

УДК 581.5:581.1

https://doi.org/10.36906/2311-4444/26-2/10

Чукина Н.В., Глазырина М.А., Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Кордюк А.А.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОРХИДЕИ *EPIPACTIS PALUSTRIS* НА ТЕХНОГЕННЫХ СУБСТРАТАХ

N.V. Chukina, M.A. Glazyrina, E.I. Filimonova, N.V. Lukina

ANATOMICAL, MORPHOLOGICAL, AND BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF THE ORCHID *EPIPACTIS PALUSTRIS* ON TECHNOGENIC SUBSTRATES

Аннотация. Целью исследования было изучение анатомо-морфологических и биохимических показателей дремлика болотного (*Epipactis palustris* (L.) Crantz, Orchidaceae), произрастающего в растительных сообществах, формирующихся на золоотвалах Нижнетуринской и Рефтинской государственных районных электростанций и в естественном растительном сообществе. Анатомо-морфологические параметры листьев изучали на поперечных срезах с использованием системы обработки изображений «SIAMS Mesoplant». Содержание пигментов, низкомолекулярных антиоксидантов, а также уровень перекисного окисления липидов в листьях исследовали стандартными спектрофотометрическими методами. Показано, что у *E. palustris* в условиях золоотвалов происходило уменьшение высоты генеративных побегов, площади листовой пластинки и количества цветков. Растения, произрастающие в трансформированных местообитаниях, накапливали в листьях меньше азота и фосфора, что связано с дефицитом данных элементов в зольных субстратах. В условиях золоотвалов у растений *E. palustris* происходило увеличение внутренней ассимилирующей поверхности листа, что является адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на повышение уровня освещения и снижение доступности воды в субстрате. В листьях растений, произрастающих на золоотвалах, происходило снижение концентрации фотосинтетических пигментов: хлорофилла *a* и каротиноидов. При этом у изученных орхидей увеличивался синтез в листьях неэнзиматических антиоксидантов: аскорбиновой кислоты, пролина и фенольных соединений. Результаты комплексного исследования показали, что золоотвалы могут являться временными местообитаниями для сохранения генофонда *E. palustris*.

Ключевые слова: *Epipactis palustris*, золоотвал, ценопопуляции, морфофизиологические параметры, пигменты, антиоксиданты

Abstract. The aim of this study was to investigate the anatomical, morphological, and biochemical parameters of *Epipactis palustris* (L.) Crantz growing in plant communities formed on ash dumps of the Nizhneturinskaya and Reftinskaya state power stations and in a natural plant community. Anatomical and morphological parameters of leaves were studied using the SIAMS Mesoplant image processing system. The content of pigments and non-enzymatic antioxidants, as well as the level of lipid peroxidation in leaves, were analyzed using standard spectrophotometric methods. It was shown that in *E. palustris* growing on ash dumps, the height of generative shoots, leaf area, and the number of flowers decreased. Plants growing in transformed habitats accumulated less nitrogen and phosphorus in leaves due to deficiency of these elements in the ash substrates. On ash dumps, *E. palustris* exhibited an increase in the leaf internal assimilating surface, which is photosynthetic apparatus adaptive response to increased insolation and reduced substrate water availability. In the leaves of plants growing on ash dumps, the content of chlorophyll *a* and carotenoids was decreased. Under such unfavorable conditions, the content of non-enzymatic antioxidants (ascorbic acid, proline, and soluble phenol) was increased in *E. palustris* leaves. The results of this comprehensive study indicate that disturbed habitats (ash dumps) can serve as temporary habitats for the conservation of the gene pool of *E. palustris*.

Key words: *Epipactis palustris*, ash dump, coenopopulations, morphophysiological parameters, pigments, antioxidants

About the authors: Nadezhda V. Chukina, ORCID: 0000-0001-5517-0240, Candidate of Biological Sciences, Ural Federal University

Сведения об авторах: Чукина Надежда Владимировна, ORCID: 0000-0001-5517-0240, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия, nady_dicusar@mail.ru; Глазырина Маргарита Александровна, ORCID: 0000-0001-8258-270X, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия, Margarita.Glazyrina@urfu.ru; Филимонова Елена Ивановна, ORCID: 0000-0001-6937-0139, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия, Elena.Filimonova@urfu.ru; Лукина Наталия Валентиновна, ORCID: 0000-0001-6425-6214, канд. биол. наук, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия, natalia.lukina@urfu.ru; Кордюк Анастасия Александровна, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина, г. Екатеринбург, Россия, kordyuk.nasta@mail.ru

named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, nady_dicusar@mail.ru; Margarita A. Glazyrina, ORCID: 0000-0001-8258-270X, Candidate of Biological Sciences, Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, Margarita.Glazyrina@urfu.ru; Elena I. Filimonova, ORCID: 0000-0001-6937-0139, Candidate of Biological Sciences; Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, Elena.Filimonova@urfu.ru; Natalia V. Lukina, ORCID: 0000-0001-6425-6214, Candidate of Biological Sciences, Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, natalia.lukina@urfu.ru; Anastasia A. Kordyuk, Ural Federal University named after the First President of Russia B.N. Yeltsin, Yekaterinburg, Russia, kordyuk.nasta@mail.ru

Чукина Н.В., Глазырина М.А., Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Кордюк А.А. Анатомо-морфологические и биохимические характеристики орхидеи *Epipactis palustris* на техногенных субстратах // Вестник Нижневартовского государственного университета. 2026. № 2(74). С. 109-122. <https://doi.org/10.36906/2311-4444/26-2/10>

Chukina N.V., Glazyrina M.A., Filimonova E.I., & Lukina N.V. (2026). Anatomical, Morphological, and Biochemical Characteristics of the Orchid *Epipactis Palustris* on Technogenic Substrates. *Bulletin of Nizhnevartovsk State University*, 2(74), 109-122. (in Russ.). <https://doi.org/10.36906/2311-4444/26-2/10>

Введение. В настоящее время все более актуальной становится проблема сохранения биологического разнообразия. Изменения естественной среды обитания приводят к исчезновению многих видов, в том числе представителей семейства Orchidaceae Juss. В то же время в последние десятилетия некоторые виды редких орхидей обнаружены в антропогенно нарушенных местообитаниях, в том числе на промышленных отвалах [3; 16]. Одним из таких видов является *Epipactis palustris* (L.) Crantz. Вид внесен в Красные книги 49 регионов России, в том числе и в Красную книгу Свердловской области, где ему присвоена II категория – уязвимый вид [9; 10].

Дремлик болотный (*Epipactis palustris* (L.) Crantz), семейство Orchidaceae Juss. – евразийский бореальный геофит, длиннокорневищный травянистый многолетник, высотой до 50 см. Вид цветет в июне-июле. Размножается преимущественно вегетативно с помощью ветвления корневища, семенное возобновление встречается нечасто. Обычно вид слабо инфицируется микоризой, но на бедных почвах и в затененных местообитаниях доля микоризной инфекции увеличивается [3; 5]. Из всех видов рода *Epipactis* Zinn он наиболее декоративен, легко поддается культивированию, очень перспективен для интродукции [3].

E. palustris имеет узкую экологическую нишу. Он светолюбив, может встречаться на территориях с небольшим затенением. По отношению к влаге – гигрофит, выдерживает периодическое затопление и недостаточную аэрацию почвы. Не требователен к содержанию гумуса в почве и ее богатству азотом. *E. palustris* предпочитает глинистые и торфянистые почвы с нейтральной и щелочной реакцией среды, с большим содержанием кальция. В связи с этим чаще всего встречается на известковых низинных осоковых болотах, а также в заболоченных лесах с несильным затенением [3; 5]. *E. palustris* может встречаться во вторичных местообитаниях: канавах с высокой влажностью, известняковых карьерах [3]. Численность *E. palustris* сокращается преимущественно из-за антропогенного воздействия, особенно в результате загрязнения окружающей среды и осушения, торфоразработки и выпаса скота.

В настоящее время накоплено достаточное количество данных об экологических приспособлениях орхидных и о роли микоризы в адаптации этих растений к негативным факторам среды [3; 5]. Однако исследований, посвященных изучению физиолого-биохимических параметров орхидных, особенностей их мезоструктурного аппарата, функционированию антиоксидантной системы в стрессовых условиях мало. Фрагментарны данные и о фотосинтетической активности орхидей, произрастающих в трансформированных местообитаниях. В связи с этим, изучение адаптивных особенностей *E. palustris* является важным для разработки мер по его охране и интродукции.

Цель исследования – комплексная оценка анатомо-морфологических и биохимических характеристик *E. palustris*, произрастающего в техногенно нарушенных и естественных местообитаниях.

Объекты и методы исследования. Исследования проводили в Свердловской области (Средний Урал) в июне-июле 2021–2023 гг. Район исследований расположен в таежной зоне подзоне южной тайги. Климат района – умеренно-континентальный, продолжительная (5–6 месяцев) холодная зима, относительно теплое лето (3 месяца). Среднегодовые температуры за годы наблюдений составили 1,9°C – 3,3°C; средние суммы осадков: 429,8 мм – 469,2 мм.

Изучены три ценопопуляции *E. palustris*: две из них в растительных сообществах, формирующихся на золоотвалах, одна – в естественном растительном сообществе.

Первая ценопопуляция *E. palustris* (ЦП1) изучена на золоотвале Нижнетуринской государственной районной электростанции (НТГРЭС), расположенном в 19 км от г. Нижняя Тура на месте бывшего Вогульского болота и занимающего площадь около 440 га (58°41'47" N; 60°01'19" E). Золоотвал заливался пульпой с 1992 г. по 2015 г. посекционно. Каких-либо рекультивационных мероприятий на нем не проводилось. *E. palustris* впервые был обнаружен в 2017 г. на участке хвощово-зеленомошно-маршанциевого ивняка [14]. К 2022 г. на данной территории сформировался разреженный подрост *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. высотой до 3–3,5 м. Проективное покрытие (ПП) древесного яруса в среднем составляло 20%. За 5 лет в

растительном сообществе произошло увеличение ПП кустарникового яруса (до 45%) и увеличение видового разнообразия. В составе травяно-кустарничкового яруса (ПП 35%) доминировали *Equisetum fluviatile* L., *E. palustris*, встречались также группы *Hieracium umbellatum* L. Численность *E. palustris* составляла 164 растений на 15 м². Мониторинговые наблюдения показали, что по мере высыхания зольного субстрата и трансформации растительного покрова происходила миграция ценопопуляции *E. palustris* на более увлажненные участки золоотвала НТГРЭС [4].

Вторая ценопопуляция *E. palustris* (ЦП2) изучена на полигоне аварийных сбросов золы Рефтинской государственной районной электростанции (РГРЭС), расположенном рядом с рекультивированным золоотвалом №1 в 18 км от г. Асбеста (57°07'33" N; 61°44'04" E). Полигон выведен из эксплуатации в середине 1980-х годов. ЦП2 *E. palustris* обнаружена в ивняке тростниково-вейниковом, формирующемся на зольном субстрате. Древесный ярус не выражен. Кустарниковый ярус представлен *Salix cinerea* L., *Salix myrsinifolia* Salisb., *Salix triandra* L., *Salix pentandra* L., *Salix phylicifolia* L. (ПП 55%). В травяно-кустарничковом ярусе преобладали *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth, *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *E. palustris*, *Melilotus albus* Medik. и др., ПП варьировало от 50 до 95%. Численность *E. palustris* составляла 602 растения на 15 м².

Контрольная ценопопуляция (ЦПК) *E. palustris* изучена в естественном растительном сообществе на территории гидрологического и зоологического памятника природы «Болото Багаряк» (56°22'38" N; 60°50'07" E) (Сысертский муниципальный округ). *E. palustris* произрастал в прибрежной зоне на заболоченной прогалине, расположенной на месте выхода известняковых жил. Растительность прогалины отличалась от окружающего лесного массива и была представлена разнотравно-осоковым ивняком. Слабо выраженный древесный ярус состоял из *P. sylvestris*, *Betula humilis* Schrank, *B. pubescens*, *B. pendula*. Высота древостоя достигала 3–4 м, ПП древесного яруса составляла 30%. В кустарниковом ярусе встречались *S. myrsinifolia* и *S. pentandra*. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 40–85%) доминировали осоки. Численность *E. palustris* составляла 434 растений на 15 м².

Изучение морфологических параметров *E. palustris* проводили в полевых условиях. У генеративных побегов измеряли: высоту (см), длину соцветия (см), подсчитывали число цветков и листьев (шт.), обводили на бумагу листья срединной формации. Расчет площади листьев производили в программе JMicroVision 1.2.7 в лабораторных условиях.

В каждом местообитании отбирали образцы почвы с глубины корнеобитаемого слоя. Определение рН и минерализации субстратов проводили в водной вытяжке (навеска 10 г, объем раствора 25 мл) кондуктометром PCE-PHD 1 (Испания). Общий органический углерод (С) определяли методом Тюрина; обменный Са и Mg –титрованием; гигроскопическую влажность – методом высушивания, при 105°C в сушильном шкафу [1].

Для изучения биохимических и анатомических показателей во всех местообитаниях отбирали по 3–5 листьев с 5–10 генеративных побегов (усредненная навеска листьев). Определение содержания общего азота и фосфора в листьях проводили после мокрого

озолени сухой навески смесью кислот: H_2SO_4 и $HClO_4$ (10:1). Общий азот определяли с реактивом Несслера, фосфор – по реакции молибдата аммония в кислой среде при длине волны 400 нм и 640 нм, соответственно [18].

Для изучения мезоструктурных характеристик высечки листьев фиксировали в 3,5% растворе глутарового альдегида (рН 7,0). На поперечных срезах листьев, изготовленных на замораживающем микротоме МЗ-2 (Россия), определяли: толщину листа, толщину мезофилла и эпидермиса, а также размеры хлоропластов. Размеры клеток мезофилла, их количество в единице площади листа определяли на клеточных мацератах на световом микроскопе Meiji MT 4300L (Япония) согласно методике [7]. На основании измеренных показателей мезоструктуры рассчитывали интегральные параметры: индекс поверхности наружных мембран клеток (ИМК) и наружных мембран хлоропластов (ИМХ) [7]. Измерения проводили в 30-кратной повторности в программе SIAMS MesoPlant (Россия).

Содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ), аскорбиновой кислоты, пролина, а также фенолов и флавоноидов в листьях орхидей определяли спектрофотометрически на приборе PD-303UV (Япония) согласно методике [2]. ПОЛ рассчитывали по количеству малонового диальдегида (МДА), измеряя опытный экстракт при длинах волн 520 и 600 нм, свободный пролин определяли по реакции с ацидингидриновым реактивом при 520 нм, аскорбиновую кислоту при 240 нм. Концентрацию общих фенольных соединений и флавоноидов определяли в 70% этанольном экстракте после настаивания навески мелко измельченных листьев в течении 24 часов в темноте. Реактив Фолина-Чокальтеу, использовали для определения фенолов (расчет проводили по рутину), хлорид алюминия – для флавоноидов, в качестве стандарта использовалась галловая кислота. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях определяли спектрофотометрически в 80% ацетоновых экстрактах при длинах волн 470, 624, 647 и 663 нм и рассчитывали по методике [21].

Физиолого-биохимические показатели определяли в 3-кратной биологической и 3–5 кратных аналитических повторностях. Показатели рассчитывали на сухой вес листа (с.в.). Статистический анализ данных проводили с использованием непараметрического критерия Манна-Уитни, при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты исследования и обсуждение. Исследования показали, что для зольных субстратов (ЦП1, ЦП2), по сравнению с почвой заболоченного берега оз. Багаряк (ЦПК) характерно существенно более низкое содержание общего органического углерода, Са, Mg и гигроскопической влаги. Реакция среды субстрата с золоотвала НТГРЭС и почвы из естественного местообитания была нейтральной, с золоотвала РГРЭС – слабощелочной. При этом почвы из естественного местообитания характеризовались более высокой минерализацией (табл. 1).

Таблица 1

**Агрохимические показатели почвы исследуемых участков на золоотвалах
Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании**

№ ЦП	рН _{Н2О}	Общий органический углерод, %	Гигровлага, %	Содержание, мг-экв/100 г субстрата		Общее содержание солей, мг/л
				Са	Mg	
ЦП1	6,58–6,97	4,53	0,37	1,7	0,3	31,33
ЦП2	7,79–7,90	2,08	0,18	1,2	0,8	72,00
ЦПК	6,63–7,18	13,89	5,55	11,4	8,6	267,00

Анализ морфологических параметров показал, что высота генеративных побегов *E. palustris*, произрастающих на золоотвалах, была на 20–25% меньше, чем в естественном местообитании. Средняя длина соцветия в ЦП1 и ЦП2 была больше, а число цветков меньше, чем на ЦПК. Общее число листьев на побег статистически значимо не различалось. Средняя площадь листа срединной формации у орхидей с нарушенных местообитаний была меньше, по сравнению с контролем, в ЦП1 – на 28%, в ЦП2 – на 11% (табл. 2).

Таблица 2

**Морфологическая характеристика *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах
Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании**

Параметры	ЦП1	ЦП2	ЦПК
Высота побега, см	39,40±2,75a	42,17±1,45a	52,03±2,08b
Длина соцветия, см	9,32±0,67ab	10,70±0,47b	8,66±0,58a
Число цветков, шт.	6,18±0,62a	10,22±0,62b	11,56±0,91c
Число листьев срединной формации, шт. на побег	5,94±0,24b	4,35±0,13a	6,00±0,14b
Площадь листа срединной формации, см ²	13,8±1,1a	17,1±1,3b	19,2±0,9c

Примечание: Представлены средние арифметические значения ± SE (n = 30). Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между участками при p < 0,05.

Как было отмечено ранее, содержание азота и доступность фосфора (важнейших структурных элементов растений) в зольных субстратах низкие [14]. Исследования показали, что в листьях орхидей из ЦП1 и ЦП2, наблюдается снижение содержания общего азота (%) (1,90±0,03 и 2,00±0,03 соответственно) и фосфора (%) (0,24±0,01 и 0,21±0,01) по сравнению с ЦПК (азота – 3,67±0,01; фосфора – 0,29±0,01).

Растения способны приспосабливаться к неблагоприятным условиям среды на клеточно-тканевом уровне благодаря перестройкам фотосинтетического аппарата, что выражается в изменении мезоструктурных характеристик листа. Эти преобразования можно рассматривать как показатель адаптивных способностей растения [13].

Для листьев *E. palustris* характерен гомогенный мезофилл. Главная фотосинтезирующая ткань представлена губчатым мезофиллом, состоящим из клеток неправильной формы, часто с большой долей межклетников. Установлено, что у растений *E. palustris* во всех изученных местообитаниях толщина листа статистически значимо не различалась. Толщина верхнего и нижнего эпидермиса была больше в ЦП2 (табл. 3). Толщина мезофилла – больше у растений в ЦП1. В листьях изученных растений в условиях

золоотвалов достоверно увеличивалось число клеток мезофилла в единице площади листа, но при этом уменьшались их размеры. Полученные результаты соответствуют литературным данным, в которых отмечено, что орхидеи, заселяющие зольные субстраты, характеризующиеся низкими значениями гигровлаги, приобретают ксероморфные черты в строении листа [15].

Удельная поверхностная плотность листа (УППЛ) – важная анатомо-морфологическая характеристика, отражающая структурную плотность листовой пластинки, которая может изменяться в зависимости от факторов среды [13]. У растений *E. palustris*, из ЦП1, ЦП2 и ЦПК УППЛ статистически значимо не различалась (табл. 3). Аналогичные результаты были получены для орхидеи *Platanthera bifolia* (L.) Rich., произрастающей на золоотвалах [15].

Таблица 3

Мезоструктурные параметры *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании

Параметры	ЦП1	ЦП2	ЦПК
УППЛ, мг/см ²	370,22±16,69a	368,90±10,68a	361,27±13,07a
Толщина листа, мкм	199,92±6,49a	190,76±3,39a	190,70±3,06a
Толщина верхнего и нижнего эпидермиса, мкм	54,92±2,92a	73,24±1,64b	63,39±3,66a
Толщина мезофилла, мкм	145,00±6,08b	117,52±3,06a	127,31±3,06a
Количество клеток мезофилла, 10 ³ /см ²	150,39±6,94c	122,88±4,81b	99,14±4,09a
Объем клетки мезофилла, 10 ³ мкм ³	63,34±4,89a	88,17±4,47b	104,32±5,67c
Количество хлоропластов в клетке, шт.	68,93±2,23a	72,63±2,01a	71,73±1,81a
Количество хлоропластов, 10 ⁶ /см ²	9,61±0,44b	8,92±0,35b	7,12±0,33a
Объем хлоропласта, мкм ³	52,67±2,01a	46,57±1,74a	52,02±1,88a
ИМК, см ² /см ²	16,19±0,75b	16,73±0,66b	12,09±0,50a
ИМХ, см ² /см ²	7,00±0,17b	5,53±0,14a	4,97±0,11a

Примечание: Представлены средние арифметические значения ± SE (n = 30). Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между участками при p < 0,05.

Число хлоропластов в клетке мезофилла и их размеры у растений в исследованных ценопопуляциях статистически значимо не различались, что говорит о стабильности этих показателей, мало подверженных фенотипическим изменениям и согласуется с литературными данными [12; 15; 18].

Листья орхидей, произрастающих в условиях золоотвалов, характеризовались достоверно большими значениями ИМК по сравнению с растениями из естественного фитоценоза (табл. 3), что свидетельствует об увеличении общей ассимилирующей поверхности мезофилла, которая обеспечивает фотосинтетическую деятельность растений. Вероятно, это связано с более высокой освещенностью на данных участках по сравнению с естественным фитоценозом, вследствие меньшей степени сформированности древесного и травяно-кустарничкового ярусов. Сходные изменения были также отмечены ранее для орхидей, колонизирующих техногенные субстраты [18]. Индекс поверхности наружных

мембран хлоропластов (ИМХ), связанный с интенсивностью фотосинтеза, был выше в ЦП1; в ЦП2 этот показатель не отличался от ЦПК (табл. 3).

Известно, что под действием негативных стрессовых факторов окружающей среды у растений нарушаются физиолого-биохимические процессы в клетках, в том числе и процесс фотосинтеза. Наиболее чувствителен к стрессу является пигментный комплекс растений. Разнообразные по природе стрессовые воздействия, в том числе недостаточная обеспеченность элементами минерального питания, такими как азот и фосфор, нередко приводят к снижению синтеза фотосинтетических пигментов в листе [17; 19].

Исследования показали, что в листьях *E. palustris* из ЦП1 и ЦП2, содержание хлорофилла *a* уменьшилось на 14% и 27% соответственно по сравнению с контрольными растениями. Отмечено также, что в условиях золоотвалов у орхидей существенно снижалась концентрация каротиноидов (более чем в два раза). При этом содержание хлорофилла *b* в листьях орхидей из ЦП2 достоверно не отличалось от контроля, а у растений из ЦП1 было немного выше (рис. 1). Соотношение фотосинтетических пигментов играет важную роль в приспособлении растений к разным экологическим условиям, в большей степени к уровню солнечной радиации [11]. В условиях золоотвалов у растений *E. palustris* соотношение хлорофилла *a* к хлорофиллу *b* снижалось по сравнению с контрольными, а отношение суммы хлорофиллов к каротиноидам, напротив, возрастало. Это связано с более существенным снижением доли каротиноидов в общем пуле фотосинтетических пигментов листа (рис. 1).

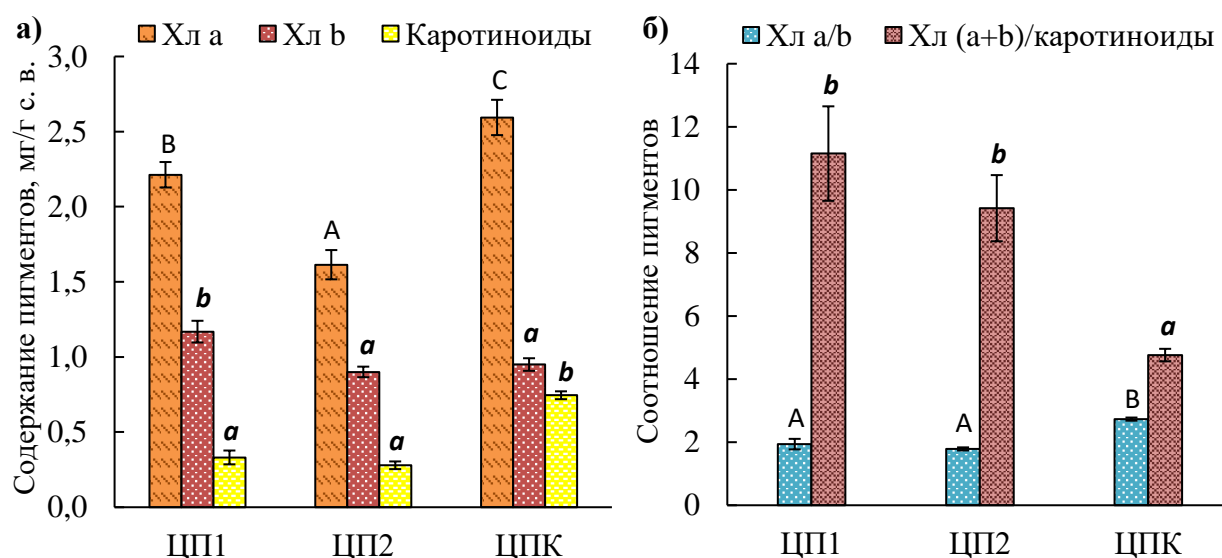


Рис. 1. Содержание фотосинтетических пигментов (а) и их соотношения (б) в листьях *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между участками при $p < 0,05$

Растения в техногенных местообитаниях зачастую подвергаются одновременному воздействию стрессовых факторов. Одной из неспецифических ответных реакций растений

является окислительный взрыв, связанный с активацией прооксидантных реакций, что приводит к перекисному окислению липидов (ПОЛ) [8]. У *E. palustris* содержание продуктов ПОЛ статистически значимо не различалось во всех изученных местообитаниях (табл. 4).

Известно, что в процессе жизнедеятельности в растительной клетке постоянно образуются активные формы кислорода (АФК). При умеренных концентрациях они выступают сигнальными молекулами, а при стрессе их количество в клетке резко возрастает, что, в свою очередь, активирует синтез антиоксидантов (АО) [6]. У растений одним из самых распространенных АО является аскорбиновая кислота. Этот метаболит играет важную роль в защите растений от окислительного стресса, о чем свидетельствует усиление его синтеза в неблагоприятных условиях среды [8]. Выявлено статистически значимое повышение содержания аскорбиновой кислоты в листьях *E. palustris* из ЦП1 и ЦП2 по сравнению с растениями контрольной ценопопуляции (ЦПК) – на 28 и 38% соответственно (табл. 4).

Таблица 4

Биохимические показатели *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании

Показатели	ЦП1	ЦП2	ЦПК
ПОЛ, ТБКРП/г с. в.	187,69±5,10a	186,31±3,54a	172,55±9,70a
Фенолы, мг/г с. в.	37,86±1,01b	49,96±0,69c	31,11±1,31a
Флавоноиды, мг/г с. в.	13,99±0,75a	24,08±1,15b	11,93±0,74a
Пролин, мкг/г с. в.	638,27±12,21c	464,70±6,79b	274,65±11,69a
Аскорбиновая кислота, мг/ г с. в.	7,14±0,42b	8,30±0,40b	5,15±0,32a

Примечание: Представлены средние арифметические значения ± SE. Разными латинскими буквами отмечены достоверные различия между участками при $p < 0,05$.

Аминокислота пролин также выступает в роли стрессового метаболита. Исследования показали, в листьях растений *E. palustris*, произрастающих на золоотвалах, уровень накопления пролина был выше в 2,3 раза в ЦП1, и в 1,6 раз в ЦП2 по сравнению с ЦПК. Известно, что *E. palustris* является гигрофитом, и поэтому чувствителен к стрессу, вызванному недостатком воды. Вероятнее всего, в данном случае пролин выступает в роли осмопротектора. Показано, что у растений, в том числе и у орхидных, содержание пролина может увеличиваться в условиях засухи, что способствует их адаптации к водному дефициту [20; 22]. Как уже отмечалось выше (табл. 1), содержание гигроскопической влаги в исследованных образцах почвы с золоотвалов было существенно меньше, чем в контроле.

Фенольные соединения, в том числе и флавоноиды, обладая функцией антиоксидантов, также повышают устойчивость растений к стрессовым факторам [6; 8]. Анализ содержания общих фенольных соединений в листьях *E. palustris* показал, что их количество достоверно увеличивалось у орхидей, произрастающих на золоотвалах (табл. 4).

Дискриминантный анализ по биохимическим параметрам листьев *E. palustris* показал, что по дискриминантной функции 1 отделилась контрольная ценопопуляция. Основными параметрами, определяющими это разделение, были: содержание хлорофилла *a* (-0,98), каротиноидов (2,0), пролина (-0,85) и фенолов (-0,46) в листьях растений. По дискриминантной функции 2, разделяющими параметрами являлись: содержание хлорофилла *a* (-1,25), пролина (0,94), аскорбата (-0,79) и флавоноидов (-0,70) в листьях растений (рис. 2).

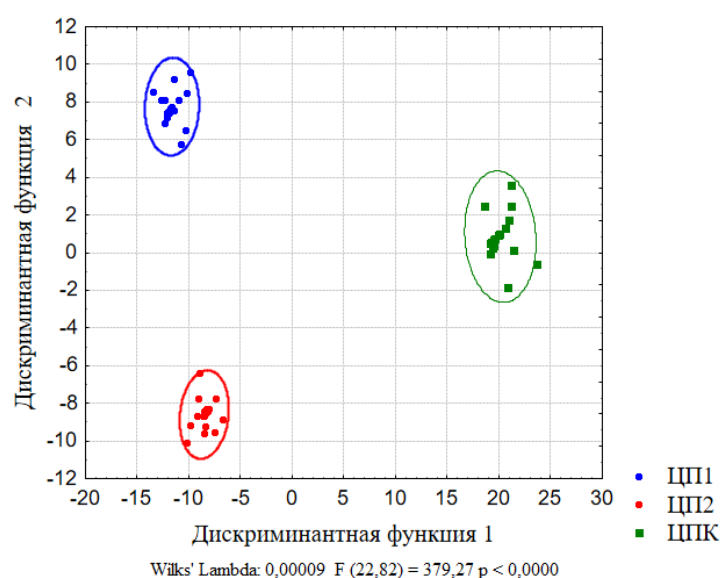


Рис. 2. Дискриминантный анализ по биохимическим параметрам *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах Нижнетуринской и Рефтинской ГРЭС и в контрольном местообитании

Заключение. Для орхидей *E. palustris*, колонизирующих золоотвалы на Среднем Урале, отмечено снижение высоты генеративных побегов, количества цветков и площади листовой пластинки. Растения, произрастающие в трансформированных местообитаниях, накапливали в листьях меньше азота и фосфора вследствие дефицита данных биогенных элементов в зольных субстратах. В условиях золоотвалов у *E. palustris* происходило увеличение внутренней ассимилирующей поверхности листа, что является адаптивной реакцией фотосинтетического аппарата на повышение уровня инсоляции и снижение доступности воды в субстрате. В листьях *E. palustris*, произрастающего на золоотвалах, происходило снижение количества фотосинтетических пигментов: хлорофилла *a* и каротиноидов; при этом отмечено увеличение синтеза неэнзиматических антиоксидантов: аскорбиновой кислоты, пролина и растворимых фенольных соединений. Полученные данные могут быть полезны для разработки эффективных мер по охране орхидных и их дальнейшей интродукции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (тема № FEUZ-2026-0017).

Литература

1. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1970. 487 с.
2. Борисова Г.Г., Малева М.Г., Некрасова Н.Ф., Чукина Н.В. Методы оценки антиоксидантного статуса растений: учеб.-метод. пособие. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2012. 72 с.
3. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2014. 437 с.
4. Глазырина М.А., Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Кордюк А.А. Динамика ценопопуляционных показателей *Epipactis palustris* (L.) Crantz, произрастающего в техногенном местообитании // Экология родного края: проблемы и пути их решения: материалы II Междунар. науч.-практ. конф. Книга 2. (г. Киров, 23–24 апреля 2025 г.). Киров: Вятский государственный университет, 2025. С. 236-241.
5. Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 220 с.
6. Загоскина Н.В., Назаренко Л.В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник Московского городского педагогического университета. Серия «Естественные науки». 2016. Т. 2, № 2 (22). С. 9-23.
7. Иванова Л.А., Пьянков В.И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 467-480.
8. Колупаев Ю.Е., Ястреб Т.О. Физиологические функции неэнзиматических антиоксидантов растений // Вісник Харківського національного аграрного університету. 2015. №2. С. 6-25.
9. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы / отв. ред. Д.В. Гельтман. Москва: ВНИИ «Экология», 2024. 944 с.
10. Красная книга Свердловской области: животные, растения, грибы / отв. ред. Н.С. Корытин. Екатеринбург: Мир, 2018. 450 с.
11. Маслова Т.Г., Марковская Е.Ф., Слемнев Н.Н. Функции каротиноидов в листьях высших растений (обзор) // Журнал общей биологии. 2020. Т. 81, № 4. С. 297-310.
12. Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А. Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 61, № 3. С. 119-133.
13. Мокроносов А.Т., Гавриленко В.Ф., Жигалова Т.В. Фотосинтез. Физиолого-экологические и биохимические аспекты. Москва: Academia, 2006. 445 с.
14. Филимонова Е.И., Глазырина М.А., Лукина Н.В., Борисова Г.Г., Чукина Н.В., Малева М.Г., Грошева С.Н. *Epipactis palustris* (L.) Crantz на золоотвале Нижнетуринской ГРЭС и в естественном местообитании // Ученые записки Петрозаводского государственного университета, 2018. № 3(172). С. 58-66.

15. Чукина Н.В., Борисова Г.Г., Малева М.Г., Лукина Н.В., Синенко О.С., Филимонова Е.И., Елькина А.В. Особенности мезоструктуры листа и фотосинтез у орхидеи *Platanthera bifolia* в условиях золотвала // Субтропическое и декоративное садоводство. 2021. № 78. С. 142-150. <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2021-78-142-149>
16. Adamowski W. Expansion of native orchids in anthropogenous habitats // Polish Botanical Studies. 2006. V. 22. P. 35-44.
17. Ashraf M., Harris P.J.C. Photosynthesis under stressful environments: An overview // Photosynthetica. 2013. V. 51, № 2. P. 163-190.
18. Chukina N., Elkina A., Borisova G., Sinenko O., Kiseleva I., Filimonova E., Maleva M. Photosynthetic apparatus plasticity contributes to successful survival of *Epipactis atrorubens* (Orchidaceae) in adverse conditions of serpentine dumps // Revista Brasileira de Botanica. 2024. V. 47, № 2. P. 261-273. <https://doi.org/10.1007/s40415-024-00990-4>
19. Dhami N., Cazzonelli C.I. Environmental impacts on carotenoid metabolism in leaves // Plant Growth Regul. 2020. V. 92, № 3. P. 455-477
20. Furlan A.L., Bianucci E., Giordano W., Castro S., Becker DF. Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants // Plant Physiol Biochem. 2020. V. 151. P. 566-578. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.04.010
21. Lichtenthaler H.K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes // Methods in enzymology. 1987. V. 148, № 4. P. 350-382.
22. Tay S., He J., Yam T.W. CAM plasticity in epiphytic tropical orchid species responding to environmental stress // Botanical Studies. 2019. V. 60. P. 7. <https://doi.org/10.1186/s40529-019-0255-0>

References

1. Arinushkina, E.V. (1970). *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu pochv*. Moskva: Izd-vo MGU. (in Russ.).
2. Borisova, G.G., Maleva, M.G., Nekrasova, N.F., & Chukina, N.V. (2012). *Metody` ocenki antioksidantno-go statusa rastenij: ycheb.-metod. posobie*. Ekaterinburg: Izd-vo Ural. un-ta. (in Russ.).
3. Vakhrameeva, M.G., Varly`gina, T.I., & Tatarenko, I.V. (2014). *Orkhidny`e Rossii (biologiya, e`kologiya i okhrana)*. Moskva: Tovarishestvo nauchny`kh izdanij KMK. (in Russ.).
4. Glazyrina, M.A., Filimonova, E.I., Lukina, N.V., & Kordyuk, A.A. (2025). Dinamika cenopopulyacionny`hk pokazatelej *Epipactis palustris* (L.) Crantz, proizrastayushhego v tekhnogennom mestoobitanii. *E`kologiya rodnogo kraja: problemy` i puti ikh resheniya: materialy` II Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoy konferencii* (ss. 236-241). Kirov: Vyatskij gosudarstvenny`j universitet. (in Russ.).
5. Efimov, P.G. (2012). *Orkhidny`e severo-zapada evropejskoj Rossii (Leningradskaya, Pskovskaya, Novgorodskaya oblasti)*. Moskva: Tovarishestvo nauchny`kh izdanij KMK. (in Russ.).

6. Zagoskina, N.V., & Nazarenko, L.V. (2016). Aktivny`e formy` kisloroda i antioksidantnaya sistema rastenij. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Seriya «Estestvenny`e nauki»*, 2(2(22)), 9-23. (in Russ.).
7. Ivanova, L.A., & P`yankov, V.I. (2002). Strukturnaya adaptaciya mezofilla lista k zatneniyu. *Fiziologiya rastenij*, 49, 467-480. (in Russ.).
8. Kolupaev, Yu.E., & Yastreb, T.O. (2015). Fiziologicheskie funkicii nee`nzimaticeskikh antioksidantov rastenij. *Vestnik Khar`kovskogo nacional`nogo universiteta*, 2, 6-25. (in Russ.).
9. *Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii. Rasteniya i griby`* (2024). / otv. red. D.V. Gel`tman. Moskva: VNII «E`kologiya». (in Russ.).
10. *Krasnaya kniga Sverdlovskoj oblasti: zhivotny`e, rasteniya, griby`* (2018). / otv. red. N.S. Kory`tin. Ekaterinburg: Mir. (in Russ.).
11. Maslova, T.G., Markovskaya, E.F., & Slemnev, N.N. (2020). Funkcii karotinoidov v list`yakh rastenij (obzor). *Zhurnal obshhej biologii*, 81(4), 297-310. (in Russ.).
12. Mokronosov, A.T., & Borzenkova, R.A. (1978). Metodika kolichestvennoj ocenki struktury` i funkcional`noj aktivnosti fotosinteziruyushhikh tkanej i organov. *Trudy` po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*, 61(3), 119-133. (in Russ.).
13. Mokronosov, A.T., Gavrilenko, V.F., & Zhigalova, T.V. (2006). *Fotosintez. Fiziologo-e`kologicheskie i biokhimicheskie aspekty`*. Moskva: Academia. (in Russ.).
14. Filimonova, E.I., Glazy`rina, M.A., Lukina, N.V., Borisova, G.G., Chukina, N.V., Maleva, M.G., & Grosheva, S.N. (2018). *Epipactis palustris* (L.) Crantz na zolootvale Nizhneturinskoj GRE`S i v estestvennom mestoobitanii. *Ucheny`e zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 3(172), 58-66. (in Russ.).
15. Chukina, N.V., Borisova, G.G., Maleva, M.G., Lukina, N.V., Sinenko, O.S., Filimonova, E.I., & El`kina, A.V. (2021). Osobennosti mezostruktury` lista i fotosintez u orkhidei *Platanthera bifolia* v usloviyakh zolootvala. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo*, 78, 142-150. (in Russ.). <https://doi.org/10.31360/2225-3068-2021-78-142-149>
16. Adamowski, W. (2006). Expansion of native orchids in anthropogenous habitats. *Polish Botanical Studies*, 22, 35-44.
17. Ashraf, M., & Harris, P.J.C. (2013). Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163-190.
18. Chukina, N., Elkina, A., Borisova, G., Sinenko, O., Kiseleva, I., Filimonova, E., & Maleva, M. (2024). Photosynthetic apparatus plasticity contributes to successful survival of *Epipactis atrorubens* (Orchidaceae) in adverse conditions of serpentine dumps. *Revista Brasileira de Botanica*, 47(2), 261-273. <https://doi.org/10.1007/s40415-024-00990-4>
19. Dhami, N., & Cazzonelli, C.I. (2020). Environmental impacts on carotenoid metabolism in leaves. *Plant Growth Regul*, 92(3): 455-477.
20. Furlan, A.L., Bianucci, E., Giordano, W., Castro, S., & Becker, DF. (2020). Proline metabolic dynamics and implications in drought tolerance of peanut plants. *Plant Physiol Biochem*, 151, 566-578. doi: 10.1016/j.plaphy.2020.04.010

21. Lichtenthaler, H.K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in enzymology*, 148(4), 350-382.

22. Tay, S., He, J., & Yam, T.W. (2019). CAM plasticity in epiphytic tropical orchid species responding to environmental stress. *Botanical Studies*, 60, 7. <https://doi.org/10.1186/s40529-019-0255-0>

дата поступления: 03.04.2026

дата принятия: 08.06.2026

© Чукина Н.В., Глазырина М.А., Филимонова Е.И., Лукина Н.В., Кордюк А.А., 2026