного среза листовой пластинки для всей выборки различия не доказаны только для признака «Высота клеток нижней эпидермы».

Важным приспособительным признаком наряду с количеством устьиц является количество трихом, которые также влияют на скорость транспирации листьев. Однако количественную характеристику признаков трихом, а также их размеров не удалось отразить в работе в связи с неравномерностью опушения листовой пластинки АП и приуроченностью трихом к жилкам.

В некоторых источниках литературы обсуждается мнение о том, что чем пассивнее реакция на тот или иной фактор среды, тем выше адаптивный потенциал растительного организма, и наоборот. По этим показателям предложено выделять признаки чувствительные (биоиндикаторные) и устойчивые [21]. В нашем эксперименте коэффициент вариации морфолого-анатомических признаков листьев алычово-персикового гибрида не показал зависимость от условий произрастания. Тем не менее по уровню вариации показателей признаки листа АП-1, произрастающих в разных экологических условиях, подразделены нами на группы: с низкой ( $CV$  до 15%) и средней вариабельностью (от 16 до 35%).

К признакам с высоким адаптивным потенциалом (к устойчивым признакам) отнесены признаки «Длина листовой пластинки», «Высота клеток эпидермы», «Толщина столчатого и губчатого мезофилла листа», «Длина черешка». К чувствительным отнесены признаки «Число клеток эпидермы», «Число устьиц», «Ширина листовой пластинки», «Толщина верхней и нижней кутикул». Признаки с изменчивостью выше 36% не выявлены.

Анализ структурных особенностей листовой пластинки АП-1 позволяет на основе характеристики анатомических признаков, отражающих влияние внешних условий, определить экологическую пластичность в пределах генетической нормы. На основе таких выявленных признаков, как наличие трихом, мелкоклеточность, погруженные устьица, наличие друз и плотно расположенный мезофилл листа, можно говорить о ксероморфности структуры листовой пластинки АП-1, что важно для успешности произрастания этого подвоя и привитых на нем сортов в относительно засушливых условиях Внутреннегорного Дагестана.

Полученные результаты могут быть использованы при интродукции растений на научной основе, при проведении работ по поиску растений-мониторов, чувствительных к воздействию поллютантов, и в генетико-селекционных исследованиях.

*Петиолярная анатомия АП-1 вдоль высотного градиента.* Анатомическое строение вегетативных органов растений: корня, стебля, листа – является относительно постоянным и типичным для двудольных растений. Однако строение черешка листа (петиолярная анатомия), имея видовую специфичность, отличается большим разнообразием диагностических признаков, позволяющих проводить анализ возможных адаптаций в связи с условиями произрастания [7, 10, 12, 17].

Таким образом, в связи с общепризнанными адаптационными изменениями, которые характерны для черешка при изменении условий произрастания, изучение особенностей строения черешка листа АП-1 вдоль высотного градиента в Дагестане представляет как теоретический, так и практический интерес.

При характеристике структурных элементов листовых черешков важно прежде всего выявить экологическую обусловленность морфометрических параметров выборок вдоль высотного градиента произрастания растений АП-1. Проанализировано было 22 признака (табл. 6).

**Средние показатели, мкм, вариация признаков черешка листьев  
с высотных уровней произрастания АП-1 и различия между сторонами кроны  
(поперечный срез черешка) (N = 540)**

Признаки	П, мкм	CV, %	ЦЭБ, мкм	CV, %	ГЭБ, мкм	CV, %	Д	CV, %	F
Толщина кутикулы	4,5	18,7	4,2	22,6	3,8*	29,5	4,6**	17,9	25,5
Высота кл эп	22,0	13,4	20,3	15,3	20,0	17,1	20,7	15,7	12,9
Ширина кл эп	22,6*	21,2	21,4*	22,5	19,1***	20,2	21,2	20,6	19,8
Толщина колл	115,2	14,9	102,7**	15,9	92,9***	19,8	107,7	14,2	55,6
Танг диам кл колл	33,9***	26,4	30,3	29,2	27,8**	27,8	29,8	25,4	16,9
Рад диам кл колл	30,0***	27,8	26,8	30,1	24,4*	28,5	25,6	25,7	18,3
Толщина кор паренх	225,0***	23,3	204,1**	17,6	195,1*	26,1	176,5***	24,4	34,4
Танг диам кл кор пар	46,6	32,6	42,9	28,3	37,6	30,2	38,7	27,4	19,7
Рад диам кл кор пар	38,8**	31,7	36,6	28,4	32,0	31,0	31,5	26,5	21,0
Толщина энд	32,7	31,9	40,1***	34,6	32,2**	36,4	30,6*	32,5	24,0
Танг диам кл энд	28,9	20,3	33,0***	30,5	27,6***	28,9	26,5	19,1	25,6
Рад диам кл энд	46,1*	22,3	38,2***	28,0	38,4***	21,8	43,3	17,2	30,7
Толщина склер	144,2***	19,8	90,4***	21,2	89,5***	20,3	143,4	15,2	349,1
Танг диам кл склер	21,0**	51,0	18,8	43,7	15,0	60,0	17,6	45,5	13,5
Рад диам кл склер	14,1**	44,5	13,3	39,0	10,9*	53,0	12,0	42,7	11,2
Толщина флоэмы	100,3***	18,5	110,0	23,9	98,7*	23,5	96,0*	25,0	12,5
Толщина ксилемы	198,0*	15,6	158,8	13,7	131,2***	13,3	176,7	12,1	263,8
Рад диам сосудов	16,8	36,8	19,1	36,9	17,8	37,0	15,1	38,1	12,4
Танг диам сосудов	15,9	29,4	17,3	28,9	16,4	30,5	13,6	33,2	20,3
Толщина пер зоны	63,7***	25,4	65,0***	26,6	59,2	20,0	48,4	25,0	48,1
Танг диам кл пер зоны	13,0*	31,1	13,2	33,2	12,1	31,1	11,0	26,8	12,1
Рад диам кл пер зоны	10,0*	29,7	10,6	30,1	9,7	31,4	8,2	29,5	21,9

**Примечание.** Сокращения здесь и в других таблицах: толщ – толщина; кл – клетка; эп – эпидерма; колл – колленхима; танг – тангентальный; рад – радиальный; кор – коровая; диам – диаметр; пар – паренхима; склер – склеренхима; энд – эндодерма; пер – перимедулярный. По критерию F отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$ .

Наиболее существенные изменения были обнаружены в черешках на разных высотных уровнях в развитии склеренхимы, ксилемы и колленхимы. На долю этих признаков приходится до 70% от всей изменчивости учетных признаков, и более развитыми оказались они в условиях Низменного Дагестана (Махачкала).

В условиях Махачкалы в отличие от других условий произрастания у деревьев АП-1 происходит увеличение показателей 15 признаков из 22 учетных. При этом варибельность показателей CV признаков («кроме ширины клеток эпидермы» и «тангентального диаметра клеток колленхимы») снижается. Такое снижение является однозначно следствием воздействия более высоких температур в летний период в условиях Низменного Дагестана. Не коснулись больших изменений размеры сосудов (при значительном увеличении размеров всей ксилемы черешка) и перимедуллярной зоны. Последний признак более развит в условиях Внутреннегорного Дагестана. В условиях ГЭБ разброс показателей заметно выше у 13 признаков, что больше, чем в двух других условиях. По остальным 9 признакам различия показателей CV являются незначительными.

Можно утверждать, что условия ГЭБ ввиду большего количества атмосферных осадков в летний период и снижения температуры воздуха с высотой над уровнем моря оказались более благоприятными для произрастания АП-1. И по развитию признаков, и по изменчивости их параметров условия ЦЭБ оказались промежуточными для растений АП-1.

Если разместить места произрастания растений АП-1 в порядке снижения общих благоприятных условий от Гунибского плато, где высотные условия по влажности и температуре считаются более благоприятными для произрастания деревьев (лесная зона), затем «Питомник», где осуществляется регулярный полив, и Цудахарская ЭБ с относительно засушливыми условиями, характерными для Внутреннегорного Дагестана, и, наконец, у «Дороги» в поселке Ленинкент, где АП растут вблизи асфальтового покрытия, то можно прокомментировать полученный убывающий ряд цифр по значимости различий между северной и южной сторонами крон (14, 14, 8, 4): происходит постепенное снижение разброса показателей анатомических признаков по мере ухудшения условий произрастания. В условиях «Дороги» различия сохранились только у признаков «Толщина кутикулы», «Толщина коровой паренхимы», «Толщина эндодермы» и «Толщина флоэмы (табл. 6).

Из 4 точек произрастания у «Дороги» (в условиях техногенной нагрузки) подавляющее большинство анатомических признаков черешка, как и листовой пластинки, не имеет достоверных различий. В «Питомнике» (условно фоновый), наоборот, уровень достоверности различий большинства показателей признаков теневых и световых листьев высокий, что можно рассматривать как проявление нормы реакции в более широких пределах. В условиях же техногенной нагрузки порог реализации показателей снижается. Антропогенное загрязнение городской среды и высокая прогреваемость асфальтового покрытия приводят к снижению варибельности морфолого-анатомических показателей признаков листьев АП-1.

Морфометрическая характеристика тканей черешков листьев АП-1 в пределах кроны показала специфичность влияния изменений анатомической структуры на освещенность (табл. 7).

Известно, что прочность черешков листьев обуславливается развитием механических тканей. В нашем случае толщина большинства механических тканей больше у световых листьев в точке ГЭБ, а в точках «Питомник» и ЦЭБ – у теневых. В условиях г. Махачкалы склеренхима значительно толще, что, возможно, связано не столько с высокой инсоляцией, сколько с ветровыми нагрузками, которые испытывают листья деревьев. Аналогично реагируют на освещенность и проводящие ткани, в том числе ксилема, которая наряду с транспортной выполняет и механическую функцию.



Таблица 7

**Средние показатели признаков черешка листьев объединенной выборки  
и выборок с высотных уровней произрастания АП-1 (ГЭБ, ЦЭБ, Махачкала)  
в зависимости от экспозиции сторон кроны**

Признаки, мкм	Д		ЦЭБ		ГЭБ		П		Ф	Ф
	север	юг	север	юг	север	юг	север	юг	север	юг
Толщ кутикулы	4,5	4,8	4,3	4,1	4,0	3,6	4,5	4,4	5,6	23,4
Высота кл эп	20,6	20,8	20,6	19,9	20,0	20,1	21,8	22,2	4,9	9,0
Ширина кл эп	20,7	21,6	22,2	20,7	18,1	20,0	23,4	21,8	25,1	3,2
Толщина колл	109,1	106,3	98,9	106,5	84,3	101,4	115,9	114,4	69,8	9,3
Танг диам кл колл	30,0	29,7	31,3	29,3	26,1	29,4	36,7	31,1	23,8	–
Рад диам кл колл	25,7	25,5	27,4	26,3	23,3	25,6	32,2	27,8	21,6	–
Толщина кор паренх	195,9	157,1	212,1	196,1	187,1	203,0	249,8	200,2	25,7	41,1
Танг диам кл кор пар	39,4	38,0	43,8	42,1	36,4	38,8	48,4	44,8	14,0	6,6
Рад диам кл кор пар	32,4	30,6	37,5	35,7	31,2	32,8	41,3	36,3	17,0	6,5
Толщина энд	28,7	32,4	32,6	47,6	29,8	34,6	33,5	31,9	4,5	36,9
Танг диам кл энд	26,1	27,0	28,4	37,6	25,1	30,1	29,5	28,3	12,4	29,2
Рад диам кл энд	44,0	42,6	42,3	34,1	35,3	41,6	48,0	44,2	31,3	22,9
Толщина склеренхимы	142,8	144,1	95,3	85,6	84,5	94,6	154,3	134,0	223,3	167,7
Танг диам кл склер	16,8	18,4	19,3	18,3	13,7	16,3	23,2	18,8	18,3	–
Рад диам кл склер	11,8	12,2	13,6	12,9	9,9	11,8	15,4	12,8	17,2	–
Толщина флоэмы	99,9	92,1	108,9	111,2	94,4	103,0	108,2	92,4	6,6	20,6
Толщина ксилемы	179,6	173,7	157,2	160,3	124,0	138,4	202,6	193,4	181,7	96,2
Рад диам сосудов	15,4	14,9	18,3	19,9	18,1	17,5	17,2	16,3	3,7	10,7
Танг диам сосудов	13,9	13,3	16,9	17,8	16,3	16,5	16,3	15,5	6,7	15,3
Толщина пер зоны	49,6	47,2	56,9	73,1	57,6	60,8	69,6	57,8	34,2	52,5
Танг диам кл пер зоны	10,9	11,2	12,8	13,6	12,3	11,8	13,7	12,3	8,8	6,4
Рад диам кл пер зоны	8,1	8,3	10,4	10,9	10,1	9,3	10,5	9,6	13,5	11,0

**Примечание.** По критерию F отмечены эффекты, значимые на уровне  $p < 0,05$ .

Развитие проводящих тканей находится в прямой зависимости от действия ряда факторов (количества осадков, температуры, техногенной нагрузки). С повышением показателей этих факторов снижается активность камбия и, соответственно, уменьшается прирост проводящих тканей. При этом прирост ксилемы больше зависит от количества осадков, а прирост флоэмы – от температуры [6]. Полученные нами результаты в двух точках произрастания (в различных городских условиях «Питомник» и «Дорога») также подтверждают эту закономерность. У растений, произрастающих в условиях Внутреннегорного и Среднегорного Дагестана (ГЭБ, ЦЭБ), наоборот, показатели признаков «Толщина флоэмы и ксилемы» выше у световых листьев, причем различия достоверны по обоим показателям. Возможно, это связано прежде всего с климатическими факторами (в горах недостаток тепла испытывают листья с северной стороны кроны). С высотой над уровнем моря параметры флоэмы по северной стороне уменьшаются, а по южной стороне – увеличиваются. В итоге в объединенной выборке высота не оказывает достоверного влияния на ее параметры. Такая же тенденция прослеживается и в развитии перимедуллярной зоны и эндодермы.

В Низменном Дагестане наблюдается общее снижение вариабельности параметров признаков у листьев, собранных с южной стороны кроны, по сравнению листьями, собранными с северной стороны, хотя у растений, выращенных у дороги, не все однозначно, особенно по толщине кутикулы и эндодермы (табл. 8). В то же время с высотой над уровнем моря (Внутреннегорный и Среднегорный Дагестан) у признаков «Толщина эндодермы», «Тангентальный диаметр клеток эндодермы», «Толщина флоэмы» и «Толщина перимедуллярной зоны» наблюдается увеличение показателей у листьев, расположенных на южной стороне кроны, хотя и для этих же признаков с северной стороны кроны различия также доказаны (кроме показателей эндодермы). Развитие колленхимы у листьев на северной стороне кроны вносит в общую дисперсию более весомый вклад, чем развитие этой ткани у листьев, собранных с южной стороны кроны ( $F = 100,3$  и  $12,0$  соответственно).

В объединенной выборке только у 5 признаков (толщина кутикулы, высота клеток эпидермы, радиальный диаметр склеренхимы, толщина эндодермы и тангентальный диаметр ее клеток) происходит увеличение показателей CV у листьев со световой стороны кроны. Незначительно увеличились и показатели перимедуллярной зоны. В целом значительно выше изменчивость признаков черешка по сравнению с показателями признаков листовой пластинки.

Общий разброс изменчивости у 176 изученных показателей следующий: CV менее 15% – у 4 признаков в 10 случаях; CV от 15 до 30% – у 20 признаков и в 108 случаях, что составляет 61,4%; CV более 30% – у 14 признаков и в 57 случаях. На всех уровнях выращивания АП высокое колебание значений имеют 2 признака: тангентальный и радиальный диаметры клеток склеренхимы. Это связано с включением в ткань на более поздних этапах развития, кроме склеренхимных волокон и склереид, которые, как известно, могут принимать разнообразные формы, что сказывается на колебании общих параметров ткани на поперечном срезе. Особенно информативными являются показатели двух признаков: ксилемы и колленхимы. На каждой точке произрастания у обоих признаков значения CV относительно низкие: у первого признака показатели колеблются в пределах от 11,7 до 15,9%, у второго – от 11,0 до 17,8%. При этом значения CV объединенной выборки выше: от 20,1 до 24,6% в первом случае и от 17,3 до 19,8% – во втором, то есть в конкретных условиях среды показатели этих признаков весьма стабильны, но при изменении условий параметры изменяются до какого-то нового уровня и вновь стабилизируются. Можно сказать, что толщина ксилемы и колленхимы чувствительна к изменению высотных условий произрастания АП-1, и морфометрические параметры этих уровней являются индикаторными.

**Вариабельность (CV, %) показателей  
анатомических признаков черешка листьев АП-1 с разных сторон кроны  
на разных высотных уровнях произрастания**

Признаки	ГЭБ		П		ЦЭБ		Общее	
	север	юг	север	юг	север	юг	север	юг
Толщ кутикулы	25,0	33,4	19,6	17,7	18,9	25,9	21,5	26,7
Высота кл эп	18,1	16,1	14,0	12,8	13,5	16,9	15,6	15,9
Ширина кл эп	18,3	20,5	20,2	21,8	21,9	22,6	23,1	21,9
Толщина колл	17,8	17,3	15,7	14,1	11,0	17,6	19,8	17,3
Танг диам кл колл	27,6	26,9	24,8	25,4	30,1	27,8	30,6	26,7
Рад диам кл колл	28,1	28,3	28,1	24,9	29,3	31,0	31,5	28,2
Толщина кор паренх	33,0	17,7	23,2	15,2	17,9	16,3	27,4	16,5
Танг диам кл кор пар	31,2	29,1	36,0	27,7	28,0	28,8	34,4	29,0
Рад диам кл кор пар	33,1	29,0	31,8	30,0	26,9	29,9	32,6	30,0
Толщина энд	40,4	31,6	33,5	30,0	28,5	28,7	34,4	35,2
Танг диам кл энд	22,0	30,5	20,3	20,2	21,0	29,9	22,1	30,7
Рад диам кл энд	22,4	18,5	22,7	21,1	23,2	29,3	26,1	25,0
Толщина склеренхимы	16,9	21,4	19,9	16,6	14,8	25,9	33,5	28,7
Танг диам кл склер	42,7	68,7	50,9	47,9	47,4	39,3	53,4	52,3
Рад диам кл склер	37,7	60,4	43,7	43,0	42,6	34,7	46,2	46,5
Толщина флоэмы	26,5	19,8	17,2	16,1	23,9	24,0	23,4	22,0
Толщина ксилемы	12,2	12,0	15,9	15,0	11,7	15,0	24,6	20,1
Рад диам сосудов	36,0	38,1	38,2	35,3	40,4	33,4	38,2	36,4
Танг диам сосудов	33,3	27,6	29,6	29,1	28,7	28,9	30,5	29,1
Толщина пер зоны	18,4	21,0	24,9	21,6	21,1	24,7	24,1	25,1
Танг диам кл пер зоны	29,0	33,3	32,0	28,7	32,2	33,9	31,4	32,7
Рад диам кл пер зоны	30,7	31,8	30,1	28,5	26,7	32,9	29,2	32,0
CV до 15%	1	1	1	3	4	1	0	0
CV 15–30%	12	13	13	16	13	15	11	14
CV более 30%	9	8	8	3	5	6	11	7

Существующие различия между признаками черешка вдоль высотного градиента (50, 1100 и 1750 м н.у.м.) уточнены и по итогам дисперсионного анализа. Максимальную долю изменчивости обеспечивают признаки колленхимы, ксилемы и склеренхимы. Эти же признаки, как было показано выше, имеют минимальную изменчивость внутри выборок и максимальную – в объединенной выборке (табл. 9). При этом данные отличия как у листьев с северной стороны, так и у листьев с южной стороны кроны, с высотой над уровнем моря снижаются ( $r = -0,47; -0,70; -0,75$  соответственно). Таковой является общая тенденция и по большинству признаков.

Таблица 9

**Компоненты дисперсии и регрессии по показателям черешка АП-1 объединенной выборки вдоль высотного градиента**

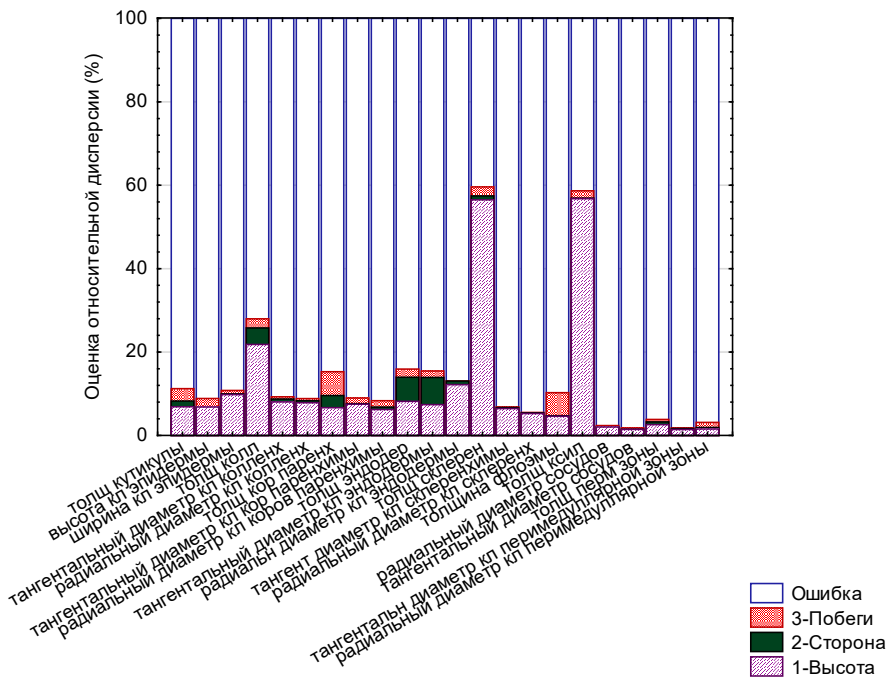
Признаки	$\eta^2$ , %	$r^2$ , %	$r_{xy}$	$\Delta r$
Толщ кутикулы	6,9***	6,3***	-0,25***	91,3
Высота кл эп	6,8***	6,4***	-0,25***	94,1
Ширина кл эп	9,8***	8,8***	-0,30***	89,8
Толщина колл	21,8***	21,7***	-0,47***	99,5
Танг диам кл колл	8,0***	8,0***	-0,28***	100,0
Рад диам кл колл	7,8***	7,8***	-0,28***	100,0
Толщина кор паренх	6,7***	6,6***	-0,26***	98,5
Танг диам кл кор пар	7,5***	7,0***	-0,27***	93,3
Рад диам кл кор пар	6,2***	5,5***	-0,23***	88,7
Толщина энд	8,2***	0,1	0,02	1,2
Танг диам кл энд	7,4***	0,1	-0,02	1,4
Рад диам кл энд	12,2***	10,3***	-0,32***	84,4
Толщина склеренхимы	56,5***	49,3***	-0,70***	87,3
Танг диам кл склер	6,4***	5,9***	-0,24***	92,2
Рад диам кл склер	5,3***	4,4***	-0,21***	83,0
Толщина флоэмы	4,6***	0,0	0,00	0,0
Толщина ксилемы	56,8***	56,7***	-0,75***	99,8
Рад диам сосудов	2,0**	0,7	0,08	35,0
Танг диам сосудов	1,5*	0,3	0,06	20,0
Толщина пер зоны	2,6***	1,0*	-0,10*	38,5
Танг диам кл пер зоны	1,4*	0,7	-0,08	50,0
Рад диам кл пер зоны	1,6*	0,1	-0,03	6,3

Несколько иная картина выявлена по толщине флоэмы. У черешков листьев с северной стороны кроны с высотой над уровнем моря она уменьшается, по южной стороне – увеличивается. В итоге в объединенной выборке высота н.у.м. не показала достоверного влияния на развитие флоэмы. Такая же картина наблюдается по толщине перимедуллярной зоны и эндодермы.

По северной стороне кроны доля изменчивости, которая приходится на высотные условия произрастания (доля  $\eta^2$  от  $\eta^2$ )  $\Delta\eta$ , в целом выше, то есть листья с северной стороны кроны более чувствительны к изменениям экологических условий. На некоторые признаки оказывают влияние не только сторона, но и различия между побегами. В целом влияние высотного градиента является очевидным и бесспорным. Доля влияния по  $\eta^2$  значительна и по ключевым признакам составляет по толщине колленхимы 21,8, по склеренхиме – 56,5, по ксилеме – 56,8. Влияние стороны кроны доказано по 7 признакам при  $\eta^2$  на уровне от 0,5 до 6,5, влияние побега – по 12 признакам при  $\eta^2$  от 1,2 до 5,7, что значительно ниже влияния высотных условий (рис. 4).

Из 484 возможных вариантов корреляционных взаимосвязей всех учтенных признаков черешка выявленные достоверные связи распределились по экспериментальным точкам следующим образом: ГЭБ – 114; ЦЭБ – 144; «Дорога» – 132; «Питомник» – 222 (табл. 10). По теневой стороне кроны достоверных связей больше (310), чем по световой стороне (210). Из общего числа связей, по которым установлена их достоверность, связей, у которых коэффициент корреляции  $r \geq 0,3$ , оказалось значительно меньше (36).

Для построения оптимизированного графика корреляционной структуры приведенных выше признаков была применена их визуальная кластеризация с использованием алгоритма Фрухтермана-Рейнгольда в программе RStudio [23] с «отсеканием» связей при уровне корреляций  $r < 0,30$  (рис. 5).

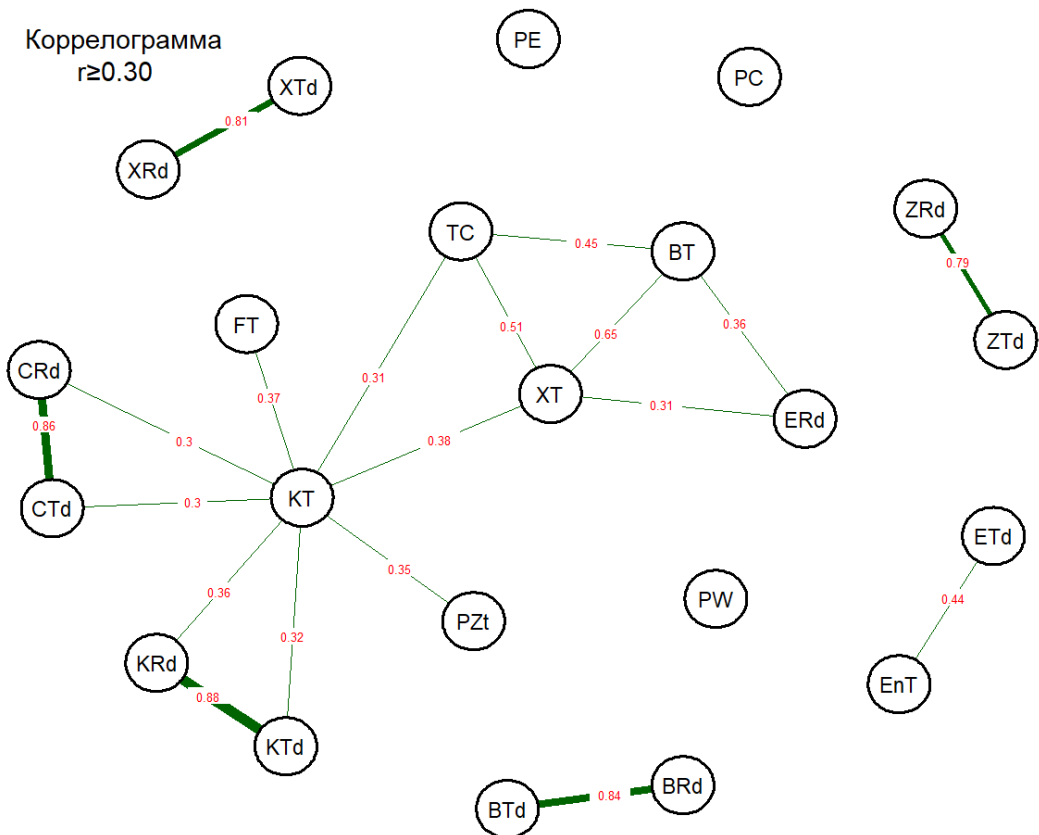


**Рис. 4.** Результаты трехфакторного анализа ( $\eta^2$ ) по показателям: высота над уровнем моря, побег и сторона кроны



**Количественный учет достоверных корреляционных связей признаков черешка в объединенной выборке**

Учетные признаки	Обозначения	ГЭБ	ЦЭБ	Д	П	Сев.	Юг	$r \geq 0,3$
Толщ кутикулы	PC	1	7	2	4	7	6	0
Высота кл эп	PE	1	4	4	2	12	4	0
Ширина кл эп	PW	3	3	3	8	17	6	0
Толщина колл	TC	7	7	10	12	10	9	1
Танг диам кл колл	CTd	7	6	5	13	17	8	2
Рад диам кл колл	CRd	8	5	5	13	18	12	2
Толщина кор паренх	KT	<b>11</b>	<b>13</b>	<b>11</b>	<b>17</b>	<b>21</b>	<b>20</b>	<b>8</b>
Танг диам кл кор пар	KTd	4	8	5	7	14	6	2
Рад диам кл кор пар	KRd	5	9	9	10	17	10	2
Толщина энд	EnT	7	8	5	5	11	11	1
Танг диам кл энд	ETd	8	7	3	7	14	11	1
Рад диам кл энд	ERd	8	7	8	12	16	10	2
Толщина склеренхимы	BT	8	7	7	19	16	15	3
Танг диам кл склер	BTd	2	5	7	8	15	8	1
Рад диам кл склер	BRd	1	6	6	9	16	6	1
Толщина флоэмы	FT	9	12	4	16	17	14	1
Толщина ксилемы	XT	12	10	11	9	10	12	4
Рад диам сосудов	XRd	2	3	8	9	5	6	1
Танг диам сосудов	XTd	4	2	11	7	7	7	1
Толщина пер зоны	PZt	3	11	5	15	18	12	1
Танг диам кл пер зоны	ZTd	2	2	1	10	10	8	1
Рад диам кл пер зоны	ZRd	1	2	2	10	10	9	1
Общее число корреляций		114	144	132	222	310	210	36



**Рис. 5.** Структура корреляций анатомических признаков черешка

Из указанных на рисунке признаков «Толщина кутикулы – PC», «Высота клеток эпидермы – PE» и «Ширина клеток эпидермы – PW» не связаны ни с одним из учтенных признаков. Некоторые связи являются чисто функциональными: например, радиальный и тангентальный диаметры перимедуллярной зоны, склеренхимы, сосудов и др. Таких связей с показателями  $r \geq 0,3$  оказалось 16 из 36. Отрицательными являются только отношения между толщиной склеренхимы, тангентальным диаметром эндодермы и толщиной перимедуллярной зоны, то есть с высотой над уровнем моря по мере снижения размеров склеренхимы, что достоверно показано для растений АП-1, тангентальный диаметр эндодермы и толщина перимедуллярной зоны увеличиваются. При этом толщина склеренхимы положительно связана с радиальным диаметром эндодермы и толщиной ксилемы. Кроме того, показана положительная связь коровой паренхимы не только с элементами, из которых сложена сама, но и с флоэмой, ксилемой и перимедуллярной зоной.

## Выводы

1. Количественный анализ анатомических признаков пластинки и черешка листьев гибрида АП-1 позволил выявить размах показателей (пластичность) под влиянием контрастных внешних условий вдоль высотного градиента (от 50 до 1700 м н.у.м.) и адаптивный характер выявленных особенностей. Полученные данные по структурным признакам листьев, выращенных в различных условиях, позволили определить пределы генетической нормы, что можно использовать в дальнейшем и при оценке

сортов различных косточковых культур с учетом производственных задач питомниководства и садоводства.

2. Адаптивные изменения анатомического строения листьев позволяют растениям, произрастающим в сложных экологических условиях, проявлять устойчивость к неблагоприятным факторам среды для реализации своей онтогенетической программы. Из признаков листовой пластинки АП-1 чувствительными к условиям среды оказались число клеток нижней эпидермы, количество устьиц, длина клеток верхней и нижней эпидермы над жилками, толщина листовой пластинки, толщина губчатой ткани, толщина верхней и нижней кутикулы, а у черешка – толщина колленхимы, склеренхимы и ксилемы. Вышеперечисленные, наиболее чувствительные к условиям произрастания признаки можно использовать в качестве индикаторов.

3. Чрезмерное развитие склеренхимы в условиях Низменного Дагестана и высокая положительная коррелятивная связь этой ткани с колленхимой и ксилемой можно связать с постоянным воздействием сильных ветров. Зависимость строения тех или иных частей растения от характера испытываемых ими нагрузок показана с использованием многих примеров [14].

4. В качестве таксоноспецифических признаков листа АП-1 предложены извилистость стенок клеток эпидермы, типы простых и железистых остроконусовидных, шиловидных и серповидноизогнутых трихом, аномоцитный тип устьичного комплекса, углубление устьиц относительно эпидермы, овальная форма поперечного сечения черешка с городчатыми краями, вместилища с липофильным секретом во флоэмной части и наличие друз оксалата кальция в коровой паренхиме.

5. Снижение вариабельности показателей CV признаков черешков (кроме ширины клеток эпидермы и тангентального диаметра клеток колленхимы) в условиях Низменного Дагестана является следствием более высоких температур в летний период. В условиях ГЭБ разброс показателей заметно выше, чем на ЦЭБ и в Махачкале. Можно утверждать, что условия ГЭБ ввиду большего количества атмосферных осадков в летний период и снижения температуры воздуха с высотой над уровнем моря оказались более благоприятными для произрастания АП-1. И по развитию признаков, и по изменчивости их параметров условия ЦЭБ оказались промежуточными для растений АП-1.

6. В пределах кроны дерева ткани черешка показали специфичность изменений анатомической структуры на освещенность. При этом толщина большинства механических тканей больше у световых листьев в точках ЦЭБ и ГЭБ, а в «Питомнике» – у теневых. Объясняются такие изменения высокой световой и термической нагрузкой, которой подвержены на южной стороне кроны листья деревьев в условиях г. Махачкалы. Аналогично реагируют на освещенность и проводящие ткани. Известно, что чем сильнее действие негативного фактора, тем ниже камбиальная активность и, соответственно, уменьшается толщина ксилемы и флоэмы. С высотой над уровнем моря параметры флоэмы по северной стороне уменьшаются, а по южной стороне – увеличиваются. Такой же является тенденция и в развитии перимедуллярной зоны и эндодермы.

7. В объединенной выборке только у 5 признаков (толщина кутикулы, высота клеток эпидермы, радиальный диаметр склеренхимы, толщина эндодермы и тангентальный диаметр ее клеток) происходит увеличение показателей CV. Незначительно увеличились и показатели перимедуллярной зоны. По сравнению с показателями признаков листовой пластинки изменчивость признаков черешка возросла значительно. Общий разброс из 176 возможных показателей является следующим: CV менее 15% – у 4 признаков в 10 случаях; CV от 15 до 30% – у 20 признаков и в 108 случаях, что составляет 61,4%; CV более 30% – у 14 признаков и в 57 случаях.

8. Изменчивость признаков черешка по сравнению с показателями признаков листовой пластинки значительно выше на всех уровнях выращивания АП-1, доля признаков с CV от 15 до 30% составила 61,4%. Высокое колебание значений имеют признаки клеток склеренхимы, что связано с включением в эту ткань склереид. Особенно информативной является изменчивость показателей ксилемы и колленхимы. У обоих признаков в каждой из 3 точек значения CV относительно низкие. При этом значения CV объединенной выборки выше, то есть в конкретных условиях среды показатели этих признаков являются стабильными, но при изменении условий параметры перестраиваются до какого-то нового уровня и вновь стабилизируются. Отсюда вытекает, что толщина ксилемы и колленхимы чувствительна к изменению высотных условий произрастания АП, а их морфометрические параметры являются индикаторными.

### Библиографический список

1. Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С. Физическая география Дагестана: Учебное пособие. – Махачкала: ДГПУ «Школа», 1996. – 382 с.
2. Асадулаев З.М., Юсупов Г.Д. Выращивание клоновых подвоев и саженцев яблони, груши и айвы. – Махачкала: ДГПУ, 2005. – 224 с.
3. Бабоша А.В., Кумахова Т.Х., Рябченко А.С., Комарова Г.И. Полиморфизм устьиц листьев яблони *Malus domestica* Borkh. в горах и на равнине // Известия РАН. Серия «Биология». – 2020. – № 4. – С. 361–374.
4. Барыкина Р.П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы: Справочник. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
5. Василевская В.К. Формирование листа засухоустойчивых растений. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. – 183 с.
6. Гамалей Ю.В. Природа транспортных сетей сосудистых растений. Контроль их развития в онтогенезе // Материалы Международной конференции «Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под действием факторов среды». – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2011. – С. 89–94.
7. Захарова Е.А. Сравнительная анатомия черешков представителей *Carum* s.l. (Ariaceae) // Ботанический журнал. – 2015. – № 7. – С. 676–687.
8. Трунов Ю.В., Гудковский В.А., Каширская Н.Я. и др. Интенсивные сады яблони средней полосы России: Монография / Под ред. Ю.В. Трунова. – Мичуринск-Наукоград РФ: ВНИИ садоводства им. И.В. Мичурина, 2016. – 192 с.
9. Крохмаль И.И. Анатомо-морфологические характеристики листа некоторых видов рода *Samolus* L. при интродукции в условиях юго-востока Украины // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2011. – Т. 24 (63), № 1. – С. 97–108.
10. Климов А.В., Прошкин Б.В. Идентификация видов и гибридов *Populus* L. по признакам петиолярной анатомии // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Сборник трудов VII Международной научной конференции. – Томск: Изд-во ТГУ, 2020. – С. 58–60.
11. Курриянова Е.А. Сравнительное фармакогностическое исследование представителей рода тополь (*Populus* L.): Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. – Самара, 2020. – 23 с.
12. Куркин В.А., Акушская А.С., Рыжов В.М., Тарасенко Л.В., Топоркова П.Д. Петиолярная анатомия в рамках анатомо-морфологического исследования перспективного лекарственного сырья травы женьшеня // Фундаментальные исследования. – 2014. – № 5–6. – С. 1274–1278.
13. Магомедмирзаев М.М., Гасанова Н.Г. Количественная оценка факторов изменчивости размерных признаков в популяциях растений (на примере

альгичи) // Генетика и эволюция природных популяций растений: Сборник статей. – Махачкала, 1975. – Вып. 1. – С. 26–37.

14. Паутов А.А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений: учеб. пособие. – СПб.: Изд-во Санкт-Петербургского государственного университета, 2009. – 218 с.

15. Пирогова Д.В., Сунцова Л.Н., Иншаков Е.М. Анализ особенностей анатомо-морфологического строения листьев некоторых древесных растений // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 1. – С. 116–122.

16. Трунов Ю.В., Самощенко Е.Г., Дорошенко Т.Н. и др. Плодоводство: учебник / Под ред. Ю.В. Трунова, Е.Г. Самощенко. – М.: КолосС, 2012. – 415 с.

17. Попова И.А., Плаксина Т.И., Рыжов В.М., Тарасенко Л.В. Новое в диагностике краснокнижных видов растений рода *Hedysarum* // Modern Phytomorphology. – 2013. – № 3. – С. 207–211.

18. Самылина И.А., Аносова О.Г. Фармакогнозия. Атлас: Учебное пособие. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2007. – Т. 1. – 192 с.

19. Синская Е.Н. Учение о виде и таксонах: Конспект лекций. – Л.: Изд-во ВИР, 1961. – 46 с.

20. Сюков В.В., Менбаев А.И. Экологическая селекция растений: типы и практика (обзор) // Известия Самарского научного центра РАН. – Т. 17, № 4 (3). – 2015. – С. 463–466.

21. Уразгильдин Р.В. Классификация адаптивных стратегий древесных растений к техногенному загрязнению (на примере липы сердцевидной *Tilia cordata* Mill.) // Аграрная Россия. – 2009. – № 1. – С. 205–209.

22. Borlaug N.E. Wheat breeding and its impact on world food supply // Proc. 3<sup>rd</sup> Intern. Wheat Genetic Symp., Canberra, Australia. – 1968. – Pp. 1–36.

23. Epskamp S. et al. QGraph: Graph Plotting Methods, Psychometric Data Visualization and Graphical Model Estimation. Version 1.6.4. – 2019. Package R Development Core Team.

## MORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL ADAPTATIONS OF LEAVES OF THE KUBAN-86 CLONAL ROOTSTOCK IN THE CONDITIONS OF DAGESTAN

Z.M. ASADULAEV<sup>1</sup>, Z.R. RAMAZANOVA<sup>1,2</sup>, D.M. ANATOV<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Scientific Center of Russian Academy of Sciences; <sup>2</sup>Dagestan State Pedagogical University)

*The article discusses the anatomical structure of the leaf blade and petiole of plants of the clonal rootstock of the apple tree Kuban-86 (AP-1) depending on their growth at different altitudes of mountainous Dagestan and under urban conditions. The paratypical nature of the occurrence in an ecological-genetic experiment with clonal plants within the reaction norm is substantiated. The relationship of adaptive changes with plant growth conditions and the location of leaf attachment in the crown (sunny or shady side) is analysed, and labile and stable characteristics are identified. As taxon-specific characteristics of the AP-1 leaf the authors proposed the tortuosity of the epidermal cell walls, the types of simple and glandular trichomes, the anomocytic type of the stomatal complex, the deepening of the stomata in relation to the epidermis, the oval shape of the petiole cross-section with crenate edges, containers with a lipophilic secretion in the phloem part and the presence of oxalate drusen in the cortex parenchyma. The variability of petiole characteristics is higher than that of blade characteristics and the informative value of indicators of sclerenchyma, xylem and collenchyma tissues. The possibilities of quantitative analysis of leaf and petiole anatomical characteristics and the prospects of petiole anatomy of the hybrid AP-1 in assessing the plasticity of indicators*



under the influence of contrasting external conditions along an altitudinal gradient are considered. Within the crown, the specificity of changes in the anatomical structure of petiole tissues to illumination was revealed. Furthermore, the thickness of most mechanical tissues is greater in light leaves in mountainous areas and in shaded leaves in lowland areas. The latter is explained by the high light and thermal stress to which leaves on the southern side of the crown are exposed.

**Keywords:** *Prunus divaricata* × *Persica vulgaris* (AP-1), anatomical structure, leaf blade and petiole, conditions of Plain and Mountainous Dagestan.

## References

1. Akaev B.A., Ataev Z.V., Gadzhiev B.S. *Physical geography of Dagestan*: textbook. Makhachkala, Russia: DGPU “Shkola”, 1996:382. (In Russ.)
2. Asadulaev Z.M., Yusupov G.D. *Growing clonal rootstocks and seedlings of apple, pear and quince*. Makhachkala, Russia: DGPU, 2005:224. (In Russ.)
3. Babosha A.V., Ryabchenko A.S., Komarova G.I., Kumachova T.K. Stomata polymorphism in leaves of apple trees (*malus domestica* borkh.) growing under mountain and plain conditions. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Biological Series*. 2020;4:361–374. (In Russ.)
4. Barykina R.P. *Handbook of botanical microtechnology. Fundamentals and methods*: reference book. Moscow, Russia: Moscow State University, 2004:312. (In Russ.)
5. Vasilevskaya V.K. *Leaf formation of drought-resistant plants*. Ashkhabad, USSR: Izd-vo AN TSSR, 1954:183. (In Russ.)
6. Gamaley Yu.V. Nature of transport networks of vascular plants. Control of their development in ontogenesis. *Mezhdunarodnaya konferentsii “Strukturnye i funktsional’nye otkloneniya ot normal’nogo rosta i razvitiya rasteniy pod deystviem faktorov sredy”*. June 20–25, 2011. Petrozavodsk, Russia: Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, 2011:89–94. (In Russ.)
7. Zakharova E.A. Comparative anatomy of petioles of *Carum* s. L. species (Apiaceae). *Botanicheskii zhurnal*. 2015;7:676–687. (In Russ.)
8. Trunov Yu.V., Gudkovskiy V.A., Kashirskaya N.Ya. et al. *Intensive apple orchards of the middle zone of Russia*: a monograph. Michurinsk, Russia: VNII sadovodstva im. I.V. Michurina, 2016:192. (In Russ.)
9. Krokmal I.I. Anatomical and morphological features of *Campanula* L. species leaves introduced in south-east of Ukraine. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional’nogo universiteta im. V.I. Vernadskogo. Seriya “Biologiya, khimiya”*. 2011;24(63)(1):97–108. (In Russ.)
10. Klimov A.V., Proshkin B.V. Identification of species and hybrids of *Populus* L. according to the signs of petiolar anatomy. *VII Mezhdunarodnaya nauchnaya konferentsiya “Problemy izucheniya rastitel’nogo pokrova Sibiri”*. September 28–30, 2020. Tomsk, Russia: Tomsk State University, 2020:58–60. (In Russ.)
11. Kupriyanova E.A. Comparative pharmacognostic study of representatives of the poplar genus (*Populus* L.). CSc (Farm) thesis. Samara, Russia, 2020:23. (In Russ.)
12. Kurkin V.A., Akushskaya A.S., Ryzhov V.M., Tarasenko L.V., Toporkova P.D. Petiolar anatomy within the framework of an anatomical and morphological study of promising medicinal raw materials of ginseng herb. *Fundamental’nye issledovaniya*. 2014;5–6:1274–1278. (In Russ.)
13. Magomedmirzaev M.M., Gasanova N.G. Quantitative assessment of factors of variability of size traits in plant populations (using the example of cherry plum. In: *Genetics and evolution of natural plant populations*. Makhachkala, USSR, 1975:1:26–37. (In Russ.)
14. Pautov A.A. *Patterns of phylomorphogenesis of vegetative organs of plants*: textbook. St. Petersburg, Russia: Saint-Petersburg State University, 2009:218. (In Russ.)

15. Pirogova D.V., Suntsova L.N., Inshakov E.M. Analysis of the features of the anatomical and morphological structure of the leaves of some woody plants]. *Agricultural Biology*. 2008;1:116–122. (In Russ.)
16. Trunov Yu.V., Samoshchenkov E.G., Doroshenko T.N. et al. *Horticulture*: textbook. Moscow, Russia: KolosS, 2012:415. (In Russ.)
17. Popova I.A., Plaksina T.I., Ryzhov V.M., Tarasenko L.V. The novelties in diagnostic of redlist plants from the genus *Hedysarum*. *Sovremennaya fitomorfologiya*. 2013;3:207–211. (In Russ.)
18. Samylina I.A., Anosova O.G. *Pharmacognosy: Atlas*: textbook. Moscow, Russia: GEOTAR-Media, 2007;1:192. (In Russ.)
19. Sinskaya E.N. *The doctrine of species and taxa*: lecture notes. Leningrad, USSR: VIR, 1961:46. (In Russ.)
20. Syukov V.V., Menbaev A.I. Ecological plant breeding: types and practice (review). *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 2015;17(4(3)):463–466. (In Russ.)
21. Urazgil'din R.V. Classification of adaptive strategies of woody plants to technogenic pollution (using the example of the heart-shaped linden *Tilia cordata* Mill.). *Agrarnaya Rossiya*. 2009;1:205–209. (In Russ.)
22. Borlaug N.E. Wheat breeding and its impact on world food supply. *3<sup>rd</sup> Intern. Wheat Genetic Symp.* Canberra, Australia, 1968:1–36.
23. Epskamp S. et al. *Qgraph: Graph Plotting Methods, Psychometric Data Visualization and Graphical Model Estimation*. Version 1.6.4. 2019, Package R Development Core Team.

### Сведения об авторах

**Асадулаев Загирбег Магомедович**, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН; Российская Федерация, г. Махачкала; e-mail: asgorbs@mail.ru; тел.: (928) 048–39–80

**Рамазанова Зулфира Рамазановна**, канд. биол. наук, доцент, Дагестанский государственный педагогический университет; научный сотрудник, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН; Российская Федерация, г. Махачкала; e-mail: zulfiraram@mail.ru; тел.: (903) 481–29–48

**Анатов Джалалудин Магомедович**, канд. биол. наук, старший научный сотрудник, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Горный ботанический сад – обособленное подразделение ДФИЦ РАН; Российская Федерация, г. Махачкала; e-mail: djalal@list.ru; тел.: (988) 269–62–99

### Information about the authors

**Zagirbeg M. Asadulaev**, DSc (Bio), Professor, Head of the Laboratory, Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden, (45 M. Gadzhieva St., Makhachkala, 367000, Russian Federation; phone: (928) 048–39–80; e-mail: asgorbs@mail.ru)

**Zulfira R. Ramazanova**, CSc (Bio), Associate Professor, Dagestan State Pedagogical University (57 M. Yaragskogo St., Makhachkala, 367003, Russian Federation; phone: (988) 269–62–99; e-mail: zulfiraram@mail.ru)

**Dzhalaludin M. Anotov**, CSc (Bio), Senior Research Associate, Dagestan Federal Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Mountain Botanical Garden (45 M. Gadzhieva St., Makhachkala, 367000, Russian Federation; phone; e-mail: djalal@list.ru)