

ISSN 0033-9946

Том 61, выпуск 1

Январь - Март 2025



РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ



СОДЕРЖАНИЕ

Том 61, вып. 1, 2025

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Биология ресурсных видов

Варьирование запасов биомассы напочвенного покрова и лесной подстилки в сосновых лесах на автоморфных почвах (Республика Карелия)

H. В. Геникова, А. Ю. Карпекчо, Г. В. Ахметова

5

Изменчивость содержания стрессовых метаболитов у форм *Pinus sylvestris* (Pinaceae) в сосняках кустарничково-сфагновых (Архангельская область)

C. Н. Тарханов, Е. А. Пинаевская, Ю. Е. Аганина, А. С. Пацов

24

Влияние сплошных рубок на видовое разнообразие среднетаежных ельников

Н. В. Лиханова, Ю. А. Бобров

35

Характеристика генеративной сферы *Danae racemosa* (Asparagaceae) в условиях интродукции на Крымском полуострове

T. Н. Кузьмина

50

Семенное размножение *Anemoneoides altaica* (Ranunculaceae) в условиях лесостепи Западной Сибири

A. С. Гусар

66

Сохранение уязвимого вида *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae) в культуре *in vitro*

A. С. Пьянова, К. С. Бердасова, Р. В. Дудкин, Ю. Е. Сабуцкий

74

Антрапогенное воздействие на растительные ресурсы

Эколого-физиологическое состояние *Betula pendula* и *Populus balsamifera* в условиях антрапогенной среды

П. А. Кузьмин

80

Содержание макро- и микроэлементов в листьях *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в Восточном Забайкалье

В. П. Макаров

93

Биологическая активность растений

Цитотоксическая и антипролиферативная активности экстракта *Helichrysum arenarium* (Asteraceae) в отношении опухолевых линий клеток

H. В. Полуконова, М. Н. Курчатова, Н. А. Наволокин, М. А. Барышникова, А. М. Мыльников, А. В. Полуконова, Н. А. Дурнова

109

Антиоксидантная активность *Rubus buschii* (Rosaceae), *Ribes ×nidigrolaria* (Grossulariaceae), *Sambucus nigra* (Caprifoliaceae) и содержание калия и натрия в растениях и почве

A. А. Арутюнянц, Р. В. Савельев, Ю. В. Лавриненко, Д. Д. Симеониди, С. В. Скупневский

123

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

Николай Евгеньевич Булыгин – дендролог, фенолог, эколог (к 100-летию со дня рождения)

Г. А. Фирсов, В. Т. Яршико

131

ХРОНИКА

Вторая Международная научно-практическая конференция Ассоциации
ботанических садов Евразии «Этносы и флора: растения, люди, традиции»

K. Г. Ткаченко, О. В. Жилин, А. Н. Воробьёва

139

Contents

Vol. 61, issue 1, 2025

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Biology of Resource Species

Variation of Ground Cover and Forest Litter Phytomass Stocks in Pine Forests on
Automorphic Soils (Republic of Karelia)

N. V. Genikova, A. Yu. Karpechko, G. V. Akhmetova

5

Variability of Stress Metabolites Content in the Forms of *Pinus sylvestris* (Pinaceae)
in Dwarf Shrub Sphagnum Pine Forests (Arkhangelsk Region)

S. N. Tarkhanov, E. A. Pinaevskaya, Yu. E. Aganina, A. S. Pakhov

24

The Impact of Clear-cutting on the Plant Biodiversity
of Middle-taiga Spruce Forests

N. V. Likhanova, Y. A. Bobrov

35

Characteristics of the Generative Sphere of *Danae Racemosa* (Asparagaceae)
under Introduction in the Crimea Peninsula

T. N. Kuzmina

50

Seed Reproduction of *Anemonoides Altaica* (Ranunculaceae)
in the Forest-steppe of West Siberia

A. S. Gusar

66

Conservation of the Vulnerable Species *Oxytropis chankaensis* (Fabaceae)
Using *In Vitro* Culture

A. S. Pianova, K. S. Berdasova, R. V. Doudkin, Yu. E. Sabutski

74

Anthropogenic Influence on Plant Resources

Ecological and Physiological State of *Betula Pendula* and *Populus Balsamifera*
in Anthropogenic Environment

P. A. Kuzmin

80

Macro- and Microelement Content of *Vaccinium Vitis-idaea* (Ericaceae) Leaves
in Eastern Transbaikalia

V. P. Makarov

93

Biological Activity of Resource Species

Cytotoxic and Antiproliferative Activity of *Helichrysum Arenarium* (Asteraceae)
Extract Against Tumor Cell Lines

*N. V. Polukonova, M. N. Kurchatova, N. A. Navolokin, M. A. Baryshnikova,
A. M. Mylnikov, A. V. Polukonova, N. A. Durnova*

109

Antioxidant Activity of *Rubus Buschii* (Rosaceae), *Ribes × Nidigrolaria*
(Grossulariaceae) and *Sambucus Nigra* (Caprifoliaceae) and Potassium
and Sodium Content in Plants and Soil

A. A. Arutyunyants, R. V. Saveliev, Yu. V. Lavrinenko, D. D. Simeonidi, S. V. Skupnevskiy

123

ANNIVERSARIES

Nikolay Evgenjevich Bulygin – dendrologist, phenologist, ecologist (on the occasion of the 100th anniversary of his birth)

G. A. Firsov, V. T. Yarmishko

131

CHRONICLES

The 2nd International Scientific and Practical Conference of the Association of the Eurasian Botanic Gardens “Ethnoses and Flora: Plants, People, Traditions”

K. G. Tkachenko, O. V. Zhilin, A. N. Vorobyova

139

УДК 581.55

ВАРЬИРОВАНИЕ ЗАПАСОВ БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ НА АВТОМОРФНЫХ ПОЧВАХ (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

© 2025 г. Н. В. Геникова*, А. Ю. Карпекко, Г. В. Ахметова

Институт леса Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия

*e-mail: genikova@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 27.09.2024 г.

Принята к публикации 12.11.2024 г.

Исследовано влияние продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на параметры лесной подстилки (мощность, запасы, актуальную кислотность) и фитомассу компонентов живого напочвенного покрова в среднetaежных сосновых зеленоносных на автоморфных почвах в условиях Республики Карелия. Наибольшие значения запаса фитомассы напочвенного покрова (абсолютно-сухая масса) отмечены в сосновых лесах на песчаных почвах ($596 \pm 67 \text{ г/м}^2$), наименьшие – в сосновых на двучленных отложениях ($460 \pm 83 \text{ г/м}^2$). Во всех группах сообществ средние значения общей надземной фитомассы живого напочвенного покрова (травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый ярусы) превышали величины подземной фитомассы. При этом, подземная фитомасса травяно-кустарничкового яруса превышала надземную массу в среднем в 1.4–2.6 раза в зависимости от продуктивности местообитания. Наиболее низкие показатели мощности и запаса лесной подстилки отмечены в наиболее сухих и менее продуктивных сообществах сосновых (4.9 ± 0.3 см и 39.6 ± 2.9 т/га), а наиболее высокие (7.4 ± 0.5 см и 58.1 ± 5.6 т/га) – в высокопродуктивных сосновых на двучленных отложениях. Наименьшие значения величины pH подстилки характерны для менее продуктивных сообществ, в средне- и высокопродуктивных сообществах она является более высокой. Выявлены различия в фитомассе разных компонентов живого напочвенного покрова в межкроновом и подкроновом пространствах. Под кроной сосны подземная масса растений травяно-кустарничкового яруса, надземная масса кустарничков и, в частности, черники, меньше, а масса зеленых мхов больше по сравнению с межкronовыми участками.

Ключевые слова: сосновые леса, травяно-кустарничковый ярус, мохово-лишайниковый ярус, фитомасса, лесная подстилка, мощность, запас, актуальная кислотность, средняя тайга, Республика Карелия

DOI: 10.31857/S0033994625010017, EDN: EHNIOO

Живой напочвенный покров и лесная подстилка играют важную роль в лесных биогеоценозах [1–3]. Напочвенный покров является необходимым компонентом цикла обмена вещества и энергии в лесных экосистемах [4–6], влияет на почвенные процессы, состав и активность почвенной микробиоты [7, 8], участвует в формировании лесной подстилки [3]. Согласно Н. И. Казимиrowу с соавторами [9] лесные кустарнички содержат примерно столько же элементов питания, как и хвоя ели. Указывается, что напочвенный покров использует невостребованные древостоем элементы питания, связывает их и вовлекает в малый биологический круговорот [10–12].

Условия местопроизрастания существенно влияют на видовое разнообразие, рост и развитие растений, соотношение масс их надземных и подземных частей. Это относится как к деревьям-эдификаторам, так и к растениям, составляющим живой напочвенный покров [9, 13–18]. Связующим звеном между фитоценозом и почвой в таежных лесах служит лесная подстилка, которая является продуктом функционирования экосистемы и компонентом круговорота веществ, оказывая влияние на процессы их миграции и аккумуляции [19, 20]. Морфологические и физико-химические характеристики лесной подстилки очень изменчивы и связаны с разнообразием микроместообитаний

в пределах сообществ, особенностями состава и структуры древостоя [13, 21, 22] и живого напочвенного покрова [3, 16]. В лесных сообществах древесный ярус через опад влияет на мощность и запасы лесной подстилки, во многом определяет ее физико-химические свойства. Кроны затеняют поверхность, способствуют перераспределению осадков, что приводит к изменению свойств почв, особенно их верхних горизонтов, и характеристик нижних ярусов лесного сообщества [23–29].

Данная работа продолжает ряд исследований, посвященных вопросу взаимодействия разных компонентов лесных сообществ в условиях таежной зоны [3, 9, 14]. Ее цель состоит в изучении влияния продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на фитомассу напочвенного покрова и характеристики лесной подстилки в сосновых зеленомошных на автоморфных почвах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в заповеднике “Кивач”, расположеннном в среднетаежной подзоне Республики Карелия. Для данной территории характерен умеренно континентальный климат с чертами морского. Среднегодовая температура воздуха по многолетним наблюдениям составляет $+2.0\ldots+2.5^{\circ}\text{C}$, средняя температура января $-9\ldots-10^{\circ}\text{C}$, июля $+16\ldots+17^{\circ}\text{C}$. Средняя многолетняя сумма осадков составляет 578...618 мм в год [30, 31].

Исследования проводили на 15 пробных площадях (ПП), заложенных в сосновых зеленомошных (рис. 1) в рамках исследований по проекту “РИТМ углерода”. Все ПП разделены на три группы по продуктивности местообитания, определенной на основе характеристик почв и таксационных характеристик древостоев (табл. 1). Почвы выделенных групп сообществ статистически достоверно ($p \leq 0.05$) различаются по содержанию органического вещества (ОВ) и азота (N) в альфегумусовом горизонте BFH. Эти различия в обеспеченности почв главными биофильными элементами, с учетом параметров древесного яруса и напочвенного покрова, характеризуют пробные площади по уровню трофности. Первая группа объединила сосновые леса, произрастающие на подзолах песчаных иллювиально-железистых малогумусовых (C1), вторая группа – сосновки на подзолах песчаных иллювиально-среднегумусовых (C2) и третья группа – сосновки на подзолах иллювиально-сильногумусовых на двучленных отложениях (C3). Всего было заложено 3 ПП, относящихся к C1, 9 ПП – C2, 3 ПП – C3. Размер каждой ПП составлял 50×50 м.

В напочвенном покрове представлены виды растений типичные для сосновок зеленомошных (табл. 1). В ряду C1–C2–C3 происходит уменьшение обилия брусники и увеличение участия злаков и разнотравья. Характерной особенностью каждой группы ПП являлось соотношение доминантов мохово-лишайникового яруса. Так,



Рис. 1. Примеры сообществ, относящихся к разным группам по продуктивности местообитаний: A – C1, B – C2, C – C3.
Fig. 1. Examples of communities belonging to groups of different habitat productivity: A – C1, B – C2, C – C3.

Таблица 1. Характеристика исследованных групп сообществ сосновых лесов
Table 1. Characteristics of the studied groups of Scots pine forest communities

Характеристики Characteristics	Группы Groups		
	C1	C2	C3
Количество ПП Number of sample plots	3	9	3
Подтип почвы Soil subtype	Подзол иллювиально-железистый Ferric illuvial podzol	Подзол иллювиально-железистый Ferric illuvial podzol	Подзол иллювиально-гумусовый Humic illuvial podzol
Почвообразующая порода Parent rock	Флювиогляциальные песчаные отложения Glaciofluvial sand	Флювиогляциальные песчаные отложения Glaciofluvial sand	Двучленные отложения Two-layered deposits
Содержание ОВ / N* в альфегумусовом горизонте BFH, % OM / N content in spodic horizon BFH, %	1.4 ± 0.1 / 0.020 ± 0.003	2.1 ± 0.2 / 0.038 ± 0.004	3.0 ± 0.4 / 0.060 ± 0.008
Средний состав древостоя Forest stand composition (average)	10C ₁₈₀	10C _{180–190} +ЕедБ	8C _{180–190} 2Е+Б
Средний бонитет Stand quality class (average)	III,3	II,4	I,3
Относительная полнота (мин.–макс.) Relative stand density (min–max)	0.6 – 0.9	0.8 – 1	1
Сумма площадей поперечных сечений стволов, м ² /га Basal area, m ² /ha	20.5 – 30.2	27.7 – 40.3	41.4 – 50.1
Средняя высота преобладающей породы (сосна обыкновенная), м Average height of the predominant tree species (Scots pine), m	21.8 – 24.9	24.3 – 31.4	30.2 – 32.5
Средний диаметр преобладающей породы (сосна обыкновенная), см Average diameter of the predominant tree species (Scots pine), cm	27.3 – 30.8	28.7 – 42.0	37.9 – 43.4
Средняя сомкнутость крон, % Average canopy density, %	35	35	55
Количество видов травяно-кустарникового яруса Number species in herb-dwarf-shrubs layer	4	3 – 12	19 – 21
Доминанты травяно-кустарникового яруса (проективное покрытие) Dominant species of herb-dwarf-shrubs layer (projective cover)	Vaccinium myrtillus (25%) V. vitis-idaea (15%)	Vaccinium myrtillus (25%) V. vitis-idaea (12%)	Vaccinium myrtillus (35%) V. vitis-idaea (8%) Calamagrostis arundinacea (6%)

Таблица 1. Окончание

Доминанты мохово-лишайникового яруса (проективное покрытие) Dominant species of mosses-lichen layer (projective cover)	<i>Pleurozium schreberi</i> (60%) <i>Cladonia rangiferina</i> (12%)	<i>Pleurozium schreberi</i> (70%) <i>Hylocomium splendens</i> (13%)	<i>Hylocomium splendens</i> (35%) <i>Pleurozium schreberi</i> (25%) <i>Dicranum</i> spp. (12%)
---	--	--	--

Примечание: С1 – сосняки, произрастающие на подзолах песчаных иллювиально-малогумусовых, С2 – сосняки на подзолах песчаных иллювиально-среднегумусовых, С3 – сосняки на подзолах иллювиально-сильногумусовых на двучленных отложениях.

* ОВ – органическое вещество.

Note: C1 – Scots pine forests growing on sandy illuvial-low-humic podzols, C2 – Scots pine forests on sandy illuvial-medium-humic podzols, C3 – Scots pine forests on illuvial-high-humic podzols on two-layered deposits.

* OM – organic matter.

при переходе от относительно бедных условий С1 к богатым С3 снижается проективное покрытие кустистых лишайников и возрастает доля *Hylocomium splendens* и мхов р. *Dicranum*.

На каждой ПП с помощью рамки размером 25 × 25 см закладывали 3–4 учетные площадки в зависимости от разнообразия растительных микрогруппировок в напочвенном покрове (согласно методике проекта “РИТМ углерода”). На каждой ПП одна учетная площадка размещалась в межкроновом пространстве (мк), остальные – под кроной сосны (пк) на расстоянии 1–2 метров от ствола дерева. В сообществах группы С1 было заложено 10 учетных площадок (3 – в межкроновом пространстве, 7 – в подкроновом), в сообществах группы С2 – 29 учетных площадок (9 – в мк, 20 – в пк), в сообществах группы С3 – 10 учетных площадок (3 – в мк, 7 – в пк).

На учетной площадке срезали все растения, входящие в мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый ярусы. Далее укос разбирали по видам и взвешивали в воздушно-сухом состоянии, и после высушивания при 105°C – в абсолютно-сухом состоянии. Для определения подземной фитомассы растений травяно-кустарничкового яруса отбирали почвенный монолит размером 25 × 25 см и глубиной до 30 см, из которого выбирали все корни сосудистых растений без разбора на виды. Корни промывали в дистиллированной воде и взвешивали в воздушно-сухом и абсолютно-сухом состоянии. Таким образом, получали значения воздушно-сухой и абсолютно-сухой массы надземных и подземных частей растений для каждой учетной площадки размером 625 см² (0.0625 м²). Затем для получения запаса фитомассы эти данные пересчитывали на 1 м².

На каждой учетной площадке после отбора надземной части растений был проведен отбор образцов лесной подстилки для оценки морфологических (мощности и запаса) и физико-химических (кислотность) показателей. Для определения запасов подстилки, также как и для определения запаса фитомассы, использовали рамку площадью 625 см² (25 × 25 см). Лесную подстилку делили на подгоризонты в соответствии со степенью разложения растительных остатков. В большинстве случаев выделяли 2 слоя: OL, представляющий собой слаборазложившийся опад растений, и OFH – ферментативный слой, состоящий из полуразложившегося опада.

Для определения запасов образцы подстилки высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Для пересчета на абсолютно-сухую массу определяли содержание гигроскопической влаги в образцах. Определение актуальной кислотности (рН вод.) проводили потенциометрическим методом при помощи pH-meter HANNA (Германия). Лабораторные аналитические исследования выполняли на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

Статистический анализ проводили в программе R [32]. Изучали следующие компоненты покрова и параметры: запас общей надземной фитомассы (мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов), запас надземной и подземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса, запас фитомассы мохово-лишайникового яруса, запасы фитомассы групп видов и отдельных видов (кустарнички, разнотравье, черника, брусника, зеленые мхи и лишайники), мощность

и запас лесной подстилки, кислотность подгрунтов OL и OFH лесной подстилки.

Для обработки количественных данных применяли методы описательной статистики. Большая часть данных не соответствовала нормальному распределению (тест Шапиро–Уилка) и равенству дисперсий (тест Левена), поэтому для оценки различий и связей использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса и коэффициент корреляции Спирмена. В качестве факторов, влияющих на фитомассу разных компонентов живого напочвенного покрова и параметров лесной подстилки, были выбраны: продуктивность местообитания (C_1 , C_2 , C_3) и положение относительно кроны дерева (межкроновое пространство и пространство под кроной сосны). Всего в статистическом анализе использовали данные с 49 учетных площадок. При анализе влияния продуктивности местообитания на рассматриваемые показатели живого напочвенного покрова и лесной подстилки все учетные площадки, заложенные в сообществах одной группы, объединялись. Таким образом, в статистический анализ вошли данные 10 учетных площадок C_1 , 29 учетных площадок C_2 и 10 учетных площадок C_3 . Анализ варьирования запасов фитомассы в зависимости от положения относительно кроны сосны проводили, объединяя все пробные площади в одну группу. Таким образом, из 49 учетных площадок 15 располагались в межкроновом пространстве, 34 – под кроной сосны.

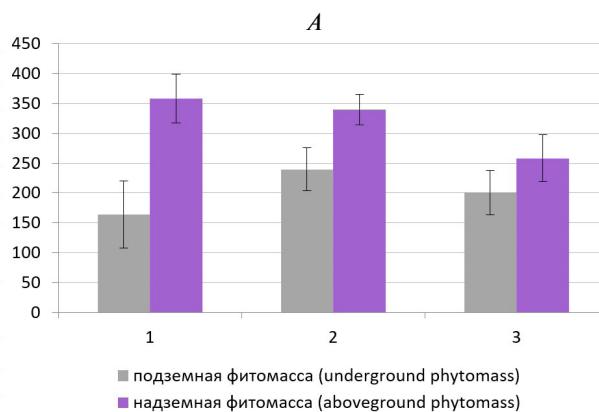


Рис. 2. Запас подземной и надземной фитомассы (среднее значение и стандартная ошибка) живого напочвенного покрова (A) и разных ярусов напочвенного покрова (B) в исследованных группах сообществ.

По горизонтали: группы сообществ (1 – C_1 , 2 – C_2 , 3 – C_3); по вертикали: слева – запас абсолютно-сухой массы, $\text{г}/\text{м}^2$; справа – соотношение запасов подземной и надземной фитомассы травяно-кустарникового яруса.

Fig. 2. The stock of underground and aboveground phytomass (mean value and standard error) of the living ground cover (A) and different layers of the ground cover (B) in the studied community groups.

Horizontally – community groups (1 – C_1 , 2 – C_2 , 3 – C_3); y-axis – left scale – the stock of absolutely dry phytomass, g/m^2 ; right scale – the ratio of the underground and aboveground phytomass stocks in the herbaceous-dwarf shrub layer.

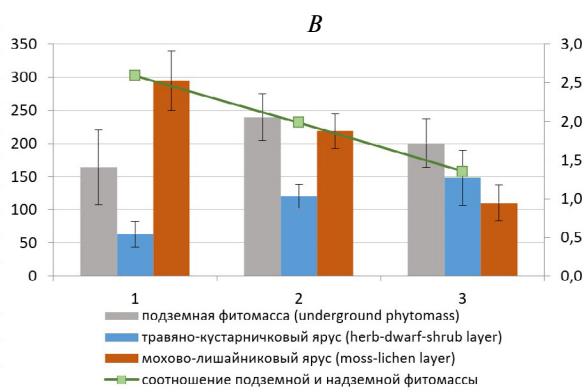
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние продуктивности местообитания

Среднее значение общей фитомассы растений напочвенного покрова составило $555 \pm 51 \text{ г}/\text{м}^2$. Во всех трех группах ПП средние значения запаса надземной фитомассы превышали запасы подземной (рис. 2). При рассмотрении запасов фитомассы напочвенного покрова по ярусам выявлено, что в группах сообществ C_1 и C_2 запас фитомассы мхов и лишайников преобладал над запасом трав и кустарничков. Соотношение запаса подземной и надземной фитомассы травяно-кустарникового яруса уменьшалось от сосняков группы C_1 (2.6 раза) к соснякам группы C_3 (1.4 раза) (рис. 2B).

Влияние продуктивности местообитания удалось выявить только для запаса фитомассы мохово-лишайникового яруса и лишайников (табл. 2). Достоверные различия наблюдались в группах ПП, наиболее контрастных по трофности почв и производительности древостоя (C_1 и C_3).

Несмотря на высокое варьирование параметров лесной подстилки в изучаемых сообществах, установлено увеличение ее мощности и запасов от сосняков группы C_1 к соснякам группы C_3 (рис. 3). Наименьшие значения мощности (от 1 до 5 см) и запаса ($39.6 \pm 2.9 \text{ т}/\text{га}$) подстилки отмечены в наиболее сухих условиях сообществ C_1 , а наиболее высокие (соответственно 10 см и $58.1 \pm 5.6 \text{ т}/\text{га}$) – в группе C_3 . Наибольшими значениями pH характеризовалась лесная



подстилка в группе сообществ С3 (рис. 4). Все параметры лесной подстилки имели достоверные различия в зависимости от продуктивности местообитания (табл. 2).

Влияние крон деревьев

Средние значения запаса *общей фитомассы* живого напочвенного покрова в межкроновом пространстве и под кроной дерева составляли,

соответственно, 608 ± 60 и 514 ± 41 г/м² и достоверно не различались (табл. 2).

Результаты анализа средних значений *запаса подземной фитомассы* растений напочвенного покрова в разных позициях относительно крон деревьев показали, что в межкроновом пространстве он составлял 215 ± 29 г/м² и являлся достоверно более высоким по сравнению с запасом под кроной сосны (табл. 2, рис. 5). Средние

Таблица 2. Результаты статистического сравнения данных (критерий Краскела–Уоллиса, Н)

Table 2. Results of Kruskal–Wallis test (H) of statistical data

Параметры Parameters	Разные группы сообществ Different community groups		Различия между группами* Differences between groups* (Dunn's test)	Подкроновые и межкроновые участки Under-crown and inter- crown areas	
	H	p-value		H	p-value
Запас фитомассы: Stock of phytomass:					
Общий Total	1.725	0.422	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	2.112	0.146
Надземный Aboveground	2.920	0.232	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	0.207	0.648
Подземный Underground	1.749	0.417	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	5.799	0.016
Травяно-кустарничкового яруса Herb-dwarf-shrubs layer	3.899	0.142	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	7.005	0.008
Кустарничков Dwarf-shrubs	3.468	0.176	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	7.121	0.007
Черники European blueberry	2.648	0.266	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	4.273	0.038
Брусники Lingonberry	0.115	0.944	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	3.551	0.059
Мохово-лишайникового яруса Moss-lichen layer	10.394	0.005	C1 ^a –C2 ^{ab} –C3 ^b	6.442	0.011
Зеленых мхов Mosses	3.731	0.154	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^a	4.612	0.031
Лишайников Lichens	13.146	0.001	C1 ^a –C2 ^{ab} –C3 ^b	0.047	0.827
Лесная подстилка: Forest floor:					
Мощность Thickness	10.248	0.006	C1 ^a –C2 ^b –C3 ^b	0.466	0.494
Запас Stock	9.420	0.009	C1 ^a –C2 ^b –C3 ^b	1.084	0.297
Кислотность OL Acidity OL	18.000	<0.001	C1 ^a –C2 ^a –C3 ^b	3.253	0.071
Кислотность OF Acidity OF	11.092	0.004	C1 ^{ab} –C2 ^a –C3 ^b	1.200	0.273

Примечание. * латинскими буквами показаны различия между группами сообществ: одинаковые буквы означают, что исследованные группы достоверно не различаются между собой, разные буквы означают, что есть достоверное различие между группами.

Note. * Differences between community groups are shown in Latin letters: the same letters mean that the groups do not differ significantly from each other, different letters mean that there is a significant difference between the groups.

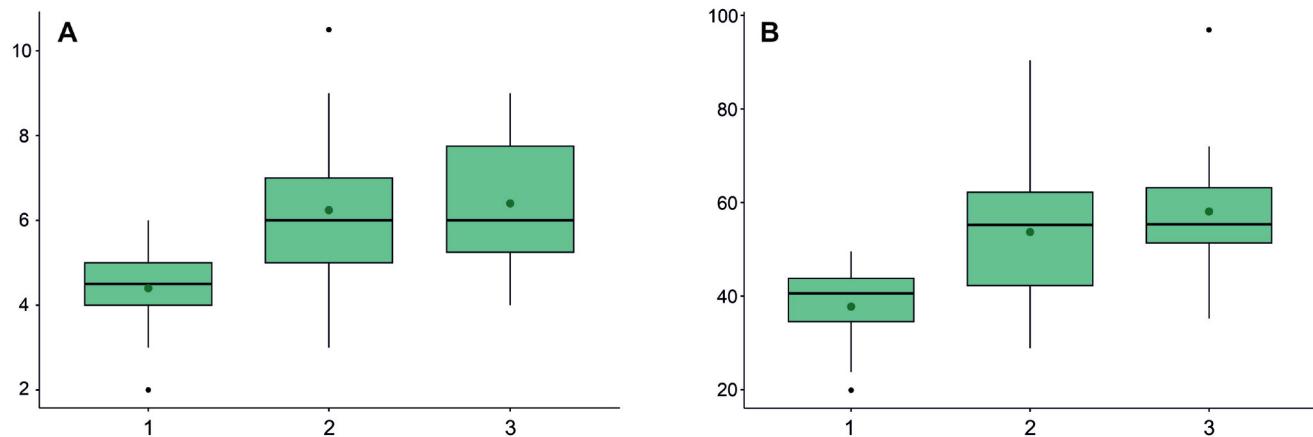


Рис. 3. Мощность (A) и запас (B) лесной подстилки в исследованных группах сообществ.

По горизонтали: группы сообществ (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); по вертикали: A – толщина (см); B – запас абсолютно-сухой массы, т/га.

Fig. 3. Thickness (A) and stock (B) of forest floor in the studied groups of forest communities.

Horizontally – community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); y-axis: A – thickness, cm; B – stock of the absolute dry mass, t/ha.

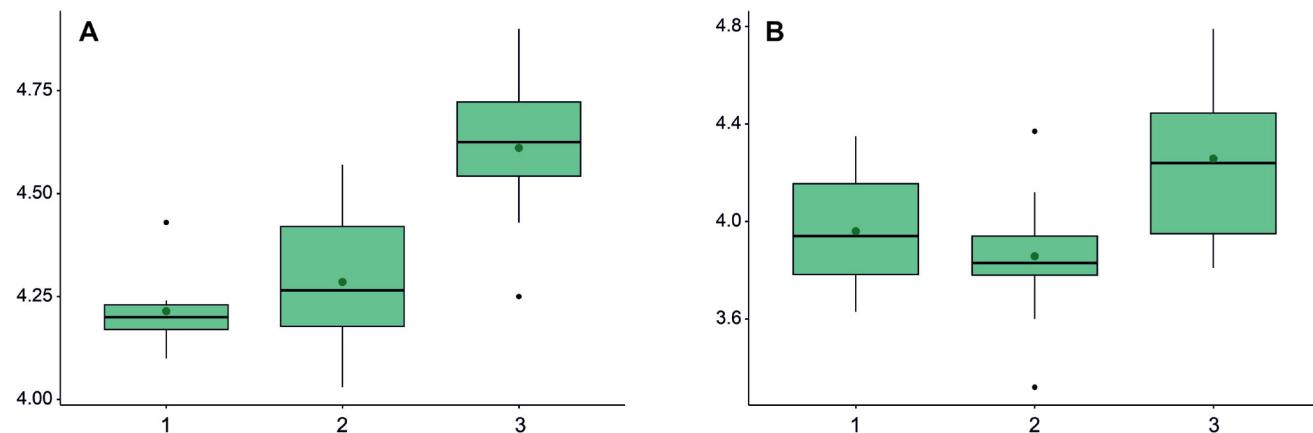


Рис. 4. Актуальная кислотность лесной подстилки в исследованных группах сообществ.

A – подгоризонт OL; B – подгоризонт OFH.

По горизонтали – группы сообществ (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); по вертикали – величина pH_{вод}.

Fig. 4. Actual acidity of forest floor in the studied community groups.

A – OL subhorizon; B – OFH subhorizon. Horizontally – community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3); y-axis – pH_{water} value.

значения **запаса надземной фитомассы** напочвенного покрова в межкроновом и подкроновом пространствах достоверно не различались (табл. 2). Однако величина запаса фитомассы травяно-кустарничкового яруса в межкроновом пространстве была достоверно выше, а запаса фитомассы мохово-лишайникового яруса достоверно ниже, чем в подкроновом пространстве (рис. 6, табл. 2).

Основу напочвенного покрова в изученных лесных сообществах составляли лесные кустарнички (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и зеленые мхи (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, виды рода *Dicranum* и др.). Запас фитомассы зеленых мхов под кронами деревьев был

достоверно выше по сравнению с межкроновыми участками (табл. 2). Средние значения запаса фитомассы лишайников достоверно не различались на площадках под кроной деревьев и в межкроновом пространстве (табл. 2). Кустарнички составляли почти 99% от общего запаса травяно-кустарничкового яруса. При этом запас надземной массы основного доминанта – *Vaccinium myrtillus* был достоверно выше в межкроновых пространствах по сравнению с участками под кронами деревьев (табл. 2).

Мощность, запас и показатели кислотности лесной подстилки на межкроновых и подкроновых участках достоверно не различались (табл. 2).

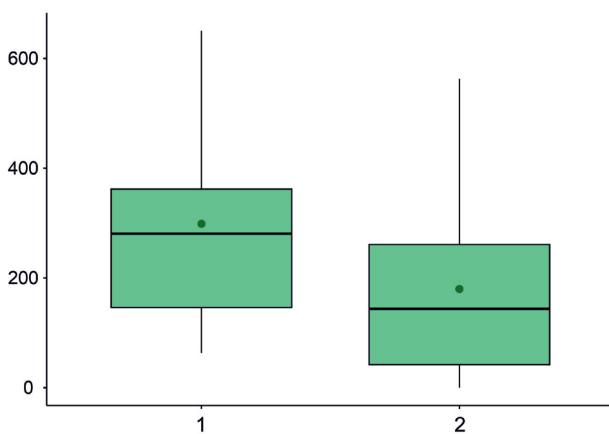


Рис. 5. Запас подземной фитомассы в подкроновом и межкроновом пространстве деревьев сосны.

По горизонтали: 1 – межкроновые участки, 2 – участки под кроной сосны; по вертикали – запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 5. Stock of underground phytomass in the under-crown and inter-crown areas of Scots pine trees.

X-axis: 1 – inter-crown plots, 2 – under-crown plots; y-axis – absolute dry mass, g/m².

Взаимодействие факторов

Для некоторых параметров живого напочвенного покрова (запас общей и надземной фитомассы) и лесной подстилки (запас, pH слоя OL), соответствующих нормальному распределению, был проведен двухфакторный дисперсионный анализ для выявления взаимодействия между факторами (“продуктивность местообитания” и “позиция относительно крон деревьев”). Выявить взаимодействие факторов не удалось. Это говорит о том, что реакция параметра

на действие одного фактора проявляется вне зависимости от другого фактора. Несмотря на отсутствие статистического подтверждения этот вывод справедлив и для других параметров, для которых не проводился двухфакторный дисперсионный анализ из-за их несоответствия закону нормального распределения. Так, например, уменьшение запаса надземной и подземной массы живого напочвенного покрова и увеличение запаса массы мохово-лишайникового яруса под кроной сосны по сравнению с межкроновыми участками наблюдалось в сообществах всех изученных типов леса (рис. 7).

Проведенный корреляционный анализ (рис. 8) показателей запаса фитомассы живого напочвенного покрова и характеристик лесной подстилки показал следующее. Величины запаса надземной (суммарно мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов) и подземной фитомассы напочвенного покрова не связаны между собой. Масса корней растений травяно-кустарничкового яруса положительно связана с их надземной массой ($r = 0.87, p = 0.001$) и отрицательно связана с массой мохово-лишайникового яруса ($r = -0.47, p = 0.001$). Кроме того, запас подземной фитомассы характеризуется слабо выраженной, но достоверной положительной связью с мощностью ($r = 0.32, p < 0.05$) и запасом ($r = 0.28, p < 0.05$) лесной подстилки. Между запасами фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов выявлена статистически значимая отрицательная связь ($r = -0.51, p = 0.001$).

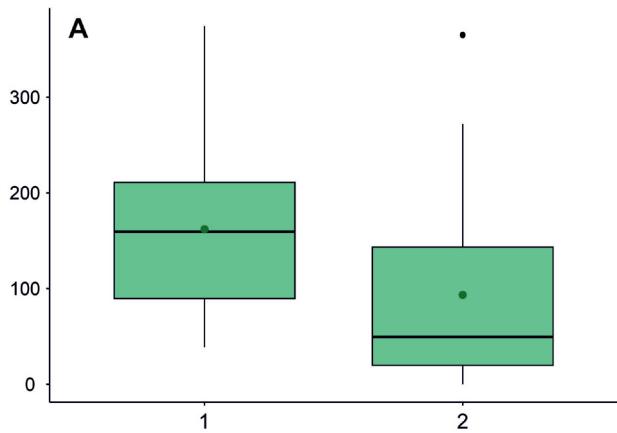


Рис. 6. Запас надземной фитомассы травяно-кустарничкового (A) и мохово-лишайникового (B) ярусов в подкроновом и межкроновом пространстве деревьев сосны.

По горизонтали: 1 – межкроновые участки, 2 – участки под кроной сосны; по вертикали – запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 6. Stock of the grass-shrub (A) and moss-lichen (B) layers phytomass in the under-crown and inter-crown areas of Scots pine trees. Horizontally: 1 – inter-crown plots, 2 – under-crown plots; y-axis – absolute dry mass, g/m².

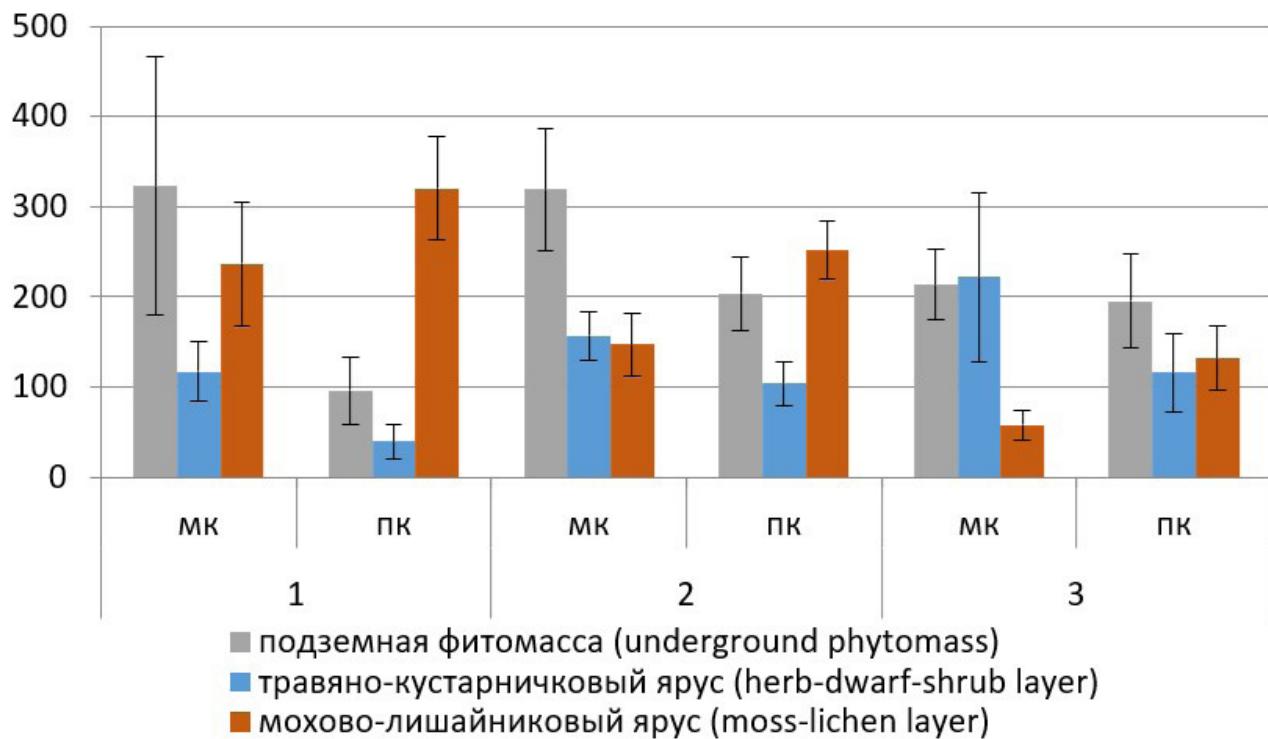


Рис. 7. Запас фитомассы разных компонентов напочвенного покрова.

По горизонтали: группы сообществ (1 – СБ, 2 – СЧ1, 3 – СЧ2), межкроновые (мк) и подкроновые (пк) участки; по вертикали – запас абсолютно-сухой массы, г/м².

Fig. 7. The phytomass stock of different components of the ground cover.

Horizontally: community groups (1 – C1, 2 – C2, 3 – C3), inter-crown plots (mk) and under-crown plots (pk); y-axis: absolute dry mass, g/m².

Фитомасса травяно-кустарникового яруса и фитомасса черники положительно связаны с кислотностью подгоризонта OL ($r = 0.60$ и 0.68 , соответственно, $p = 0.001$). Запас фитомассы мохово-лишайникового яруса отрицательно связан с кислотностью подгоризонта OL ($r = -0.68$, $p = 0.001$).

Условия окружающей среды определяют обилие и разнообразие растений живого напочвенного покрова, в связи с чем запас фитомассы напочвенного покрова может варьировать в разных типах леса [9, 33–35]. В работе В. И. Казимира и др. [13] было отмечено более низкое значение фитомассы растений напочвенного покрова в сосняке брусничном по сравнению с сосняком черничным. Авторы работы связывали это с увеличением влажности. В настоящем исследовании не удалось выявить достоверные различия запаса фитомассы напочвенного покрова между сосняками, различающимися по трофности почв и производительности древостоя.

В нашем исследовании выявлено, что подземная фитомасса травяно-кустарникового яруса превышает его надземную массу в среднем в 1.4–2.6 раза в зависимости от продуктивности местообитания (рис. 1В), что соответствует литературным данным, согласно которым в лесных сообществах, и в сосняках в частности, масса корневых систем растений напочвенного покрова может превышать массу надземных органов более чем в 2 раза [36–38]. В то же время, как следует из рис. 2А, общий запас надземной фитомассы напочвенного покрова (травяно-кустарниковый и мохово-лишайниковый ярусы) превышает запас подземной, что объясняется обилием мхов и лишайников, не имеющих подземных органов.

В работе Т. В. Белоноговой [39] было отмечено, что относительная величина массы корней лесных кустарничков, а именно *Vaccinium vitis-idaea*, повышается по мере увеличения сухости почвы. Так, в сосняках черничных ее корни составляли 195% от массы надземной части,

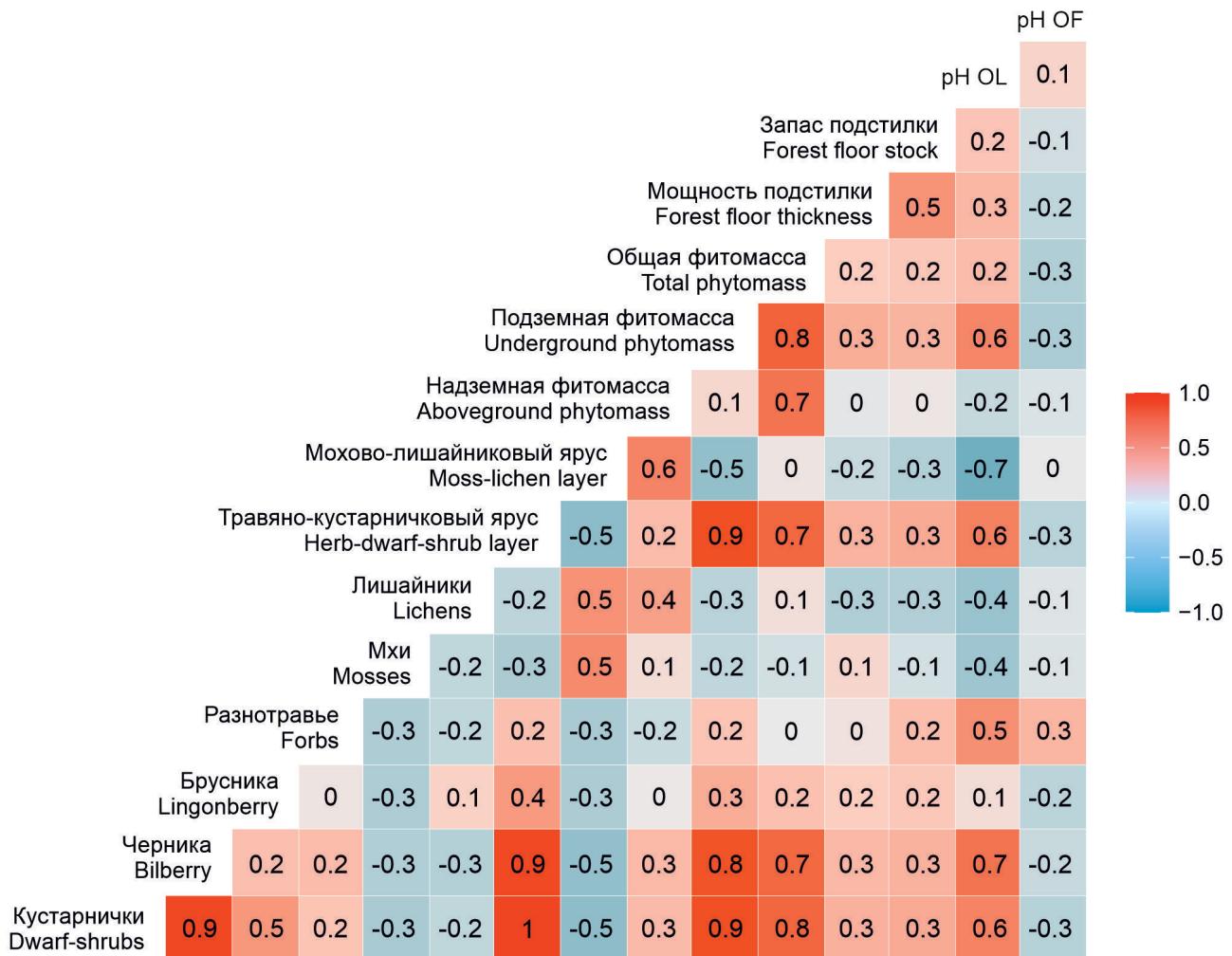


Рис. 8. Парная корреляция параметров живого напочвенного покрова и лесной подстилки (коэффициент Спирмена)
Fig. 8. Paired correlation of different indicators of ground cover and forest floor (Spearman's coefficient).

а в сосняках брусничных – 217%. Результаты наших исследований показали четкую закономерность увеличения массы корней растений травяно-кустарничкового яруса относительно их надземной фитомассы при переходе от более богатых почвенных условий сосняков группы С3 к более сухим и бедным условиям в сосняках группы С1 (рис. 2В). Это объясняется тем, что на низкоплодородных песчаных почвах растениям требуется развивать большую по массе корневую систему для получения достаточного количества питательных веществ, что было показано для древесных растений [17].

Лесная подстилка отличается значительной изменчивостью свойств и реагирует на изменения условий окружающей среды [20, 40, 41]. В настоящем исследовании отмечено высокое варьирование показателей лесной подстилки

в изучаемых группах сообществ. Изменение мощности и запасов подстилки во многом связано с условиями их формирования. Известно, что неоднородность растительного покрова в лесных биогеоценозах во многом определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко проявляется в органогенных горизонтах, формирующихся из растительного опада [20, 21, 37, 42–45]. Мощность лесной подстилки находится в прямой зависимости от условий увлажнения [20, 22, 41]. Полученные нами данные подтверждают этот факт: наименьшие значения мощности и запаса подстилки наблюдаются в наиболее сухих условиях сосняков группы С1, а наибольшие – в более влажных сосняках группы С3. Отсутствие статистически значимого влияния кроны дерева на параметры лесной подстилки можно связать с одной стороны с высокой полнотой

древостоя, с другой с небольшим количеством опада хвойных видов деревьев, что было отмечено в некоторых исследованиях [22].

Плодородие лесных почв в регионах с гумидным климатом во многом определяют их кислотно-щелочные свойства [46, 47]. Растительный покров оказывает существенное влияние на кислотность лесной подстилки и ее пространственное и временное варьирование [42, 48, 49]. В таежных экосистемах кислотность лесной подстилки во многом определяется видовым составом напочвенного покрова [50]. В исследованных сообществах наблюдается закономерное повышение величины рН, особенно верхнего подгоризонта OL, в ряду сосновок C1–C2–C3. Выявлено, что значения рН верхнего подгоризонта подстилки положительно связаны с долей черники в составе травяно-кустарничкового яруса. Это обусловлено особенностями химического состава опада этого вида, богатого кальцием [43, 50, 51]. Обнаружена также значимая отрицательная связь величины рН подгоризонта OL с запасом фитомассы мохово-лишайникового яруса, т.е. чем больше масса мхов и лишайников, тем ниже значение рН верхнего подгоризонта подстилки. Влияние растительности на кислотность подгоризонта OFH прослеживается в меньшей степени. Кроме того, повышение величины рН верхних подгоризонтов подстилки в ряду трофности C1–C2–C3 может происходить вследствие повышения доли участия в древостое деревьев ели и лиственных пород, опад которых отличается большим содержанием кальция по сравнению с хвоей сосны [43, 44, 47, 52].

Древесный ярус является эдификатором лесных экосистем, воздействует на среду и изменяет ее, оказывает влияние на напочвенный покров [53–55]. В. С. Ипатовым и соавторами [56] было выявлено, что ель полностью определяет структуру напочвенного покрова в зоне своего фитогенного поля, что объясняется строением ее кроны. Сосна имеет относительно равномерное распределение листового аппарата по всей кроне и характеризуется плавным небольшим снижением освещенности от края кроны к стволу [57, 58], в связи с чем сосновые фитоценозы отличаются более однородными условиями освещенности.

По результатам нашей работы запас фитомассы компонентов живого напочвенного покрова различался на подкronовых и межкronовых

участках. При рассмотрении запаса подземной массы напочвенного покрова, массы лесных кустарничков и, в частности, *Vaccinium myrtillus* установлено, что эти взаимосвязанные показатели достоверно выше в межкроновом пространстве по сравнению с участками под кроной деревьев. Для массы растений мохово-лишайникового яруса в целом и массы зеленых мхов в частности отмечена противоположная тенденция, эти показатели достоверно выше под кроной сосен. В наших предыдущих исследованиях сосновок черничных на автоморфных почвах выявлена та же особенность изменения обилия зеленых мхов (*Pleurozium shcreberi*), а именно уменьшение их проективного покрытия от ствола сосны к межкроновым участкам [59]. Уменьшение мощности мохового покрова при удалении от ствола дерева в сосновом сообществе отмечено и в работе А. А. Маслова [60]. В работе И. В. Лянгузовой и П. А. Примак [38] получены результаты, не совпадающие с нашими. Вероятно, причина заключается в том, что их исследование проводилось в средневозрастных загущенных сосновках, мы же изучали 180-летние сосновые леса с выраженной горизонтальной структурой древесного полога. Учитывая менее выраженные эдификаторные свойства сосны по сравнению с елью, осиной и березой в отношении изменения светового режима и количества опада [61], можно предположить, что ведущую роль в распределении кустарничков в напочвенном покрове соснового леса играет корневая конкуренция со стороны деревьев [60].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении влияния продуктивности местообитания и крон деревьев сосны на запас фитомассы напочвенного покрова и характеристики лесной подстилки в условиях сосновок зеленомошных на автоморфных почвах выявлен ряд закономерностей. Подтверждено влияние продуктивности местообитания на мощность, запасы и кислотность лесной подстилки, запас фитомассы растений мохово-лишайникового яруса. Для менее продуктивных сообществ характерны более низкие значения мощности и запасов подстилки по сравнению со средне- и высокопродуктивными. Более высокими значениями рН, т.е. менее кислой реакцией, отличается лесная подстилка высокопродуктивных сосновок, для которых также характерно наименьшее, по сравнению с другими изученными

группами сообществ участие зеленых мхов и лишайников в напочвенном покрове.

Выявлены различия в запасе фитомассы подземных частей травяно-кустарничкового яруса, запасе надземной фитомассы травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов, зеленых мхов, кустарничков и черники в межкроновом и подкроновом пространствах. Под кроной сосны масса кустарничков меньше, а масса зеленых мхов больше по сравнению с межкроновыми участками. Не удалось выявить связи мощности и запасов лесной подстилки с запасом фитомассы напочвенного покрова.

Таким образом, различия параметров лесных подстилок установлены только для групп сосновых лесов, различающихся по трофности почв и производительности древостоя, но не выявлены на подкроновых и межкроновых участках. Компоненты напочвенного покрова, являясь более чувствительным индикатором, реагируют на влияние кроны сосны.

Полученные выводы дополняют представления о взаимодействии нижних ярусов сообществ и органогенного горизонта почв в синэкологии светлохвойных таежных лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках государственного задания Института леса КарНЦ РАН (рег. № 121061500082-2), а также по теме “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации; обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджете углерода в лесах и других наземных экологических системах” (рег. № 123030300031-6) в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения (ВИПГЗ) “Единая национальная система мониторинга климатически активных веществ”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С., Тишков А. А. 1986. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М. 297 с.
2. Cornelissen J. H. C., Lang S. I., Soudzilovskaya N. A., During H. J. 2007. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. — Ann. Bot. 99(5): 987–1001.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
3. Сергеева О. В., Мухортова Л. В., Кривобоков Л. В. 2020. Распределение запасов подстилки и биомассы живого напочвенного покрова в северной тайге Центральной Эвенкии в зависимости от рельефа. — Сибирский лесной журнал. 1: 38–46.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200104>
4. Turetsky M. R. 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. — The Bryologist. 106(3): 395–409.
<https://doi.org/10.1639/05>
5. Gilliam F. S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. — BioScience. 57(10): 845–858.
<https://doi.org/10.1641/B571007>
6. Кузнецова А. И. 2021. Влияние растительности на запасы почвенного углерода в лесах (обзор). — Вопросы лесной науки. 4(4): 1–54.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2021-44-95>
7. Ehrenfeld J. G., Kourtev P., Huang W. 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. — Ecol. Appl. 11(5): 1287–1300.
<https://doi.org/10.2307/3060920>
8. Sedia E. G., Ehrenfeld J. G. 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. — Oecologia. 144(1): 137–147.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0037-0>
9. Казимиров Н. И., Морозова Р. М. 1973. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Ленинград. 173 с.
10. Сеннов С. Н. 1984. Уход за лесом. Экологические основы. М. 128 с.
11. Мельников Е. С. 1999. Лесоводственные основы теории и практики комплексного ухода за лесом: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. СПб. 42 с.

12. Смирнов А. П., Чыонг В. В., Потокин А. Ф., Смирнов А. А. 2016. Динамика живого напочвенного покрова в разновозрастных осушенемых сосняках, пройденных рубками. — Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 217: 57–70.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.217.57-70>
13. Казимиров Н. И., Волков А. Д., Зябченко С. С., Иванчиков А. А., Морозова Р. М. 1977. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Ленинград. 304 с.
14. Бобкова К. С. 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
15. Осипов А. Ф., Кутявин И. Н. 2016. Биологическая продуктивность растений живого напочвенного покрова в среднетаежных сосняках. — В сб.: Актуальные проблемы биологии и экологии. Материалы докл XXIII Всерос. молодеж. науч. конф. (с элементами научной школы). Сыктывкар. С. 114–116.
<https://www.elibrary.ru/zbuxdr>
16. Семенюк О. В., Телеснина В. М., Богатырев Л. Г., Бенедиктова А. И., Кузнецова Я. Д. 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
17. Karpechko Y., Karpechko A., Tuuupinen A. 2022. The effect of growth conditions on the relationship between fine root and foliage biomass. — J. For. Res. 33: 1585–1591.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01444-3>
18. Коновалова И. С., Коновалов Д. Ю. 2023. Динамика живого напочвенного покрова на начальных этапах формирования лесных культур средней подзоны тайги. — Лесной вестник. — Forestry Bulletin. 27(2): 27–37.
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-2-27-37>
19. Богатырев Л. Г., Свентицкий И. А., Шарафутдинов Р. Н., Степанов А. А. 1998. Лесные подстилки и диагностика современной направленности гумусообразования в различных географических зонах. — Почвоведение. 7: 864–875.
20. Богатырев Л. Г., Демин В. В., Матышак Г. В., Сапожникова В. А. 2004. О некоторых теоретических аспектах исследования лесных подстилок. — Лесоведение. 4: 17–29.
21. Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Ташинова Л. Н., Руденко Р. Н. 2007. Почвенный покров и парцелярная структура лесного биогеоценоза. — Лесоведение. 6: 107–113.
<https://www.elibrary.ru/ibjwqn>
22. Соломатова Е. А., Красильников П. В., Сидорова В. А. 1999. Строение и пространственная вариабельность лесной подстилки в ельнике черничном зеленомошном Средней Карелии. — Почвоведение. 6: 764–773.
23. Карпачевский Л. О., Зубкова Т. А., Пройслер Т., Кеннел М., Гитл Г., Горчарук Н. Ю., Минаева Т. Ю. 1998. Воз действие полога ельника сложного на химический состав осадков. — Лесоведение. 1: 50–59.
24. Арчегова И. Б., Кузнецова Е. Г. 2011. Влияние древесных растений на химический состав атмосферных осадков в процессе восстановления среднетаежных лесов. — Лесоведение. 3: 34–43.
<https://www.elibrary.ru/nueinb>
25. Карпачко Ю. В., Лозовик П. А., Потапова И. Ю. 2015. Трансформация химического состава атмосферных осадков лесной растительностью. — В сб.: Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов: тр. IV Всерос. науч. конф. М. С. 155–158.
26. Карпачко Ю. В., Лозовик П. А., Федорец Н. Г. 2018. Баланс химических элементов в сосняке и ельнике Карелии. — Лесоведение. 2: 107–118.
<https://doi.org/10.7868/S0024114818020031>
27. Бахмет О. Н., Медведева М. В., Мошкина Е. В., Ткаченко Ю. Н., Мамай А. В., Новиков С. Г., Мошников С. А., Тимофеева В. В., Карпачко А. Ю. 2022. Пространственная вариабельность свойств подзолов в зависимости от растительных микрогруппировок в сосняке брусничном. — Лесоведение. 1: 47–60.
<https://doi.org/10.31857/S002411482105003X>
28. Мошкина Е. В., Бахмет О. Н., Медведева М. В., Карпачко А. Ю., Мамай А. В. 2022. Пространственно-временная динамика биологической активности почв в фитогенном поле сосны обыкновенной в средней тайге Карелии. — Лесоведение. 4: 351–363.
<https://doi.org/10.31857/S0024114822040076>
29. Hokkanen T. J., Järvinen E., Kuuluvainen T. 1995. Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands. — Silva Fenn. 29(3): 189–203.
<https://doi.org/10.14214/sf.a9207>

30. Назарова Л. Е. 2014. Изменчивость средних многолетних значений температуры воздуха в Карелии. — Известия Русского географического общества. 146(4): 27–33.
<https://www.elibrary.ru/sjbxsf>
31. Назарова Л. Е. 2015. Атмосферные осадки в Карелии. — Труды КарНЦ РАН. 9: 114–120.
<https://www.elibrary.ru/ummfyl>
32. R Core Team. 2023. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
33. Mölder A., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? — For. Ecol. Manag. 256(3): 272–281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
34. Sciama D., Augusto L., Dupouey J.-L., Gonzalez M., Dominguez C. M. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. — For. Ecol. Manag. 258(5): 600–608.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.027>
35. Geraskina A. P., Smirnova O. V., Korotkov V. N., Kudrevatykh I. Yu. 2020. Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora-Ilych nature reserve). — Russ. J. Ecosys. Ecol. 5(2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-1>
36. Белоногова Т. В. 1974. Продуктивность живого покрова черничных и брусничных сосновок южной Карелии. — В кн.: Лесные растительные ресурсы Карелии. Петрозаводск. 135 с.
37. Грозовская И. С., Ханина Л. Г., Смирнов В. Э., Бобровский М. В., Романов М. С., Глухова Е. М. 2015. Биомасса напочвенного покрова в еловых лесах Костромской области. — Лесоведение. 1: 63–76.
<https://elibrary.ru/tkizdj>
38. Лянгузова И. В., Примак П. А. 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — Раст. ресурсы. 55(4): 473–489.
<https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
39. Белоногова Т. В. 1973. Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов южной Карелии: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 23с.
40. Карпачевский Л. О. 1981. Лес и лесные почвы. Москва. 264 с.
41. Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. 2003. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск. 240 с.
<https://elibrary.ru/oudwjt>
42. Карпачевский Л. О. 1977. Пестрота почвенного покрова в лесном биогеоценозе. М. 312 с.
43. Лукина Н. В., Полянская Л. М., Орлова М. А. 2008. Питательный режим почв северотаежных лесов. М. 342 с.
44. Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э. 2015. Методические подходы к отбору образцов лесной подстилки с учетом мозаичности лесных биогеоценозов. — Лесоведение. 3: 214–221.
<https://elibrary.ru/uahmnh>
45. Kristensen T., Ohlson M., Bolstad P., Nagy Z. 2015. Spatial variability of organic layer thickness and carbon stocks in mature boreal forest stands – implications and suggestions for sampling designs. — Environ. Monit. Assess. 187: 521.
<https://doi.org/10.1007/s10661-015-4741-x>
46. Лукина Н. В., Горбачева Т. Т., Никонов В. В., Лукина М. А. 2002. Пространственная изменчивость кислотности AL-Fe-гумусовых подзолов. — Почвоведение. 2: 163–173.
47. Лукина Н. В., Никонов В. В., Исаева Л. Г. 2006. Кислотность и питательный режим почв еловых лесов. Коренные еловые леса: биоразнообразие, структура, функции. СПб. 298 с.
48. Кислотные осадки и лесные почвы. Апатиты. 1999. 320 с.
49. Соколова Т. А., Дронова Т. Я., Артюхов Д. Б., Коробова Н. Л. 1997. Пространственное и временное варьирование величин pH в подзолистых почвах Центрально-лесного биосферного заповедника. — Почвоведение. 11: 1339–1348.
50. Ахметова Г. В. 2022. Пространственная неоднородность химического состава лесных подстилок сосновых насаждений средней тайги Восточной Фенноскандии. — Лесоведение. 3: 250–261.
<https://elibrary.ru/clsodn>

51. Ахметова Г. В. 2021. Особенности распределения макро- и микроэлементов в системе “почва-растение” в среднетаежных условиях Восточной Фенноскандии. — Труды КарНЦ РАН. 5. Сер. Экологические исследования: 5–19.
<https://elibrary.ru/wunadq>
52. Орлова М. А., Лукина Н. В., Смирнов В. Э., Артемкина Н. А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
53. Уранов А. А. 1965. Фитогенное поле. — В сб: Проблемы современной ботаники. 1. М., Л. С. 251–254.
54. Ястребов А. Б., Лычаная Н. В. 1993. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках. — Бот. журн. 78(5): 78–92.
55. Крышень А. М. 2000. Фитогенное поле: теория и проявления в природе. — Известия АН: Серия биологическая. 4: 437–443.
56. Ипатов В. С., Журавлева Е. Н., Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. 2009. Фитогенное поле *Picea abies*, *P. obovata* (Pinaceae). — Бот. журн. 94(4): 558–568.
<https://elibrary.ru/oifmwn>
57. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. 2008. Оценка влияния древостоя на структуру лесного сообщества. — В сб.: Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Ч. 5: Геоботаника. Петрозаводск. С. 304–307.
58. Горелов А. М. 2013. Особенности освещения во внутреннем пространстве древесных растений. — Известия СамНЦ РАН. 15(3): 135–140.
<https://elibrary.ru/rCMDKZ>
59. Геникова Н. В. 2012. Структура и динамика лесных растительных сообществ на автоморфных песчаных почвах на территории Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург. 2012. 21 с.
60. Маслов А. А. 1986. О взаимодействии фитогенных полей деревьев в сосняке чернично-брусничном. — Бот. журн. 71(12): 1646–1652.
61. Лебедева В. Х., Тиходеева М. Ю. 2003. Взаимоотношения видов напочвенного покрова на разных стадиях развития ельника чернично-зеленомошного. — Вестник СПБУ. Сер. 3. Биология. 1: 30–47.

Variation of Ground Cover and Forest Litter Phytomass Stocks in Pine Forests on Automorphic Soils (Republic of Karelia)

© 2025. N. V. Genikova*, A. Yu. Karpechko, G. V. Akhmetova

Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

*e-mail: genikova@krc.karelia.ru

Abstract. The influence of the type of forest vegetation and the phytogenic field of pine on the parameters of forest litter (thickness, stock, actual acidity) and phytomass of the components of the ground cover in lingonberry and bilberry pine forests on automorphic soils is studied. The highest values of phytomass (absolute dry mass) were found in communities of bilberry pine forests on sandy soils (596 ± 67 g/sq.m.), and the lowest in bilberry pine forests on two-layered deposits (460 ± 83 g/sq.m.) due to a lower presence of mosses in the ground cover. In all types of forest, the average values of aboveground phytomass (in total, herb-dwarf shrub and moss-lichen layers) exceeded the underground one. At the same time, the underground phytomass was on average 1.4–2.6 times higher than the mass of the herb-dwarf shrub layer, depending on the type of forest. The type of forest influenced the phytomass of the moss-lichen layer and the characteristics of the forest floor. The lowest indicators of litter thickness and stock were observed in the driest conditions of lingonberry pine forests (less than 5 cm and 39.6 ± 2.9 t/ha), and the highest (5–10 cm and 58.1 ± 5.6 t/ha) – in bilberry pine forests on two-layered deposits. The pH value of the forest floor also depends on the forest type: the lowest values are typical for lingonberry pine, and the highest – for bilberry forest. Differences in the phytomass of the underground parts of the herb-dwarf shrub layer, aboveground phytomass, mass of green mosses, dwarf shrubs and bilberry in the inter-crown and under-crown areas were revealed. Under the Scots pine crowns, the mass of dwarf shrubs is lower and the mass of green mosses is higher, compared to the inter-crown areas.

Keywords: Scots pine forests, herb-dwarf shrub layer, moss-lichen layer, thickness and stock of forest floor, actual acidity, phytomass, Republic of Karelia

ACKNOWLEDGMENTS

The research were carried out as part of the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (registration numbers 121061500082-2), and as part of the major innovative project of national importance “Development of a system for ground-based and remote monitoring of carbon pools and greenhouse gas fluxes in Russian Federation, ensuring the creation of recording data systems on the fluxes of climate-active substances and the carbon budget in forests and other terrestrial ecological systems” (Registration number: 123030300031-6).

REFERENCES

1. *Bazilevich N. I., Grebenschikov O. S., Tishkov A. A.* 1986. [Geographical regularities of structure and functioning of ecosystems]. Moscow. 297 p. (In Russian)
2. *Cornelissen J. H. C., Lang S. I., Soudzilovskaya N. A., During H. J.* 2007. Comparative cryptogam ecology: a review of bryophyte and lichen traits that drive biogeochemistry. — Ann. Bot. 99(5): 987–1001.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcm030>
3. *Sergeeva O. V., Mukhortova L. V., Krivobokov L. V.* 2020. Distribution of forest litter and live ground cover biomass in northern taiga of the Central Evenkia depending on relief. — Sibirskij Lesnoj Zhurnal. 1: 38–46.
<https://doi.org/10.15372/SJFS20200104> (In Russian)
4. *Turetsky M. R.* 2003. The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling. — The Bryologist. 106(3): 395–409.
<https://doi.org/10.1639/05>
5. *Gilliam F. S.* 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. — BioScience. 57(10): 845–858.
<https://doi.org/10.1641/B571007>
6. *Kuznetsova A. I.* 2021. Influence of vegetation on soil carbon stocks in forests (review). — Forest Science Issues. 4(4): 1–54.
<https://doi.org/10.31509/2658-607x-2021-44-95>
7. *Ehrenfeld J. G., Kourtev P., Huang W.* 2001. Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. — Ecol. Appl. 11(5): 1287–1300.
<https://doi.org/10.2307/3060920>
8. *Sedia E. G., Ehrenfeld J. G.* 2005. Differential effects of lichens, mosses and grasses on respiration and nitrogen mineralization in soils of the New Jersey Pinelands. — Oecologia. 144(1): 137–147.
<https://doi.org/10.1007/s00442-005-0037-0>
9. *Kazimirov N. I., Morozova R. M.* 1973. [Biological cycle of substances in spruce forests of Karelia]. Leningrad. 175 p. (In Russian)
10. *Sennov S. N.* 1984. [Forest management practices. Ecological basis]. Moscow. 218 p. (In Russian)
11. *Mel'nikov E. S.* 1999. [Complex care of forests: theoretical and practical aspects of forestry techniques: Abstr. ... Dis. Doct. (Agricultural) Sci.]. Saint Petersburg. 42 p. (In Russian)
12. *Smirnov A. P., Truong W. W., Potokin A. F., Smirnov A. A.* 2016. The dynamic of live ground vegetation in different pine plantations of drained, passed by felling. — Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii. 217: 57–70.
<https://doi.org/10.21266/2079-4304.2016.217.57-70> (In Russian)
13. *Kazimirov N. I., Volkov A. D., Zyabchenko S. S., Ivanchikov A. A., Morozova R. M.* 1977. [Community metabolism and energy flows in pine forests of European North]. Leningrad. 304 p. (In Russian)
14. *Bobkova K. S.* 1987. [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
15. *Osipov A. F., Kutyavin I. N.* 2016. [Ground vegetation productivity in middle-taiga pine forests]. — In: [Contemporary problems in biology and ecology. Proceedings of XXIII All-Russian conference and scientific school of youth researchers]. Syktyvkar. P. 114–116.
<https://www.elibrary.ru/zbuxdr> (In Russian)
16. *Semenyuk O. V., Telesnina V. M., Bogatyrev L. G., Benediktova A. I., Kuznecova YA. D.* 2020. Assessment of intra-biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. — Eurasian Soil Science. 53(1): 27–38.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
17. *Karpechko Y., Karpechko A., Tuyunen A.* 2022. The effect of growth conditions on the relationship between fine root and foliage biomass. — J. For. Res. 33(5): 1585–1591.
<https://doi.org/10.1007/s11676-021-01444-3>

18. Konovalova I. S., Konovalov D. Yu. 2023. Living ground cover dynamics at initial stages of forest crops formation in middle taiga subzone. — Lesnoy Vestnik / Forestry Bulletin. 27(2): 27–37.
<https://doi.org/10.18698/2542-1468-2023-2-27-37> (In Russian)
19. Bogatyryov L. G., Sventitsiu I. A., Sharafutdinov R. N., Stepanov A. A. 1998. Forest litters and the diagnostics of the modern trend in humus formation in different geographical zones. — Eurasian Soil Science. 31(7): 787–796.
20. Bogatyrev L. G., Demin V. V., Matyshak G. V., Sapozhnikova V. A. 2004. On some theoretical aspects of studying forest litters. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 4: 17–29. (In Russian)
21. Karpachevskii L. O., Zubkova T. A., Tashninova L. N., Rudenko R. N. 2007. Soil cover and parcel structure of forest biogeocenosis. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 6: 107–113.
<https://www.elibrary.ru/ibjwqn> (In Russian)
22. Solomatova E. A., Krasil'nikov P. V., Sidorova V. A. 1999. Intra-stand structure and variability of forest litter (case study of *Piceetum myrtillosum* forest type). — Eurasian Soil Science. 32(6): 692–700.
23. Karpachevskii L. O., Zubkova T. A., Projsler T., Kennel M., Gitl G., Gorcharuk N. Yu., Minaeva T. Yu. 1998. [Effect of complex spruce canopy on the chemical composition of sediments]. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 50–59. (In Russian)
24. Archegova I. B., Kuznetsova E. G. 2011. The influence of woody plants on the chemical composition of atmospheric precipitation in the course of restoration of middle taiga forests. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 3: 34–43.
<https://www.elibrary.ru/nueinb> (In Russian)
25. Karpechko Yu. V., Lozovik P. A., Potapova I. Yu. 2015. [Transformation of chemical composition of atmospheric precipitations by forest vegetation]. — In: [Proceedings of IV All-Russ. sci. conf. "Fundamental problems of water and water resources"]. Moscow. P. 155–158. (In Russian)
26. Karpechko Yu. V., Lozovik P. A., Fedorets N. G. 2018. Balance of chemicals in pine and spruce forests of Karelia. — Contemp. Probl. Ecol. 11(7): 762–770.
<https://doi.org/10.1134/S1995425518070053>
27. Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Moshkina E. V., Tkachenko Yu. N., Mamaj A. V., Novikov S. G., Moshnikov S. A., Timofeeva V. V., Karpechko A. Yu. 2022. Spatial variability of podzol properties depending on the plant microgroups on the example of the cowberry pine forests. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 47–60.
<https://doi.org/10.31857/S002411482105003X> (In Russian)
28. Moshkina Ye. V., Bakhmet O. N., Medvedeva M. V., Karpechko A. Yu., Mamaj A. V. 2022. Spatio-temporal dynamics of soils' biological activity in phytogenous field of scots pine in Karelia Republic's middle taiga. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 4: 351–363.
<https://doi.org/10.31857/S0024114822040076> (In Russian)
29. Hokkanen T. J., Järvinen E., Kuuluvainen T. 1995. Properties of top soil and the relationship between soil and trees in a boreal Scots pine stands. — Silva Fenn. 29(3): 189–203.
<https://doi.org/10.14214/sf.a9207>
30. Nazarova L. E. 2014. [Variability of average long-term air temperature values in Karelia]. — Proceedings of the Russian Geographical Society. 146(4): 27–33.
<https://www.elibrary.ru/sjbxf> (In Russian)
31. Nazarova L. E. 2015. Precipitation over the territory of Karelia. — Trudy KarNC RAN. 9: 114–120.
<https://www.elibrary.ru/ummfyl> (In Russian)
32. R Core Team. 2023. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<https://www.R-project.org/>
33. Mölder A., Bernhardt-Römermann M., Schmidt W. 2008. Herb-layer diversity in deciduous forests: Raised by tree richness or beaten by beech? — For. Ecol. Manag. 256(3): 272–281.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.012>
34. Sciamia D., Augusto L., Dupouey J.-L., Gonzalez M., Dominguez C. M. 2009. Floristic and ecological differences between recent and ancient forests growing on non-acidic soils. — For. Ecol. Manag. 258(5): 600–608.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.027>
35. Geraskina A. P., Smirnova O. V., Korotkov V. N., Kudrevatykh I. Yu. 2020. Productivity and content of macro- and microelements in the phytomass of ground vegetation of typical and unique taiga forests of the Northern Urals (example of spruce-fir forests of the Pechora-Ilych nature reserve). — Russ. J. Ecosyst. Ecol. 5(2).
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-2-1>

36. *Belonogova T. V.* 1974. [Ground vegetation productivity in *Pinetum myrtillosum* and *P. vacciniosum* forest types (Southern part of Karelia)]. — In: [Forest resources of Karelia]. Petrozavodsk. 315 p. (In Russian)
37. *Grozovskaya I. S., Khanina L. G., Smirnov V. E., Bobrovskii M. V., Romanov M. S., Glukhova E. M.* 2015. The ground cover biomass of a spruce forest in Kostroma Oblast. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 63–76.
<https://elibrary.ru/tkizdj> (In Russian)
38. *Lyanguzova I. V., Primak P. A.* 2019. Distribution of ground vegetation and forest litter stock in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. — Rastitelnye Resursy. 55(4): 473–489.
<https://doi.org/10.1134/S003399461904006X> (In Russian)
39. *Belonogova T. V.* 1973. [Biological productivity of plants in the undergrowth layer of pine-dominated forest communities (Southern part of Karelia): Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Petrozavodsk. 23 p. (In Russian)
40. *Karpachevskij L. O.* 1981. [Forest and forest soils]. Moscow. 264 p. (In Russian)
41. *Fedorets N. G., Bakhmet O. N.* 2003. Ecological settings of carbohydrate and nitrogen transformations in forest soils. Petrozavodsk. 240 p.
<https://elibrary.ru/oudwjt> (In Russian)
42. *Karpachevskij L. O.* 1977. [Color diversity of soil cover in forest biogeocoenosis]. Moscow. 312 p. (In Russian)
43. *Lukina N. V., Polyanskaya L. M., Orlova M. A.* 2008. [The supply of nutrients to soils in boreal forest]. Moscow. 342 p.
44. *Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E.* 2015. Methodology of forest litter sampling taking into account the patchiness of forest biogeocoenoses. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 3: 214–221.
<https://elibrary.ru/uahmnh> (In Russian)
45. *Kristensen T., Ohlson M., Bolstad P., Nagy Z.* 2015. Spatial variability of organic layer thickness and carbon stocks in mature boreal forest stands – implications and suggestions for sampling designs. — Environ. Monit. Assess. 187: 521.
<https://doi.org/10.1007/s10661-015-4741-x>
46. *Lukina N. V., Gorbacheva T. T., Nikonov V. V., Lukina M. A.* 2002. Spatial variability of soil acidity in Al-Fe-humus podzols of northern taiga. — Eurasian Soil Science. 35(2): 144–155.
47. *Lukina N. V., Nikonov V. V., Isaeva L. G.* 2006. [Soil acidity and nutritional status of spruce forests. Primary spruce forest's biodiversity, structure, functions]. Saint Petersburg. 298 p.
48. Acidic precipitation and forest soils. 1999. Apatity. 320 p.
49. *Sokolova T. A., Dronova T. Ya., Artyukhov D. B., Korobova N. L.* 1997. Spatial and time variability of pH values in podzolic soils of the Central Forest Biospheric Reserve. — Eurasian Soil Science. 30(11): 1199–1206.
50. *Akhmetova G. V.* 2022. Forest litter in middle-taiga pine stands of Eastern Fennoscandia: Chemical composition and its spatial heterogeneity. — Contemp. Probl. Ecol. 15(7): 750–758.
<https://doi.org/10.1134/S1995425522070022>
51. *Akhmetova G. V.* 2021. Distribution patterns of macro- and microelements in the “soil – plant” system in the middle taiga of Eastern Fennoscandia. — Trudy KarNC RAN. 5: 5–19.
<https://elibrary.ru/wunadq> (In Russian)
52. *Orlova M. A., Lukina N. V., Smirnov V. E., Artemkina N. A.* 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern Taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. — Eurasian Soil Science. 49(11): 1276–1287.
<https://doi.org/10.1134/S1064229316110077>
53. *Uranov A. A.* 1965. [Phytogenic field]. — In: [Challenges of modern botany]. Moscow, Leningrad. P. 251–254. (In Russian)
54. *Yastrebov A. B., Lychanaya N. V.* 1993. The study of phytogenic fields of trees in the lichen-moss pine forests. — Botanicheskii Zhurnal. 78(5): 78–92. (In Russian)
55. *Kryshen' A. M.* 2000. The phytogenic field: theory and manifestations in nature. — Biology Bulletin. 27(4): 364–369.
56. *Ipatov V. S., Zhuravleva E. N., Lebedeva V. H., Tikhodeyeva M. Yu.* 2009. Ecological field of *Picea abies* and *P. obovata* (Pinaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 94(4): 558–568.
<https://elibrary.ru/oifmwn> (In Russian)
57. *Tikhodeyeva M. Yu., Lebedeva V. H.* 2008. [Assessment of the impact of the stand on the structure of the forest community]. — In: [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the XXI century. Part 5: Geobotany]. Petrozavodsk. P. 304–307. (In Russian)

58. *Gorelov A. M.* 2013. Illumination features of wooden plants intercrown space. — *Izvestiya SamNC RAN.* 15(3): 135–140.
<https://elibrary.ru/rCMDKZ> (In Russian)
59. *Genikova N. V.* 2012. [Structure and dynamics of forest plant communities on automorphic sandy soils in Karelia: Abstr. ... Diss. Cand. (Biology) Sci.]. Saint Petersburg. 21 p. (In Russian)
60. *Maslov A. A.* 1986. On the interaction of phytogenic fields of trees in bilberry-cowberry pine forest. — *Botanicheskii Zhurnal.* 71(12): 1646–1652. (In Russian)
61. *Lebedeva V. Ch., Tykchodeeva M. U.* 2003. Plant interaction of living soil-cover species on different stages of development of bilberry-green moss spruce forest. — *Vestnik SPbU. Ser. 3. Biology.* 1: 30–47. (In Russian)

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ СТРЕССОВЫХ МЕТАБОЛИТОВ У ФОРМ *PINUS SYLVESTRIS* (PINACEAE) В СОСНЯКАХ КУСТАРНИЧКОВО-СФАГНОВЫХ (АРХАНГЕЛЬСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2025 г. С. Н. Тарханов*, Е. А. Пинаевская, Ю. Е. Аганина, А. С. Паход

ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова
УрО РАН, г. Архангельск, Россия

*e-mail: tarkse@yandex.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята к публикации 18.11.2024 г.

Изучена изменчивость содержания аскорбиновой кислоты и водорастворимых белков в почках у форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), выделенных по типу апофиза семенных чешуй и цвету микростробилов, в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в подзоне северной тайги (устье р. Северная Двина). Установлено, что синтез аскорбиновой кислоты в почках у сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй зависит от сезонного фактора. Содержание водорастворимых белков в почках деревьев с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза осенью увеличивается, что свидетельствует об активации защитных реакций при подготовке к перезимовке. Содержание в почках водорастворимых белков в октябре 2022 года у сосны с плоским типом апофиза была значительно больше по сравнению с формой с выпуклым типом апофиза. Это свидетельствует о более сильном стрессе и активации защитных реакций в этот период у деревьев с плоским апофизом. У сосны с желтым (f. *sulfuranthera* Kozubov) и красным (f. *erythranthera* Sanio) цветом микростробил наблюдается особенности в синтезе аскорбиновой кислоты в отдельные годы и месяцы. Выявлено, что в августе 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев сосны с желтыми микростробилами было существенно больше, чем у сосны с красными микростробилами. Это указывает на более сильную реакцию формы с желтым цветом микростробилов на влияние стрессовых факторов в этот период. Динамика содержания водорастворимых белков в почках сосны с разным цветом микростробилов обусловлена сезонной изменчивостью и, вероятно, связана с развитием почечных структур и их подготовкой к наступлению отрицательных температур в зимний период.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, тип апофиза семенных чешуй, цвет микростробилов, аскорбиновая кислота, водорастворимые белки, постоянное избыточное увлажнение почв, северная тайга

DOI: 10.31857/S0033994625010029, **EDN:** EHGDR

Хвойные характеризуются определенной индивидуальной изменчивостью метаболических признаков, которая может быть результатом генотипических различий или особенностей условий жизни отдельных деревьев [1]. Выявлено, что степень вариабельности особей в ценопопуляции зависит от экстремальности внешнего воздействия [2]. Постоянное избыточное увлажнение почвы на Севере приводит к корневой гипоксии, вызывая нарушение кислородного режима в тканях и, как следствие, хронический стресс, который сопровождается изменением метаболических реакций у всего растительного организма. Для гипоксического

стресса характерны реакции накопления крахмала, аминокислот и белков, органических кислот цикла Кребса [3]. В стрессовых условиях повышается значение низкомолекулярных неферментативных антиоксидантов растительных клеток, в том числе аскорбиновой кислоты и других соединений [4]. Аскорбиновая кислота занимает доминирующее положение во внутри- и внеклеточной защите [5]. Она наряду с другими соединениями участвует в регуляции окислительно-восстановительного потенциала, с которым связана активность многих ферментов и физиологово-биохимических реакций, в том числе таких жизненно необходимых как

фотосинтез и дыхание [6]. Содержание аскорбиновой кислоты тесно связано с условиями произрастания и физиологическим состоянием растительного организма [6, 7].

Белки играют важнейшую роль в процессах роста древесных растений и их адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды. Под действием различных стрессов в клетках активизируется экспрессия генов, кодирующих синтез стрессовых белков [8–10]. С индукцией синтеза стрессовых белков предположительно связано увеличение содержания водорастворимых белков [11]. Водорастворимые белки выполняют роль криопротектора и предохраняют меристематические ткани от низкотемпературных повреждений.

Наиболее надежными морфологическими маркерами наследственных форм у хвойных являются признаки генеративных органов. Они обладают низкими уровнями экологической и географической изменчивости, стабильны во всех метамерах кроны деревьев и во времени [2, 12–14]. В этом случае принято считать, что в процессе онтогенеза признак независим по отношению к формирующим его условиям, а развитие его определяется преимущественно генотипом особи [15]. Деревья разных форм сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) могут различаться по содержанию стрессовых метаболитов с защитной функцией. Более высокий уровень индивидуальной и сезонной изменчивости ряда признаков *P. sylvestris* отмечен в условиях олиготрофных болот [16].

Цель работы – изучить изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм сосны обыкновенной с разным типом апофиза семенных чешуй и цветом микростробилов в условиях постоянного избыточного увлажнения почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на постоянных пробных площадях в северотаежных разновозрастных кустарничково-сфагновых сосняках в районе устья р. Северная Двина (рис. 1), где почвы представлены торфом, как правило, сфагновым или пушицево-сфагновым с низкой степенью разложения. Торф имеет сильнощелочную реакцию (рН солевой суспензии – 2.6–3.2), высокую обменную и гидролитическую кислотность, очень низкую степень

насыщенности основаниями (11–14%). Зольность верхнего слоя торфа составляет 2–4%. В сосняках такого типа большую часть теплого периода уровень почвенно-грунтовых вод находится в непосредственной близости от поверхности и только эпизодически, после длительных сухих периодов снижается до 25–30 см. Средняя продолжительность подтопления верхнего 10-сантиметрового слоя почвы составляет 64 дня [17]. Торф верхних горизонтов характеризуется низкой объемной массой, высокой полевой влажностью, близкой к полной влагоемкости (90–94%).

Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев выполнена на основе общепринятых методов [18, 19]. Состав древостоя – 10С, средний возраст – 100 лет, средняя высота – 10 м, средний диаметр ствола – 11 см, сомкнутость крон – 0.4, класс бонитета – Va. Подрост представлен сосной, а подлесок – карликовой береской. Травяно-кустарничковый ярус характеризуется преобладанием багульника, клюквы, кассандры, подбела, голубики. Из трав иногда встречаются пушица и морошка. Моховой покров состоит из сфагновых мхов.

В 2020 и 2022 годах на пробных площадях у 10 постоянных модельных деревьев в возрасте 90–110 лет, относящихся к каждой из выделенных форм: с микростробилами красного (f. *erythranthera* Sanio) и желтого (f. *sulfurantha* Kozubov) цвета, с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза семенных чешуй, ежемесячно с июля до декабря на боковых ветвях по всей кроне методом

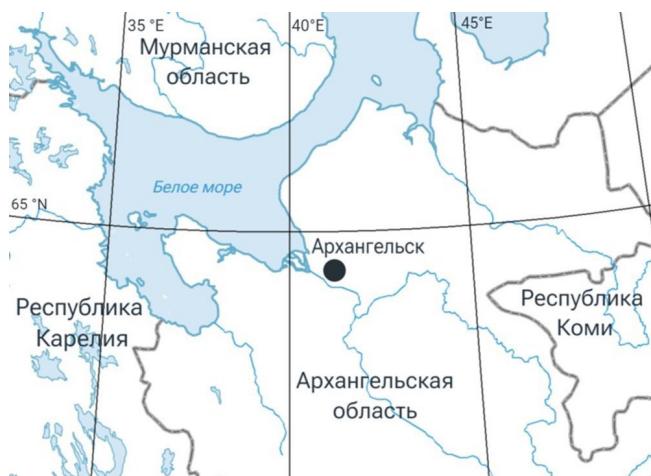


Рис. 1. Карта-схема района исследований.
Fig. 1. Map of the study area.

случайной выборки отбирали терминальные почки. В лабораторных условиях спектрофотометрическим методом (на спектрофотометре NanoDrop) определяли содержание в почках аскорбиновой кислоты [20] и водорастворимых белков по методу Kalb, Bernlohr [21]. Все материалы исследований обработаны статистическими методами [22, 23]. Для оценки достоверности различий при сравнении одноименных показателей использовали *t*-критерий Стьюдента и *F*-критерий Фишера. Климатические факторы оценивали по данным метеостанции «Архангельск», находящимся в открытом доступе на сайтах Северо-Евразийского климатического центра и Гисметео [24, 25].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

*Изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм *Pinus sylvestris*, выделенных по типу апофиза семенных чешуй*

В 2020 и 2022 годах в период с июля по декабрь уровень содержания аскорбиновой кислоты в почках и характер его сезонной динамики (за исключением октября 2020 года) у сосны с разным типом апофиза был сходен (рис. 2, *a*). В декабре 2020 года как у сосны с плоским, так и у сосны с выпуклым типом апофиза содержание аскорбиновой кислоты в почках было достоверно выше ($t = 3.90\text{--}3.95$; $p < 0.05$), чем в ноябре. В декабре 2022 года этот показатель у деревьев обеих форм был существенно выше ($t = 2.59\text{--}7.57$; $p < 0.05$), чем в летние и осенние месяцы. Это свидетельствует о более высокой активности

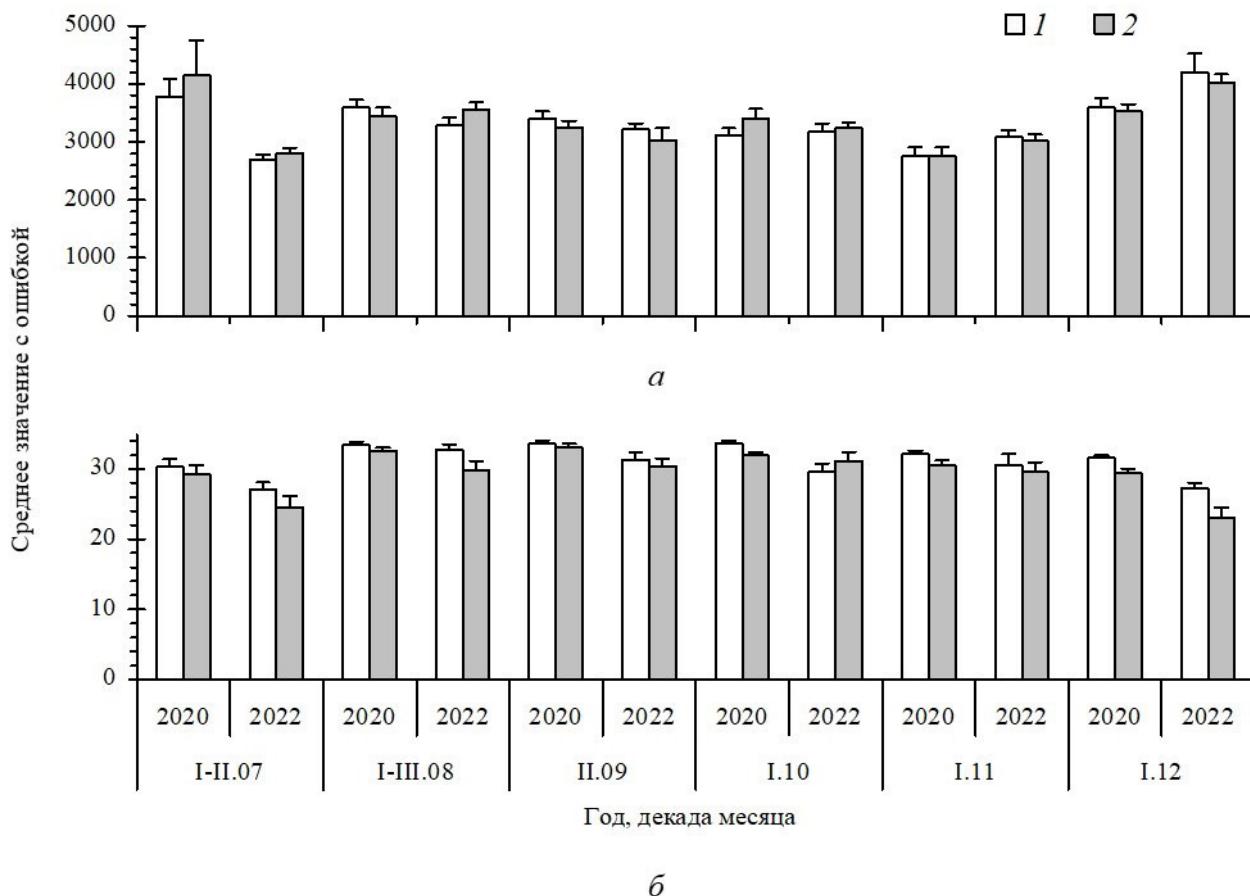


Рис. 2. Сезонная динамика биохимических показателей почек у форм сосны обыкновенной с плоским (1) и выпуклым (2) типом апофиза.

а – содержание аскорбиновой кислоты, мкг/г воздушно сухой массы; *б* – содержание водорастворимых белков, мг/г воздушно сухой массы.

По горизонтали – год, декада месяца; *по вертикали* – среднее значение с ошибкой.

Fig. 2. Seasonal dynamics of bud biochemical parameters in Scots pine forms with flat (1) and convex (2) apophyses.

а – content of ascorbic acid, $\mu\text{g/g}$ air dry weight; *б* – content of water-soluble proteins, mg/g air dry weight. *Horizontally* – year, decade of the month; *vertically* – the average value with an error.

антиоксидантной системы почек сосны при пе-резимовке. Дисперсионный анализ данных, полученных в 2020 и 2022 годах, подтвердил отсутствие влияния фактора «тип апофиза семенных чешуй» и достоверное влияние фактора «сезон» на динамику содержания аскорбиновой кислоты в почках сосны (табл. 1, 2).

Ранее высказывалось предположение, что устойчивость к низким температурам обеспечивается как в результате снижения интенсивности обмена до очень низкого уровня, так и вследствие синтеза в осенний период различных соединений, в том числе белков, обладающих крио-защитным действием [26].

Согласно полученным нами данным (рис. 2, б), в целом наблюдалось сходство в сезонной динамике содержания водорастворимых

белков в почках деревьев сосны с разным типом апофиза семенных чешуй. Вместе с тем, в октябре 2020 года величина этого показателя у деревьев с плоским типом апофиза семенных чешуй была значимо больше ($t = 2.47; p < 0.05$), чем у деревьев с выпуклым типом (рис. 2, б). Среднемесячная температура воздуха в октябре 2020 года была выше среднегодового показателя. Количество осадков в этот период было меньше нормы (табл. 3). Эти условия могли способствовать снижению уровня грунтовых вод, и, как следствие, ослаблению корневой гипоксии сосны. Судя по более высокому содержанию водорастворимых белков в почках в этот период, деревья с плоским типом апофиза испытывали более сильное воздействие дезадаптирующих факторов и, как следствие, усиливали свои защитные функции.

Таблица 1. Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния факторов «тип апофиза» и «цвет микростробилов» на содержание стрессовых метаболитов в почках *Pinus sylvestris*

Table 1. Results of one-way analysis of variance of the effect of the «type of apophysis» and «color of microstrobilus» factors on the content of stress metabolites in the buds of *Pinus sylvestris*

Год Year	Декада месяца Decade of the month	Аскорбиновая кислота Ascorbic acid			Водорастворимые белки Water-soluble proteins		
		Тип апофиза Type of apophysis					
		F	η^2	S_{η^2}	F	η^2	S_{η^2}
2020	II.07	0.29	0.016	0.055	0.40	0.022	0.054
	III.08	0.53	0.029	0.054	0.74	0.040	0.053
	II.09	0.82	0.044	0.053	0.64	0.034	0.054
	I.10	2.17	0.108	0.050	6.08*	0.253	0.042
	I.11	0.00	0.000	0.056	4.66*	0.206	0.044
	I.12	0.13	0.007	0.055	3.47	0.162	0.047
2022	I.07	0.76	0.040	0.053	1.56	0.080	0.051
	I.08	2.30	0.113	0.049	3.52	0.164	0.046
	II.09	0.65	0.035	0.054	0.43	0.023	0.054
	I.10	0.15	0.008	0.055	0.94	0.049	0.053
	I.11	0.16	0.009	0.055	0.20	0.011	0.055
	I.12	0.26	0.014	0.055	4.43*	0.198	0.045
Цвет микростробилов Color of microstrobilus							
2020	II.07	0.00	0.000	0.056	1.50	0.077	0.051
	III.08	3.33	0.156	0.047	1.50	0.077	0.051
	II.09	0.21	0.012	0.055	4.54*	0.201	0.044
	I.10	0.75	0.040	0.053	0.18	0.010	0.055
	I.11	2.11	0.105	0.050	0.30	0.016	0.055
	I.12	0.07	0.004	0.055	0.12	0.006	0.055
2022	I.07	0.01	0.000	0.056	2.75	0.133	0.048
	I.08	5.85*	0.245	0.042	0.02	0.001	0.056
	II.09	4.51*	0.200	0.044	0.12	0.007	0.055
	I.10	0.58	0.031	0.054	0.52	0.028	0.054
	I.11	0.18	0.010	0.055	0.01	0.001	0.056
	I.12	0.54	0.029	0.054	0.79	0.042	0.053

Примечание. F – критерий Фишера, η^2 – показатель силы влияния фактора, S_{η^2} – ошибка η^2 , * – различия достоверны при критических значениях F-критерия.

Note. F – Fisher's criterion, η^2 – factor's effect size measure, S_{η^2} – error of η^2 , * – differences are significant at critical values of the F-criterion.

Содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским апофизом в июле 2020 года было значимо ниже ($t = 2.60-2.86$; $p < 0.05$) по сравнению с содержанием в августе, сентябре и октябре. В августе и сентябре этот показатель был существенно выше ($t = 3.42-3.58$; $p < 0.01$), чем в декабре. В октябре содержание водорастворимых белков в почках у сосны с плоским апофизом было значимо выше ($t = 2.61-4.43$; $p < 0.05$), чем в ноябре и декабре. У сосны с выпуклым апофизом семенных чешуй в сентябре 2020 года содержание водорастворимых белков в почках было значимо выше, чем в июле ($t = 2.66$; $p < 0.05$), ноябре и декабре ($t = 2.82-3.05$; $p < 0.05$).

В июле 2022 года содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй было существенно ниже ($t = 2.95-4.41$; $p < 0.05$), чем в августе и сентябре, а в августе значимо выше ($t = 2.33-5.11$; $p < 0.05$), чем в октябре и декабре. В сентябре содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским апофизом было существенно выше ($t = 3.23$; $p < 0.05$), чем в декабре. У сосны с выпуклым апофизом содержание водорастворимых белков в почках в июле было достоверно ниже ($t = 2.35-3.25$; $p < 0.05$), чем в августе, сентябре и октябре, а в августе, сентябре, октябре и ноябре 2022 года этот показатель был значимо выше ($t = 2.69-3.81$; $p < 0.05$), чем в декабре.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил достоверное влияние фактора «тип апофиза» на содержание

водорастворимых белков в октябре и ноябре 2020 года, а также в декабре 2022 года (табл. 1). Влияние фактора «сезон» на содержание водорастворимых белков в почках в 2020 и 2022 годах также было достоверным (табл. 2).

Таким образом, в разные годы установлена положительная динамика содержания водорастворимых белков в почках в период с июля по октябрь у форм сосны с разным типом апофиза в условиях постоянного избыточного увлажнения почв в подзоне северной тайги. Это связано с осенней подготовкой деревьев сосны к действию отрицательных температур. Ранее отмечалось [27], что у сосны обыкновенной осенью на фоне снижения активности метаболических процессов в меристематических клетках наблюдалась инициация целого ряда адаптивных механизмов, включающих изменения физико-химических свойств цитозоля посредством синтеза водорастворимых соединений и увеличение компартментации цитоплазмы за счет увеличения количества мембранных структур. Выявленные нами различия в содержании водорастворимых белков в почках деревьев сосны с разным типом апофиза семенных чешуй в отдельные периоды года указывают на особенности их защитных реакций. По-видимому, это обусловлено наследственными свойствами.

*Изменчивость содержания стрессовых метаболитов в почках форм *P. sylvestris*, выделенных по цвету микростробилов*

У сосны с желтыми и красными цветом микростробилов характер сезонной динамики содержания

Таблица 2. Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния фактора «сезон» на содержание стрессовых метаболитов в почках *Pinus sylvestris*

Table 2. Results of one-way analysis of variance of the effect of the «season» factor on the content of stress metabolites in the buds of *Pinus sylvestris*

Форма	Год	Аскорбиновая кислота Ascorbic acid			Водорастворимые белки Water-soluble proteins		
		F	η^2	S_{η^2}	F	η^2	S_{η^2}
Плоский тип апофиза <i>f. plana Christ</i>	2020	4.52*	0.295	0.065	5.21*	0.325	0.062
	2022	8.77*	0.448	0.051	4.46*	0.292	0.066
Выпуклый тип апофиза <i>f. gibba Christ</i>	2020	2.59*	0.194	0.075	3.31*	0.234	0.071
	2022	11.29*	0.511	0.045	5.42*	0.334	0.062
Желтый цвет микростробилов <i>f. sulfuranthera Kozubov</i>	2020	3.21*	0.229	0.071	5.82*	0.350	0.060
	2022	10.74*	0.499	0.046	4.79*	0.307	0.064
Красный цвет микростробилов <i>f. erythranthera Sanio</i>	2020	2.93*	0.213	0.073	2.52*	0.189	0.075
	2022	10.15*	0.484	0.048	4.62*	0.299	0.065

Примечание. F – критерий Фишера, η^2 – показатель силы влияния фактора, S_{η^2} – ошибка η^2 . * – различия достоверны.

Note. F – Fisher's criterion, η^2 – factor's effect size measure, S_{η^2} – error of η^2 , * differences are significant.

аскорбиновой кислоты в почках (июль–декабрь 2020 и 2022 годов) сходен (рис. 3, а). Следует отметить, что в июле 2020 года этот показатель был максимальным, а в 2022 году – минимальным. Это могло быть связано с тем, что июль 2022 года был значительно теплее обычного (табл. 3). Можно предположить, что высокая температура привела к снижению уровня грунтовых вод, несмотря на большое количество выпавших осадков (табл. 3), что способствовало уменьшению дефицита кислорода в корнеобитаемом слое торфа. В декабре 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев обеих форм было существенно выше ($t = 3.03–5.58; p < 0.05$) по сравнению с другими месяцами. Это свидетельствует о развитии защитных механизмов для предотвращения окислительного стресса в зимний период. Установлены достоверные различия ($t = 2.42$;

$p < 0.05$) в содержании аскорбиновой кислоты в почках сосен с разным цветом микростробилов в августе 2022 года: у сосны с желтым цветом микростробилов содержание аскорбиновой кислоты было существенно выше, чем у сосны с красными микростробилами. При этом в августе количество выпавших осадков было значительно ниже среднемноголетнего показателя (табл. 3), что могло способствовать понижению уровня грунтовых вод и, как следствие, ослаблению корневой гипоксии. В этих условиях защитная реакция у сосны с красными микростробилами была слабее, чем у сосны с желтыми микростробилами. Последняя проявила более высокую чувствительность к действию стрессовых факторов.

Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил достоверное влияние фактора «цвет микростробилов» на содержание

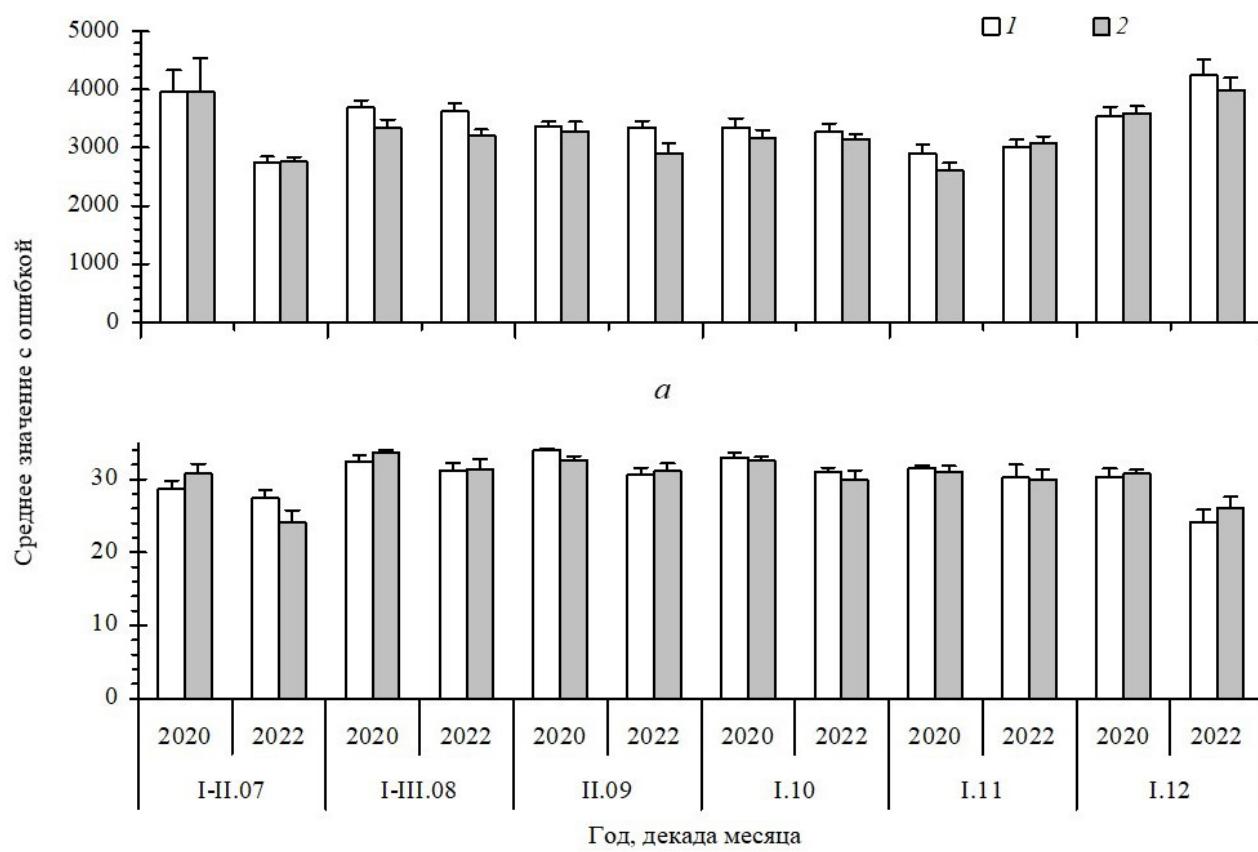


Рис. 3. Сезонная динамика биохимических показателей почек у форм сосны обыкновенной с желтым (1) и красным (2) цветом микростробилов.
а – содержание аскорбиновой кислоты, мкг/г воздушно сухой массы; б – содержание водорастворимых белков, мг/г воздушно сухой массы. По горизонтали – год, декада месяца; по вертикали – среднее значение с ошибкой.

Fig. 3. Seasonal dynamics of bud biochemical parameters in Scots pine forms with microstrobili of yellow (1) and red (2) color.
а – content of ascorbic acid, $\mu\text{g/g}$ air dry weight; б – content of water-soluble proteins, mg/g air dry weight. Horizontally – year, decade of the month; vertically – the average value with an error.

Таблица 3. Метеорологические показатели по метеостанции Архангельск
Table 3. Meteorological indicators taken from Arkhangelsk weather station

Месяц Month	Средняя температура воздуха, °C Average air temperature air, °C		Средне- многолетняя температура воздуха, °C Long-term annual average air temperature, °C	Сумма осадков, мм Total precipitation, mm		Средне-многолетняя сумма осадков, мм Long-term annual average precipitation, mm		
	год year			год year				
	2020	2022		2020	2022			
Июль July	17.0	19.3	15.6	119	120	64		
Август August	13.1	17.4	13.6	91	37	67		
Сентябрь September	10.4	8.2	7.9	83	54	69		
Октябрь October	4.3	5.0	1.5	55	69	63		
Ноябрь November	0.6	-4.0	-4.1	42	36	51		
Декабрь December	-7.7	-8.9	-9.5	40	40	42		

аскорбиновой кислоты в почках сосны в августе и сентябре 2022 года (табл. 1). Установлено также существенное влияние фактора «сезон» на содержание аскорбиновой кислоты в почках у форм с разным цветом микростробилов как в 2020, так и 2022 годах (табл. 2). Таким образом, наблюдавшиеся различия в синтезе аскорбиновой кислоты в отдельные годы и месяцы у деревьев сосны с разным цветом микростробилов, вероятно, связаны с наследственными свойствами этих форм.

В разные календарные периоды 2020 года (с июля до декабря) достоверных различий в содержании водорастворимых белков в почках деревьев сосны с разным цветом микростробилов не выявлено. У сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в июле 2020 года было существенно ниже ($t = 2.61-4.95; p < 0.05$), чем в августе, сентябре, октябре и ноябре (рис. 3). В сентябре этот показатель у деревьев данной формы был существенно больше ($t = 3.12-5.45; p < 0.05$), чем в ноябре и декабре. У сосны с красным цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в августе было существенно выше ($t = 2.89-4.14; p < 0.05$), чем в ноябре и декабре, а в октябре выше ($t = 2.60; p < 0.05$), чем в декабре.

По данным, полученным в 2022 году, в июле у формы сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в почках было существенно ниже ($t = 2.38-2.68; p < 0.05$), чем в августе и октябре. У сосны с красными микростробилами содержание водорастворимых

белков в почках в июле было значимо ниже ($t = 2.71-3.60; p < 0.05$), чем в августе, сентябре, октябре и ноябре. В августе и сентябре у деревьев обеих форм содержание водорастворимых белков в почках было существенно выше ($t = 2.64-3.56; p < 0.05$), чем в декабре. У сосны с желтым цветом микростробилов содержание водорастворимых белков в почках в октябре и ноябре было значимо выше ($t = 2.49-3.83; p < 0.05$), чем в декабре. Существенных различий в содержании водорастворимых белков в почках у форм сосны с разным цветом микростробилов в разные календарные периоды 2022 года не наблюдалось ($t = 0.11-1.66; p > 0.05$).

Методом однофакторного дисперсионного анализа было доказано достоверное влияние фактора «сезон» на содержание водорастворимых белков у форм сосны с разным цветом микростробилов в 2020 и 2022 годах (табл. 2). Вероятно, сезонная динамика содержания водорастворимых белков связана с развитием почечных структур и их подготовкой к наступлению отрицательных температур при перезимовке. Известно [28], что увеличение концентрации растворимых белков и свободных аминокислот позволяет снизить риск повреждения клеточных структур при действии отрицательных температур в зимний период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, выполненных в северотаежных кустарничково-сфагновых сосновках (вблизи устья р. Северной Двины)

установлено, что синтез аскорбиновой кислоты в почках у сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) с выпуклым (f. *gibba* Christ) и плоским (f. *plana* Christ) типом апофиза семенных чешуй зависит от сезонного фактора. Влияния фактора «тип апофиза» на динамику содержания аскорбиновой кислоты не установлено.

Осенняя подготовка деревьев к зимнему периоду сопровождается усилением синтеза водорастворимых белков, что свидетельствует об активации защитных реакций, позволяющих снизить риск повреждения мембранных структур при действии отрицательных температур. В октябре 2022 года содержание водорастворимых белков в почках сосны с плоским типом апофиза семенных чешуй было достоверно выше, чем у сосны с выпуклым типом апофиза. Последняя в меньшей степени реагировала на действие сезонных изменений.

Установлено сходство в сезонной динамике содержания аскорбиновой кислоты у форм сосны с микростробилами красного (f. *erythranthera* Sanio) и желтого (f. *sulfurantha* Kozubov) цвета. Однако в августе 2022 года содержание аскорбиновой кислоты в почках деревьев сосны с желтым

цветом микростробил было существенно выше, чем у деревьев с красным цветом микростробилов, что указывает на более выраженную реакцию сосны с желтым цветом микростробилов на влияние стрессовых факторов в этот период.

Существенных различий в содержании водорастворимых белков в почках у деревьев сосны с желтым и красным цветом микростробилов в июле – декабре 2020 и 2022 годов не наблюдалось, однако доказано достоверное влияние фактора «сезон» на величину этого показателя. У деревьев сосны с разным цветом микростробилов в августе – октябре отмечено повышенное содержание водорастворимых белков в почках, что, по-видимому, связано с развитием почечных структур и их подготовкой к перезимовке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Федерального исследовательского центра комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова УрО РАН (№ ГР 125021902596-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Теребова Е. М., Галибина Н. А., Сазонова Т. А., Таланова Т. Ю. 2003. Индивидуальная изменчивость метаболических показателей ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения. — Лесоведение. 1: 72–77.
<https://www.elibrary.ru/onlcvx>
2. Мамаев С. А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М. 284 с.
3. Чиркова Т. В. 1975. Метаболизм этанола и лактата в тканях древесных растений, различающихся по устойчивости к недостатку кислорода. — Физ. растений. 22(5): 952–958.
4. Васильев С. П. 2003. Возможные пути негативного влияния кислых газов на растения. — Журн. общ. биологии. 64(2): 146–159.
<https://www.elibrary.ru/oocpdv>
5. Калугина О. В., Михайлова Т. А., Шергина О. В. 2018. Биохимическая адаптация сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) к техногенному загрязнению. — Сиб. экол. журн. 25(1): 98–110.
<http://doi.org/10.15372/sej20180109>
6. Бухарина И. Л. 2008. Характеристика элементов антиоксидантной системы адаптации древесных растений в условиях городской среды. — Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. 2: 5–13.
<https://journals.rudn.ru/ecology/article/view/12512>
7. Чупахина Г. Н., Масленников П. В. 2004. Адаптация растений к нефтяному стрессу. — Экология. 5: 330–335.
<https://www.elibrary.ru/oxpktx>
8. Black A. R., Subjeck J. R. 1990. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 101–117.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_9
9. Gatenby A. A., Donaldson G. K., Golubinoff P., LaRossa R. A., Lorimer G. H., Lubben T. H., Van Dyk T. K., Viitanen P. V. 1990. The cellular function of chaperonins. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 57–69.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_5

10. *Bohnert H. I., Nelson D. E., Jensen R. G.* 1995. Adaptation to environmental stresses. — *Plant Cell.* 7(7): 1099–1111. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>
11. *Розина С. А.* 2018. Эколо-физиологические реакции высшего водного растения *Ceratophyllum demersum* на действие гипертермии и химических факторов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти. 18 с.
12. *Правдин Л. Ф.* 1964. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М. 191 с.
13. *Путенихин В. П.* 2000. Популяционная структура и сохранение генофонда хвойных видов на Урале: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 48 с.
14. *Абдуллина Д. С., Петрова И. В.* 2012. Дифференциация популяций сосны обыкновенной по фенотипическим признакам на северо-восточном пределе ареала. — *Аграрный вестник Урала.* 9(101): 34–36. <https://www.elibrary.ru/pxllgn>
15. *Видякин А. И.* 1995. Изменчивость формы апофизов шишек в популяциях сосны обыкновенной на востоке Европейской части России. — *Экология.* 5: 356–362. <https://www.elibrary.ru/thcrh>
16. *Седельникова Т. С., Пименов А. В., Ефремов С. П., Муратова Е. Н.* 2007. Особенности генеративной сферы сосны обыкновенной болотных и суходольных популяций. — *Лесоведение.* 4: 44–50. <https://www.elibrary.ru/ianmor>
17. *Изотов В. Ф.* 1969. Влияние осушения на условия произрастания лесов северной подзоны тайги. — *Лесное хозяйство.* 1: 31–37. https://www.booksite.ru/les_hvo/1969/1969_1.pdf
18. *Анучин Н. П.* 1982. Лесная таксация. 5-е изд. М. 552 с. <https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/anuchin/1.pdf>
19. *Сукачев В. Н., Зонн С. В.* 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
20. *Воскресенская О. Л., Алябышева Е. А., Половникова М. Г.* 2006. Большой практикум по биоэкологии. Ч. 1. Йошкар-Ола. 107 с.
21. *Кусакина М. Г., Суворов В. И., Чудинова А. А.* 2012. Большой практикум «Биохимия». Лабораторные работы: учебное пособие. Пермь. 148 с.
22. *Свалов Н. Н.* 1977. Вариационная статистика. М. 178 с.
23. *Третьяков А. М., Бахтин А. А., Минин Н. С.* 1988. Дисперсионный анализ. Архангельск. 40 с.
24. *Гисметео.* Дневник погоды в Архангельске. <http://gismeteo.ru/diary/3915/2022>
25. *WMO.* Северо-Евразийский Климатический центр. <http://seakc.meteoinfo.ru/>
26. *Volger H. G., Heber U.* 1975. Cryoprotective leaf proteins. — *Biochim. Biophys. Acta, Prot. Struct.* 412(2): 335–349. [https://doi.org/10.1016/0005-2795\(75\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0005-2795(75)90048-3)
27. *Алаудинова Е. В., Миронов П. В.* 2015. Особенности низкотемпературной адаптации хвойных Сибири: изменение содержания водорастворимых и нерастворимых компонентов клеток. — *Хвойные бореальной зоны.* 33(1–2): 90–94. <https://www.elibrary.ru/twtxz>
28. *Табаленкова Г. Н., Малышев Р. В., Кузиванова О. А., Атоян М. С.* 2019. Сезонные изменения содержания растворимых белков и свободных аминокислот в почках некоторых древесных растений. — *Раст. ресурсы.* 55(1): 113–121. <http://doi.org/10.1134/s0033994619010126>

Variability of Stress Metabolites Content in the Forms of *Pinus Sylvestris* (Pinaceae) in Dwarf Shrub Sphagnum Pine Forests (Arkhangelsk Region)

© 2025. S. N. Tarkhanov*, E. A. Pinaevskaya, Yu. E. Aganina, A. S. Pakhov

N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia

*e-mail: tarkse@yandex.ru

Abstract. The variability of ascorbic acid and water-soluble proteins content in buds of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) forms growing under constant excessive moistening of northern taiga soils at the mouth of the Northern Dvina River was studied. The forms were distinguished by the types of seed scale apophyses and

microstrobilus color. It was found that synthesis of ascorbic acid in buds of Scots pine with different types of seed scale apophyses depends on the seasonal factor. The content of water-soluble proteins in tree buds with convex (f. *gibba* Christ) and flat (f. *plana* Christ) apophysis types increases in autumn, which indicates the activation of protective response in preparation for overwintering. At the same time, in October 2022, the content of water-soluble proteins in pine buds with flat apophyses was significantly higher compared to the form with convex apophyses. This indicates a stronger stress and activation of defense reactions in trees with flat apophyses. In pine trees with yellow (f. *sulfurantha* Kozubov) and red (f. *erythrantha* Sanio) color of microstrobili, specific patterns in the synthesis of ascorbic acid were observed in certain years and months. In August 2022, the ascorbic acid content in buds of pine trees with yellow microstrobili was significantly higher than that of pine trees with red microstrobili. This indicates a stronger response of the form with yellow-coloured microstrobili to the stress factors. The dynamics of the water-soluble proteins content in pine buds with different microstrobilus color is determined by seasonal variability and is probably related to the development of bud structures and their preparation for the transition to winter dormancy.

Keywords: Scots pine (*Pinus sylvestris*), forms, types of seed scale apophyses, microstrobilus colour, ascorbic acid, water-soluble proteins, permanent excessive soil moisture, northern taiga

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment 125021902596-8 of N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Terebova E. M., Galibina N. A., Sazonova T. A., Talanova T. Yu. 2003. Individual variability of metabolic indices of the assimilative apparatus of Scots pine under industrial pollution. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 1: 72–77. <https://www.elibrary.ru/onlcvx> (In Russian)
2. Mamaev S. A. 1972. [Forms of intraspecific variability of woody plants (example of the *Pinaceae* family in the Urals)]. Moscow. 284 p. (In Russian)
3. Chirkova T. V. 1975. [Ethanol and lactate metabolism in tissues of woody plants differing in their tolerance to oxygen deficiency]. — Fiziologiya Rastenij. 22(5): 952–958. (In Russian)
4. Vasfilov S. P. 2003. Possible ways of negative influence of acid gases on plants. — Zhurnal Obshchey Biologii. 64(2): 146–159. <https://www.elibrary.ru/oocpdv> (In Russian)
5. Kalugina O. V., Mikhailova T. A., Shergina O. V. 2018. Biochemical adaptation of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to technogenic pollution. — Contemp. Probl. Ecol. 11(1): 79–88. <https://doi.org/10.1134/S1995425518010043>
6. Buharina I. L. 2008. The characteristic of elements of antioxidant system of adaptation of wood plants in condition of the city environment. — Vestnik RUDN. Seriya Ekologiya i Bezopasnost' Zhiznedeyatel'nosti. 2: 5–13. <https://journals.rudn.ru/ecology/article/view/12512> (In Russian)
7. Chupakhina G. N., Maslenikov P. V. 2004. Plant adaptation to oil stress. — Russ. J. Ecol. 35(5): 290–295. <https://doi.org/10.1023/B:RUSE.0000040681.75339.59>
8. Black A. R., Subjeck J. R. 1990. Mechanisms of stress-induced thermo-and chemotolerances. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 101–117. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_9
9. Gatenby A. A., Donaldson G. K., Golubinoff P., LaRossa R. A., Lorimer G. H., Lubben T. H., Van Dyk T. K., Viitanen P. V. 1990. The cellular function of chaperonins. — In: Stress proteins. Induction and functions. Berlin, Heidelberg. P. 57–69. https://doi.org/10.1007/978-3-642-75815-7_5
10. Bohnert H. I., Nelson D. E., Jensen R. G. 1995. Adaptation to environmental stresses. — Plant Cell. 7(7): 1099–1111. <https://doi.org/10.1105/tpc.7.7.1099>
11. Rozina S. A. 2018. [Ecological and physiological responses of the higher aquatic plant *Ceratophyllum demersum* to the effects of hyperthermia and chemical factors: Abstr.... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Tolyatti. 18 p. (In Russian)
12. Pravdin L. F. 1964. [Scots pine. Variability, intraspecific systematics and selection]. Moscow. 191 p. (In Russian)
13. Putenikhin V. P. 2000. [Population structure and conservation of the gene pool of coniferous species in the Ural Mountains: Abstr.... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Krasnoyarsk. 48 p. (In Russian)

14. Abdullina D. S., Petrova I. V. 2012. [Differentiation of Scots pine populations by phenotypic traits at the north-eastern limit of the range]. — Agrarian Bulletin of the Urals. 9(101): 34–36.
<https://www.elibrary.ru/pxllgn> (In Russian)
15. Vidyakin A. I. 1995. [Variation in the cone apophyses shape in Scots pine populations in the east of European Russia]. — Ekologiya. 26(5): 356–362.
<https://www.elibrary.ru/thcrh> (In Russian)
16. Sedel'nikova T. S., Pimenov A. V., Efremov S. P., Muratova E. N. 2007. Specific features of the generative sphere in Scots pine of bog and dry valley populations. — Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie). 4: 44–50.
<https://www.elibrary.ru/ianmor> (In Russian)
17. Izotov V. F. 1969. Influence of drainage on growing conditions of forests of the northern taiga subzone. — Lesnoye Khozyajstvo. 1: 31–37.
https://www.booksite.ru/les_hvo/1969/1969_1.pdf (In Russian)
18. Anuchin N. P. 1982. [Forest inventory]. 5-e ed. Moscow. 552 p.
<https://www.booksite.ru/fulltext/rusles/anuchin/1.pdf> (In Russian)
19. Sukachev V. N., Zonn S. V. 1961. [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russian)
20. Voskresenskaya O. L., Alyabysheva E. A., Polovnikova M. G. 2006. [Extended practical course on bioecology. Part. 1]. Yoshkar-Ola. 107 p. (In Russian)
21. Kusakina M. G., Suvorov V. I., Chudinova A. A. 2012. [Extended practical course «Biochemistry». Laboratory class manual]. Perm. 148 p. (In Russian)
22. Svalov N. N. 1977. [Variational statistics]. Moscow. 178 p. (In Russian)
23. Tret'yakov A. M., Bakhtin A. A., Minin N. S. 1988. [Variation statistics]. Arkhangelsk. 40 p. (In Russian)
24. Gismeteo. Weather journal of Arkhangelsk.
<http://gismeteo.ru/diary/3915/2022> (In Russian)
25. WMO. North Eurasia Climate Centre.
<http://seakc.meteoinfo.ru/en>
26. Volger H. G., Heber U. 1975. Cryoprotective leaf proteins. — Biochim. Biophys. Acta, Prot. Struct. 412(2): 335–349.
[https://doi.org/10.1016/0005-2795\(75\)90048-3](https://doi.org/10.1016/0005-2795(75)90048-3)
27. Alaudinova E. V., Mironov P. V. 2015. Features of low-temperature adaptations coniferous of Siberia: content change of watersoluble and insoluble components of cell. — Conifers of the Boral Area. 33(1–2): 90–94.
<https://www.elibrary.ru/twtxz> (In Russian)
28. Tabalenkova G. N., Malyshev R. V., Kuzivanova O. A., Atojan M. S. 2019. Seasonal changes of soluble protein and free amino acid content in buds of some woody plants. — Rastitelnye Resursy. 55(1): 113–121.
<http://doi.org/10.1134/s0033994619010126> (In Russian)

ВЛИЯНИЕ СПЛОШНЫХ РУБОК НА ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СРЕДНЕТАЕЖНЫХ ЕЛЬНИКОВ

© 2025 г. Н. В. Лиханова^{*, 1, 2}, Ю. А. Бобров¹

¹Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,
г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия

²Сыктывкарский лесной институт (филиал) ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный
лесотехнический университет им. С.М. Кирова»
г. Сыктывкар, Республика Коми, Россия

*e-mail: lihanad@mail.ru

Поступила в редакцию 27.05.2024 г.

После доработки 26.09.2024 г.

Принята к публикации 30.09.2024 г.

Изучено влияние сплошных рубок главного пользования в спелых среднетаежных ельниках черничном влажном и долгомошно-сфагновом на численность подроста и видовой состав травяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов. Установлено, что на 4-летних вырубках ельников средняя густота подроста колеблется от 7.0 до 8.8 тыс. экз. га⁻¹. Из состава растений напочвенно-го покрова полностью или частично выпадают наиболее типичные для еловых лесов виды – *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Avenella flexuosa*, *Galium boreale*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*. Отмечено интенсивное распространение светолюбивого вида *Chamaenerion angustifolium*. На вырубках ельников по сравнению с исходными сообществами видовое разнообразие снижается, равномерность распределения покрытий видов увеличивается.

Ключевые слова: еловые леса, сплошнолесосечная рубка, древесный подрост, напочвенный покров, видовое разнообразие средняя тайга, Республика Коми

DOI: 10.31857/S0033994625010033, EDN: EHBFGA

Рубки главного пользования – значимый антропогенный фактор, приводящий к созданию ценозов, неспособных в полном объеме осуществлять функции, аналогичные таковым в природных лесных экосистемах. Как правило, изменение экологической обстановки, в результате промышленных рубок, приводит к преобразованию почвенного покрова и как следствие, к изменению состава и структуры сообществ еловых лесов [1, 2]. Изменения состава растений лесных сообществ после рубок древостоев освещены во многих работах [3–9 и др.]. Достаточно полно охарактеризованы процессы естественного возобновления древесных растений на вырубках [10–13 и др.] и сукцессии растений нижних ярусов сообществ [3, 5, 14–16 и др.].

Однако сведения по биоразнообразию растений и его сохранению на вырубках ельников недостаточны для проектирования и организации

грамотного природопользования с экологической точки зрения [17]. В последние годы уделяется большое внимание вопросам сохранения и восстановления биологического разнообразия растений после лесозаготовительных мероприятий. Изучение сукцессий после сплошнолесосечных рубок среднетаежных ельников необходимы для оценки процесса восстановления исходных биоценозов. Выявление на вырубках видового биоразнообразия растений нижних ярусов и сравнение этого показателя с видовым разнообразием исходных еловых лесов, оценка количества недоруба и подроста на вырубках, а также характеристика состояния подроста позволяют установить закономерности восстановительных процессов в исследуемых сообществах.

Цель исследований – оценка влияния сплошнолесосечных рубок на видовое разнообразие среднетаежных ельников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования выполнены на территории Чернамского лесного стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН в подзоне средней тайги ($62^{\circ}01'$ с. ш., $52^{\circ}28'$ в. д.). Изучаемые объекты – спелые ельники черничный влажный (*Piceetum myrtillosum*) и долгомошно-сфагновый (*Piceetum polytrichoso-sphagnosum*) и фитоценозы, сформировавшиеся на их месте на 4-летний вырубке. Характеристика древостоев изученных еловых лесов приведена в работе [18]. В 2009 г. работы продолжены на вырубках этих ельников [19].

Ельник черничный влажный. Состав древостоя по запасу – 7Е2Б1С (*Picea obovata* Ledeb., *Betula pubescens* Ehrh., *B. pendula* Roth, *Pinus sylvestris* L.), возраст деревьев – 70–210 лет, бонитет – V, запас стволовой древесины – $265 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$. Средняя высота ели сибирской составляет 12 м, средний диаметр – 14 см. Подлесок представлен единичными экземплярами ивы (*Salix* sp.), рябины (*Sorbus aucuparia* L.) и шиповника (*Rosa* sp.). Еловый подрост равномерно расположен по всей территории пробной площади, его плотность составляет 2.08 экз. га^{-1} . Общее проектное покрытие травяно-кустарникового яруса – 50–60%. Сформирован черникой (*Vaccinium myrtillus* L.), брусникой (*V. vitis-idaea* L.), морошкой (*Rubus chamaemorus* L.), хвощом лесным (*Equisetum sylvaticum* L.), папоротником (*Dryopteris* sp.), кислицей (*Oxalis acetosella* L.), майником двухлистным (*Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt), седмичником европейским (*Trifolium europaea* L.), линней северной (*Linnaea borealis* L.), геранью лесной (*Geranium sylvaticum* L.) и гудайерой ползучей (*Goodyera repens* (L.) R. Br.). Мохово-лишайниковый ярус имеет общее покрытие 90–95%, основные доминанты яруса: *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и *Dicranum polysetum* Hedw., пятнами встречаются *Polytrichum commune* Hedw. и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.).

Ельник долгомошно-сфагновый. Состав древостоя – 6Е3Б1С (*Picea obovata*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Pinus sylvestris*), древостой разновозрастный (70–200 лет), бонитет – V, запас – $223 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$. Средний диаметр ели – 13 см, средняя высота – 11 м. Подлесок образован редкими кустами рябины, ивы и шиповника. Подрост (99Е1С) в количестве 1.85 экз. га^{-1} , в основном находится в удовлетворительном состоянии.

Общее проектное покрытие травяно-кустарникового яруса – около 40%. В его составе представлены: черника, брусника, линnea северная, хвощ лесной, осока шаровидная (*Carex globularis* L.), морошка. В хорошо развитом моховом ярусе доминируют сфагновые мхи, участвуют политриховые и зеленые мхи.

В зимний период 2005–2006 гг. в исследуемых ельниках проведена сплошнолесосечная рубка с сохранением подроста с применением технологии хлыстовой заготовки древесины. Исследования проведены на следующих технологических элементах вырубок: *пасека* – часть делянки (лесосеки), на которой выполняются первоначальные лесозаготовительные операции (валка, обрезка сучьев, раскряжевка) и с которой поваленные деревья (хлысты) треллют по одному трелевочному волоку, *пасечный трелевочный волок* – территория для трелевки леса с двух соседних пасек, между которыми он проходит. Ширина пасек вырубок составляла 30 м, ширина волока – 10 м [20].

В ельнике черничном влажном после зимней рубки количество не спиленных деревьев составляет 400 экз. га^{-1} , их запас равен $1.1 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$. Подрост, в том числе самосев, составляющий 8.3 экз. га^{-1} , имеет состав 6Е3Б1РБедСОc. В травяно-кустарниковом ярусе пасечных участков вырубки присутствуют следующие виды растений: черника, брусника, линnea северная, майник двухлистный, осока шаровидная, хвощ лесной, луговик извилистый (*Avenella flexuosa* (L.) Drei.) Мохово-лишайниковый покров формируют *Pleurozium schreberi* и сфагновые мхи, пятнами встречаются *Polytrichum commune* и *Hylocomium splendens*, редко *Dicranum polysetum*. В травяно-кустарниковом ярусе волочного участка доминируют брусника, линnea северная, майник, ожика волосистая (*Luzula pilosa* (L.) Willd.) с участием хвоща, луговика извилистого, кипрея узколистного (*Epilobium angustifolium* L.), иван-чая (*Chamaenerion angustifolium* L.). В мохово-лишайниковом ярусе представлены *Polytrichum commune* и сфагновые мхи (*Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*), а также *Pleurozium schreberi*, в меньшей степени *Dicranum polysetum*.

На вырубке ельника долгомошно-сфагнового оставлены тонкомерные деревья ели, сосны обыкновенной, березы в количестве 588 экз. га^{-1} с запасом древесины $38 \text{ м}^3 \text{га}^{-1}$. Подрост имеет состав 7Б3Е, представлен в количестве 6.8 экз. га^{-1} .

На пасечных участках вырубки ельника господствуют черника, брусника, линнея северная, осока шаровидная, хвощ, луговик извилистый, иван-чай. Моховый покров состоит из *Polytrichum commune*, *Sphagnum wulfianum*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*, встречаются мелкие пятна *Dicranum polysetum*. Травяно-кустарничковый ярус волока представлен брусникой, линнеей северной, хвощом, луговиком извилистым и иван-чаем. В моховом ярусе преобладает *Polytrichum commune* в сочетании с *Sphagnum angustifolium*, *S. russowii*, *S. girgensohnii* и редко зелеными мхами. Ельники черничный влажный и долгомошно-сфагновый и сообщества вырубок этих ельников развиваются на иллювиально-гумусово-железистом глееватом подзоле.

На вырубках ельников проанализировано 20 учетных площадок размером 0.25 м² (50 × 50 см), которые располагались с учетом технологических элементов вырубок. Выявлен видовой состав и проективное покрытие сосудистых растений и мхов. Перечет подроста проводили по ступеням толщины 1–2 см или ступеням высоты 0.2–0.5 м. Подрост распределяли по высотам: самосев до 0.2 м; мелкий 0.21–0.5 м; средний 0.51–1.5 м; крупный – более 1.5 м. Одновременно осуществляли учет состояния подроста (здоровый, сомнительный и усыхающий). Учет покрытия растений при оценке обилия использовали шкалу Браун-Бланке: 1 балл – покрытие менее 5%; 2 – от 5 до 25%; 3 – от 26 до 50%; 4 – от 51 до 75%; 5 баллов – от 76 до 100%.

Для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона и меру его выравненности. Расчет Индекса Шеннона осуществлялся по формуле:

$$H' = -\sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \times \ln \frac{n_i}{N}, \quad 1$$

где: S – общее число видов, i – порядковый номер вида, n_i – число особей i -го вида, N – общее число особей.

Мера выравненности (индекс Пиелу, E) определялась по формуле:

$$E = \frac{H'}{H_{max}} = \frac{H'}{\ln S}, \quad 2$$

где H' – индекс Шеннона, H_{max} – максимальная величина индекса Шеннона, S – общее число видов.

Для оценки бета-разнообразия нами применен индекс Жаккара, индекс Коха и мера Ружички. Расчет индекса Жаккара (I_j) производили по формуле:

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}, \quad 3$$

где: c – количество общих видов, a – количество видов на первой площадке, b – количество видов на второй площадке.

Индекс Коха (I_K) вычисляли по следующей формуле:

$$I_K = \frac{(n - 1) \times S}{\tau - S}, \quad 4$$

где: n – число сравниваемых точек (списков), S – общее число видов на изучаемой территории, τ – сумма видов на всех сравниваемых точках ($S_1 + S_2 + \dots + S_n$).

Мера Ружички (K_R) была вычислена, как:

$$K_R = \frac{\sum_{i=1}^s \min(A_i; B_i)}{\sum_{i=1}^s \max(A_i; B_i)}, \quad 5$$

где: K_R – мера Ружички, S – общее число видов, i – порядковый номер вида, A_i – обилие i -го вида на первой площадке, B_i – обилие i -го вида на второй площадке.

Экологические шкалы для составления спектров изученных сообществ взяты из базы данных «Флора сосудистых растений Центральной России» (<https://www.impb.ru/eco/>).

Все расчеты выполняли в среде R (пакеты “base”, “utils”, “graphics”, “stats”, “pvclust”) с оболочкой RStudio на основе собственного кода. В статье представлены дендрограммы по каждому исследуемому индексу для визуализации биологического разнообразия. Анализ микроклиматических условий на изученных площадках производился стандартным образом.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В спелых ельниках проведена сплошнолесосечная рубка, т. е. древостой на лесосеке вырублен в один прием. Рубка предусматривает последующее естественное лесовозобновление путем сохранения подроста. Как правило, технологические схемы рубок с сохранением подроста основываются на принципе ограничения движения лесозаготовительной техники по зоне лесосеки и скопления на малой площади

наиболее трудоемких лесозаготовительных работ – трелевка и погрузка древесины [21]. Мониторинговыми исследованиями на вырубках разных регионов России отмечена определенная зависимость темпов и характера формирования подроста от лесорастительных условий [2, 10, 22]. Количество подроста и недоруба на вырубках представлено на рис. 1. На вырубке ельника черничного влажного подрост ели как предварительного, так и последующего возобновления, представлен категориями мелкого и среднего. Береза послерубочного происхождения относится по высоте к мелкой категории.

На вырубках сухой или усыхающий подрост ели составляет 9–18%, сомнительный – 9% от общего количества (рис. 2). Растения подлеска на вырубках ельников черничного влажного и долгомошно-сфагнового представлены различными видами ивы (*Salix* sp.), рябиной (*Sorbus aucuparia*) и шиповником (*Rosa acicularis*). На вырубке ельника черничного влажного видовое разнообразие подлесочных растений несколько больше, чем на вырубке ельника долгомошно-сфагнового.

На 4-х летних вырубках ельников не срубленные деревья (недоруб) ели сибирской, сосны обыкновенной, березы пушистой (*Betula pubescens*) и березы повислой (*B. pendula*) составляют 400–588 экз. га^{-1} (рис. 1). Процесс формирования древостоев в сообществах *Piceetum myrtillosum* и *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* до смыкания крон, независимо от присутствия подроста проходит стадию производного елово-лиственного ценоза. Известно, что леса таежной зоны после промышленных рубок восстанавливаются через смену коренных ельников производными мягкоколистенными лесами [22–24]. По имеющимся данным [10], на пасеках вырубок с малонарушенными участками растительного покрова и оставшимся еловым тонкомером и подростом, ель сохраняет свое доминирующее положение в структуре производного биоценоза. В условиях Республики Коми автор выделил три характерные зоны разрушения почв и лесовозобновления. На значительном участке вырубок (59–70%) в межволочном пространстве главенствующее положение занимают береза и осина, встречается подрост хвойных пород. При средней степени техногенного нарушения (трелевочные волока,

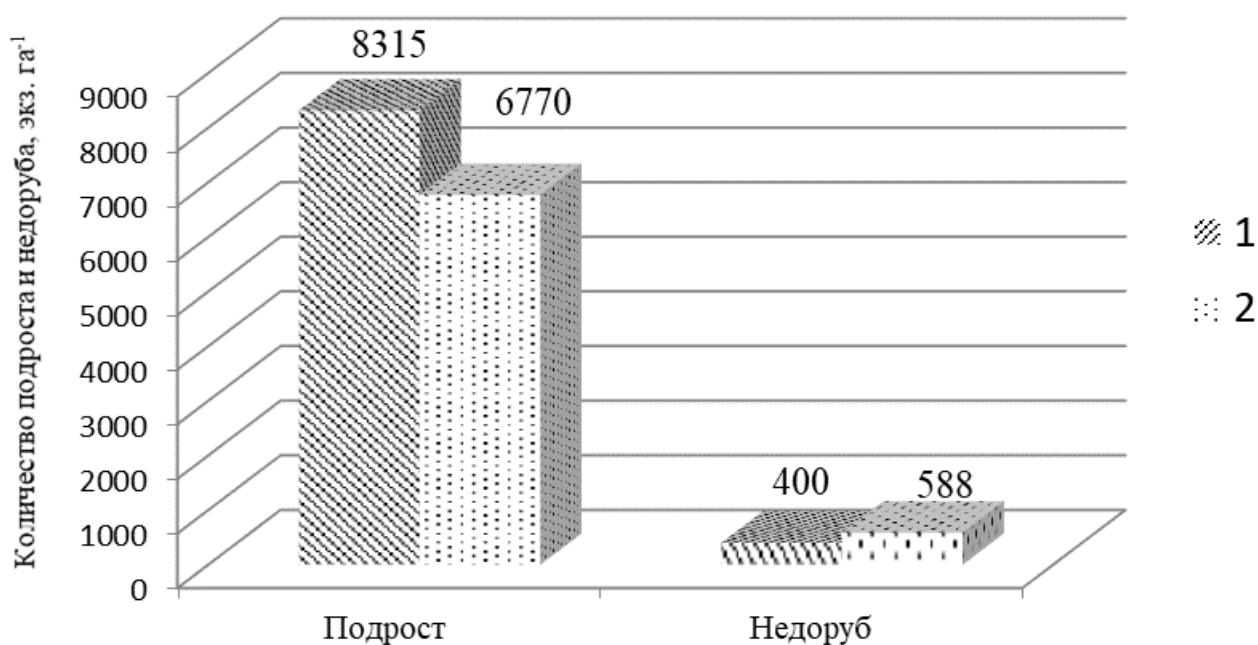


Рис. 1. Количество подроста и недоруба на вырубках ельника черничного влажного (*Piceetum myrtillosum*) (1) и долгомошно-сфагнового (*Piceetum polytrichoso-sphagnosum*) (2)

Fig. 1. The amount of undergrowth (left) and undercut (right) on the clear-cuts of *Piceetum myrtillosum* (1) and *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* (2).

Y-axis: amount of undergrowth and undercut, ind. ha^{-1}

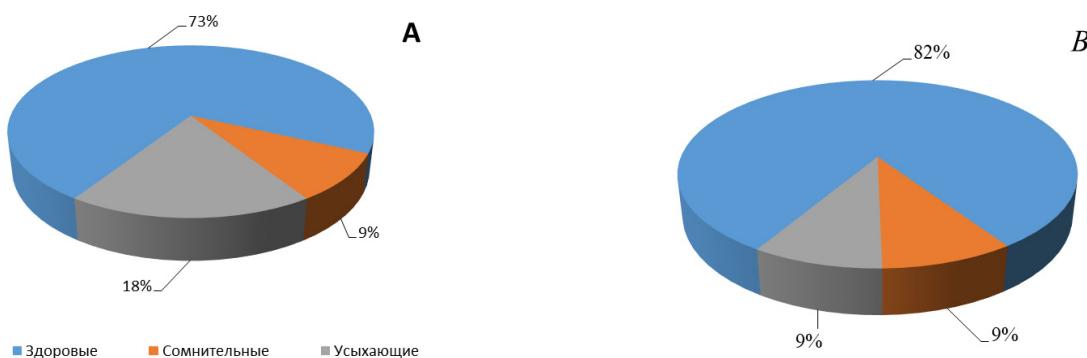


Рис. 2. Состояние подроста ели на вырубках ельника черничного влажного (A) и долгомошно-сфагнового (B).

Fig. 2. The state of Siberian spruce undergrowth on the clear-cuts of *Piceetum myrtillosum* (A) and *Piceetum polytrichos-sphagnosum* (B).

Blue – healthy, orange – uncertain, grey – dying off.

заезды техники) на 18–29% площади вырубки формируются высокополнотные и производительные лиственные древостои, под пологом которых начинает возобновляться ель. На участках с полностью разрушенными верхними горизонтами почвы или отличающимися захламленностью древесными остатками (магистральные волока, стоянки сучкорезных машин, погрузочные площадки и др.), занимающих 6–15% площади вырубок среди чисто лиственного куртинного подроста возрастает до 40% доля ивы, рябины, ольхи серой.

На развитие растений напочвенного покрова существенное влияние оказывает численность и густота подроста. Валка и трелевка деревьев, воздействие лесозаготовительной техники вызывают значительные повреждения и резкое снижение проективного покрытия травяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов. Кроме того, в процессе рубки происходит отмирание некоторых лесных видов растений напочвенного покрова и внедрение луговой растительности [22]. Значительные изменения в фитоценозах отмечаются в течении 3–6 лет после рубки, и только к 10–14 годам видовой состав растений напочвенного покрова приближается к исходному [15].

В ходе сплошнолесосечных рубок спелых древостоев ельников происходит разрушение структуры сообществ, нарушаются и частично уничтожаются отдельные ярусы и разрываются ценотические связи между сохранившимися компонентами экосистем [25]. При исследовании особый интерес представляет развитие растений нижних ярусов и создаваемый им «фитогенный» микроклимат, который

в немалой степени определяет процесс естественного возобновления и темпы сукцессий растительности на вырубках. Лесозаготовки в обоих исследуемых ельниках проводились в зимний период, в связи с чем изменения состава и структуры травяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов технологических элементов вырубок выражены меньше, чем при рубках в отсутствии снежного покрова. Согласно имеющимся данным [26], на зимних вырубках ельников мохово-лишайниковый и травяно-кустарниковый ярусы целиком уничтожается лишь на 2–3%, редко на 5% площади. Растительный покров этих участков испытывает сильное воздействие освещения после рубки. Наши наблюдениями установлено, что на необлесенных вырубках ельника черничного влажного и долгомошно-сфагнового поселяется иван-чай узколистный. На вырубке ельника черничного влажного повышается обилие ожики волосистой на волоке и осоки шаровидной на пасечных участках (табл. 1). Отмечено также, что на вырубках ельников под защитой пней с меньшим обилием сохраняется *Maianthemum bifolium*. Изменения обилия факультативных гелиофитов (*Carex globularis* и *Equisetum sylvaticum*) в большей степени связаны с изменением условий увлажнения [27, 28].

Обилие лесных видов (*Linnea borealis*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) почти не изменяется. В мохово-лишайниковом покрове доминирующую роль принадлежит представителям родов *Polytrichum* и *Sphagnum*, которые лучше переносят повышение интенсивности солнечной радиации и сохраняют свою жизнеспособность в изменившихся экологических условиях [9].

Таблица 1. Обилие и встречааемость видов травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов в изученных еловых лесах и на вырубках

Table 1. Abundance and occurrence of the species in the herb-shrub and moss-lichen layers of the studied spruce forests and clear-cuts

Жизненная форма, вид Life form, species	Черничный влажный Piceetum myrtillosum						Долгомошно-сфагновый Piceetum polytrichoso-sphagnosum					
	до рубки before felling		4-х летняя вырубка 4-year-old clear-cut				до рубки before felling		4-х летняя вырубка 4-year-old clear-cut			
			волок skidding roads	посека forest swath	волок skidding roads	посека forest swath			волок skidding roads	посека forest swath	волок skidding roads	посека forest swath
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Кустарнички / Dwarf shrubs:												
<i>Vaccinium myrtillus</i>	5	100	—	—	4	80	4	80	—	—	5	100
<i>V. vitis-idaea</i>	2	45	3	75	4	80	2	40	3	75	3	75
<i>Linnea borealis</i>	3	75	2	35	2	45	1	20	2	45	2	45
Травы / Herbs:												
<i>Maianthemum bifolium</i>	4	80	3	75	2	45	—	—	—	—	—	—
<i>Trientalis europaea</i>	2	40	—	—	—	—	2	40	—	—	—	—
<i>Oxalis acetosella</i>	3	40	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	70	—	—	—	—	1	20	—	—	—	—
<i>Rubus saxatilis</i>	—	—	—	—	—	—	1	20	—	—	—	—
<i>Geranium sylvaticum</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Luzula pilosa</i>	+	—	3	75	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Carex globularis</i>	1	18	—	—	2	40	1	30	—	—	3	75
<i>Equisetum sylvaticum</i>	3	65	2	30	3	75	4	80	2	40	3	60
<i>Galium boreale</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Rubus chamaemorus</i>	—	—	—	—	—	—	+	10	—	—	—	—
<i>Chamaenerionan gustifolium</i>	—	—	3	75	—	—	—	—	3	75	—	—
<i>Lycopodium clavatum</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>L. annotinum</i>	1	6	—	—	—	—	1	13	—	—	—	—
<i>Avenella flexuosa</i>	+	—	5	80	4	80	2	55	5	100	5	100
Мхи / Mosses:												
<i>Polytrichum commune</i>	2	40	3	75	3	75	5	100	4	80	4	80
<i>Pleurozium schreberi</i>	3	75	2	40	5	100	2	30	3	75	3	75
<i>Dicranum polysetum</i>	3	60	2	40	2	40	—	—	—	—	—	—
<i>Hylocomium splendens</i>	5	100	—	—	3	75	2	30	3	75	3	75
<i>Sphagnum wulfianum</i>	1	8	4	80	4	80	—	—	—	—	—	—
<i>S. girmensohnii</i>	+	—	—	—	—	—	1	15	3	75	5	100
<i>S. russowii</i>	2	40	4	80	5	100	2	40	3	75	5	100
<i>S. angustifolium</i>	—	—	—	—	—	—	2	40	3	75	5	100
Лишайники / Lichens:												
<i>Cladina arbuscula</i>	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. rangiferina</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Peltigera aphtosa</i>	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—

Примечание. (—) – вид отсутствует, (+) – единично.

Note. (—) – species is absent, (+) – single.

При отсутствии материнского древостоя на вырубках наблюдается увеличение не только освещенности, но и испарения воды с поверхности почвы, в результате чего изменяется влажность верхних почвенных горизонтов; кроме того, происходит увеличение скорости ветровых потоков и возрастает диапазон колебания температур [29]. Проективное покрытие зеленых мхов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) на разреженных пасечных участках сокращается в 2 раза, полностью исчезают лишайники *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Peltigera aphtosa*.

На вырубке ельника черничного влажного на волоке общее проективное покрытие травяно-кустарникового яруса составляет 50–60%, а мохово-лишайникового – 20–30%. Пасечный участок имеет общее покрытие травяно-кустарникового яруса – 60%, мохово-лишайникового – 80–90% (табл. 2). На вырубке ельника долгомошно-сфагнового на волоке общее проективноепокрытиетравяно-кустарникового и мохово-лишайникового ярусов повышается до 70 и 60 %, соответственно. На пасечном участке вырубки общее проективное покрытие травяно-кустарникового яруса составляет 70%, моховый покров почти сплошной (95–100%). По сравнению с ельниками на трелевочном волоке вырубок наблюдается снижение общего проективного

покрытия мохово-лишайникового яруса и незначительное повышение общего проективного покрытия травяно-кустарникового яруса. Эти изменения в меньшей степени выражены на пасечных участках вырубок исследуемых ельников.

Одним из показателей состояния растительного сообщества является его видовое разнообразие. Как правило, для оценки альфа-разнообразия используют Индекс Шеннона, который находится в пределах от 1.5 до 4.0. Чем выше значение этого показателя, тем большим разнообразием отличается объект исследования. Напочвенный покров исследованных еловых сообществ характеризуется средним видовым богатством и достаточно высокой выравненностью участия видов (рис. 3). Индекс Шеннона в ельнике черничном влажном (VM_1) составляет 2.61 при индексе выравненности 0.94, в ельнике долгомошно-сфагновом (SM_1) – 2.64 при индексе выравненности 0.93. Эти сообщества закономерно богаче видами по сравнению с теми, которые сформировались на их вырубках. На вырубке ельника черничного влажного индекс Шеннона снижается до 2.43 на волоке (VM_4_1) и до 2.52 на пасечном участке (VM_4_2); на вырубке ельника долгомошно-сфагнового – до 2.37 на волоке (SM_4_1) и до 2.46 на пасеке (SM_4_2). Интересно, что

Таблица 2. Характеристика напочвенного покрова в изученных сообществах до и после рубки
Table 2. Characteristics of the ground vegetation in the studied communities before and after clear-cutting

Сообщество Community	Общее проективное покрытие, % Total projective cover, %		Число видов Number of species	Индекс Шеннона Shannon index	Мера выравненности (индекс Пиелу) Pielou evenness index
	травяно- кустарниковый ярус herb-dwarf shrub layer	мохово- лишайниковый ярус moss-lichen layer			
Черничный влажный / <i>Piceetum myrtillosum</i>					
До рубки Before felling	40–50	90–95	24	2.61	0.94
4-летняя вырубка / 4-year-old clear-cut	волок / skidding roads	50–60	20–30	2.44	0.98
	пасека / forest swath	60	80	2.51	
Долгомошно-сфагновый / <i>Piceetum polytrichoso-sphagnosum</i>					
До рубки Before felling	40	95–100	23	2.64	0.93
4-летняя вырубка / 4-year-old clear-cut	волок / skidding roads	70	60	2.30	0.99
	пасека / forest swath	70	95–100	2.41	

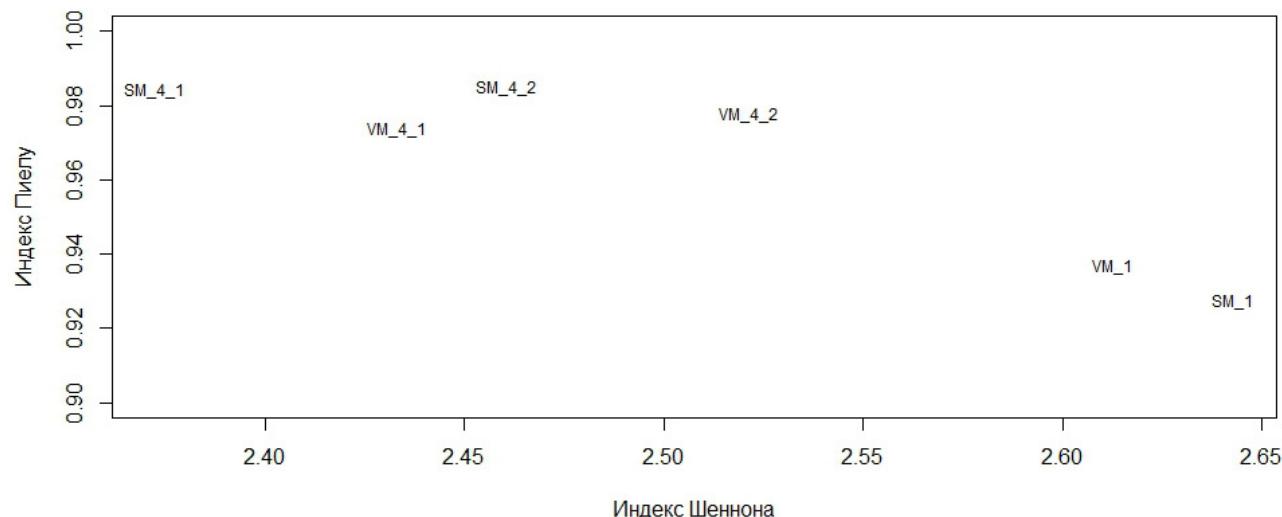


Рис. 3. Ординация изученных еловых сообществ и вырубок в осях значений индекса Шеннона и индекса выравненности Пиелу.

VM – *Piceetum myrtillosum*; SM – *Piceetum polytrichoso-sphagnosum*; VM_4_1 и VM_4_2 – волок и пасека на 4-летней вырубке *Piceetum myrtillosum*; SM_4_1 и SM_4_2 – волок и пасека на 4-летней вырубке *Piceetum polytrichoso-sphagnosum*.

Fig. 3. Ordination of the studied Siberian spruce communities and clear-cuts along the axes of the Shannon index and Pielou evenness index values.

VM – *Piceetum myrtillosum*; SM – *Piceetum polytrichoso-sphagnosum*; VM_4_1 and VM_4_2 – skidding road and forest swath on the 4-year-old clear-cut of *Piceetum myrtillosum*; SM_4_1 and SM_4_2 – skidding road and forest swath on the 4-year-old clear-cut of *Piceetum polytrichoso-sphagnosum*.

X-axis – Shannon index; y-axis – Pielou evenness index.

одновременно, равномерность распределения показателей обилия видов в пострубочных сообществах увеличивается до 0.98–0.99. На наш взгляд, это можно объяснить снятием после рубки воздействия древесного яруса, вызывавшего формирование мозаичности напочвенного покрова. Не менее интересно и то, что в обоих типах ценозов, разнообразие на волочных участках вырубки меньше, чем на пасечных.

Видовое богатство двух ельников достаточно сходно (индекс Жаккара составляет 0.57). При этом (рис. 4), пасечный участок вырубки ельника черничного влажного (0.71) более похож на дорубочное сообщество, чем волок и пасека вырубки ельника долгомошно-сфагнового – 0.77. Общее сходство, оцененное по индексу Коха, в первой группе сообществ среднее (0.56), во второй – средневысокое (0.67).

Отмечено, что сходства видового состава исходных сообществ и волочных участков вырубки чуть меньше среднего (индекс Жаккара равен 0.47) для ельника черничного влажного и чуть выше (0.56) – для ельника долгомошно-сфагнового, но в обоих случаях оно меньше, чем сходство между исходными сообществами и пасеками (0.71). Примерно такое же сходство

(0.53 и 0.67) показывают волочные и пасечные участки вырубок между собой. Интересно, что по количественным показателям (мера Ружички) исходные сообщества оказываются более похожими (имея закономерно более низкое сходство – 0.39), чем производные (рис. 4). Производные сообщества отличаются большим внутренним сходством: волок и пасека вырубки ельника черничного влажного (0.53) и волок и пасека вырубки ельника долгомошно-сфагнового (0.67). Однако в целом результаты количественной оценки сходства несущественно отличаются от итогов качественной.

Микроклимат ельников и их вырубок нами не исследован в полном объеме, однако некоторые тенденции все же можно отметить. Наблюдаются изменения состава видов, отличающихся по отношению к свету: исчезают сциофиты (*Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*), выпадают (частично или в полностью) некоторые виды факультативных гелиофитов (*Avenella flexuosa*, *Galium boreale*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum* и др.) на технологических элементах вырубок ельников. Преобладают относительно тенелюбивые растения, предпочитающие средне увлажненные бедные почвы (с сохранением этого уровня более или менее постоянным

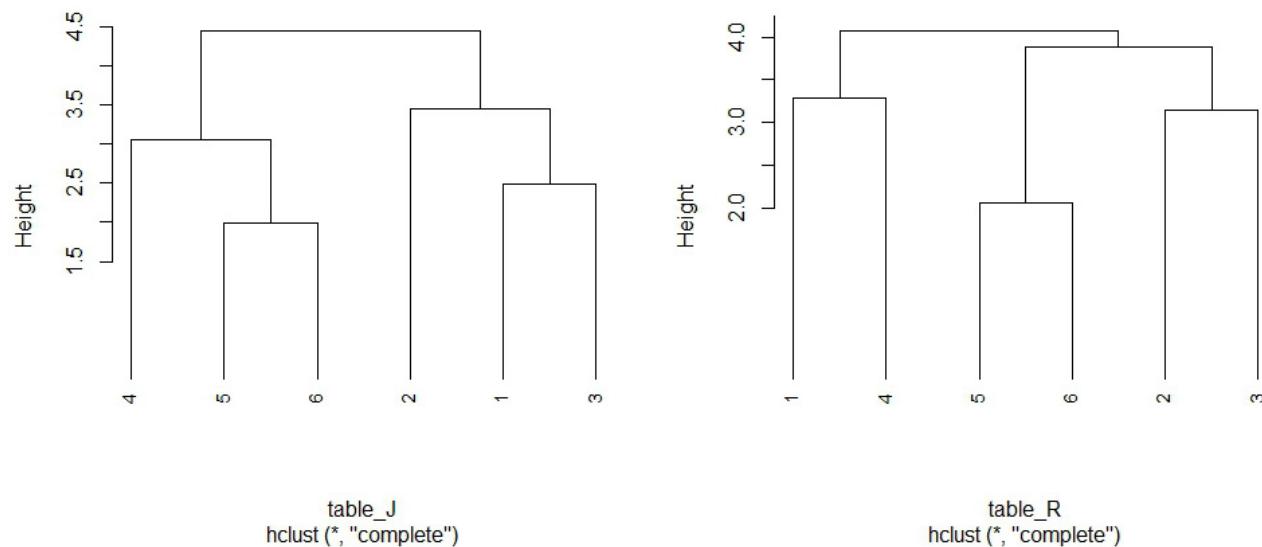


Рис. 4. Дендрограмма сходства исследованных сообществ (Евклидово расстояние, метод полной связи) на основе индекса Жаккара (слева) и меры Ружички (справа)

1 – *Piceetum myrtillosum* до рубки; 2 – 4-летняя вырубка *Piceetum myrtillosum* (волок); 3 – 4-летняя вырубка *Piceetum myrtillosum* (пасека); 4 – *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* до рубки; 5 – 4-летняя вырубка *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* (волок); 6 – 4-летней вырубки *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* (пасека).

Fig. 4. Similarity dendrogram of the studied communities (Euclidean distance, complete linkage) based on Jaccard index (left) and Ruzicka measure (right).

1 – *Piceetum myrtillosum* before felling; 2 – 4-year-old clear-cut of *Piceetum myrtillosum* (skidding roads); 3 – 4-year-old clear-cut of *Piceetum myrtillosum* (forest swath); 4 – *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* before felling; 5 – 4-year-old clear-cut of *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* (skidding roads); 6 – 4-year-old clear-cut of *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* (forest swath).

в течение сезона) (рис. 5, 6). По отношению к влажности почвы остаются в обоих случаях виды влажнолесолуговой и сырватолесолуговой экологических групп, хотя на вырубке ельника долгомошно-сфагнового отмечается незначительное их уменьшение на волоке. Богатство почвы элементами минерального питания остается стабильным (почвы были и остались небогатыми), хотя их обеспеченность азотом немного падает: с уровня «бедные» (исходные сообщества) до уровня «очень бедные» (пасточный участок вырубки ельников). Интересно при этом, что в обоих типах ельников несколько повышается степень кислотности почвы в исходных сообществах рН составляет 4.5–5.5, на волоке и пасеке вырубки 3.5–4.5. Несколько увеличивается освещенность, оставаясь, в целом, более или менее стабильной на уровне полуоткрытых пространств/светлых лесов, и одновременно устанавливается более стабильный уровень увлажнения: оно со слабо переменного переходит к относительно устойчивому (рис. 5, 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, выполненных на территории Чернамского лесного стационара

Института биологии Коми НЦ УрО РАН в подзоне средней тайги в спелых ельниках черничном влажном и долгомошно-сфагновом и на сформировавшихся на их месте 4-летних вырубках показано, что средняя густота подроста через 4 года после рубки составляет 7.0–8.8 тыс. экз. га⁻¹. На волоке вырубок ельников наблюдается снижение общего проективного покрытия мохово-лишайникового яруса и незначительное повышение покрытия травяно-кустарникового яруса по сравнению с исходными ельниками. Эти изменения в меньшей степени выражены на пасточных участках вырубок исследованных еловых лесов. В результате стресса (вырубки) претерпевает изменение видовой состав мохово-лишайникового яруса; из состава травяно-кустарникового яруса полностью или частично выпадают наиболее типичные для еловых лесов виды – *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Avenella flexuosa*, *Galium boreale*, *Lycopodium clavatum*, *L. annotinum*, происходит заселение светолюбивого вида *Chamaenerion angustifolium*. На вырубках ельников по сравнению с исходными сообществами видовое разнообразие снижается, равномерность распределения покрытий видов увеличивается.

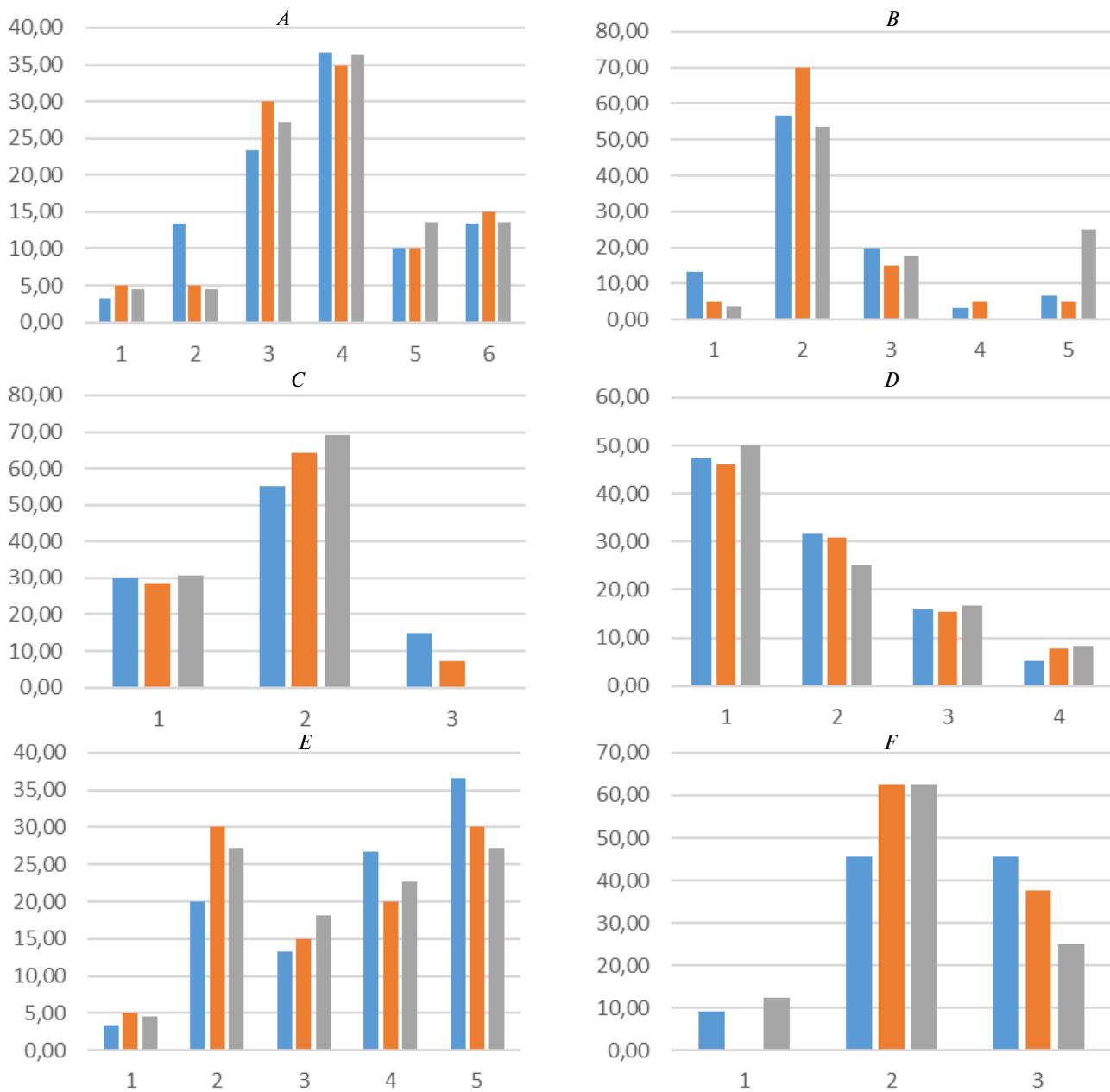


Рис. 5. Участие (%) видов разных экологических групп в составе сообщества *Piceetum myrtillosum* до рубки (голубой цвет), после рубки на волоках (оранжевый цвет) и пасеках (серый цвет).

Экологические группы:

A – по влажности почвы: 1 – сухолесолуговая, 2 – свежелесолуговая 3 – влажнолесолуговая, 4 – сырватолесолуговая, 5 – сыролесолуговая, 6 – мокролесолуговая;

B – по богатству почвы минеральными солями: 1 – semioligotrophic, 2 – submesotrophic, 3 – mesotrophic, 4 – permesotrophic, 5 – semieutrophic;

C – по богатству почвы азотом: 1 – subanitrophic, 2 – geminitrophic, 3 – subnitrophic;

D – по реакции почвенного раствора: 1 – peracidoфильная, 2 – mesoацидофильная, 3 – subацидофильная, 4 – нейтрофильная;

E – по освещенности экотопа: 1 – полянная, 2 – кустарниковая, 3 – разреженнолесная, 4 – светлолесная, 5 – густосветлолесная;

F – по переменности увлажнения экотопа: 1 – константофильная, 2 – субконстантофильная, 3 – гемиконтрастофильная.

Fig. 5. The share (%) of the species of different ecological groups in *Piceetum myrtillosum* community before felling (blue), after felling on skidding roads (orange) and forest swaths (gray).

Ecological groups according to:

A – soil moisture: 1 – dry forest-meadow, 2 – fresh forest-meadow, 3 – humid forest-meadow, 4 – slightly damp forest-meadow, 5 – damp forest-meadow, 6 – wet forest-meadow;

B – soil richness in mineral salts: 1 – semioligotrophic, 2 – submesotrophic, 3 – mesotrophic, 4 – permesotrophic, 5 – semieutrophic;

C – soil richness in nitrogen: 1 – subanitrophic, 2 – geminitrophic, 3 – subnitrophic;

D – soil solution reaction: 1 – peracidoфильic, 2 – mesoacidophilic, 3 – subacidophilic, 4 – neutrophilic;

E – ecotope illumination: 1 – clearing, 2 – shrubs, 3 – sparse forest, 4 – open forest, 5 – dense open forest;

F – ecotope moisture variability: 1 – constantophilic, 2 – subconstantophilic, 3 – hemicontrastophilic.

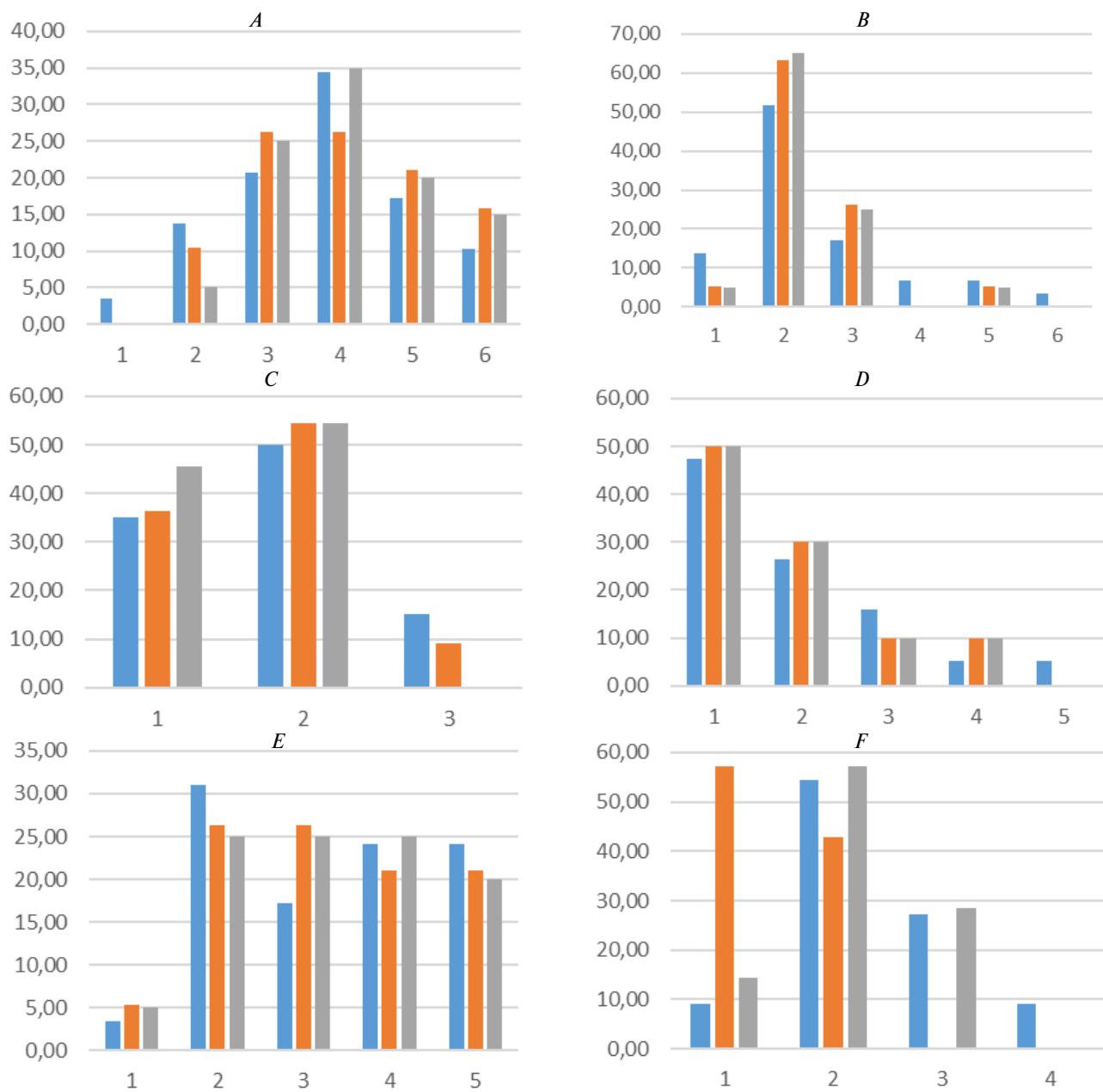


Рис. 6. Участие (%) видов разных экологических групп в составе сообщества *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* до рубки (голубой цвет), после рубки на волоках (оранжевый цвет) и пасеках (серый цвет).

Экологические группы:

A – по влажности почвы: 1 – сухолесолуговая, 2 – свежелесолуговая 3 – влажнолесолуговая, 4 – сырватолесолуговая, 5 – сыролесолуговая, 6 – мокролесолуговая;

B – по богатству почвы минеральными солями: 1 – семиолиготрофная, 2 – субмезотрофная, 3 – мезотрофная, 4 – пермезотрофная, 5 – семиэвтрофная, 6 – субэвтрофная;

C – по богатству почвы азотом: 1 – субантирофильная, 2 – геминитрофильная, 3 – субнитрофильная;

D – по реакции почвенного раствора: 1 – перацидофильная, 2 – мезоацидофильная, 3 – субацидофильная, 4 – нейтрофильная, 5 – субалкалифильная;

E – по освещенности экотопа: 1 – полянная, 2 – кустарниковая, 3 – разреженнопесчаная, 4 – светлолесная, 5 – густосветлолесная;

F – по переменности увлажнения экотопа: 1 – константофильная, 2 – субконстантофильная, 3 – гемиконтрастофильная, 4 – субконтрастофильная.

Fig. 6. The share (%) of the species of different ecological groups in *Piceetum polytrichoso-sphagnosum* community before felling (blue), after felling on skidding roads (orange) and forest swaths (gray).

Ecological groups according to:

A – soil moisture: 1 – dry forest-meadow, 2 – fresh forest-meadow, 3 – humid forest-meadow, 4 – slightly damp forest-meadow, 5 – damp forest-meadow, 6 – wet forest-meadow;

B – soil richness in mineral salts: 1 – semioligotrophic, 2 – submesotrophic, 3 – mesotrophic, 4 – permesotrophic, 5 – semieutrophic, 6 – subeutrophic;

C – soil richness in nitrogen: 1 – subanitrophic, 2 – geminitrophic, 3 – subnitrophic;

D – reaction of soil solution: 1 – peracidophilic, 2 – mesoacidophilic, 3 – subacidophilic, 4 – neutrophilic, 5 – subalkaliphilic;

E – illumination of the ecotope: 1 – clearing, 2 – shrubs, 3 – sparse forest, 4 – open forest, 5 – dense open forest;

F – variability of ecotope moistening: 1 – constantophilic, 2 – subconstantophilic, 3 – hemicontrastophilic, 4 – subcontrastophilic.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Дымов А. А.* 2017. Влияние сплошных рубок в boreальных лесах России на почвы (обзор). — Почвоведение. 7: 787–798.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024>
2. *Уланова Н. Г.* 2012. Механизмы сукцессий растительности сплошных вырубок в ельниках ЦЛГПБЗ. — В сб.: Многолетние процессы в природных комплексах заповедников России. Великие Луки. С. 152–157.
3. *Бурова Н. В., Юшманова М. П.* 2009. Влияние сплошных рубок на состояние лесных фитоценозов. — В сб.: Экологические проблемы Севера: Межвузовский сборник научных трудов. Архангельск. Вып. 12. С. 71–74.
4. *Дегтева С. В.* 1996. К проблеме изучения биологического разнообразия вторичных мелколиственных лесов среднетаежной подзоны Республики Коми. — В сб: Биологическое разнообразие антропогенно трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока России. Сыктывкар. С. 90–101.
5. *Ивлева Т. Ю., Леонова Н. Б.* 2019. Пространственно-функциональная неоднородность постырубочных сообществ южной тайги (Центрально-лесной заповедник). — Экосистемы: Экология и динамика. 3(4): 24–52.
<http://ecosystemsdynamic.ru/wp-content/uploads/2019/12/2-Ileva-rus-articel.pdf>
6. *Лиханова И. А., Генрих Э. А., Перминова Е. М., Железнова Г. В., Холопов Ю. В., Лаптева Е. М.* 2023. Влияние сплошнолесосечных рубок на биоразнообразие среднетаежных ельников черничных Северо-Востока европейской части России. — Теоретическая и прикладная экология. 2: 56–65.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-2-056-065>
7. *Рай Е. А., Бурова Н. В., Сластников С. И.* 2012. Влияние оставления деревьев при сплошной рубке на флористическое разнообразие. — Вестник Северного (Арктического) федерального университета. Естественные науки. 3: 54–58.
<https://www.elibrary.ru/plpsrx>
8. *Уланова Н. Г., Куксина Н. В.* 2001. Итоги изучения динамики растительности сплошных вырубок южно-таежных лесов: 16-летние наблюдения на постоянных пробных площадях. — В сб: Лесные стационарные исследования: методы, результаты, перспективы. Тула. С. 249–251.
9. *Чертовской В. Г.* 1963. Долгомошные вырубки, их образование и облесение. М. 134 с.
10. *Ларин В. Б., Паутов Ю. А.* 1989. Формирование хвойных молодняков на вырубках Северо-Востока европейской части СССР. Л. 144 с.
11. *Рыбальченко Н. Г., Цареградский П. В.* 2011. Сплошные рубки и лесовосстановительный процесс на вырубках. — Лесной вестник. 3: 4–7.
<https://www.elibrary.ru/pujoud>
12. *Федорчук В. Н., Кузнецова М. Л.* 1995. Изменение показателей лесных биогеоценозов на начальных этапах восстановительной сукцессии после сплошных рубок (по материалам постоянных наблюдений). — Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел Биологический. 100(2): 85–99.
13. *Чиняева Л. Н., Беланова А. П., Киселева Т. И.* 2018. Особенности естественного возобновления чужеродных видов древесных растений в условиях Новосибирска. — Российский журнал Биологических Инвазий. 2: 90–107.
<https://www.elibrary.ru/xhqmtip>
14. *Побединский А. В.* 1973. Рубки и возобновление в таежных лесах СССР. М. 200 с.
15. *Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л.* 2005. Лесные экосистемы Северо-западных районов России: Типология, динамика, хозяйственые особенности. СПб. 382 с.
16. *Цветков В. Ф., Аникеева В. А., Артемьев А. И.* 1991. Экологические исследования в лесах европейского севера. Архангельск. 158 с.
17. *Бурова Н. В., Торбик Д. Н., Феклистов П. А.* 2010. Изменение флористического разнообразия после выборочных рубок в ельниках черничных. — Лесной вестник. 5: 49–52.
<https://www.elibrary.ru/nctrgav>
18. *Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции.* 2006. СПб. 337 с.
19. *Бобкова К. С., Лиханова Н. В.* 2012. Вынос углерода и элементов минерального питания при сплошнолесосечных рубках в ельниках средней тайги. — Лесоведение. 6: 44–54.
20. *Лесохозяйственный регламент Чернамского стационара ФГУП «Центрлеспроект» № 6 от 23.04.2007.* 2007. Сыктывкар. 72 с.

21. *Обыденников В. И.* 1989. Образование типов вырубок и начальных этапов формирования леса в связи с применением агрегатной техники. — В сб: Динамическая типология леса. М. С. 116–129.
22. *Крышень А. М.* 2005. К разнообразию растительных сообществ вырубок Карелии. — В сб: Проблемы лесоведения и лесоводства: материалы Третьих Мелеховских чтений, посвященных 100-летию со дня рождения И. С. Мелехова, Архангельск. С. 24–27.
23. *Леонова Н. Б., Горяннова И. Н.* 2011. Восстановление лесной растительности на вырубках в средней тайге Архангельской области по данным многолетних наблюдений. — В сб: Материалы Московского городского отделения Русского географического общества. Биогеография. Вып. 16. М. С. 21–29.
24. *Теринов Н. Н., Андреева Е. М., Залесов С. В., Луганский Н. А., Магасумова А. Г.* 2020. Восстановление еловых лесов: теория, отечественный опыт и методы решения. — Известия вузов. Лесной журнал. 3: 9–23.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-3-9-23>
25. *Колесников Б. П.* 1974. Генетический этап в лесной типологии и его задачи. — Лесоведение. 2: С. 3–20.
26. *Паутов Ю. А., Ильчуков С. В.* 1992. Динамика структуры производных древостоев на вырубках ельников-черничников. Научные доклады Коми научн. центр УрО РАН. Вып. 345. Сыктывкар, 24 с.
27. *Крышень А. М.* 2006. Растильные сообщества вырубок Карелии. М. 262 с.
28. *Bergstedt J., Milber P.* 2001. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. — For. Ecol. Manag. 154(1–2): 105–115.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00642-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00642-3)
29. *Климчик Г. Я., Бельчина О. Г.* 2021. Влияние сплошнолесосечных и равномерно-постепенных рубок главного пользования на возобновление и живой напочвенный покров ельников орляковых и кисличных в первые годы после рубок. — Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов. 1(240): 5–12.

The Impact of Clear-Cutting on the Plant Biodiversity of Middle-Taiga Spruce Forests

© 2025. N. V. Likhanova*, 1, 2, Y. A. Bobrov¹

¹Pitirium Sorokin Syktyvkar State University, Syktyvkar, Russia

²Syktyvkar Forest Institute – branch of St. Petersburg State Forest Technical University named after S. M. Kirov, Syktyvkar, Russia

*e-mail: lihanad@mail.ru

Abstract. The effect of principal felling in mature middle taiga Siberian spruce forests (*Piceetum myrtillosum*, *Piceetum polytrichoso-sphagnosum*) on the number of undergrowth and the species composition of the herb-dwarf shrub and moss-lichen layers was studied. It was found that on 4-year-old spruce clear-cuts the average density of undergrowth varies from 7.0 to 8.8 thousand ind.·ha⁻¹. The ground cover composition completely or almost completely lacks the most typical species of mature spruce forests such as *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Deschampsia flexuosa*, *Galium boreale*, *Lycopodium clavatum*, and *L. annotinum*. An extensive spread of the light-demanding pioneer species *Chamaenerion angustifolium* is observed. A comparative assessment of the projective cover and species diversity showed that successional processes occur in the living ground cover.

Keywords: spruce forests, clear-cutting, tree undergrowth, ground cover, species diversity middle taiga, Komi Republic

REFERENCES

1. *Dymov A. A.* 2017. The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: A review. — Eurasian Soil Sci. 50(7): 780–790.
<https://doi.org/10.1134/S106422931707002X>
2. *Ulanova N. G.* 2012. [Mechanisms of succession of vegetation on clear-cutting in spruce forests of CFSBNR]. — In: [Long-term processes in natural complexes of Russian reserves]. Velikie Luki. P. 152–157. (In Russian)
3. *Burova N. V., Yushmanova M. P.* 2009. [Impact of clear-fellings on forest phytocoenoses]. — In: [Environmental problems of the North]. Arkhangelsk. Vol. 12. P. 71–74. (In Russian)

4. *Degteva S. V.* 1996. [On the biodiversity studies of the secondary small-leaved forests of the middle taiga subzone of the Republic of Komi]. — In: [Biodiversity of anthropogenically transformed landscapes in the North-East of European Russia]. Syktyvkar. P. 90–101. (In Russian)
5. *Ivleva T. Yu., Leonova N. B.* 2019. Spatial-functional heterogeneity of post-cutting communities in the Central Forest State Biosphere Reserve. — *Ecosystems: Ecology and Dynamics*. 3(4): 24–52.
<http://ecosystemsdynamic.ru/wp-content/uploads/2019/12/2-Ivleva-rus-articel.pdf> (In Russian)
6. *Likhanova I. A., Genrikh E. A., Perminova E. M., Zheleznova G. V., Kholopov Yu. V., Lapteva E. M.* 2023. The effects of clear-cutting on the biodiversity of middle taiga blueberry spruce forests in the North-East of European Russia. — *Theor. Appl. Ecol.* 2: 56–65.
<https://doi.org/10.25750/1995-4301-2023-2-056-065> (In Russian)
7. *Rai E. A., Burova N. V., Slastnikov S. I.* 2012. The effect of leaving the trees after clear-cutting on floristic diversity. — *Vestnik Severnogo (Arkticheskogo) Federalnogo Universiteta. Estestvennye Nauki*. 3: 54–58.
<https://www.elibrary.ru/plpsrx> (In Russian)
8. *Ulanova N. G., Kuksina N. V.* 2001. [Results of the study of the vegetation dynamics in clearcuts of southern taiga forests: 16-year observations at permanent sample plots]. — In: [Forest stationary studies: methods, results, and prospects]. Tula. P. 249–251. (In Russian)
9. *Chertovskoy V. G.* 1963. [Felling sites in haircap-moss forests, their formation and reforestation]. Moscow. 134 p. (In Russian)
10. *Larin V. B., Pautov Yu. A.* 1989. [Development of young coniferous forests on the logging sites of the North-East of the European part of the USSR]. Leningrad. 144 p. (In Russian)
11. *Rybalchenko N. G., Tsaregradskiy P. V.* 2011. [Clear-cutting and forest regeneration on clearcuts]. — *Lesnoy Vestnik*. 3: 4–7.
<https://www.elibrary.ru/nujoud> (In Russian)
12. *Fedorchuk V. N., Kuznetsova M. L.* 1995. Indicator changes of characteristics in forest biogeocenoses at the initial stages of regenerative succession after clear cutting based on the results of regular observations. — *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 100(2): 85–99. (In Russian)
13. *Chindyaeva L. N., Belanova A. P., Kiseleva T. I.* 2018. Patterns of natural regeneration of alien species of woody plants in Novosibirsk. — *Russ. J. Biol. Invasions*. 11(2): 90–107.
<https://www.elibrary.ru/xrqmup> (In Russian)
14. *Pobedinskij A. V.* 1973. [Felling and regeneration in the taiga forests of the USSR]. Moscow. 200 p. (In Russian)
15. *Fedorchuk V. N., Neshatayev V. Yu., Kuznetsova M. L.* 2005. Forest ecosystems of the North-Western regions of Russia: Typology, dynamics, forest management features. St. Petersburg. 382 p. (In Russian)
16. *Tsvetkov V. F., Anikeeva V. A., Artemyev A. I.* 1991. [Environmental studies in the forests of the European North of Russia]. Arkhangelsk. 158 p. (In Russian)
17. *Burova N. V., Torbik D. N., Feklistov P. A.* 2010. [Changes in floristic diversity following selective felling in bilberry spruce forests]. — *Lesnoy Vestnik*. 5: 49–52.
<https://www.elibrary.ru/ncrgav> (In Russian)
18. [Virgin spruce forests of the North: biodiversity, structure, functions]. 2006. St. Petersburg. 337 p. (In Russian)
19. *Bobkova K. S., Likhanova N. V.* 2012. Losses of carbon and mineral nutrients in clear cuttings of spruce forests in the middle taiga. — *Russ. J. For. Sci. (Lesovedenie)*. 6: 44–54.
<https://www.elibrary.ru/phfv1> (In Russian)
20. [Forestry rules and regulations of Chernamsky station of “Tsentrlesproekt” № 6, April 23, 2007]. 2007. Syktyvkar. 72 p. (In Russian)
21. *Obydyonnikov V. I.* 1989. [Formation of fellings and initial stages of forest regrowth in relation to using multi-functional logging machinery]. — In: [Dynamic forest typology]. Moscow. P. 116–129. (In Russian)
22. *Kryshen A. M.* 2005. [On the diversity of plant communities of cuttings in Karelia]. — In: [Problems of forest studies and forest management. Proceedings of 3rd I. S. Melikhov conference]. Arkhangelsk. P. 24–27. (In Russian)
23. *Leonova N. B., Goryainova I. N.* 2011. [Long-term data on the regeneration of forest vegetation on clearcuts of the middle taiga of the Arkhangelsk Region]. — *Materialy Moskovskogo gorodskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva. Biogeografiya*. 16: 21–29. (In Russian)

24. Terinov N. N., Andreeva E. M., Zalesov S. V., Lyganskiy N. A., Magasumova A. G. 2020. Restoration of spruce forests: theory, national practice and problems solving. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 9–23.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2020-3-9-23> (In Russian)
25. Kolesnikov B. P. 1974. Genetic stage in the forest typology and its challenges]. — Lesovedenie. 2: 3–20. (In Russian)
26. Pautov Yu. A., Ilchukov S. V. 1992. [Dynamics of the secondary forest stands structure on the fellings of bilberry spruce forests. Scientific papers of the Komi Scientific Centre of the UB RAS]. Iss. 345. Syktyvkar. 24 p. (In Russian)
27. Kryshen A. M. 2006. [Plant communities of the fellings in Kqarelia]. Moscow. 262 p. (In Russian)
28. Bergstedt J., Milber P. 2001. The impact of logging intensity on field-layer vegetation in Swedish boreal forests. — For. Ecol. Manag. 154(1–2): 105–115.
[https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00642-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00642-3)
29. Klimchik G. Ya., Bel'china O. G. 2021. Influence of continuous cutting and uniformly gradual main use cuttings on restoration and living soil cover of bracken-spruce and shamrock-spruce forests in the first years after the cutting. — Lesnoe Khozyajstvo, Prirodopolzovanie i Pererabotka Vozobnovlyemykh Resursov. 1(240): 5–12. (In Russian)

**ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ
DANAЕ RACEMOSA (ASPARAGACEAE) В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ
НА КРЫМСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ**

© 2025 г. Т. Н. Кузмина

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН,
г. Ялта, Республика Крым, Россия

e-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Поступила в редакцию 29.11.2024 г.

После доработки 11.12.2024 г.

Принята к публикации 14.12.2024 г.

В статье представлены результаты анализа генезиса генеративных структур вечнозеленого кустарника, интродуцированного на Южный берег Крыма – *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). Естественный ареал вида охватывает территории Турции, Сирии, Закавказья и Иран. Соцветия содержат цветки трех типов: тычиночные, обоеполые и пестичные. Цитоэмбриологический анализ генезиса генеративных структур *D. racemosa* показал, что основными признаками мужской генеративной сферы являются центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, секреторный тапетум; сукцессивный тип микроспорогенеза, изобилательное или тетраэдральное расположение микроспор в тетрадах. Стенка зрелого пыльника сформирована уплощенными клетками эпидермиса и эндотецием с фиброзными утолщениями. Пыльцевые зерна у *D. racemosa* трехклеточные. Женская генеративная сфера представлена анатропными, битегмальными, медионуцелятными семязачатками. Мегаспорогенез проходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Зародышевый мешок развивается по *Polygonum*-типу. У всех цветков *D. racemosa*, независимо от их типа, на ранних этапах формируются зачатки мужской и женской генеративных сфер. В обоеполых цветках развиваются фертильные пыльники и семязачатки. В пыльце таких цветков преобладают морфологически нормальные пыльцевые зерна (более 70%). В тычиночных цветках женская генеративная сфера подвергается редукции на стадии мегаспороцита. В пестичных цветках стерилизация пыльников происходит на стадии микроспороцитов, однако пыльники сохраняются, и в некоторых случаях в них образуется небольшое количество пыльцы.

Ключевые слова: микроспорогенез, мегаспорогенез, типы цветков, *Danae racemosa*

DOI: 10.31857/S0033994625010049, **EDN:** EGUEMU

Danae racemosa (L.) Moench – представитель монотипного рода *Danae* (Medik.), включенного в подсемейство *Nolinacaea* семейства Asparagaceae [1]. Естественным ареалом вида является север Турции, северо-запад Сирии, юго-восточные регионы Закавказья и Иран [2–4]. *Danae racemosa* – это вечнозеленый кустарник с темно-зелеными глянцевыми филлокладиями и ярко-красным ягодами, созревающими осенью и сохраняющимися на растении в течение зимы, что делает этот кустарник привлекательным для ландшафтного дизайна. Растение культивируется в южных регионах России, в частности на Южном берегу Крыма [5].

Биохимические исследования вегетативных органов *D. racemosa* показывают перспективность использования его как источника ценных биологически активных веществ [6–8]. В частности, установлено, что филлокладии содержат флавоноиды, среди которых преобладают квертицин и кемпферол [8], а высущенные корни – гликозид квертицина [6], которые влияют на кровеносные сосуды, препятствуя атеросклерозу, а также обладают антиоксидантными и противовоспалительными свойствами [7, 9]. Рассматривают *D. racemosa* и как растение, содержащее вещества, обладающие антиоцидантными (обезболивающими) свойствами [10].

Поскольку одним из основных критериев акклиматизации растения является оценка состояния его гаметофитов [11], то изучение репродуктивной биологии вида позволяет на основании данных об особенностях генезиса генеративных структур охарактеризовать интродукционный потенциал вида, что, в свою очередь, служит основанием для разработки рекомендаций по оптимизации условий выращивания [12].

Согласно литературным данным, *D. racemosa* – двудомное растение, у которого отмечается редукция генеративных структур противоположного пола [13]. В настоящее время известны основные цитоэбриологические признаки, присущие *D. racemosa* [14–16], однако для вида не указаны стадии редукции андроцоя и гинецея. Известные на сегодняшний день сведения о репродуктивной биологии *D. racemosa* не дают полной картины генезиса генеративных структур.

Цель исследования – анализ формирования мужской и женской генеративных сфер у *D. racemosa* и определение стадий их редукции при формировании цветков различных половых типов, а также проведение оценки цитоморфологического состояния качества мужского гаметофора цветков различных типов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в арборетуме Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (г. Ялта, Республика Крым; 44°30'34" с. ш., 34°13'58" в. д.) в 2022–2024 гг. Соцветия, а также бутоны различных стадий развития брали с 10 контрольных растений. Материал фиксировали в смеси FAA (formalin : acetic acid : alcohol 70%) в течение 3–5 часов, после чего материал переводили в 70% раствор спирта. Для обезвоживания объектов использовали изопропиловый спирт. Перед заливкой в парафин материал переводили в ксиол. Пропитывание бутонов и цветков парафином проводили в термостате при температуре +60 °C в течение 3–7 суток. Для получения серии парафиновых срезов толщиной 5–7 мкм использовали ротационный микротом RMD-3000 (Россия). Постоянные препараты окрашивали гематоксилином и алциановым синим [17]. При анализе пыльников и семязачатков ориентировались на современные классификации и типизации генезиса генеративных структур [18–22].

Постоянные препараты пыльцевых зерен *D. racemosa* готовили из пыльцы пыльников 50 цветков с учетом их полового/морфологического типа. Их окрашивали метиловым зеленым и пиронином [23]. Анализ каждого варианта проводили в 100 полях зрения. Морфологически нормальными считали пыльцевые зерна с однородной окраской и выраженными клеточными структурами. Признаками аномального пыльцевого зерна были вакуолизация и изменение структуры цитоплазмы и клеток. В случае дегенерации содержимого пыльцевого зерна оно оценивалось как стерильное. Морфометрические измерения пыльцевых зерен проводили с учетом типа цветка. Объем выборки для морфометрии составлял 300 пыльцевых зерен для каждого типа цветка.

Анализ цитоэмбриологических препаратов проводили с помощью светового микроскопа AxioScope A.1 (Zeiss, Германия) и подключенной к нему системы анализа изображения AxioCamERc5s (Zeiss, Германия). Полученные цифровые снимки анализировали, используя программные приложения AxioVision Rel. 4.8.2. (Zeiss, Германия) и ImageJ 1.48v. Определение 95% доверительного интервала (95% ДИ) выборочных долей пыльцевых зерен различных типов проводили методом Уилсона с помощью онлайн-калькулятора [24].

Статистическую обработку данных морфометрических параметров пыльцевых зерен, включая дескриптивную статистику и критерий Стьюдента (*t*), делали с использованием программного приложения Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., USA). При сравнении выборочных долей пыльцевых зерен цветков различных типов использовали критерий χ^2 Пирсона. Доверительная вероятность составляла *p* = 0.95.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

У *Danae racemosa* генеративные почки закладываются на корневищах в конце осени года, предшествующего цветению [25]. В условиях Южного берега Крыма рост побегов начинается в конце зимы – начале весны в год цветения. На каждом побеге формируется несколько соцветий. Количество цветков в соцветиях варьирует от 2 до 16. Чаще всего встречаются небольшие соцветия, состоящие из двух–пяти цветков, однако есть и одиночные цветки. Их развитие идет в акропetalном порядке. Цветки мелкие, диаметр

околоцветника не превышает 4 мм [26]. В соцветиях *D. racemosa* в различном соотношении были выявлены цветки трех морфологических типов: тычиночные и два типа обоеполых цветков — с длинным столбиком, рыльцем, расположенным выше пыльников (длинностолбчатые), и цветки рыльце столбика, у которых находится на уровне пыльников (среднестолбчатые) (рис. 1).

Установлено, что в соцветиях около половины цветков (46–50%) являются обоеполыми со столбиком средней длины, однако в некоторых соцветиях их доля достигает 82–89%. Доля тычиночных цветков варьирует от 26 до 46%, но может и превышать эти значения, составляя до 86%. Количество цветков с длинным столбиком пестика варьирует в диапазоне 12–24%, при этом в некоторых соцветиях их вообще не было. Проведенный анализ позволяет считать вид монодомичным, что опровергает существующие в литературных источниках данные о его двудомности [13]. Кроме того, нами не наблюдалось отмеченной при описании вида зависимости количества цветков в соцветии от их полового типа [5].

У цветков *D. racemosa* независимо от их морфологического/полового типа андроцей представлен шестью тычинками, тычиночные нити которых срастаются, образуют колонку. Пыльники четырехгнездные, к моменту созревания перегородки между гнездами разрушаются.

Дифференциация клеточных слоев стенки микроспорангия *D. racemosa* идет в центро斯特ремительном направлении. При формировании микроспорангия в результате деления археспориальных клеток образуются первый

париетальный слой и спорогенные клетки. Эндотеций является производным первичного париетального слоя. А тапетум и средний слой — производные вторичного париетального слоя, который образуется в результате деления первичных париетальных клеток (рис. 2, 1–6). Стена микроспорангия сформированного пыльника представлена 4–5 слоями клеток: эпидермой, эндотецием, одним или двумя средними слоями и тапетумом. Тапетум секреторного типа. Его клетки имеют одно или два ядра (рис. 2, 7). В некоторых бутонах на стадии микроспороцитов тапетальные клетки интенсивно окрашивались гематоксилином, что свидетельствует о разрушении их ядер, т. е. кариорексисе, являющемся этапом некробиоза клеточных структур. В таких пыльниках клеточные слои стенки микроспорангия и микроспороциты уплощены и сморщены, что является признаком деструкции пыльников (рис. 2, 8).

При нормальном развитии пыльника вначале микроспорогенеза за счет разрастания вакуоли клетки тапетума увеличиваются в размерах (рис. 3, 1–3), а на стадии вакуолизированных микроспор он преобразуется в тапетальную пленку. Апоптоз клеток тапетального слоя среднего слоя микроспор проявляется в постмейотический период (рис. 3, 4–7).

В этот же период происходит облитерация средних слоев микроспор, а клетки эпидермы уплощаются. В эндотеции формируются фиброзные утолщения. Таким образом, зрелый пыльник *D. racemosa* образован уплощенными клетками эпидермиса и крупными

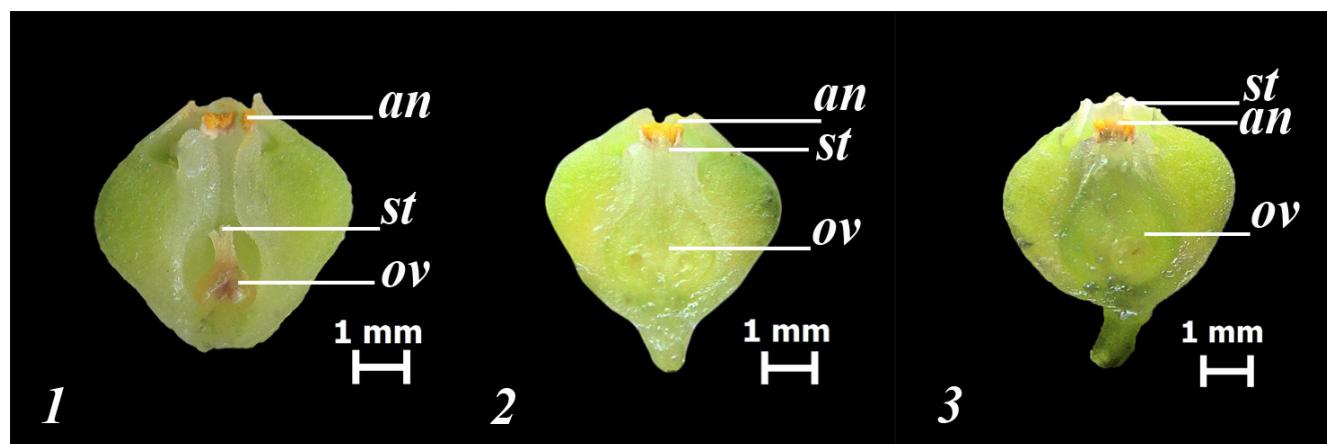


Рис. 1. Цветки *Danae racemosa* (продольный срез): 1 – тычиночный цветок; 2 – обоеполый (среднестолбчатый) цветок; 3 – пестичный (длинностолбчатый) цветок (*an* – пыльники; *st* – рыльце пестика; *ov* – завязь). Масштабная линейка – 1 мм.
Fig. 1. Flowers of *Danae racemosa* (longitudinal section): 1 – staminate flower; 2 – bisexual (mesostylous) flower; 3 – pistillate (macrostylous) flower (*an* – anthers; *st* – stigma of pistil; *ov* – ovary). Scale bar – 1 mm.

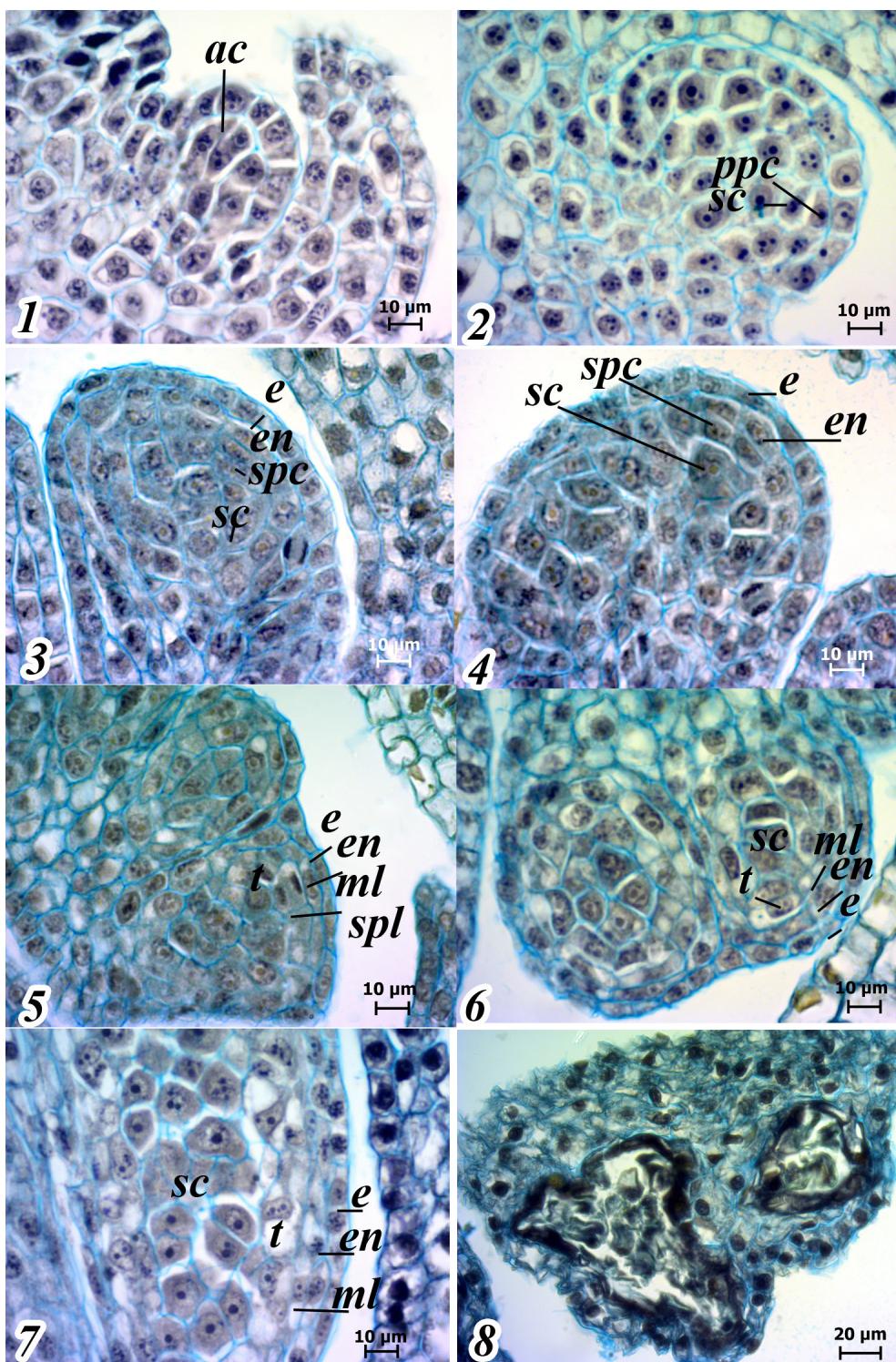


Рис. 2. Поперечные срезы микроспорангииев *Danae racemosa* на ранних стадиях развития: 1 – примордий пыльника на стадии археспороидальных клеток; 2–6 – дифференциация клеточных слоев стенки микроспорангия; 7 – сформированный пыльник; 8 – дегенерации пыльников у пестичного (длинностолбчатого) цветка (*ac* – археспороидальная клетка; *e* – эпидерма; *en* – эндотекций; *ml* – средний слой; *ppc* – первичные париетальные клетки; *sc* – спорогенные клетки; *spc* – вторичный париетальный слой; *t* – тапетум). Масштабная линейка: 1–7 – 10 мкм; 8 – 20 мкм.

Fig. 2. Cross sections of microsporangium of *Danae racemosa* in the early stages of development: 1 – anther primordium at the stage of archesporial cells; 2–6 – differentiation of cell layers of the microsporangium wall; 7 – the formed anther; 8 – degeneration of the anther of the pistillate (macrostylous) flower (*ac* – archesporial cell; *e* – epidermis; *en* – endothecium; *ml* – middle layer; *ppc* – primary parietal cells; *sc* – sporogenous cells; *spc* – secondary parietal layer; *t* – tapetum).

Scale bar: 1–7 – 10 µm; 8 – 20 µm.

Таблица 1. Цитоморфологическая характеристика пыльцы обоеполых и тычиночных цветков *Danae racemosa*
Table 1. Cytomorphological characteristics of pollen grains from bisexual and staminate flowers of *Danae racemosa*

Год Year	N ¹	Пыльцевые зерна, % Pollen grains, %					
		Морфологически нормальные Morphologically normal		Аномальные Abnormal		Стерильные Sterile	
		Среднее Mean	95% доверительный интервал 95% confidence interval	Среднее Mean	95% доверитель- ный интервал 95% confidence interval	Среднее Mean	95% доверительный интервал 95% confidence interval
Обоеполый цветок / Bisexual flower							
2022	1132	65.81	63.0–68.52	19.17	16.98–21.57	15.02	13.06–17.22
2023	1151	73.15	70.52–75.63	12.08	10.32–14.09	14.77	12.84–16.94
2024	1113	78.98	76.49–81.27	10.96	9.26–12.93	10.06	8.43–11.97
Среднее Mean	3396	72.61	71.09–74.08	14.08	12.95–15.29	13.31	12.21–14.49
Тычиночный цветок / Staminate flower							
2022	1031	61.11	58.1–64.04	22.41	19.97–25.06	16.49	14.35–18.88
2023	1076	76.02	73.38–78.48	13.20	11.31–15.35	10.78	9.06–12.77
2024	675	72.89	69.41–76.11	12.89	10.57–15.63	14.22	11.79–17.06
Среднее Mean	2782	69.73	68.00–71.41	16.53	15.20–17.96	13.73	12.50–15.05

Примечание. ¹ Количество проанализированных пыльцевых зерен.

Note. ¹ The number of analyzed pollen grains.

изодиаметрическими клетками эндотеция с фиброзными утолщениями.

Микроспорогенез у *D. racemosa* проходит по сукцессивному типу. Образующиеся в ходе него микроспоры, расположены в тетрадах изобилатерально или тетраэдально. Зрелые пыльцевые зерна трехклеточные, однобороздные (рис. 3, 8). Экваториальный диаметр пыльцевого зерна превышает длину полярной оси. Так, экваториальный диаметр пыльцевых зерен обоеполого среднестолбчатого цветка составляет 22.88 ± 0.11 мкм, а его полярная ось 18.41 ± 0.12 мкм. У тычиночных цветков пыльцевые зерна имеют экваториальный диаметр длиной 23.12 ± 0.12 мкм и полярную ось – 18.70 ± 0.11 мкм. Сравнение размеров пыльцевых зерен тычиночных и обоеполых среднестолбчатых цветков *D. racemosa* не выявило существенных различий между ними по экваториальному диаметру ($t = 1.50$; $p = 0.134$) и полярной оси ($t = 1.77$; $p = 0.077$).

Цитоморфологический анализ средних образцов пыльцы показал, что в пыльниках длинностолбчатых цветков, как правило, нет морфологически нормальных пыльцевых зерен. В основном они содержат дефективную или стерильную пыльцу. Лишь в единичных случаях можно обнаружить длинностолбчатые цветки, в пыльниках которых формируется

незначительное количество морфологически нормальных пыльцевых зерен, доля которых варьирует от 13 до 32%. В отличие от этого, в пыльниках обоеполых/среднестолбчатых и тычиночных цветков преобладают морфологически нормальные пыльцевые зерна (табл. 1). Сравнительный анализ показал, что, учитывая доли морфологически нормальных пыльцевых зерен, качество пыльцы у обоеполых цветков выше, чем у тычиночных цветков ($\chi^2 = 6.20$; $df = 1$; $p = 0.0122$), главным образом за счет образования аномальных пыльцевых зерен ($\chi^2 = 7.18$; $df = 1$; $p = 0.0074$). При этом у них нет статистически значимого различия по долям стерильных пыльцевых зерен ($\chi^2 = 0.23$; $df = 1$; $p = 0.6297$).

Таким образом, из основных признаков генезиса микроспорангия у *D. racemosa* можно выделить: центростремительный тип формирования стенки микроспорангия; секреторный тип тапетума, который на стадии микроспор трансформируется в тапетальную пленку, наличие 3–4 слоев спорогенных клеток, сукцессивный тип микроспорогенеза и изобилатеральное или тетраэдальное расположение микроспор в тетрадах. В целом перечисленные признаки генезиса мужской генеративной сферы *D. racemosa* соответствуют характеристикам, свойственным представителям семейства Asparagaceae [14, 16]. Однако, в отличие от большинства представителей

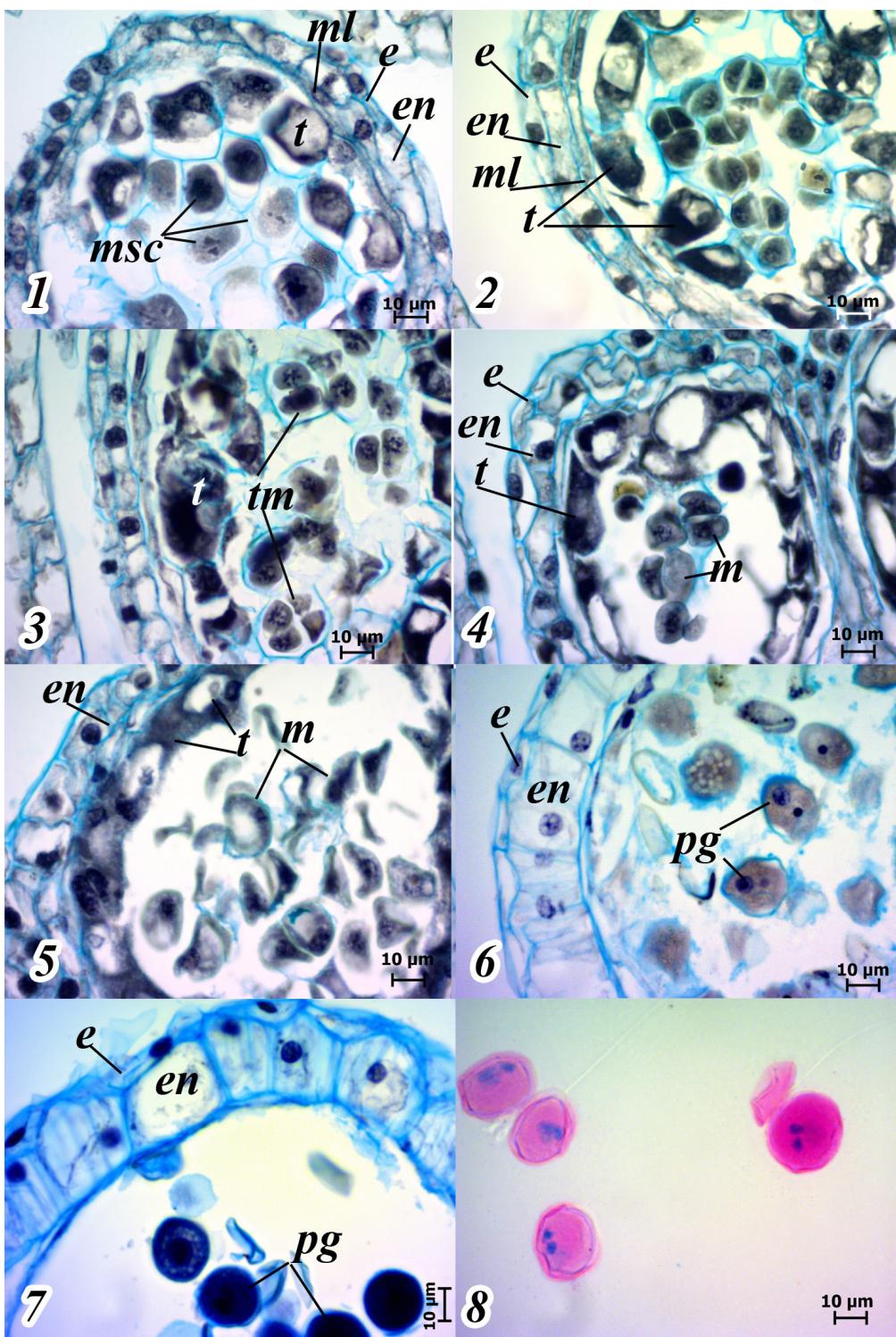


Рис. 3. Поперечные срезы микроспорангииев *Danae racemosa* в ходе мейотического (1, 2) и постмейотического периодов развития (3–7) и зрелые пыльцевые зерна (8): 1–3 – микроспорогенез; 4 – молодые микроспоры; 5 – вакуолизированные микроспоры; 6 – формирование двухклеточных пыльцевых зерен; 7 – стенка зрелого микроспорангия и трехклеточные пыльцевые зерна (8) (*e* – эпидерма; *en* – эндотекций; *m* – микроспоры; *ml* – средний слой; *msc* – микроспороциты; *pg* – пыльцевые зерна; *t* – тапетум; *tm* – тетрады микроспор). Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 3. Cross sections of the microsporangium of *Danae racemosa* at the stages of meiotic (1, 2) and postmeiotic development (3–7) and mature pollen grains (8): 1–3 – microsporogenesis; 4 – the stage of young microspores; 5 – the vacuolized microspores; 6 – formation of two-cell pollen grains; 7 – the wall of mature microsporangia and three-cell pollen grains (8) (*e* – epiderma; *en* – endotectium; *m* – microspores; *ml* – middle layer; *msc* – microsporocytes; *pg* – pollen grains; *t* – tapetum; *tm* – tetrad of microspores). Scale bar – 10 µm.

семейства, у *D. racemosa* формируются трехклеточные пыльцевые зерна.

Синкарпный гинецей *D. racemosa* образован тремя плодолистиками. В каждом гнезде завязи формируется по два анатропных семязачатка, имеющих угловую плацентацию. На начальном этапе генезиса примордия семязачатка в субэпидермальном слое образуются три клетки с густой плотной цитоплазмой, которые делятся периклинально (рис. 4, 1). Наружная производная

центральной клетки дифференцируется в археспориальную клетку (рис. 4, 2). Производные клеток, примыкающих к археспориальной, претерпевают повторные периклинальные деления, формируя латеральную область нуцеллуса. Внутренние производные, расположенные под археспориальной клеткой, таблитчатые. Их перечное деление дает начало инициалям базальной части нуцеллуса и гипостазы. Развитие зон нуцеллуса отмечается в период дифференциации мегаспороцита и мегаспорогенеза. В этот

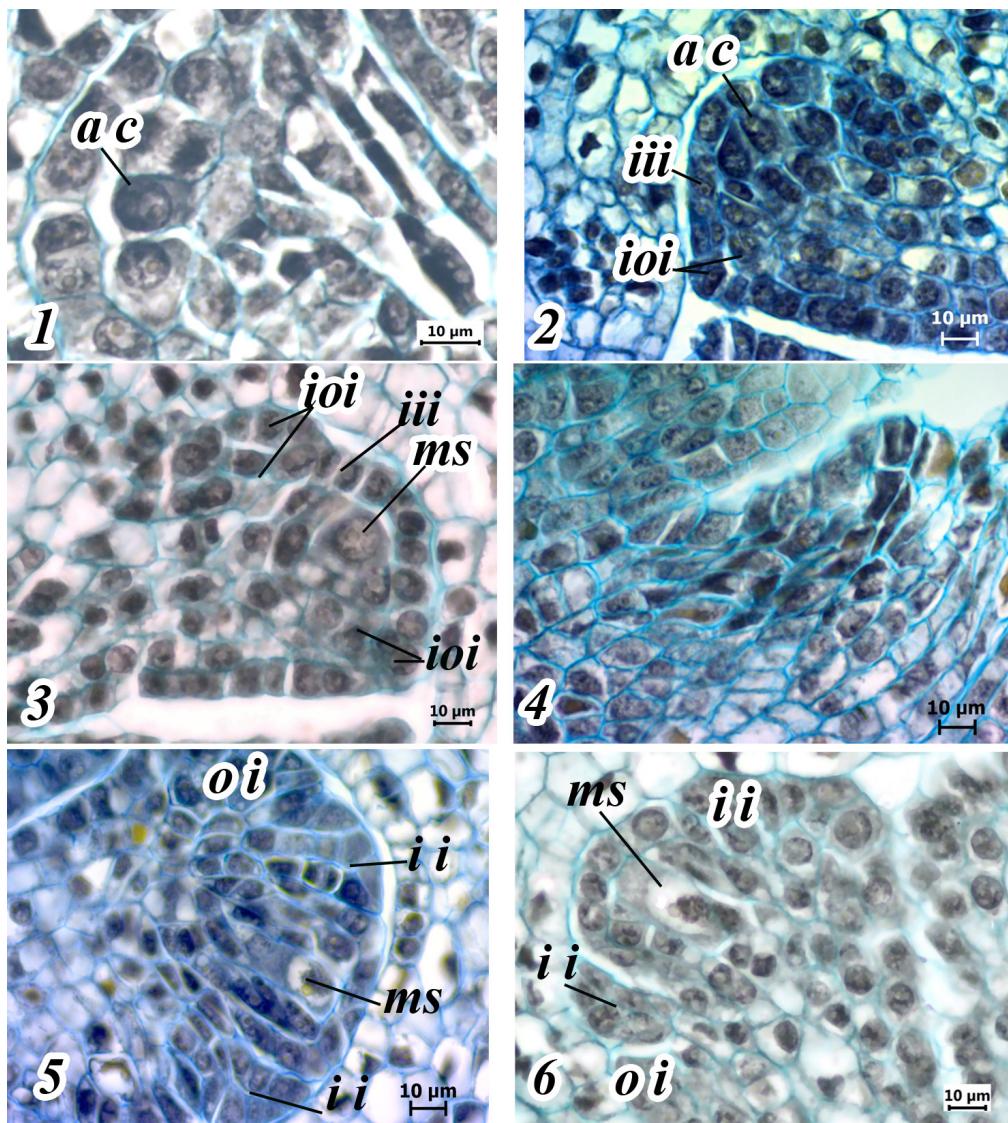


Рис. 4. Семязачатки *Danae racemosa* на ранних стадиях развития: 1–3 – примордий семязачатка на стадии археспориальной клетки; 4 – дегенерация семязачатка; 5, 6 семязачаток на стадии мегаспороцита и дифференциации интегументов (*ac* – археспориальная клетка; *ii* – внутренний интегумент; *iii* – инициал внутреннего интегумента; *ioi* – инициал наружного интегумента; *ms* – мегаспороцит, *n* – нуцеллус; *oi* – наружный интегумент). Масштабная линейка – 10 мкм.

Fig. 4. Ovules of *Danae racemosa* in the early stages of development: 1–3 – primordial ovule at the stage of the archesporial cell; 4 – degeneration of the ovule; 5, 6 ovules at the stage of megasporocyte and differentiation of integuments (*ac* – archesporial cell; *ii* – internal integument; *iii* – initial of the internal integument; *ioi* – initial of the outer integument; *ms* – megasporocyte, *n* – nucellus; *oi* – outer integument). Scale bar – 10 µm.

период происходят антиклинальные деления клеток латеральной области нуцеллуса. В нуцеллусе зрелого семязачатка выделяется эпидермальный слой, латеральная и базальная области. В зрелом семязачатке латеральная область состоит из двух или трех слоев клеток. Базальная область нуцеллуса представлена двумя рядами клеток, вытянутых вдоль продольной оси семязачатка, образующих постамент. В зрелом семязачатке клетки базальной области нуцеллуса вакуолизированы. Согласно современной классификации [19], по типу нуцеллуса семязачаток *D. racemosa* можно охарактеризовать как медионуцеллятный синдермальной вариации.

В основании нуцеллуса и внутреннего интегумента дифференцируется гипостаза, представленная двумя слоями клеток с густой цитоплазмой. Клетки вытянуты поперек продольной оси семязачатка.

Семязачаток у *D. racemosa* битегмальный. Формирование интегументов начинается на стадии дифференциации мегаспороцита. Инициали внутреннего интегумента располагаются в эпидермальном слое на уровне клеток латеральной зоны нуцеллуса (см. рис. 4, 4). Наружный интегумент имеет дермально-субэпидермальное происхождение. В зрелом семязачатке он массивный, в основании образован пятью–шестью слоями клеток. Внутренний интегумент образован двумя слоями клеток, и только в области, примыкающей к нуцеллусу, он становится трехслойным. Микропиле образовано внутренним интегументом.

Археспорий у *D. racemosa* одноклеточный. Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения париетальной клетки. Мегаспорогенез происходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу. Зародышевый мешок состоит из яйцеклетки, двух синергид, центральной клетки и трех антипод.

В тычиночных цветках дегенерация семязачатков происходит на стадии дифференциации мегаспороцита. В сформированных бутонах тычиночных цветков ткани семязачатка представлены уплощенными облитерированными клетками без содержимого. Дегенерации подвергаются также ткани завязи и столбика (рис. 5, 6).

Таким образом, зрелые семязачатки *D. racemosa* анатропные, медионуцеллятные, битегмальные. Их микропиле образовано внутренним интегументом.

Мегаспоры в тетраде расположены линейно, а развитие зародышевого мешка идет по Polygonum-типу. Известно, что ряд спаржевых имеют красси-нуцеллятные семязачатки, в частности такой тип семязачатков приводится при описании видов родов *Ruscus* L. и *Semele* Kunth. [15], а также *Polygonatum* Mill. [27] и *Lomandra* Labill. [28]. Ранее крассинуцеллятный тип семязачатков приводился при характеристике *Danae* [15]. В то же время семязачатки родов *Dracaena* Vand. ex L., *Nolina* Michx., *Comospermum* Rauschert. характеризуют как тенуинуцеллятные. Однако, это определениедается с оговоркой на то, что нуцеллус у них увеличен в халазальной части, при том, что археспориальная клетка трансформируется в мегаспороцит без деления и образования париетальной клетки [29]. Первоначально семязачатки с подобным типом нуцеллуса обозначали как «атипично крассинуцеллятные» [30]. В предложенной позже классификации структур, образующих семязачаток, выделен медионуцеллятный тип нуцеллуса, который сочетает признаки крассинуцеллятности (развитие латеральной и базальной областей нуцеллуса) и тенуинуцеллятности (слабое развитие или отсутствие апикальной области) [19]. По нашему мнению, отсутствие в нуцеллусе *Danae racemosa* париетальной ткани, при наличии многослойных латеральной и базальной областей, свидетельствует о его медионуцеллятном типе.

При анализе цитоэмбриологических признаков покрытосеменных растений с раздельнополыми цветками, важно определить стадию генезиса цветка, на котором происходит редукция генеративных структур противоположного пола, приводящую к его половой дифференциации. Среди однополых растений выделяют два типа цветков: (1) цветки без зачатков органов противоположного пола и (2) цветки с зачатками органов противоположного пола [13]. В качестве примера растения, у которого формирование однополых цветков происходит без закладки меристем генеративных элементов противоположного пола, можно привести *Actinidia chinensis* Planch. [31]. К видам, у которых однополые цветки образуются в результате дегенерации генеративных структур на определенном этапе онтогенеза цветка, относятся диэтичные представители семейства Asparagaceae, в том числе *Asparagus officinale* L. [32, 33] и *Lomandra longifolia* Labill. [28]. У однополых растений стерилизация мужской генеративной сферы возможна как на стадии развития археспориальных и спорогенных клеток, так

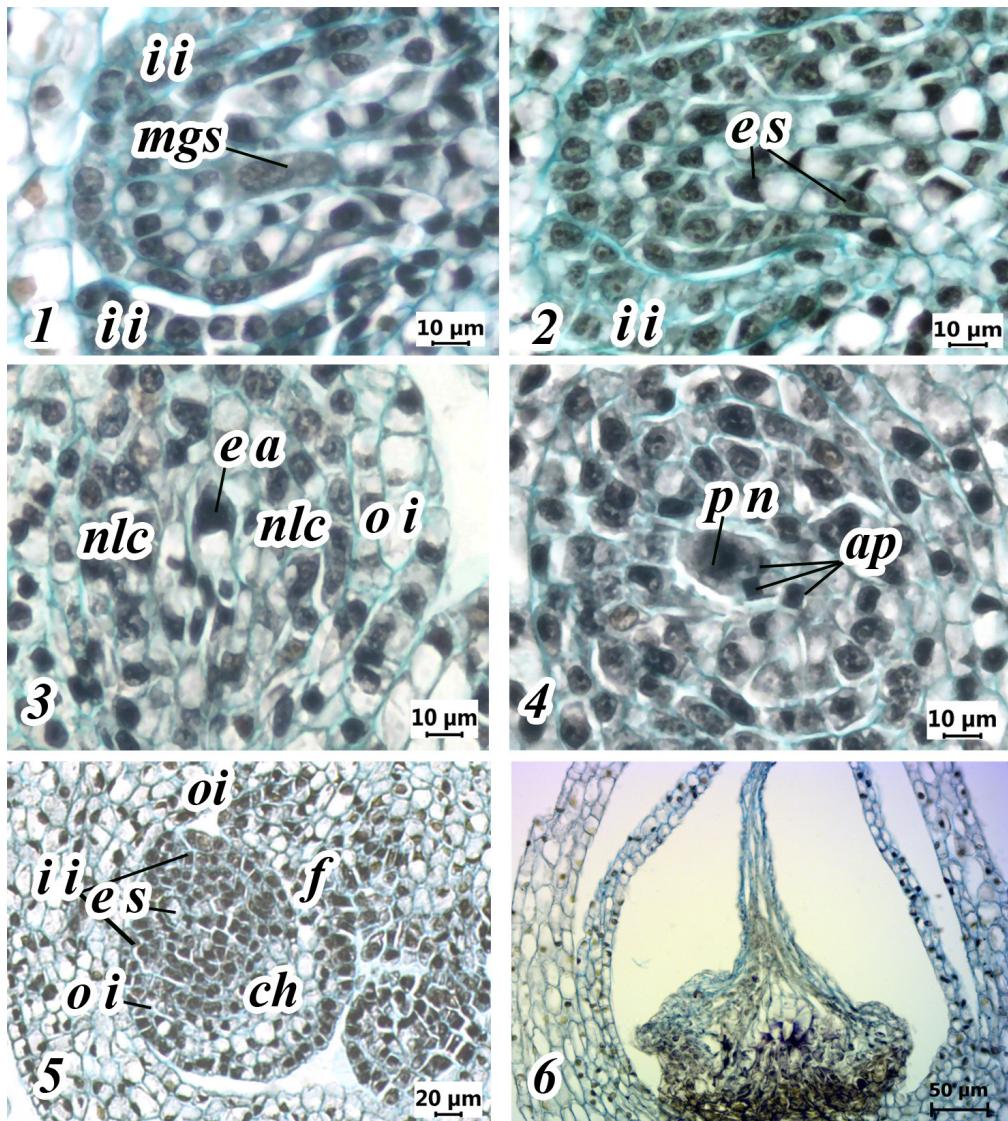


Рис. 5. Семязачатки *Danae racemosa* в период мегаспорогенеза (1, 2), зрелого зародышевого мешка (3–5) и продольный срез дегенерированной завязи тычиночного цветка (6) (*ap* – антиподы, *ch* – халаза, *cln* – клетки латеральной зоны нуцеллуса, *ea* – яйцевой аппарат, *es* – зародышевый мешок, *f* – фуникулус, *ii* – внутренний интегумент, *oi* – наружный интегумент, *mgs* – мегаспора, *n* – нуцеллус, *pn* – полярное ядро). Масштабная линейка: 1–4 – 10 мкм; 5 – 20 мкм; 6 – 50 мкм.

Fig. 5. Ovules of *Danae racemosa* during megasporogenesis (1, 2), mature embryo sac (3–5) and longitudinal section of the degenerated ovary of the staminate flower (6) (*at* – antipodes, *ch* – chalase, *cln* – cells of the nucellus lateral zone, *ea* – ovarian apparatus, *es* – embryo sac, *f* – funiculus, *ii* – inner integument, *oi* – outer integument, *mgs* – megaspore, *n* – nucellus, *pn* – polar nucleus). Scale bar: 1–4 – 10 μm; 5 – 20 μm; 6 – 50 μm.

и на стадиях микро- и мегаспорогенеза и даже при дифференциации гаметофитов [13]. У *Danae racemosa* во всех цветках закладываются примордии пыльников и семязачатков. В последующем развитии цветка можно выделить три направления: в обоеполых цветках андроцей и гинецей развиваются без отклонений, формируя fertильные гаметофиты обоих полов; в пестичных цветках происходит стерилизация пыльников, а в тычиночных – редукции подвергается женская генеративная сфера.

Цитоэмбриологический анализ показал, что деструкция пыльников в пестичных цветках *Danae racemosa* начинается на стадии микроспороцитов. В клетках тапетума таких микроспорангии четко выражен кариорексис и трансформация тканей стенки. На этой же стадии развития микроспоранния происходят дегенеративные процессы в пыльниках пестичных цветков *Asparagus officinalis* [33].

Известно, что развитие микроспорангии является согласованным детерминированным

процессом трансформации тканей, образующих его, среди которых особое значение имеет тапетум [22, 34, 35]. Как правило, стерильность пыльников связана с нарушениями, возникающими в клетках тапетальной ткани. Это может быть как преждевременный апоптоз тапетума [36, 37], так и его гипертрофия [38, 39]. При нормальном развитии пыльника апоптоз тапетальной ткани начинается, как правило, на стадии формирования каллозных оболочек у микроспороцитов. При дегенерации микроспорангиев деструктивные процессы в клетках тапетума могут происходить на более ранних стадиях, что приводит к нарушению симпластического межтканевого взаимодействия клеточных слоев стенки микроспорангия и, в конечном счете, приводит к гибели спорогенной ткани [38]. Нарушения апоптоза тапетальной ткани связывают с мутацией фермента Ацил-КоА-сингтетазы [40]. На ультраструктурном уровне они проявляются в виде аббераций структур эндоплазматического ретикулума [41]. Выявлено, что гены, регулирующие накопление каллозы в клеточных оболочках микроспороцитов, активируются только в пыльниках тычиночных цветков [33]. При гипертрофии тапетума отмечают в его клетках утолщение тангенциальных стенок, что препятствует транспортировке питательных веществ в микроспороциты и приводит к их гибели [42]. В стерильных пыльниках отмечают избыточное накопление активных форм кислорода и дефицит антиоксидантных ферментов, что усугубляет окисление мембранных липидов и приводит к накоплению малонового альдегида [43]. Аналогичные нарушения запрограммированной дегенерации клеток тапетума отмечают в пестичных цветках при гинодиэзии [39, 44].

Однако, в длинностолбчатых цветках *Danae racemosa* пыльники дегенерируют не полностью, в некоторых случаях в них образуются пыльцевые зерна, но доля образующихся морфологически нормальных пыльцевых зерен не превышает 32%. Известно, что репродуктивные структуры оказываются стерильными, когда аномалия развития отмечается у 60% и более гаметофитов [45]. Следовательно, даже при образовании пыльцевых зерен, мужская генеративная сфера в таких цветках не функциональна, что позволяет их рассматривать как пестичные.

Редукция женской генеративной сферы у *Danae racemosa* имеет более выраженный характер. У тычиночных цветков *D. racemosa*

в редуцированных завязях семязачатки представлены облитерированными тканями. Их дегенерация, как и у других представителей семейства Asparagaceae с разнопольными цветками, происходит на стадии мегаспороцита [28, 32].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфологический анализ соцветий *Danae racemosa* (L.) Moench показал, что в них присутствуют цветки различных половых и морфологических типов: тычиночные, обоеполые с длинными и средними столбиками.

Во всех цветках *D. racemosa* закладываются примордии пыльников и семязачатков. В последующем развитие цветка идет в зависимости от его типа: в тычиночных цветках женская генеративная сфера (семязачатки, завязи) редуцируется; в обоеполых цветках андроцей и гинецей формируются без отклонений, формируя fertильные гаметофиты, у таких цветков столбик пестика находится на уровне пыльников (среднестолбчатые цветки); у цветков с длинным столбиком пестика отмечаются морфологически сформированные семязачатки и редукция мужских гаметофитов, что позволяет характеризовать их как пестичные.

Мужская генеративная сфера *D. racemosa* характеризуется центростремительным типом формирования стенки микроспорангия; секреторным тапетумом, наличием 3–4 слоев спорогенных клеток, сукцессивным типом микроспорогенеза, в результате которого образуются тетрады с изобилатерально или тетраэдально расположенным микроспорами. Стенка зрелого пыльника сформирована эпидермисом и эндотилем с фиброзными утолщениями. Пыльцевые зерна у *D. racemosa* трехклеточные.

Женская генеративная сфера *D. racemosa* представлена анатропными битегмальными мединонуцелятными семязачатками. Мегаспорогенез проходит с образованием линейной тетрады мегаспор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу. Мужская стерильность у пестичных цветков проявляется как в деструкции микроспорангиев на стадии микроспороцитов, так и на уровне гаметофитов. Семязачатки в тычиночных цветках дегенерируют до мегаспорогенеза. В обоеполых цветках у цветков со столбиком средней длины мужской и женский гаметофит развиваются нормально.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование проведено в ходе выполнения работы по теме ГЗ ФГБУН «Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

РАН» № FNNS-2022-0003 «Экофизиологические, физиолого-биохимические механизмы устойчивости и репродуктивная биология ценных аборигенных и интродуцированных видов растений».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *WFO (World Flora Online)*. 2025. Asparagaceae Juss.
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-7000000050> (доступ 29.11.2024)
2. *Bussmann R. W., Batsatsashvili K., Kikvidze Z., Paniagua-Zambrana N. Y., Khutishvili M., Maisaia I., Sikharulidze Sh., Tchelidze D.* 2020. *Danae racemosa* (L.) Moench, *Ruscus hyrcanus* Woron., *Ruscus hypophyllum* L. Asparagaceae. — In: Ethnobotany of the Mountain Regions of Far Eastern Europe. Springer Nature. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77088-8_120-2
3. *Akhani H.* 2006. Flora Iranica: Facts and figures and a list of publications by K. H. Rechinger on Iran and adjacent areas. — Rostaniha. 7(S2). 19–61.
https://rostaniha.areeo.ac.ir/article_105943.html
4. *Masoudi M., Maivan H. Z., Mehrabian A.* 2022. Abundance and occurrence of *Danae racemosa* growing in Hyrcanian forest understory in relation to static and dynamic environmental variables. — J. Wildlife Biodivers. 6(2): 1–21. <https://wildlife-biodiversity.com/index.php/jwb/article/view/178>
5. *Коба В. П., Герасимчук В. Н., Папельбу В. В., Сахно Т. М.* 2018. Анnotated catalog of dendrological collections of Nikitsky Botanical Garden. Simferopol. 304 p.
<https://www.elibrary.ru/mhoxkx>
6. *Насудари А. А., Оганесян Э. Т., Компантцев В. А., Керимов Ю. Б.* 1972. Полифенольные соединения *Danae racemosa*. — Химия природных соединений. 5: 647.
7. *Shahreari Sh., Khaki A., Ahmadi-Ashtiani H. R., Rezazadeh Sh., Hajiaghaei R.* 2010. Effects of *Danae racemosa* on testosterone hormone in experimental diabetic rats. — J. Med. Plant. 9(35): 114–119. <https://jmp.ir/article-1-275-en.html>
8. *Fathiazad F., Hamedeyazdan S.* 2015. Phytochemical analysis of *Danae racemosa* L. Moench leaves. — Pharm. Sci. 20(4): 135–140. https://ps.tbzmed.ac.ir/Article/PHARM_667_20140628085701
9. *Тарховский Ю. С., Ким Ю. А., Абдрасилов Б. С., Музрафов Е. Н.* 2013. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. 2013. Пущино. 310 c.
10. *Maleki-Dizaji N., Fatemeh F., Garjani A.* 2008. Antinociceptive properties of extracts and two flavonoids isolated from leaves of *Danae racemosa*. — Arch. Pharm. Res. 30(12): 1536–1542. <https://doi.org/10.1007/BF02977322>
11. *Шевченко С. В., Плугатарь Ю. В.* 2019. Исследования репродуктивной биологии семенных растений в Никитском ботаническом саду. — Сборник научных трудов ГНБС. 149: 177–198. <https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-177-198>
12. *Плугатарь Ю. В., Коба В. П., Герасимчук В. Н., Папельбу В. В.* 2015. Дендрологическая коллекция арборетума Никитского ботанического сада – состояние и перспективы развития. — Достижения науки и техники АПК. 29(12): 50–54. <http://www.agroapk.ru/70-archive/12-2015/1192-2015-12-15-ru>
13. *Кордюм Е. Л., Глушенко Г. И.* 1976. Цитоэмбриологические аспекты проблемы пола покрытосеменных. Киев. 199 c.
14. Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. Butomaceae–Lemnaceae. 1990. Ленинград. 332 c.
15. *Rudall P. J., Campbell G.* 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Connaraceae. — Flora. 194(2): 201–214. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30908-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30908-8)
16. *Камелина О. П.* 2011. Систематическая эмбриология цветковых растений. Однодольные. Барнаул. 192 c.
17. *Жинкина Н. А., Воронова О. Н.* 2000. К методике окраски эмбриологических препаратов. — Бот. журн. 85(6): 168–171.

18. Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. 1993. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных растений. Терминология и концепции. — Бот. журн. 78(6): 16–24.
19. Шамров И. И. 1999. Семязачаток как основа воспроизведения цветковых растений: классификация структур. — Бот. журн. 84(10): 3–35.
20. Шамров И. И. 2017. Морфологические типы семязачатков цветковых растений. — Бот. журн. 102(2): 129–146.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020016>
21. Шамров И. И., Анисимова Г. М., Бабро А. А. 2019. Формирование стенки микроспорангия пыльника и типизация тапетума покрытосеменных растений. — Бот. журн. 104 (7): 1001–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093>
22. Круглова Н. Н. 2023. Системный подход к морфогенезу пыльника цветковых растений. — Plant Biology and Horticulture: theory, innovation (Биология растений и садоводство: теория, инновации). 1(166): 7–15.
<https://elibrary.ru/gzukqp>
23. Шевченко С. В., Ругузов И. А., Ефремова Л. М. 1986. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином. — Бюллетень ГНБС. 60: 99–101.
24. The confidence interval of a proportion.
<http://vassarstats.net/prop1.html> (доступ 29.11.2024)
25. Галушкио Р. В. 1988. Ритм внутрипочечного развития средиземноморских древесных растений. — Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 106: 46–54.
26. Кузьмина Т. Н. 2024. Морфология цветков и половой статус *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). — Субтропическое и декоративное садоводство. 54–65.
<https://elibrary.ru/iklhbn>
27. Song Y.-Y., Zhao Y.-Y., Liu J. X. 2018. Embryology of *Polygonatum* (Asparagaceae) and its systematic significance. — Phytotaxa. 350(3): 235–246.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.350.3.3>
28. Ahmad N. M., Martin P. M., Vella J. M. 2008. Embryology of the dioecious Australian endemic *Lomandra longifolia* (Lomandraceae). — Aust. J. Bot. 56(8): 651–665.
<https://doi.org/10.1071/BT07222>
29. Rudall P. J. 1999. Flower Anatomy and Systematics of *Comospermum* (Asparagales). — Syst. Geogr. Pl. 68(1/2): 195–202.
<https://doi.org/10.2307/3668600>
30. Комар Г. А. 1983. Морфология семяпочек семейства Лилейных. — Бот. журн. 68(4): 417–427.
31. Caporali E., Testolin R., Pierce S., Spada A. 2019. Sex change in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.): a developmental framework for the bisexual to unisexual floral transition. — Plant Reprod. 32(3): 323–330.
<https://doi.org/10.1007/s00497-019-00373-w>
32. Caporali E., Carboni A., Galli M. G., Rossi G., Spada A., Marziani Longo G. P. 1994. Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of transition from hermaphroditic to unisexual developmental pathway. — Sex. Plant Reprod. 7(4): 239–249.
<https://doi.org/10.1007/BF00232743>
33. Ide M., Masuda K., Tsugama D., Fujino K. 2019. Death of female flower microsporocytes progresses independently of meiosis-like process and can be accelerated by specific transcripts in *Asparagus officinalis*. — Sci. Rep. 9: 2703.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-39125-1>
34. Резникова С. А. 1984. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М. 272 с.
35. Chawla M., Verma V., Kapoor M., Kapoor S. 2017. A novel application of periodic acid–Schiff (PAS) staining and fluorescence imaging for analysing tapetum and microspore development. — Histochem. Cell Biol. 147(1): 103–110.
<https://doi.org/10.1007/s00418-016-1481-0>
36. Suzuki K., Takeda H., Tsukaguchi T., Egawa Y. 2001. Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. — Sex. Plant Reprod. 13(6): 293–299.
<https://doi.org/10.1007/s004970100071>
37. Oshino T., Abiko M., Saito R., Ichiishi E., Endo M., Kawagishi-Kobayashi M., Higashitani A. 2007. Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants. — Molecular Genetics and Genomics. 278(1): 31–42.
<https://doi.org/10.1007/s00438-007-0229-x>

38. Экспериментальная цитоэмбриология растений. 1971. Кишинев. 145 с.
39. Nugent J. M., Byrne T., McCormack G., Quiwa M., Stafford E. 2019. Progressive programmed cell death inwards across the anther wall in male sterile flowers of the gynodioecious plant *Plantago lanceolata*. — *Planta*. 249(3): 913–923. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-3055-y>
40. Yang X., Liang W., Chen M., Zhang D., Zhao X., Shi J. 2017. Rice fatty acyl-CoA synthetase OsACOS12 is required for tapetum programmed cell death and male fertility. — *Planta* 246(1): 105–122. <https://doi.org/10.1007/s00425-017-2691-y>
41. Gothandam K. M., Kim E. S., Chung Y. Y. 2007. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress. — *J. Plant Biol.* 50(4): 396–402. <https://doi.org/10.1007/BF03030674>
42. Vijayaraghavan M. R., Ratnaparkhi Sh. 1979. Histological dynamics of anther tapetum in *Heuchera micrantha*. — *Proc. Indian Acad. Sci.* 88B-II(4): 309–316. <https://www.ias.ac.in/public/Volumes/plnt/088/04/0309-0316.pdf>
43. Du K., Xiao Y., Liu Q., Wu X., Jiang J., Wu J., Fang Y., Xiang Y., Wang Y. 2019. Abnormal tapetum development and energy metabolism associated with sterility in SaNa-1A CMS of *Brassica napus* L. — *Plant Cell Rep.* 38(5): 545–558. <https://doi.org/10.1007/s00299-019-02385-2>
44. Avalos A. A., Zini L. M., Ferrucci M. S., Lattar E. C. 2019. Anther and gynoecium structure and development of male and female gametophytes of *Koelreuteria elegans* subsp. *formosana* (Sapindaceae): Phylogenetic implications. — *Flora*. 255: 98–109. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.003>
45. Орел Л. И., Казачковская Е. Б. 1991. Эмбриологическая гетерогенность как причина снижения семенной продуктивности *Medicago sativa* (Fabaceae). — *Бот. журн.* 76(2): 161–172.

Characteristics of the Generative Sphere of *Danae Racemosa* (Asparagaceae) under Introduction in the Crimea Peninsula

© 2025. T. N. Kuzmina

Nikita Botanical Garden – National Scientific center RAS, Yalta, Russia

e-mail: tnkuzmina@rambler.ru

Abstract. The article presents the analysis of the genesis of the flower reproductive structures of *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae) – an evergreen shrub introduced to the Southern coast of Crimea. The natural range of the species covers Turkey, Syria, Transcaucasia and Iran. The inflorescences of *D. racemosa* contain flowers of three types: staminate, bisexual and pistillate. Cytoembryological analysis of the development of reproductive structures of *D. racemosa* has shown that the main features of the male generative sphere of *D. racemosa* are the centripetal type of microsporangium wall formation; secretory tapetum; a successive type of microsporogenesis, microspore tetrads are isobilateral or tetrahedral. The wall of the mature anther has a layer of flattened epidermal cells and endothecium with fibrous thickenings. Pollen grains in *D. racemosa* are tricellular. The female generative sphere of *D. racemosa* is represented by anatropic, bitegmic, medionucellate ovules. Megasporogenesis takes place with the formation of a linear tetrad of megaspores. The embryo sac develops by Polygonum-type. In all *D. racemosa* flowers, regardless of the type, the rudiments of anthers and ovules are formed in the early stages. Fully functional male and female generative structures (anthers and ovules) develop in bisexual flowers. Morphologically normal pollen grains (about 70%) predominate in the pollen of such flowers. In staminate flowers, the female generative sphere undergoes reduction. Ovules degenerate at megasporocyte stage. In the pistillate flowers, anthers abortion occurs at microsporocyte stage, however, the anthers remain, and in some cases, a small amount of pollen is formed in them.

Keywords: microsporogenesis, megasporogenesis, flower types, *Danae racemosa*

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was conducted within the framework of the State assignment FNNS-2022-0003 of Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center RAS “Ecophysiological, physiological and biochemical mechanisms of resistance and reproductive biology of valuable native and introduced plant species”.

REFERENCES

1. WFO (World Flora Online). 2025. Asparagaceae Juss.
<http://www.worldfloraonline.org/taxon/wfo-7000000050> (Accessed 29.11.2024)
2. Bussmann R. W., Batsatsashvili K., Kikvidze Z., Paniagua-Zambrana N. Y., Khutishvili M., Maisaia I., Sikharulidze Sh., Tchelidze D. 2020. *Danae racemosa* (L.) Moench, *Ruscus hyrcanus* Woron., *Ruscus hypophyllum* L. Asparagaceae. — In: Ethnobotany of the Mountain Regions of Far Eastern Europe. Springer Nature.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-77088-8_120-2
3. Akhani H. 2006. Flora Iranica: Facts and figures and a list of publications by K. H. Rechinger on Iran and adjacent areas. — Rostaniha. 7(S2). 19–61.
https://rostaniha.areeo.ac.ir/article_105943.html
4. Masoudi M., Maivan H. Z., Mehrabian A. 2022. Abundance and occurrence of *Danae racemosa* growing in Hyrcanian forest understorey in relation to static and dynamic environmental variables. — J. Wildlife Biodivers. 6(2): 1–21.
<https://wildlife-biodiversity.com/index.php/jwb/article/view/178>
5. Koba V. P., Gerasimchuk V. N., Papel'bu V. V., Sakhno T. M. 2018. [Annotated catalog of the dendrological collection of the Arboretum of the Nikita Botanical Gardens]. Simferopol. 304 p.
<https://www.elibrary.ru/mhoxkx> (In Russian)
6. Nasudari A. A., Oganesyan E. T., Kompantsev V. A., Kerimov Yu. B. 1972. Polyphenolic compounds of *Danae racemosa*. — Chem. Nat. Compd. 8(5): 659.
<https://doi.org/10.1007/BF00564351>
7. Shahreari Sh., Khaki A., Ahmadi-Ashtiani H. R., Rezazadeh Sh., Hajiaghaei R. 2010. Effects of *Danae racemosa* on testosterone hormone in experimental diabetic rats. — J. Med. Plant. 9(35): 114–119.
<https://jmp.ir/article-1-275-en.html>
8. Fathiazad F., Hamedeyazdan S. 2015. Phytochemical analysis of *Danae racemosa* L. Moench leaves. — Pharm. Sci. 20(4): 135–140.
https://ps.tbzmed.ac.ir/Article/PHARM_667_20140628085701
9. Tarakhovsky Y. S., Kim Y. A., Abdrasilov B. S., Muzaferov E. N. 2013. [Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine]. Pushchino. 310 p. (In Russian)
10. Maleki-Dizaji N., Fatemeh F., Garjani A. 2008. Antinociceptive properties of extracts and two flavonoids isolated from leaves of *Danae racemosa*. — Arch. Pharm. Res. 30(12): 1536–1542.
<https://doi.org/10.1007/BF02977322>
11. Shevchenko S. V., Plugatar Yu. V. 2019. Studies of reproductive biology of seed plants in the Nikita Botanical Gardens. — Works of the State Nikit. Botan. Gard. 149: 177–198.
<https://doi.org/10.36305/0201-7997-2019-149-177-198> (In Russian)
12. Plugatar Yu. V., Koba V. P., Gerasimchuk V. N., Papelbu V. V. 2015. Dendrologic Collection of Arboretum of Nikitsky Botanical Gardens: Current State and Trends of Development. — Achievements of Science and Technology of AIC. 29(12): 50–54.
<http://www.agroapk.ru/70-archive/12-2015/1192-2015-12-15-ru> (In Russian)
13. Kordyum E. L., Gluschenko G. I. 1976. [Cytoembryological aspects of gender in angiosperms]. Kiev. 199 p. (In Russian)
14. [Comparative embryology of flowering plants. Monocotyledones. Butomaceae–Lemnaceae]. 1990. Leningrad. 332 p. (In Russian)
15. Rudall P. J., Campbell G. 1999. Flower and pollen structure of Ruscaceae in relation to Aspidistreae and other Connivallariaceae. — Flora. 194(2): 201–214.
[https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30908-8](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30908-8)
16. Kamelina O. P. 2011. Systematic embryology of flowering plants. Monocotyledones. Barnaul. 192 p. (In Russian)
17. Zhinkina N. A., Voronova O. N. 2000. On staining technique of embryological slides. — Botanicheskii Zhurnal. 85(6): 168–171. (In Russian)
18. Teryokhin E. S., Batygina T. B., Shamrov I. I. 1993. The classification of microsporangium wall types in angiosperms. Terminology and conceptions. — Botanicheskii Zhurnal. 78(6): 16–24. (In Russian)
19. Shamrov I. I. 1999. The ovule as the base of the seed reproduction in flowering plants: classification of the structures. — Botanicheskii Zhurnal. 84(10): 3–35. (In Russian)
20. Shamrov I. I. 2017. Morphological types of ovules in flowering plants. — Botanicheskii Zhurnal. 102(2): 129–146.
<https://doi.org/10.1134/S0006813617020016> (In Russian)

21. Shamrov I. I., Anisimova G. M., Babro A. A. 2019. Formation of anther microsporangium wall, and typification of tapetum in angiosperms. — Botanicheskii Zhurnal. 104(7): 1001–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619070093> (In Russian)
22. Kruglova N. N. 2023. System approach to morphogenesis of anthers of flowering plants. — Plant Biology and Horticulture: theory, innovation. 1(166): 7–15.
<https://elibrary.ru/gzukqp> (In Russian)
23. Shevchenko S. V., Ruguzov I. A., Efremova L. M. 1986. [Technique of methyl green-pyronin staining of permanent preparations]. — Bull. of the Nikita Botanical Gardens. 60: 99–101. (In Russian)
24. *The confidence Interval of a Proportion.*
<http://vassarstats.net/prop1.html> (Accessed 29.11.2024)
25. Galyshko R. V. 1988. [Rhythms of the intrabud development of Mediterranean woody species]. — Proceedings of the State Nikitsky Botanical Gardens. 106: 46–54. (In Russian)
26. Kuzmina T. N. 2024. Flower morphology and sexual status of *Danae racemosa* (L.) Moench (Asparagaceae). — Subtropical and Ornamental Horticulture. 88: 54–65.
<https://elibrary.ru/iklhbn> (In Russian)
27. Song Y.-Y., Zhao Y.-Y., Liu J.-X. 2018. Embryology of *Polygonatum* (Asparagaceae) and its systematic significance. — Phytotaxa. 350(3): 235–246.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.350.3.3>
28. Ahmad N. M., Martin P. M., Vella J. M. 2008. Embryology of the dioecious Australian endemic *Lomandra longifolia* (Lomandraceae). — Aust. J. Bot. 56(8): 651–665.
<https://doi.org/10.1071/BT07222>
29. Rudall P. J. 1999. Flower Anatomy and Systematics of *Comospermum* (Asparagales). — Syst. Geogr. Pl. 68(1/2):195–202.
<https://doi.org/10.2307/3668600>
30. Komar G. A. 1983. Morphology of Liliaceae ovules. — Botanicheskii Zhurnal. 68(4): 417–427. (In Russian)
31. Caporali E., Testolin R., Pierce S., Spada A. 2019. Sex change in kiwifruit (*Actinidia chinensis* Planch.): a developmental framework for the bisexual to unisexual floral transition. — Plant Reprod. 32(3): 323–330.
<https://doi.org/10.1007/s00497-019-00373-w>
32. Caporali E., Carboni A., Galli M. G., Rossi G., Spada A., Marziani Longo G. P. 1994. Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of transition from hermaphroditic to unisexual developmental pathway. — Sex. Plant Reprod. 7(4): 239–249.
<https://doi.org/10.1007/BF00232743>
33. Ide M., Masuda K., Tsugama D., Fujino K. 2019. Death of female flower microsporocytes progresses independently of meiosis-like process and can be accelerated by specific transcripts in *Asparagus officinalis*. — Sci. Rep. 9: 2703.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-39125-1>
34. Reznikova S. A. 1984. [Cytology and physiology of the developing anther]. Moscow. 272 p. (In Russian)
35. Chawla M., Verma V., Kapoor M., Kapoor S. 2017. A novel application of periodic acid–Schiff (PAS) staining and fluorescence imaging for analysing tapetum and microspore development. — Histochem. Cell Biol. 147(1): 103–110.
<https://doi.org/10.1007/s00418-016-1481-0>
36. Suzuki K., Takeda H., Tsukaguchi T., Egawa Y. 2001. Ultrastructural study on degeneration of tapetum in anther of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) under heat stress. — Sex. Plant Reprod. 13(6): 293–299.
<https://doi.org/10.1007/s004970100071>
37. Oshino T., Abiko M., Saito R., Ichiishi E., Endo M., Kawagishi-Kobayashi M., Higashitani A. 2007. Premature progression of anther early developmental programs accompanied by comprehensive alterations in transcription during high-temperature injury in barley plants. — Molecular Genetics and Genomics. 278(1): 31–42.
<https://doi.org/10.1007/s00438-007-0229-x>
38. [Experimental cytoembryology of plants]. 1971. Kishinev. 145 p. (In Russian)
39. Nugent J. M., Byrne T., McCormack G., Quiwa M., Stafford E. 2019. Progressive programmed cell death inwards across the anther wall in male sterile flowers of the gynodioecious plant *Plantago lanceolata*. — Planta. 249(3): 913–923.
<https://doi.org/10.1007/s00425-018-3055-y>
40. Yang X., Liang W., Chen M., Zhang D., Zhao X., Shi J. 2017. Rice fatty acyl-CoA synthetase OsACOS12 is required for tapetum programmed cell death and male fertility. — Planta 246(1): 105–122.
<https://doi.org/10.1007/s00425-017-2691-y>

41. *Gothandam K. M., Kim E. S., Chung Y. Y.* 2007. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress. — *J. Plant Biol.* 50(4): 396–402.
<https://doi.org/10.1007/BF03030674>
42. *Vijayaraghavan M. R., Ratnaparkhi Sh.* 1979. Histological dynamics of anther tapetum in *Heuchera micrantha*. — *Proc. Indian Acad. Sci. 88B-II(4)*: 309–316.
<https://www.ias.ac.in/public/Volumes/plnt/088/04/0309-0316.pdf>
43. *Du K., Xiao Y., Liu Q., Wu X., Jiang J., Wu J., Fang Y., Xiang Y., Wang Y.* 2019. Abnormal tapetum development and energy metabolism associated with sterility in SaNa-1A CMS of *Brassica napus* L. — *Plant Cell Rep.* 38(5): 545–558.
<https://doi.org/10.1007/s00299-019-02385-2>
44. *Avalos A. A., Zini L. M., Ferrucci M. S., Lattar E. C.* 2019. Anther and gynoecium structure and development of male and female gametophytes of *Koelreuteria elegans* subsp. *formosana* (Sapindaceae): Phylogenetic implications. — *Flora*. 255: 98–109.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.04.003>
45. *Oryol L. I., Kazachkovskaya E. B.* 1991. The embryoligial heterogeneity as the cause of reduction in seed production in *Medicago sativa* (Fabaceae). — *Botanicheskii Zhurnal*. 76(2): 161–172. (In Russian)

УДК 581.16:582.675(571.14)

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ *ANEMONOIDES ALTAICA* (RANUNCULACEAE) В УСЛОВИЯХ ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2025 г. А. С. Гусар

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

e-mail: gusara663@gmail.com

Поступила в редакцию 6.11.2024

После доработки 19.11.2024

Принята к публикации 20.11.2024

В статье представлены результаты многолетних исследований сезонного развития, семенной продуктивности и состояния зародышей в семенах *Anemoneoides altaica* (C. A. Mey.) Holub. В условиях лесостепи Западной Сибири растения *A. altaica* успешно проходят все фенофазы и образуют семена. Один генеративный побег образует 31–37 шт. семян. Процент семенификации очень высокий (80.9–89.8%), реализация потенциала семенной продуктивности близка к максимальной. Во время диссеминации зародыши не дифференцированы и находятся на начальных стадиях развития: глобулярной и треугольной. Семена выполненные, доля дефектных семян незначительная и составляет 3%. Представители *A. altaica* перспективны для выращивания на территории лесостепи Западной Сибири по следующим репродуктивным показателям: сезонному развитию, семенной продуктивности и развитию зародышей в семенах.

Ключевые слова: *Anemoneoides altaica*, сезонное развитие, репродуктивная биология, семенная продуктивность, зародыш, глобулярная стадия, Западная Сибирь

DOI: 10.31857/S0033994625010057, **EDN:** EGQTM

Ветреничка алтайская (*Anemoneoides altaica* (C. A. Mey.) Holub) – короткокорневищный поликарпический травянистый многолетник, эфемероид [1]. Произрастет в смешанных и темнохвойных лесах, на их опушках, луговинах, в лесотундрах, на субальпийских лугах на территории Сибири. Является третичным неморальным реликтом [2].

A. altaica содержит углеводы, сесквитерпеноиды, стероиды, γ -лактоны и органические кислоты [3]. Надземная часть обладает антибактериальной активностью, применяется при лечении лишая, ревматизма, мигрени. В форме настойки применяется наружно при язвах, внутренне при заболеваниях печени и пищеварительной системы, гриппе и туберкулезе легких. Отвар используется при эпилепсии. Также *A. altaica* применяется в ветеринарии для лечения сапа лошадей [4–5]. Вид занесен в Красную книгу Сибири, нуждается в местной охране [6]. Является медоносом. Может использоваться как декоративное раноцветущее растение [4].

Таким образом, *A. altaica* является ценным ресурсным растением, которое представляет интерес для выращивания *ex situ*. Работы по интродукции *A. altaica* были начаты в ЦСБС СО РАН в 80-х гг. XX века [7]. Поскольку с 80-х гг. до нынешнего времени на территории Западной Сибири отмечается тенденция к потеплению климата [8], которое могло повлиять на семенное размножение *A. altaica*, данные нуждаются в уточнении. Так как во многих природных популяциях доля семян без нарушений в развитии зародыша и эндосперма не превышает 53–60% [9], в условиях интродукции необходима оценка семян по наличию и степени развития зародышей и эндосперма.

Цель данной работы заключается в выявлении критериев успешности интродукции *A. altaica* по репродуктивным показателям в условиях Западной Сибири.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи: определить особенности сезонного развития, оценить семенную

продуктивность и степень развития зародышей в зрелых семенах *A. altaica*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал был взят из биоресурсной научной коллекции Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН). В коллекцию растения поступили из природных местообитаний Кемеровской области. Растения произрастают в условиях открытого грунта. Исследования проводили в течение 3 лет (2021–2023 гг.).

Для изучения отбирали зрелые генеративные особи (возрастное состояние g_2). Фенологические наблюдения выполнялись по методике И. Н. Байдеман [10]. Гидротермические показатели вегетационных периодов были получены от метеостанции «Огурцово», ближайшей к ЦСБС СО РАН.

Потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) семенную продуктивность, а также процент семенификации (ПС) рассчитывали на один генеративный побег по стандартным методикам [11–12].

Оценку зародышей по стадиям развития проводили во время диссеминации по методике, представленной в обзоре И. И. Шамрова [13]. Для упрощения извлечения зародышей семена окрашивали 1%-ным водным раствором сафранина. Учитывался процент дефектных семян с нарушениями развития эндосперма и зародыша.

Данные обработаны с привлечением параметров описательной статистики. Определяли M – среднюю арифметическую, $\pm m$ – ее ошибку, минимальные (min) и максимальные (max) варианты в выборке. Объем выборок составлял не менее 30 шт. Достоверность различий показателей семенной продуктивности между вегетационными периодами 2021, 2022 и 2023 г. подтверждалась с помощью t -критерия Стьюдента. Нормальность распределений вариантов в сравниваемых выборках подтверждена критерием Колмогорова–Смирнова (0.43–1.30). Расчеты проводились в программе Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонное развитие

Anemoneoides altaica по феноритмотипу относятся к гемиэфемероидам: растения вегетируют с весны до начала лета.

Гидротермические условия периода вегетации *A. altaica* 2021–2023 гг. были различными (рис. 1). Весна 2022 года была самой теплой: среднемесячные температуры апреля и мая составляли 5.2 °C и 15.4 °C, весной 2021 года данные показатели были ниже и достигали 3.3 °C и 14.2 °C. Наиболее холодными были апрель и май 2023 года, их среднемесячные температуры были равны 1.1 °C и 11.7 °C. Май 2022 был очень засушливым, выпало всего 3 мм осадков, что составляет всего 8% от среднемноголетней нормы. В 2023 году в мае также наблюдался сильный дефицит осадков, всего за месяц выпало 6 мм, что составляет 16% от нормы. В июне 2023 года засуха продолжилась, за месяц выпало 25.4 мм осадков (46% от нормы), наиболее засушливым были первая и вторая декада месяца, в эти периоды выпало крайне мало осадков: 5 мм и 0.4 мм.

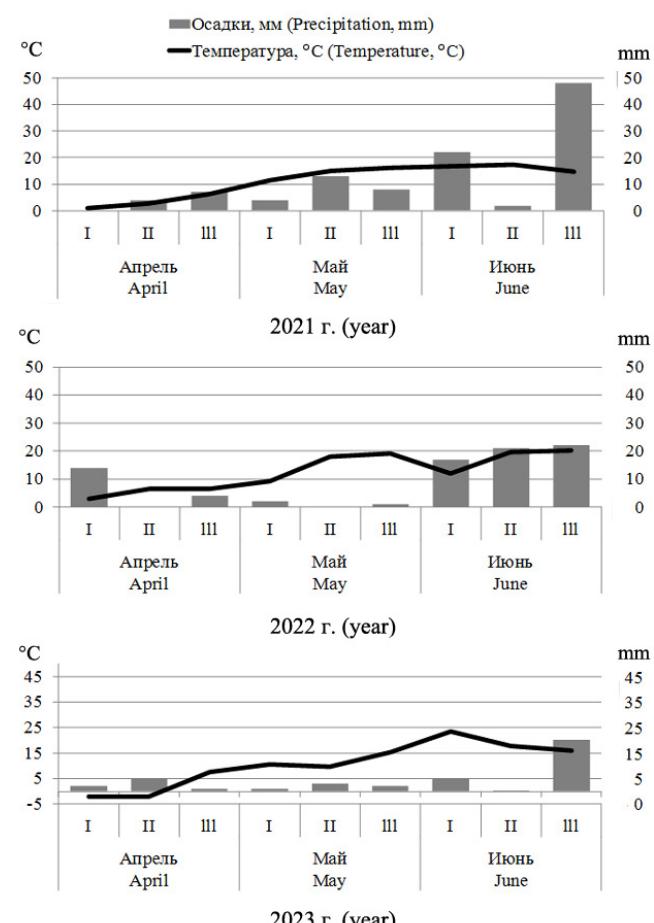


Рис. 1. Гидротермические условия 2021–2023 гг.
По горизонтали: год исследования; по вертикали: слева – температура, °C; справа – количество осадков, мм.

Fig. 1. Hydrothermal conditions in 2021–2023.
Horizontally: the year of research; y-axis: to the left – temperature, °C; to the right – precipitation, mm.

Начало вегетации *A. altaica* приходится на третью декаду апреля (рис. 2). После схода снежного покрова растения быстро переходят к бутонизации и цветению. Фаза бутонизации очень короткая и занимает у особи менее одного дня. Цветение длится около двух недель и заканчивается в конце первой – начале второй декады мая. Цветение одного цветка составляет 11 дней. Созревание плодов также продолжается в течение двух недель и заканчивается в третьей декаде мая. Фаза диссеминации проходит гораздо быстрее и занимает 5–10 дней, заканчивается в первой декаде июня. В 2021 и 2022 гг. вегетация *A. altaica* закончилась в конце июня, а в 2023 году – на 16 дней раньше, в начале второй декады июня. Вероятно, этому способствовали аномально засушливые условия на протяжении мая и июня 2023 года.

Семенная продуктивность

Генеративный побег *A. altaica* заканчивается цветком, из которого развивается многоорешек [14]. В единичных случаях встречаются генеративные побеги с двумя цветками.

Потенциальная семенная продуктивность генеративного побега *A. altaica* составляет 37.6–40.9 шт. семязачатков (табл. 1). Данный показатель довольно стабилен, достоверных различий в ПСП по годам не наблюдается (табл. 2).

Реальная семенная продуктивность варьирует в пределах 30.6–36.7 шт. семян. В 2022

и в 2023 гг. генеративные побеги *A. altaica* достоверно различались по РСП (табл. 2). Максимальная РСП была зарегистрирована в 2022 году (36.7 ± 1.7 шт. семян), а минимальная – в 2023 году (30.6 ± 1.6 шт. семян).

Процент семенификации имеет высокое значение – 80.9–89.8%. В 2022 и в 2023 гг. отмечались статистически значимые различия генеративных побегов по данному показателю (табл. 2). В 2022 году ПС принимал наиболее высокое значение (89.8%), а в 2023 – наименьшее (80.9%).

В целом, показатели семенной продуктивности *A. altaica* довольно стабильны, высокий процент семенификации (80.9–89.8%) свидетельствует о реализации потенциала, близкой к максимальной. Условия 2022 г. были наиболее благоприятными, реализация потенциала семенной продуктивности происходила более эффективно, поскольку такие показатели, как РСП и ПС в этот вегетационный период были наиболее высокими и достоверно отличались от показателей 2023 года.

Вероятно, на успешность развития семян из семязачатков *A. altaica* могут оказывать влияние температурные условия весенних месяцев (апрель–май), на протяжении которых растения проходят критические периоды развития и наиболее восприимчивы к воздействиям факторов окружающей среды. По литературным данным, для *A. altaica* характерно подснежное отрастание [18], которое происходит в апреле, когда завершается

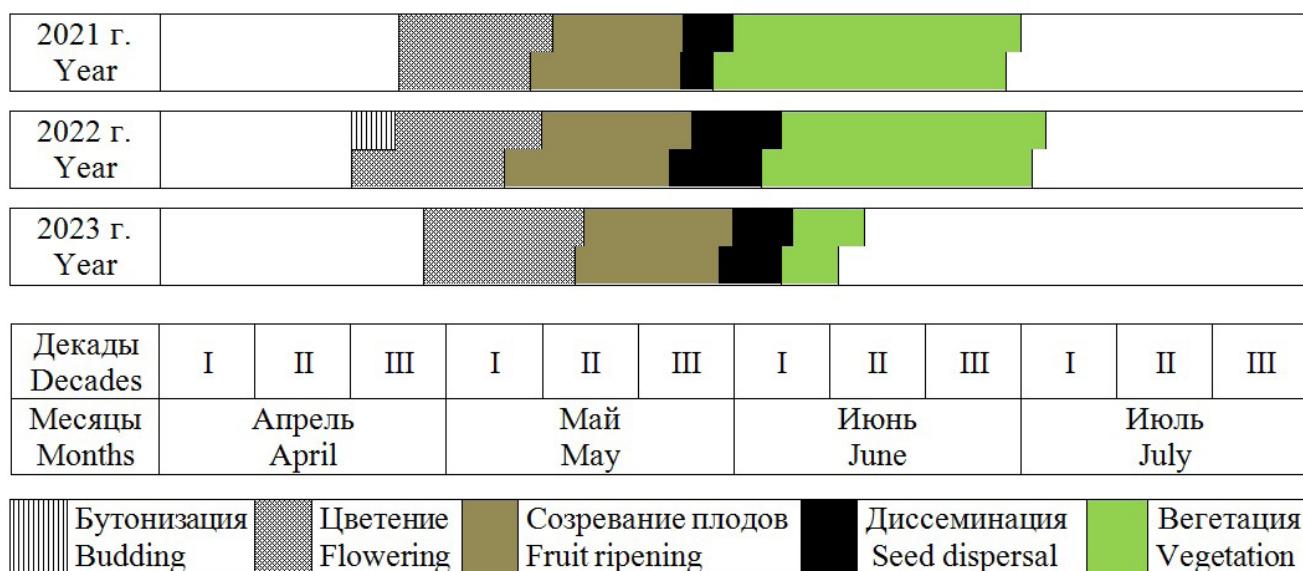


Рис. 2. Сезонное развитие *Anemoneoides altaica*.
Fig. 2. Seasonal development of *Anemoneoides altaica*.

Таблица 1. Семенная продуктивность *Anemoneoides altaica*
Table 1. Seed productivity of *Anemoneoides altaica*

Признак The trait	2021 г. 2021 year			2022 г. 2022 year			2023 г. 2023 year		
	M ± m	Min.	Max.	M ± m	Min.	Max.	M ± m	Min.	Max.
ПСП, шт. семязачатков Number of ovules, pcs.	40.0 ± 1.7	21	78	40.9 ± 1.8	20	61	37.6 ± 1.5	21	54
РСП, шт. семян Number of seeds, pcs.	34.5 ± 1.7	10	69	36.7 ± 1.7	16	59	30.6 ± 1.6	14	47
ПС, % Seed set coefficient, %	85.9 ± 1.6	42	100	89.8 ± 1.1	74	100	80.9 ± 2.1	50	97

Таблица 2. Сравнение показателей семенной продуктивности в период 2021–2023 гг. по t-критерию Стьюдента
Table 2. Comparison by Student's t-test of seed productivity in 2021–2023

Признак The trait	2021 г. 2021 year	2022 г. 2022 year	2023 г. 2023 year	t	t 0.05	df
ПСП, шт. семязачатков Nmber of ovules, pcs.	40.0	40.9	—	0.34	1.99	83
	40.0	—	37.6	0.99	1.99	82
	—	40.9	37.6	1.43	2.00	63
РСП, шт. семян Number of seeds, pcs.	34.5	36.7	—	0.90	1.99	83
	34.5	—	30.6	1.59	1.99	82
	—	36.7	30.6	2.69*	2.00	63
ПС, % Seed set coefficient, %	85.9	89.8	—	1.83	1.99	83
	85.9	—	80.9	1.91	1.99	82
	—	89.8	80.9	3.77*	2.00	63

Примечание. * **полужирным шрифтом** выделены значения t-критерия, которые превышают табличное значение на уровне значимости 0.05.

Note. * t-test values that exceed the reference values at the 0.05 significance level are highlighted in **bold**.

формирование бутонов. В мае протекают такие важные периоды, как цветение и созревание плодов. В 2022 году среднемесечные температуры апреля и мая были наиболее высокими (5.2 °C и 15.4 °C), а в 2023 году – наиболее низкими (1.1 °C и 11.7 °C), как и РСП и ПС *A. altaica*. А в 2021 году температура апреля и мая (3.3 °C и 14.2 °C.), а также РСП и ПС занимали промежуточное положение между показателями 2022 и 2023 гг.

Работа по изучению семенной продуктивности *A. altaica* в условиях ЦСБС СО РАН была начата Г. П. Семеновой [7] в 1980-х годах. Согласно ее данным, РСП на один генеративный побег *A. altaica* составляет 8 шт. семян, а коэффициент завязывания семян (аналог ПС) довольно низкий и достигает 20.8%. Наши исследования свидетельствуют о том, что РСП и ПС *A. altaica* превышают показатели, полученные Г. П. Семеновой, в 4 раза. Реализация потенциала семенной продуктивности у особей *A. altaica* проходит более эффективно. Одним из факторов, обусловливающих данное явление, может быть потепление климата в Западной Сибири [8]. Похожая

тенденция отмечается в условиях г. Перми, где процент семенификации *A. altaica* в 2020–2021 гг. принимает более высокие значения (90–94%), чем 20 лет назад, в 1997–1999 гг. (76–85%) [15].

Стадии развития зародышей во время диссеминации

Во время диссеминации в семенах *A. altaica* зародыши находились на начальных стадиях развития (рис. 3), что согласуется с литературными данными [16–17], их длина составляет всего 4% от длины эндосперма и находятся на двух стадиях развития (табл. 3):

1. Глобулярная. На этой стадии длина зародыша достигала 0.090 ± 0.004 мм, семядоли отсутствуют. Данная стадия является преобладающей и занимает 61% от всей выборки семян.

2. Треугольная. На этой стадии длина зародыша достигала 0.110 ± 0.002 мм, семядоли отсутствуют. Форма зародыша напоминает равносторонний треугольник с немного закругленными углами. Данная стадия занимает 36% от всей выборки семян.

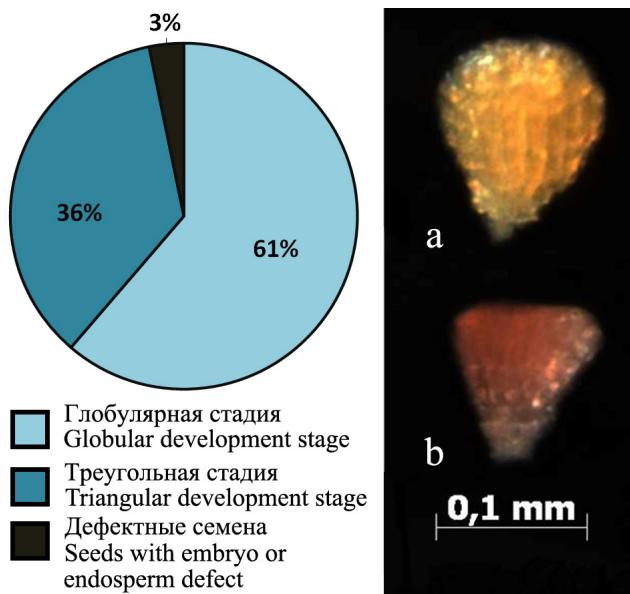


Рис. 3. Стадии развития зародышей *Anemonoides altaica* и их процентное соотношение: а – глобулярная, б – треугольная.

Fig. 3. Development stages of *Anemonoides altaica* embryos and their percentage proportion: a – globular, b – triangular.

Наличие в выборке двух стадий развития, вероятно, может являться одной из причин неравномерного прорастания семян, описанного С. И. Юдиным [18].

В условиях интродукции доля семян с нормально развитым эндоспермом и зародышем очень высокая и составляет 97% от выборки, в отличие от природных популяций *A. altaica*, в которых она не превышает 53–60% от выборки, а в некоторых популяциях равна нулю [9]. Было обнаружено всего одно дефектное семя с рыхлым эндоспермом, без зародыша.

A. altaica относится к семейству Ranunculaceae, для представителей которого характерны семена с мощным эндоспермом и недоразвитым зародышем [19–20], доразвитие которого происходит после диссеминации. Семена *A. altaica*

после того, как опадают с материнского растения, входят в состояние морфофизиологического глубокого эпикотильного покоя (Б–В₃) [21] и образуют почвенный банк семян. Семена прорастают после трехмесячной теплой стратификации, во время которой происходит доразвитие зародыша. Для развития эпикотиля необходимо действие низких положительных температур. В условиях интродукции семена начинают прорастать осенью: набухают, появляется зародышевый корешок; в таком состоянии проростки зимуют [18]. Отличительной особенностью семян *A. altaica* является то, что при высыхании они теряют жизнеспособность и не прорастают. Поэтому в отдельные годы засушливые гидротермические условия, наступившие после диссеминации, могут ограничивать семенное размножение данного вида и снижать запас в почвенном банке семян.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования сезонного развития, семенной продуктивности и состояния зародышей в семенах ветренички алтайской (*Anemonoides altaica* (Fisch. ex C. A. Mey.) Holub.) установлено, что растения в условиях лесостепи Западной Сибири ежегодно проходят все фенологические фазы и образуют семена в числе 30.6–36.7 шт. на генеративный побег. Процент семенификации имеет высокое значение (80.9–89.8%), при этом реализация потенциала семенной продуктивности близка к максимальной. Подавляющее большинство семян (97%) выполненные, содержат эндосперм и зародыш, а процент дефектных семян минимален (3%). Таким образом, растения *A. altaica* перспективны для выращивания на территории Западной Сибири по критериям сезонного развития, семенной продуктивности и развитию зародышей в семенах.

Таблица 3. Размеры эндосперма и зародыша *Anemonoides altaica* во время диссеминации
Table 3. Endosperm and embryo size in *Anemonoides altaica* at the seed dispersal time

Стадии развития зародышей Stages of embryo development	Эндосперм Endosperm		Зародыш Embryo		Отношение длины зародыша к длине эндосперма Ratio of embryo to endosperm length
	Длина, мм Length, mm	Ширина, мм Width, mm	Длина, мм Length, mm	Ширина, мм Width, mm	
Глобулярная Globular	2.39 ± 0.04	1.36 ± 0.02	0.09 ± 0.004	0.10 ± 0.003	0.04 ± 0.001
Треугольная Triangular	2.57 ± 0.05	1.40 ± 0.04	0.11 ± 0.002	0.11 ± 0.003	0.04 ± 0.001

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта государственного задания Центрально-го Сибирского ботанического сада СО РАН

№ АААА-А21-121011290025-2. Материал для исследований был привлечен из биоресурсной научной коллекции Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН USU № 440534.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тимохина С. А. 1993. *Anemoneoides* Miller. — В кн.: Флора Сибири. Новосибирск. Т. 6. С. 145–149.
2. Краснопевцева В. М. 2007. Эколо-биологические особенности весенних эфемероидов – реликтовых видов растений хребта Хамар-Дабан (южное Прибайкалье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 24 с.
3. *Anemoneoides* Mill. — Анемониdes. — В кн.: Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2008. Т. 1. Семейства Magnoliaceae–Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae. СПб.; М. С. 33–34.
4. Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.; Л. 347 с.
5. Минаева В. Г. 1991. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск. 428 с.
6. Редкие и исчезающие растения Сибири. 1980. Новосибирск. 224 с.
7. Семенова Г. П. 2007. Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск. 408 с.
8. Паромов В. В., Земцов В. А., Копысов С. Г. 2017. Климат Западной Сибири в фазу замедления потепления (1986–2015 гг.) и прогнозирование гидроклиматических ресурсов на 2021–2030 гг. — Известия Томского политехнического университета. Инженеринг георесурсов. 328(1): 62–74.
<https://elibrary.ru/ygsrwh>
9. Ямских И. Е., Чижикова М. И. 2011. Состояние ценопопуляций *Anemoneoides altaica* C. A. Mey. в южной части Красноярского края. — Экология. 4: 303–308. <https://elibrary.ru/nxqndl>
10. Бейдеман И. Н. 1974. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск. 156 с.
11. Вайнагий И. В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59(6): 826–831.
12. Методические указания по семеноведению интродукцентов. 1980. М. 63 с.
13. Шамров И. И. 1997. Эмбриогенез. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. СПб. Т. 2. С. 297–307.
14. Масленников А. В., Масленникова Л. А., Фасхутдинова Л. Ф. 2012. Ценопопуляционные исследования ветренички алтайской (*Anemoneoides altaica* (Fisch. ex C. A. Mey.) Holub.) в окрестностях села Ундоры. — В сб.: Природа Симбирского Поволжья: научн. труды XIV межрегион. научн.-практич. конф. Ульяновск. 13: С. 83–88. <https://elibrary.ru/pdgjyh>
15. Кузьменко И. Н. 2022. Особенности цветения, опыления и семенной продуктивности *Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey. (сем. Ranunculaceae) в условиях города Перми. — Естественные и технические науки. 1(164): 41–45. <https://doi.org/10.25633/ETN.2022.01.03>
16. Иванова И. А. 1978. Особенности прорастания и сравнительно-гистохимическое изучение семян некоторых цветочно-декоративных растений. — В кн.: Интродукция и селекция цветочно-декоративных растений. М. С. 131–153.
17. Камелина О. П. 2009. Систематическая эмбриология цветковых растений. Двудольные. Барнаул. 501 с.
18. Юдин С. И. 2020. Ветреница алтайская (*Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey.) в условиях Киева и Кировска (Мурманская обл.). — Субтропическое и декоративное садоводство. 72: 58–68.
<https://elibrary.ru/mvgjwr>
19. Терехин Э. С. 1996. Семя и семенное размножение. СПб. 376 с.
20. Бутузова О. Г. 2014. Проблема покоя семян с недоразвитым зародышем. — В сб.: Ботаника: история, теория, практика: труды междунар. науч. конф. СПб. С. 24–25.
https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings_Proceedings_300-years_Proceedings_300-years_Butuzova.pdf
21. Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 348 с.

Seed Reproduction of *Anemonoides altaica* (Ranunculaceae) in the Forest-steppe of West Siberia

© 2025. A. S. Gusar

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia

e-mail: gusara663@gmail.com

Abstract. The article reports the seasonal development, seed productivity and the state of embryos in the seeds of *Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub. The studies were conducted for three years (2021–2023). In forest-steppe of West Siberia *A. altaica* successfully goes through all phenological phases. One generative shoot forms 31–37 seeds. The seed set coefficient (ratio of the number of seeds to the number of ovules) is very high (80.9–89.8%), realization of the seed yield potential is close to the maximum value. During seed dispersal, the embryos in the seeds are not differentiated and go through the initial stages of development: globular and triangular. The majority of seeds are well filled and contain embryos and endosperms. The proportion of defective seeds (with disturbance in embryo or endosperm development) is insignificant (reaching 3%). Based on the following reproductive indicators: seasonal development, seed productivity and development of embryos in seeds, *A. altaica* is considered as a promising species for cultivation in the forest-steppes of Western Siberia.

Keywords: *Anemonoides altaica*, seasonal development, reproductive biology, seed yield, embryos, Western Siberia

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the state assignment project of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences No. AAAA-A21-121011290025-2. The material for the research was obtained from the bioresource scientific collection of the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences USU No. 440534.

REFERENCES

1. Timokhina S. A. 1993. *Anemonoides* Miller. — In: [Flora of Siberia]. Novosibirsk. Vol. 6. P. 145–149. (In Russian)
2. Krasnopevtseva V. M. 2007. [Ecological and biological features of spring ephemerooids – relict plant species of the Khamar-Daban Range (southern Baikal region): Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Ulan-Ude. 24 p. (In Russian)
3. *Anemonoides* Mill. — In: [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants and their component composition and biological activity. Family Magnoliaceae–Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae]. 2008. Vol. 1. St. Petersburg; Moscow. P. 33–34. (In Russian)
4. Vereshchagin V. I., Sobolevskaya K. A., Yakubova A. I. 1959. [Useful plants of Western Siberia]. Leningrad; Moscow. 347 p. (In Russian)
5. Minaeva V. G. 1991. [Medicinal plants of Siberia]. Novosibirsk. 428 p. (In Russian)
6. [Rare and endangered plants of Siberia]. 1980. Novosibirsk. 224 p. (In Russian)
7. Semenova G. P. 2007. [Rare and endangered species of Siberian flora: biology and protection]. Novosibirsk. 408 p. (In Russian)
8. Paromov V. V., Zemtsov V. A., Kopysov S. G. 2017. Climate of West Siberia during the slowing phase of warming (1986–2015) and prediction of hydro-climatic resources for 2021–2030. — Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets Engineering. 328(1): 62–74.
<https://elibrary.ru/ygsrwh> (In Russian)
9. Yamskikh I. E., Chizhikova M. I. 2011. The state of *Anemonoides altaica* C. A. Mey. coenopopulations in the southern Krasnoyarsk region. — Russ. J. Ecol. 42(4): 333–338.
<https://doi.org/10.1134/S1067413611040205>
10. Beydeman I. N. 1974. [Methods for studying plant phenology and plant communities]. Novosibirsk. 156 p. (In Russian)
11. Vaynagy I. V. 1974. On the method of studying the seed productivity of plants. — Botanicheskii Zhurnal. 59(6): 826–831. (In Russian)

12. [Guidelines for seed studies of introduced species]. 1980. Moscow. 63 p. (In Russian)
13. Shamrov I. I. 2006. Embryogeny. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. Vol. 2: Seed. Enfield; Plymouth. P. 175–186.
14. Maslennikov A. V., Maslennikova L. A., Faskhutdinova L. F. 2012. [Cenopopulation studies of *Anemone altaica* (Fisch. ex C. A. Mey.) Holub. near the Undory village]. — In: [Nature of the Simbirsk Volga region: scientific works of the XIV interregional scientific and practical conference]. Ulyanovsk. Vol. 13. P. 83–88.
<https://elibrary.ru/pdgjyh> (In Russian)
15. Kuzmenko I. N. 2022. Features of flowering, pollination and seed productivity of *Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey. (Ranunculaceae) in the conditions of the city of Perm]. — Estestvennye i Tekhnicheskie Nauki. 1(164): 41–45.
<https://doi.org/10.25633/ETN.2022.01.03> (In Russian)
16. Ivanova I. A. 1978. [Germination peculiarities and comparative histochemical study of seeds of some flower-ornamental plants]. — In: [Introduction and selection of ornamental plants]. Moscow. P. 131–153. (In Russian)
17. Kamelina O. P. 2009. [Systematic embryology of flowering plants. Dicotyledons]. Barnaul. 501 p. (In Russian)
18. Yudin S. I. 2020. Altai anemone (*Anemone altaica* Fisch. ex C. A. Mey.) in Kiev and Kirovsk (Murmansk region). — Subtropical and Ornamental Horticulture. 72: 58–68.
<https://elibrary.ru/mvgjwr> (In Russian)
19. Terekhin E. S. 1996. [Seed and seed reproduction]. St. Petersburg. 376 p. (In Russian)
20. Butuzova O. G. 2014. Problem of dormancy in seeds with underdeveloped embryo. — In: [Botany: history, theory, practice: Proceedings of the international scientific conference]. St. Petersburg. P. 24–25.
https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_300-years/Proceedings_300-years_Butuzova.pdf (In Russian)
21. Nikolaeva M. G., Razumova M. V., Gladkova V. N. 1985. [Dormant seed germination guide]. Leningrad. 348 p. (In Russian)

СОХРАНЕНИЕ УЯЗВИМОГО ВИДА *OXYTROPIS CHANKAENSIS* (FABACEAE) В КУЛЬТУРЕ *IN VITRO*

©2025 г. А. С. Пьянова, К. С. Бердасова*, Р. В. Дудкин, Ю. Е. Сабуцкий

Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

*e-mail: k.berdasova@mail.ru

Поступила в редакцию 23.05.2024 г.

После доработки 26.05.2024 г.

Принята к публикации 28.05.2024 г.

Впервые разработан протокол микроклонального размножения *Oxytropis chankaensis* Jurtz. – редкого эндемика Приморского края. В качестве первичных эксплантов использованы семена второго года хранения. Всхожесть семян составила 36%, жизнеспособность – 75%. Культивирование проводилось на среде Мурасиге и Скуга. Выявлено влияние четырех регуляторов роста (6-бензиламинопурина, тиодиазурина, 1-нафтилуксусной кислоты и индолил-3-масляной кислоты) в концентрациях от 0.5 до 2 мг/л, а также их сочетаний на коэффициент размножения и укоренение микроклонов в условиях *in vitro*. Показано положительное влияние 0.5 мг/л тиодиазурина и 2 мг/л индолил-3-масляной кислоты на увеличение числа побегов исследуемого вида. Коэффициент размножения на средах с вышеуказанными регуляторами роста составил 6 и 7 соответственно. Одновременное внесение двух регуляторов роста в питательную среду приводит к образованию каллусной ткани, которая в дальнейшем витрифицируется. Образование корней отмечается на средах Мурасиге–Скуга, дополненных 1 мг/л индолил-3-масляной кислоты или 0.5 мг/л 1-нафтилуксусной кислоты.

Ключевые слова: микроклональное размножение, редкие виды, сохранение биоразнообразия, эндемичный вид

DOI: 10.31857/S0033994625010067, EDN: EGOXWM

Виды со специализированной средой обитания и узким ареалом имеют больший риск исчезновения по сравнению с широко распространенными [11]. Таким видом является остролодочник ханкайский – *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (Fabaceae), редкий эндемик Дальнего Востока, произрастающий на песчаных отложениях по юго-западному побережью озера Ханка.

В настоящий момент в международной базе The Plant List *O. chankaensis* указывается как *O. hailarensis* subsp. *chankaensis* (Jurtzev) Kitag., однако, имеется ряд исследований, в которых мнения о статусе *Oxytropis chankaensis* различаются. Так, в работе Л. И. Малышева [4] *O. chankaensis* приводится в качестве синонима *O. hailarensis*. Во Флоре Китая *O. chankaensis* и *O. hailarensis* относят в синонимы к *O. oxyphylla*, тогда как по данным Е. В. Артюковой и М. М. Козыренко [1] *O. hailarensis* и *O. oxyphylla* являются независимыми видами. Мы принимаем точку зрения

Н. С. Павловой [5] и считаем *O. chankaensis* самостоятельным видом.

O. chankaensis – многолетние травянистые растения до 20–25 см высотой с непарноперистосложными листьями, покрытыми белыми волосками. Имеют головчатое, шаровидное или продолговатое соцветие красно-фиолетового цвета [5]. Отмечается высокая декоративность вида как в период цветения, так и в период вегетации. Кроме того, остролодочник ханкайский обладает лекарственными свойствами [7, 9]. Вид имеет узко ограниченный ареал, к тому же территория его произрастания испытывает высокую антропогенную нагрузку, что может привести к его полному исчезновению. *O. chankaensis* охраняется в Ханкайском заповеднике [6]. Эксперимент по введению в культуру путем переноса растений на вегетативной стадии онтогенеза из естественного места обитания на территорию Ботанического сада-института ДВО РАН оказался не удачным, так как

растения погибали (личное сообщение с.н.с. лаборатории флоры БСИ ДВО РАН В. А. Калинкиной). В настоящее время успешным способом сохранения *O. chankaensis* является криоконсервация семян [2, 3].

Сохранить *O. chankaensis* представляется возможным с помощью методов микроклонального размножения, что и явилось целью настоящего исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объекты

В качестве первичных эксплантов использовали зрелые семена *Oxytropis chankaensis*, для скарификации и стерилизации которых использовали наиболее эффективный способ из проведенного ранее исследования [10], и микrorастения, полученные *in vitro*.

Реагенты

Для приготовления среды Мурасиге–Скуга (MS) использовали макро- и микроэлементы, а также витамины [16], агар-агар и регуляторы роста: 6-бензиламинопурин (6-БАП), 1-нафтилуксусная кислота (НУК) (SigmaAldrich, США), индолил-3-масляная кислота (ИМК) и тиодиазурон (ТДЗ) (Natursim, Китай).

Питательные среды и условия

Во всех экспериментах использовали питательную 0.7%-ную агаризованную среду Мурасиге–Скуга (MS) с добавлением 3%-ной сахарозы. Перед автоклавированием pH среды доводили до значения 5.6–5.8. Автоклавировали с помощью парового стерилизатора Sanyo MLS-3781L (Япония) при 121 °C в течение 20 минут. Регуляторы роста добавляли в среду после автоклавирования. Стерилизацию эксплантов и пассажи проводили в условиях асептического ламинарного бокса БАВнп-01-«Ламинар-С»-1.5 (Россия). Экспланты, полученные из сеянцев *in vitro*, помещали на поверхность питательной среды MS с добавлением выше указанных регуляторов роста. В культуральной комнате поддерживали условия освещенности 2–3 тыс. лк. с белым флуоресцентным светом (Philips, Польша) и фотопериодом 16 часов, температура помещения составляла 23 ± 2 °C. После 21 дня культивирования оценивали морфогенный ответ. При необходимости наблюдения продолжали на той же среде.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Всхожесть семян второго года хранения составила 36%, жизнеспособность – 75%.

При исследовании влияния сочетания 6-БАП и НУК (табл. 1, рис. 1) на развитие *O. chankaensis* был отмечен процесс каллусогенеза, что не согласуется с ранее описанным протоколом для вида из этого же рода [15], кроме того каллусообразование мы наблюдали при совместном добавлении в среду 1 мг/л 6-БАП и 0.5 мг/л ТДЗ, каллусные клетки были от светло-желтого до светло-зеленого цвета, мягкие, витрифицированные.

В исследовании О. В. Юрьевой с соавторами [8] показан положительный эффект 6-БАП без использования других экзогенных регуляторов для *Oxytropis triphylla*, что также было отмечено и в нашем исследовании. Культивирование эксплантов *O. chankaensis* на среде MS дополненной 0.5 мг/л 6-БАП приводило к образованию дополнительных побегов у всех растений, коэффициент размножения был равен 4 (табл. 2), однако, при увеличении содержания данного регулятора роста до 2 мг/л дополнительные растения давали лишь единичные экземпляры.

Поскольку в биотехнологии растений все чаще стал использоваться регулятор роста тиодиазурон (ТДЗ), который выполняет как функцию цитокинина, так и ауксина [13, 14], мы использовали данный регулятор в качестве дополнительного стимулятора размножения микrorастений. Отмечено, что при использовании данного регулятора роста в концентрации 0.5 мг/л среды коэффициент размножения составляет 6, при увеличении концентрации до 1 мг/л коэффициент снижается.

Перенос полученных жизнеспособных растений-регенерантов на среды MS, дополненные 1 и 2 мг/л ИМК, приводил к пролиферации новых побегов от 2 до 7, хотя данный регулятор роста обычно используется для индукции ризогенеза [12]. Процесс ризогенеза также отмечали на этих средах: при добавлении 1 мг/л ИМК образование корней происходило у всех микроклонов, при увеличении данного регулятора роста до 2 мг/л ризогенез отмечали у единичных экземпляров.

При культивировании полученных растений на среде MS с добавлением 0.5 мг/л НУК регистрировали образование корней у всех

Таблица 1. Влияние регуляторов роста на морфогенез *Oxytropis chankaensis*
Table 1. The effect of growth regulators on the morphogenesis of *Oxytropis chankaensis*

Номер опыта Experiment number	Концентрация регуляторов роста, мг/л Concentration of growth regulators, mg/l				Морфогенетический ответ Morphogenic response
	6-БАП 6-BAP	ТДЗ TDZ	ИМК IBA	НУК NAA	
1	0.5	—	—	—	Побеги Shoots
2	2	—	—	—	Побеги у единичных экземпляров Shoots in single specimens
3	—	0.5	—	—	Побеги Shoots
4	—	1	—	—	Побеги Shoots
5	—	—	1	—	Побеги и корни Shoots. Roots
6	—	—	2	—	Побеги. Корни у единичных экземпляров Shoots. Roots in single specimens
7	—	—	—	0.5	Побеги и корни. Shoots. Roots
8	1	0.5	—	—	Каллус Callus
9	2	—	—	0.5	Каллус Callus

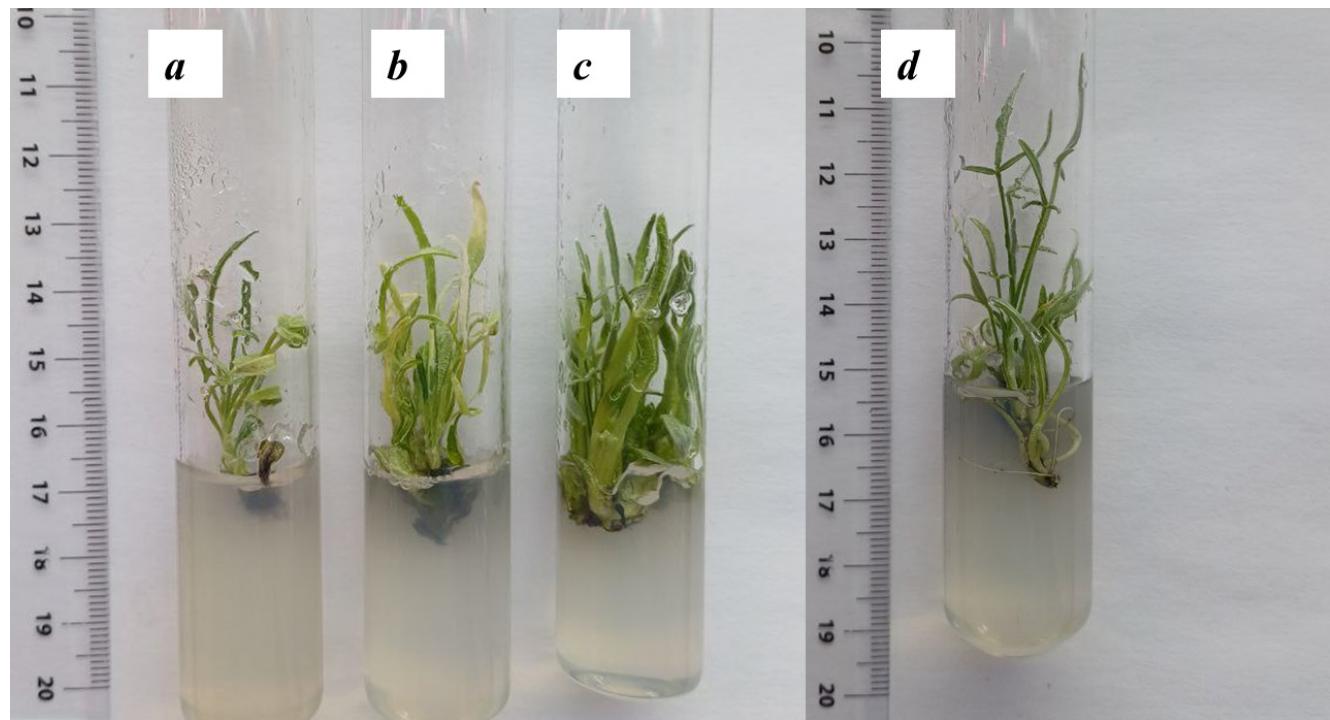


Рис. 1. Размножение *Oxytropis chankaensis* в культуре *in vitro*: а – на среде МС без регуляторов роста, б – МС + 0.5 мг/л 6-БАП; в – МС + 0.5 мг/л ТДЗ; г – МС + 0.5 мг/л НУК.

Fig. 1. Reproduction of *Oxytropis chankaensis* in vitro: a – on MS growth medium without growth regulators, b – MS + 0.5 mg/l 6-BAP; c – MS + 0.5 mg/l TDZ; d – MS + 0.5 mg/l NAA.

Таблица 2. Влияние регуляторов роста на размножение *Oxytropis chankaensis*

Table 2. The effect of growth regulators on reproduction of *Oxytropis chankaensis*

Номер опыта Experiment number	Регулятор роста Growth regulator	Коэффициент размножения Reproduction index
1	0.5 мг/л 6-БАП 0.5 mg/l 6-BAP	4
3	0.5 мг/л ТДЗ 0.5 mg/l TDZ	6
4	1 мг/л ТДЗ 1 mg/l TDZ	4
5	1 мг/л ИМК 1 mg/l IBA	2
6	2 мг/л ИМК 2 mg/l IBA	7
7	0.5 мг/л НУК 0.5 mg/l NAA	2

микроклонов. Также на данной среде мы зарегистрировали коэффициент размножения, равный 2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые разработан протокол микроклонального размножения *Oxytropis chankaensis* Jurtz. Показано, что использованные регуляторы роста

способны инициировать образование новых побегов, но с разным коэффициентом размножения. Максимальный коэффициент отмечали на средах МС с добавлением 0.5 мг/л ТДЗ (6) и 2 мг/л ИМК (7). Образование корней наблюдали на средах, дополненных 1 мг/л ИМК и 0.5 мг/л НУК, у всех микроклонов. Использование комбинаций регуляторов роста 1 мг/л 6-БАП + 0.5 мг/л ТДЗ и 1 мг/л 6-БАП + 0.5 мг/л НУК приводило к образованию каллусной ткани, которая была витрифицирована. Добавление в питательную среду нескольких регуляторов роста одновременно вызывает высокую степень гидратации микrorастений и каллусов с последующей их гибелью.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ 122040800086-1 по теме «Введение в культуру, изучение и сохранение генетических ресурсов хозяйственно ценных растений Восточной Азии» на базе уникальной научной установки «Коллекция живых растений *in vitro* Ботанического сада-института ДВО РАН» (347296 – реестровый регистрационный номер на сайте <http://ckp-rf.ru>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ см. REFERENCES

Conservation of the Vulnerable Species *Oxytropis Chankaensis* (Fabaceae) Using *In Vitro* Culture

© 2025. A. S. Pianova, K. S. Berdasova*, R. V. Doudkin, Yu. E. Sabutski

Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok, Russia

*e-mail: k.berdasova@mail.ru

Abstract. The protocol of microclonal reproduction of *Oxytropis chankaensis* Jurtz. (a rare endemic species of the Primorye Territory) was developed for the first time. Seeds of the second year of storage were used as primary explants. Seed germination was 36%, and viability – 75%. Cultivation was carried out on Murashige and Skoog (MS) medium. The effect of four growth regulators (6-benzylaminopurine, thidiazuron, 1-naphthylacetic acid and indole-3-butric acid) in concentrations from 0.5 to 2 mg/l, and of their combinations on the reproduction index and rooting of microclones *in vitro* was evaluated. In the studied species, the positive effect of 0.5 mg/l thidiazuron and 2 mg/l indole-3-butric acid on the multiplication of shoots was observed. On the growth media supplemented with the above growth regulators, the reproduction index was 6 and 7, respectively. Simultaneous application of two growth regulators into the nutrient medium leads to the formation of callus tissue, subsequently vitrified. Root formation is observed on MS medium supplemented with 1 mg/l indole-3-butric acid or 0.5 mg/l 1-naphthylacetic acid.

Keywords: microclonal propagation, rare species, biodiversity conservation, endemic species

ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the framework of the state assignment 122040800086-1 “Introduction to culture, Study and conservation of genetic resources of economically valuable plants of Eastern Asia” using unique scientific facility “*In vitro* collection of live plants of the Botanical Garden Institute of the Far-Eastern branch of the Russian Academy of Sciences” (www.ckp-rf.ru website registry number: 347296).

REFERENCES

1. Арtyukova B. E., Kozыренко M. M. 2012. Филогенетические отношения *Oxytropis chankaensis* Jurtz. и *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC. (Fabaceae) по данным секвенирования ITS рибосомного оперона ядерной ДНК и межгенных спейсеров хлоропластного генома. — Генетика. 48(2): 186–193.
<https://elibrary.ru/oowith>
Artyukova E. V., Kozыренко M. M. 2012. Phylogenetic relationships of *Oxytropis chankaensis* Jurtz. and *Oxytropis oxyphylla* (Pall.) DC. (Fabaceae) inferred from the data of sequencing of the ITS region of the nuclear ribosomal DNA operon and intergenic spacers of the chloroplast genome. — Russ. J. Genet. 48(2): 163–169.
<https://doi.org/10.1134/S1022795411110032>
2. Воронкова Н. М., Холина А. Б. 2010. Сохранение эндемичных видов Дальнего Востока России с помощью глубокого замораживания семян. — Известия РАН. Серия биологическая. 5: 581–586.
<https://elibrary.ru/mvntdl>
Voronkova N. M., Kholina A. B. 2010. Conservation of endemic species from the Russian Far East using seed cryopreservation. — Biol. Bull. 37(5): 496–501.
<https://doi.org/10.1134/S1062359010050092>
3. Воронкова Н. М., Холина А. Б. 2017. Биология прорастания и хранение семян эндемичных видов рода остролодка (*Oxytropis* DC., семейство Fabaceae) Сибири и Дальнего Востока России. — Вестник ДВО РАН. 2: 23–30.
<https://elibrary.ru/zizpkb>
Voronkova N. M., Kholina A. B. 2017. Germination biology and seed storage of endemic species of crazyweed genus (*Oxytropis* DC., Fabaceae family) from Siberia and Russian Far East. — Vestnik of Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences 2: 23–30.
<https://elibrary.ru/zizpkb> (In Russian)
4. Малышев Л. И. 2008. Разнообразие рода остролодка (*Oxytropis*) в Азиатской России. — Turczaninowia. 11(3): 5–141.
<https://elibrary.ru/jvhfqv>
Malyshev L. I. 2008. Diversity of the genus *Oxytropis* in Asian Russia. — Turczaninowia. 11(3): 5–141.
<https://elibrary.ru/jvhfqv> (In Russian)
5. Павлова Н. С. 1989. *Oxytropis* DC. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л. Т. 4. С. 236–280.
Pavlova N. S. 1989. [*Oxytropis* DC.]. — In: [The vascular plants of the Soviet Far East]. Leningrad. Vol. 4. P. 236–280. (In Russian)
6. Павлова Н. С. 2008. Остролодочник ханкайский — *Oxytropis chankaensis* (Jurtz.). — В кн.: Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Владивосток. С. 136–137.
https://redbookpk.ru/index_plants.html
Pavlova N. S. 2008. *Oxytropis chankaensis* (Jurtz.). — In: [The Red Data Book of Primorye Teroootory: Plants. Rare and endangered species of plants and fungi]. Vladivostok. P. 136–137.
https://redbookpk.ru/index_plants.html (In Russian)
7. Павлова Н. С., Уланова К. П. 1971. К химическому исследованию дальневосточных видов рода *Oxytropis* DC. — В сб.: Тез. конф. Биологически активные вещества флоры и фауны Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток. С. 19.
Pavlova N. S., Ulanova K. P. 1971. [To the chemical study of the Far Eastern species of the genus *Oxytropis* DC.]. — In: [Proc. conf.: Biologically active substances of flora and fauna of the Far East and the Pacific Ocean]. Vladivostok. P. 19. (In Russian)

8. Юрьева О. В., Гамбург К. З., Казановский С. Г. 2008. Клональное микроразмножение *Oxytropis triphylla* (Fabaceae). — Раст. ресурсы. 44(3): 36–40.
<https://elibrary.ru/julbcv> (In Russian)
9. Шретер А. И. 1975. Остролодочник ханкайский — *Oxytropis hailarensis* Kitag. f. *chankaensis* (Jurtz.) Kitag. [*O. oxyphylla* (Pall.) DC., S.L.]. — В кн. Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М. С. 163.
- Shreter A. I. 1975. [*Oxytropis hailarensis* Kitag. f. *chankaensis* (Jurtz.) Kitag. [*O. oxyphylla* (Pall.) DC., S.L.]]. — In: [Medicinal flora of the Soviet Far East]. Moscow. P. 163. (In Russian)
10. Бердасова К. С., Пьянова А. С., Каменева Л. А. 2023. Влияние абиотических факторов на всхожесть *in vitro* семян *Oxytropis chankaensis* Jurtz., редкого эндемичного вида Дальнего Востока России. — Botanica Pacifica. 12(2): 168–171.
<https://doi.org/10.17581/bp.2023.12206> (на англ.)
Berdasova K. S., Pianova A. S., Kameneva L. A. 2023. The effect of abiotic factors on in vitro seed germination in *Oxytropis chankaensis* Jurtz., a rare endemic species of the Russian Far East. — Botanica Pacifica. 12(2): 168–171.
<https://doi.org/10.17581/bp.2023.12206>
11. Burlakova L. E., Karataev A. Y., Karataev V. A., May M. E., Bennett D. L., Cook M. J. 2011. Endemic species: Contribution to community uniqueness, effect of habitat alteration, and conservation priorities. — Biological Conservation. 144(1): 155–165.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.010>
12. Deepa A. V., Thomas T. D. 2020. *In vitro* strategies for the conservation of Indian medicinal climbers. — *In Vitro Cell. Dev. Biol. — Plant.* 56(6): 784–802.
<https://doi.org/10.1007/s11627-020-10084-x>
13. Guo B., Abbasi B. H., Zeb A., Xu L. L., Wei Y. H. 2011. Thidiazuron: a multi-dimensional plant growth regulator. — Afr. J. Biotechnol. 10: 8984–9000.
<https://doi.org/10.5897/AJB11.636>
14. Guo B., Stiles A. R., Liu C. Z. 2012. Thidiazuron enhances shoot organogenesis from leaf explants of *Saussurea involucrata* Kar. et Kir. — *In Vitro Cell. Dev. Biol. — Plant.* 48(6): 609–612.
<https://doi.org/10.1007/s11627-012-9468-6>
15. He W., Guo B., Fan P., Guo L., Wei Ya. 2015. *In vitro* propagation of a poisonous plant *Oxytropis glabra* (Lam.) DC. — *Plant Cell. Tiss. Organ. Cult.* 120(1): 49–55.
<https://doi.org/10.1007/s11240-014-0577-2>
16. Murashige T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. — *Physiol. Plant.* 15(3): 473–497.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>

===== АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ =====

УДК 581.18:58.02

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ *BETULA PENDULA* И *POPULUS BALSAMIFERA* В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ СРЕДЫ

© 2025 г. П. А. Кузьмин

Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук, ФНЦ агроэкологии РАН, Волгоград, Россия

e-mail: kuzmin-p@yfanc.ru

Поступила в редакцию 25.09.2024 г.

После доработки 06.10.2024 г.

Принята к публикации 15.11.2024 г.

Проведено исследование жизненного состояния и динамики содержания аскорбиновой кислоты и танинов в листьях *Betula pendula* Roth. и *Populus balsamifera* L., произрастающих в магистральных насаждениях городов Нижнего Прикамья Республики Татарстан – г. Елабуга и г. Набережные Челны. У исследуемых видов отмечается примерно одинаковое снижение жизненного состояния в условиях магистральных посадок по сравнению с контрольными насаждениями, что свидетельствует о сходном уровне негативного воздействия в г. Елабуга и Набережные Челны. По сравнению с контрольными насаждениями, в листьях исследуемых видов в условиях антропогенного стресса наблюдается возрастание содержания аскорбиновой кислоты на начальных этапах вегетации, а танины накапливаются к концу вегетации, что указывает на защитную роль последних ближе к концу вегетации. Отмечено более высокое содержание аскорбиновой кислоты в г. Набережные Челны по сравнению с г. Елабуга, что подтверждает более активную ответную реакцию растительного организма на воздействие более интенсивной антропогенной нагрузки.

Ключевые слова: *Betula pendula*, *Populus balsamifera*, антропогенная среда, жизненное состояние, аскорбиновая кислота, танины, Нижнее Прикамье

DOI: 10.31857/S0033994625010073, **EDN:** EGORDP

В настоящее время происходит рост площади городских агломераций. Урбанизированная среда представляет особую искусственную систему, которая нуждается в мероприятиях, направленных на формирование экологического равновесия [1, 2]. Главными источниками загрязнителей в городской среде являются автотранспорт и объекты промышленного производства [3, 4]. Основная доля загрязняющих веществ, более 80% от общего количества выбросов, приходится на автотранспорт [5, 6]. Основными загрязнителями являются диоксиды углерода, азота, серы, фенол, формальдегид, углеводороды [7–9]. Актуальными остаются вопросы подбора адаптированного ассортимента растений, в первую очередь древесных, для создания благоприятных условий в урбанизированной среде [10–12]. Для решения данной задачи необходимо располагать экофизиологическими характеристиками видов растений, которые уже успешно произрастают на данной территории [13–15]. Исследования возможности адаптации живых организмов, в том числе

древесных растений, к условиям урбанизированной среды ведутся постоянно [16, 17].

В формировании адаптивных реакций у древесных растений в урбанизированной среде задействованы разнообразные вещества, различающиеся по химической природе, функциональной роли, месту локализации в растении, количественному содержанию, периоду максимального накопления в органах растений и др. [18, 19]. Важными метаболитами, принимающими участие в адаптационном процессе у растений, являются аскорбиновая кислота и танины [20]. Аскорбиновая кислота (АК) задействована в многочисленных процессах жизнедеятельности растительного организма [21].

Города Нижнего Прикамья – Елабуга и Набережные Челны, различаются по численности населения и погодным условиям. По данным на 2023 г. численность населения составляет: в Елабуге 74 961 человек, в Набережных Челнах 545 750 человек. Годовое количество осадков

в г. Елабуга составляет 430 мм, в г. Набережные Челны 550 мм. Средняя годовая температура атмосферного воздуха: в Елабуге +5.1 °C, в Набережных Челнах +4.0 °C.

Нижнее Прикамье является индустриально развитой территорией республики Татарстан. В г. Елабуге сосредоточены предприятия разной направленности, которые объединены на территории особой экономической зоны «Алабуга» (ОЭЗ ППТ «Алабуга»). Активно развивающаяся ОЭЗ «Алабуга» является основным источником загрязняющих веществ, поступающих в окружающую среду, в том числе в атмосферный воздух. Набережные Челны является крупным промышленным центром Камского региона республики, в котором развито машиностроение, строительство, перерабатывающая, пищевая промышленность, электроэнергетика. Крупнейшим градообразующим предприятием является автогигант мирового уровня ПАО «Камаз», представленный полным циклом производства грузовых автомобилей. Основными источниками загрязнения атмосферного воздуха города являются литейный и кузнецкий заводы, а также активно развивающаяся автодорожная сеть, загруженная автотранспортом. На основании анализа Государственных докладов о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан [22] степень загрязнения атмосферного воздуха в местах отбора растительных образцов оценивается как высокая (г. Елабуга) и очень

высокая (г. Набережные Челны). Превышение в несколько раз предельно допустимых концентраций (ПДК) отмечается по оксидам углерода, азота, серы, формальдегиду, фенолам и бенз(а)пирену. Однако значение индекса загрязнения атмосферы (ИЗА) в целом по городам Елабуга и Набережные Челны низкое – 3.4.

Цель исследования – изучение жизненного состояния, содержания аскорбиновой кислоты и танинов в листьях *Betula pendula* Roth. и *Populus balsamifera* L., произрастающих в городах Елабуга и Набережные Челны Республики Татарстан.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

B. pendula является аборигенным видом, который широко распространен на территории Республики Татарстан (встречается как в естественных, так и искусственных насаждениях). *P. balsamifera* – интродуцированный вид, широко представлен в городских насаждениях.

Исследования проведены в период с 2019 по 2023 гг. Температура атмосферного воздуха и количество выпавших осадков в период вегетации в годы исследований имели отклонения от средних многолетних значений (рис. 1). Вегетационный период 2019 г. в целом характеризовался пониженной температурой воздуха на 2 – 3.6 °C. Количество выпавших осадков в августе превышало среднее многолетнее значение почти в два раза. В 2020 г. температура атмосферного воздуха в июле была выше средних многолетних

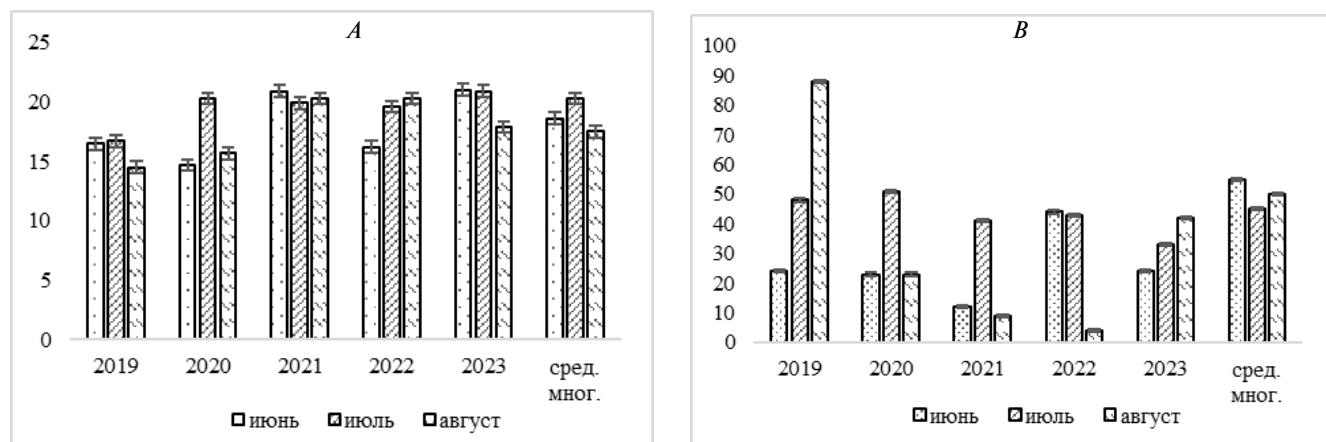


Рис. 1. Метеорологические условия в период исследования (по данным ФГБУ УГМС Республики Татарстан по г. Набережные Челны и г. Елабуга).

А – температура атмосферного воздуха, °C. В – количество осадков, мм. По горизонтали: год исследования; по вертикали: А – °C, В – мм.

Fig. 1. Meteorological conditions during the study period (data from the Republic of Tatarstan Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring for Naberezhnye Chelny and Yelabuga).

А – air temperature, °C. В – amount of precipitation, mm. Horizontally: years of research; y-axis: А – °C, В – mm.

температур на 3.2 °С. При этом в июне и августе отмечалось уменьшение количества выпавших осадков на 4 и 15 мм соответственно, а в июле – увеличение на 15 мм по сравнению со средними многолетними значениями. В 2021, 2022 и 2023 гг. наблюдалась дефицит увлажнения в летний период и повышенный температурный режим, что указывает на более засушливые условия по сравнению с предыдущими годами и средними многолетними данными.

В г. Набережные Челны магистральные посадки исследуемых видов располагались вдоль центральных пр. Мира и ул. Машиностроителей, которые являются дорогами обычного типа с расчетной интенсивностью движения автотранспорта 14000 ед./сут. В г. Елабуга магистральные посадки располагались вдоль центральных пр. Мира и пр. Нефтяников, которые являются дорогами обычного типа с расчетной интенсивностью движения 3500 ед./сут. Для *B. pendula* в роли контрольного насаждения выбрана территория Челнинского лесничества и Танаевский лес, которая расположена в 15 км от городской черты. Для *P. balsamifera* контролем послужили парки ландшафтного типа: в г. Елабуга – Александровский сад, в г. Набережные Челны – парк Гренада. В контрольных насаждениях и магистральных посадках в г. Набережные Челны и г. Елабуга были

заложены по пять участков площадью не менее 0.25 га регулярным способом (рис. 2).

В пределах участка жизненное состояние всех древесных растений оценивали визуально по степени нарушения ассимиляционного аппарата и крон растений. Согласно методике [23], по десятибалльной шкале оценивали: количество живых ветвей в кронах деревьев (Р1), степень облиственности крон (Р2), количество живых (без некрозов) листьев в кронах (Р3), среднее количество живой площади листа (Р4). В итоге определяли суммарную оценку (максимально 40 баллов) состояния деревьев каждого вида и проводили распределение деревьев по шкале категорий (хорошее состояние – 38–40, удовлетворительное – 36–37, недовлетворительное – 31–35, усыхающие деревья – менее 30 баллов).

Для определения содержания в листьях аскорбиновой кислоты (АК) и танинов были выбраны по 20 растений *B. pendula* и *P. balsamifera* с каждого участка, которые имели наилучшее жизненное состояние в насаждении. В период активной вегетации, т. е. в июне, июле и августе, у учетных особей проводили отбор проб листьев срединной формации на годичном вегетативном побеге (с нижней трети участка кроны южной экспозиции). В магистральных

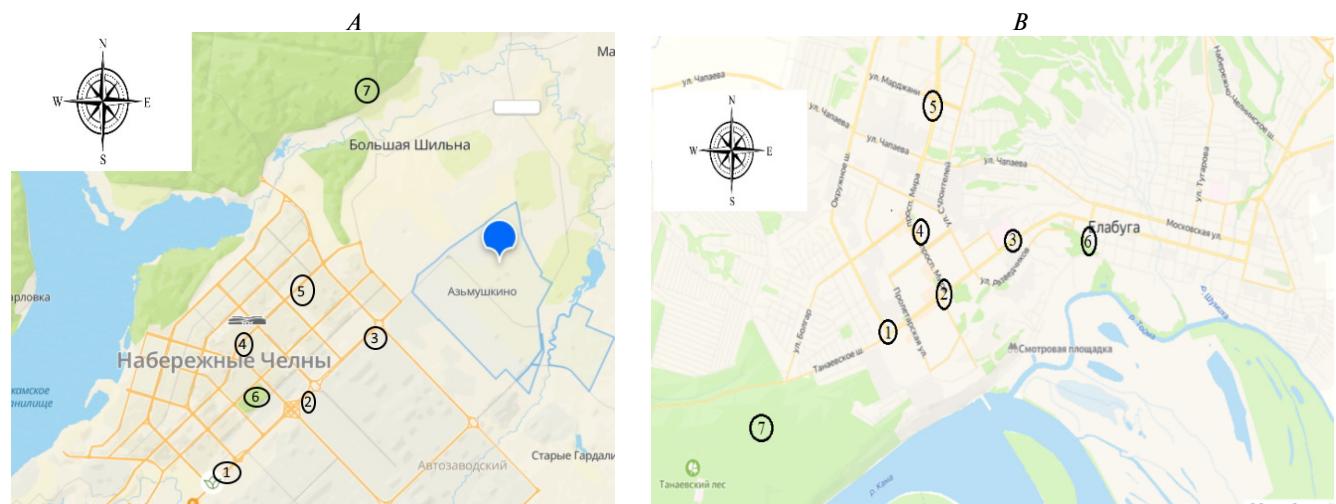


Рис. 2. Карта-схема закладки участков в г. Набережные Челны и г. Елабуга.

A – г. Набережные Челны: 1, 2, 3 – ул. Машиностроителей, 4, 5 – пр. Мира, 6 – Парк Гренада (контрольная зона), 7 – Челнинское участковое лесничество (контрольная зона). *B* – г. Елабуга: 1, 2, 3 – пр. Нефтяников, 4, 5 – пр. Мира, 6 – Александровский сад (контрольная зона), 7 – Танаевский лес (контрольная зона).
Масштаб 1 : 120000.

Fig. 2. Map of sample plots location in Naberezhnye Chelny and Yelabuga.

A – Naberezhnye Chelny: 1, 2, 3 – Mashinostroiteley Street, 4, 5 – Mira Avenue, 6 – Grenada Park (control zone), 7 – Chelny forest district (control zone). *B* – Yelabuga: 1, 2, 3 – Neftyanikov Avenue, 4, 5 – Mira Avenue, 6 – The Alexander’s Garden (control zone), 7 – Tanaevsky forest (control zone).

Scale 1:120000.

насаждениях часть кроны южной экспозиции была обращена непосредственно к проспекту.

Относительное жизненное состояние древостоя (ОЖС) оценивали по методике В. А. Алексеева [1]. При значении относительного жизненного состояния от 100 до 80% древостой относили к «здоровому», при 79–50 – «ослабленному», при 49–20 – «сильно ослабленному», при 19% и ниже – «полностью разрушенному».

В лабораторных условиях определяли содержание аскорбиновой кислоты (АК) в листьях титриметрическим методом. Содержание конденсированных танинов определяли перманганатометрическим методом (метод Левентала в модификации Курсанова) [24]. Для каждой особи анализы проводили в трех повторностях.

Статистическую обработку полученных данных провели в пакете «Statistica 12»

с использованием методов дисперсионного многофакторного анализа ANOVA (при последующей оценке различий методом TuKey HSD test и Scheffe test). Различия считали достоверными при уровне значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате оценки относительного жизненного состояния древостоев выявлено: в зоне условного контроля (ЗУК) древостои обоих исследуемых видов относятся к здоровым (ОЖС в среднем 81%), а в магистральных посадках г. Елабуги и г. Набережные Челны – ослабленные (ОЖС = 73–75 и 68–71% соответственно). У особей, произрастающих в г. Набережные Челны, отмечено большее поражение фотосинтетического аппарата по сравнению с деревьями из г. Елабуга, что отразилось в уменьшении итоговых баллов жизненного состояния (рис. 3)

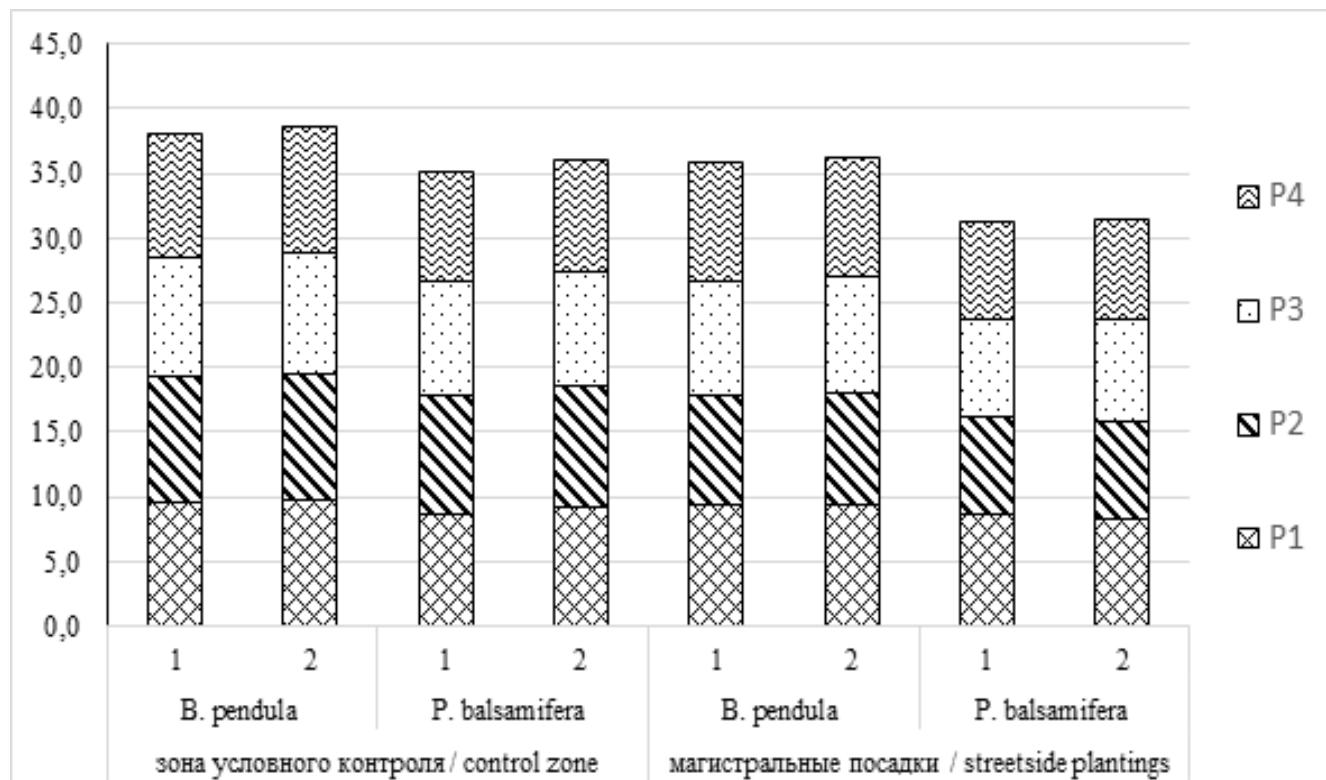


Рис. 3. Жизненное состояние *Betula pendula* и *Populus balsamifera* в различных насаждениях.

Примечание: Р1 – количество живых ветвей в кронах деревьев; Р2 – степень облистенности крон; Р3 – количество живых (без некрозов) листьев в кронах; Р4 – среднее количество живой площади листа; 1 – Набережные Челны, 2 – Елабуга. Статистически значимые различия между баллами жизненного состояния в контроле и магистральных посадках ($p < 0.05$). По вертикали: баллы; по горизонтали: город.

Fig. 3. Life status of *Betula pendula* and *Populus balsamifera* in different plantings.

Note: P1 – number of live branches in tree crowns; P2 – degree of crown foliation; P3 – number of live (without necrosis) leaves in crowns; P4 – average live leaf area; 1 – Naberezhnye Chelny, 2 – Yelabuga. Statistically significant differences between vitality scores in the control zone and streetside plantings ($p < 0.05$).

X-axis: score; y-axis: settlement.

и величине ОЖС. Таким образом, можно заключить, что в магистральных посадках как г. Елабуги, так и г. Набережные Челны, оба исследуемые вида *B. pendula* и *P. balsamifera* испытывают негативное воздействие урбанизации различной интенсивности.

С целью компенсации негативного воздействия растения задействуют разнообразные механизмы, которые связаны с изменением метаболитного состава, в частности, содержания аскорбиновой кислоты, являющейся мощным антиоксидантом. Проведенный дисперсионный анализ выявил существенные различия в содержании АК, связанные с видовыми особенностями растений ($p < 0.05$), комплексом условий места произрастания, периодом вегетации, годом проведения исследований и взаимодействием данных факторов.

В г. Набережные Челны в 2019–2023 гг. наибольшее количество АК в листьях обоих исследуемых видов наблюдалось в июне в магистральных посадках и значительно превышало контрольные значения: у *P. balsamifera* на 0.53, 0.45, 0.46, 0.51 и 0.35, а у *B. pendula* – на 0.27, 0.29, 0.26, 0.17 и 0.72 мг/г, соответственно (рис. 4). В июле у обоих видов отмечается резкое снижение содержания АК как в контроле, так и в МП, при этом различия в содержании АК в листьях *B. pendula* недостоверны между ЗУК и МП, а у *P. balsamifera* в МП наблюдается достоверно более высокое содержание данного метаболита. В августе картина меняется: в контроле наблюдается снижение содержания АК в листьях у обоих видов; в МП в период 2019–2023 гг. у *B. pendula* наблюдается увеличение АК на 0.40, 0.46, 0.47, 0.38, и 0.42 мг/г относительно контрольных величин, а у *P. balsamifera* – продолжается снижение содержания АК. Наблюдаемые закономерности в изменении содержания АК в листьях *B. pendula* и *P. balsamifera* в контроле и магистральных посадках г. Набережные Челны сохранились на протяжении всего периода исследования, резких изменений не отмечалось. В г. Елабуга закономерности накопления и расходования АК в листьях *B. pendula* и *P. balsamifera* в контроле и МП имели сходные черты с таковыми у растений из г. Набережные Челны (рис. 5). Следует отметить, что в целом содержание АК в листовой пластинке *P. balsamifera* в исследуемых точках за весь период исследования было меньше по сравнению с листьями *B. pendula* (рис. 4, 5).

В условиях породных отвалов Кузбасса Е. Ю. Колмогоровой (2017) отмечено, что максимальное снижение АК в листьях *B. pendula* относительно контроля наблюдается в июне – на 30%, минимальное – в августе – на 13.6% [25]. В наших исследованиях, наоборот, отмечается повышение содержания АК в листьях *B. pendula* в магистральных посадках по отношению к ЗУК. В то же время наши результаты согласуются с данными И. Л. Бухариной и др. (2007) из Уральского региона. Авторы отмечают, что повышение степени техногенной нагрузки приводит к возрастанию содержания аскорбиновой кислоты в листьях изучаемых видов древесных растений в санитарно-защитных насаждениях промышленных предприятий [3].

Важную роль в формировании адаптивных реакций у древесных растений играют фенольные соединения, к которым относятся танины. Механизм действия танинов на растительный организм до конца неясен, но при этом отмечается их повышенное содержание в растениях в стрессовых условиях.

Проведенный дисперсионный анализ выявил существенные различия в содержании танинов в листьях исследуемых растений, связанные с видовыми особенностями ($p < 0.05$), комплексом условий места произрастания, периодом вегетации, годом проведения исследований и взаимодействием данных факторов.

Результаты исследований показали, что у *B. pendula* и *P. balsamifera* в контроле и МП содержание танинов в листьях возрастает в ходе вегетации, достигая максимальных значений в августе (рис. 6, 7). Содержание танинов в листьях *B. pendula* в условиях магистральных посадок г. Набережные Челны было достоверно ниже по сравнению с контролем: в июне на 0.58, 0.42, 0.31 (кроме 2022, 2023 гг.), в июле на 0.66, 0.69, 1.07 и 0.53 (кроме 2021 г.), в августе – 1.73, 1.38, 1.64, 0.78 и 1.06 мг/г соответственно в период 2019–2023 гг. В г. Елабуга отмечалась аналогичная закономерность снижения содержания танинов у *B. pendula* в магистральных посадках относительно контроля: в июне на 0.73, 0.34, 0.19 и 0.43 (кроме 2023 г.), в июле на 0.58, 0.26, 0.43, 0.52 и 0.22, в августе на 1.70, 1.37, 1.58, 1.48 и 1.37 мг/г. Таким образом, у *B. pendula*, произрастающей в магистральных посадках обоих городов, наблюдается меньшее содержание танинов в листьях во все сроки наблюдения

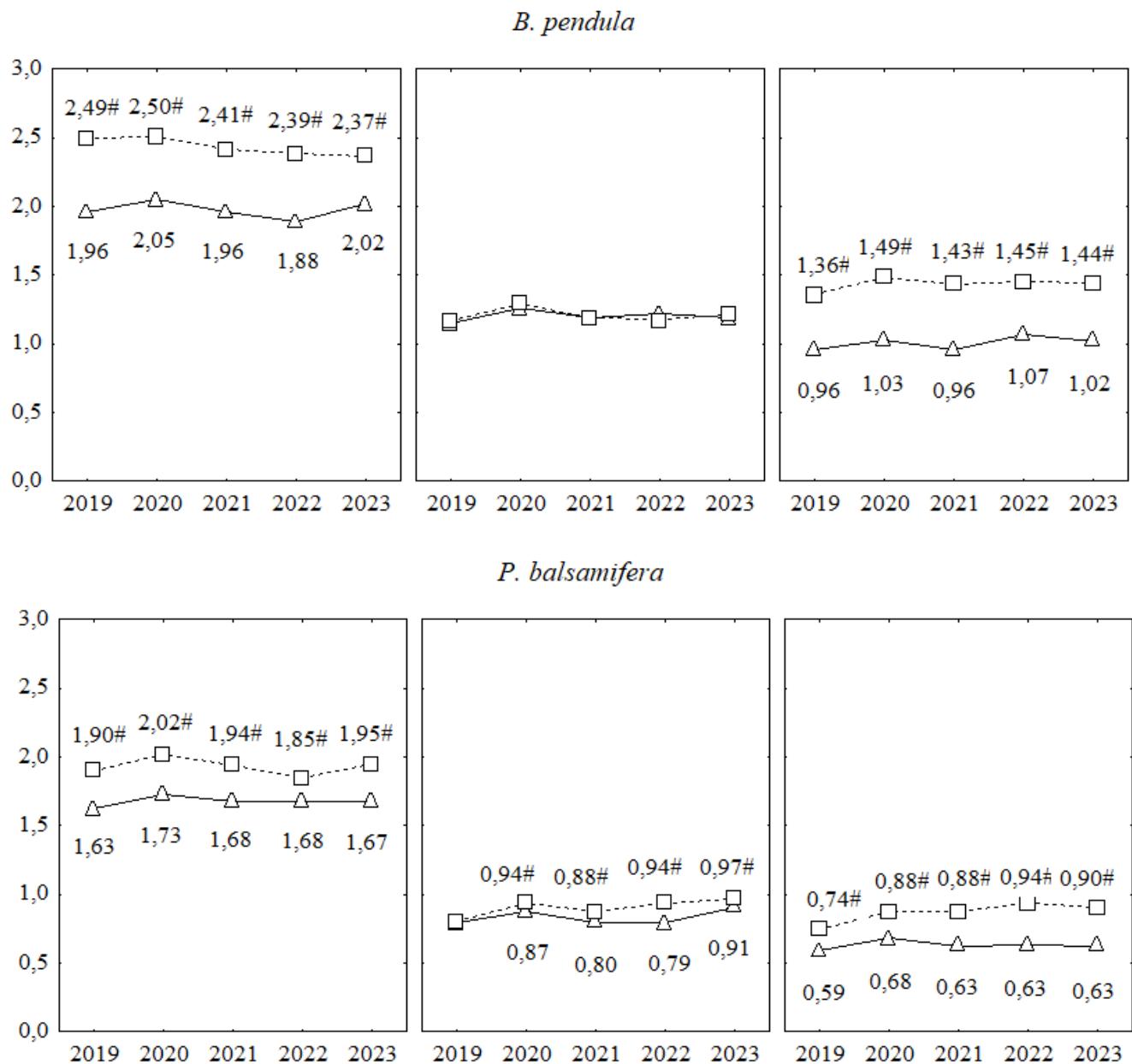


Рис. 4. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях *Betula pendula* и *Populus balsamifera* (г. Набережные Челны).
Примечание: # – статистически значимые различия по сравнению с контролем ($p < 0.05$); -Δ- – зона контроля; -□- – магистральные посадки.

По вертикали: мг/г сух. в-ва; по горизонтали: A – июнь, B – июль, C – август.

Fig. 4. Ascorbic acid content in leaves of *Betula pendula* and *Populus balsamifera* (Naberezhnye Chelny).

Note: # – statistically significant differences compared to the control ($p < 0.05$); -Δ- – control zone; -□- – streetside plantings.

X-axis: mg/g dry matter; y-axis: A – June, B – July, C – August.

по сравнению с контрольными растениями, что может свидетельствовать об участии танинов в ответной реакции на воздействие стрессовых факторов.

Напротив, содержание танинов в листьях *P. balsamifera*, произрастающего в магистральных посадках обоих городов, было больше

контрольных величин (рис. 6, 7). В г. Набережных Челнах достоверные превышения составили в июне (кроме 2019 г.) 0.20, 0.53, 0.25, 0.41 мг/г, в июле 1.02, 1.15, 1.25, 1.15 и 0.69, в августе 0.41, 0.43, 0.20, 0.65 и 0.32 мг/г соответственно за период 2019–2023 гг. В г. Елабуга достоверные превышения отмечены в июне на 0.23 мг/г только

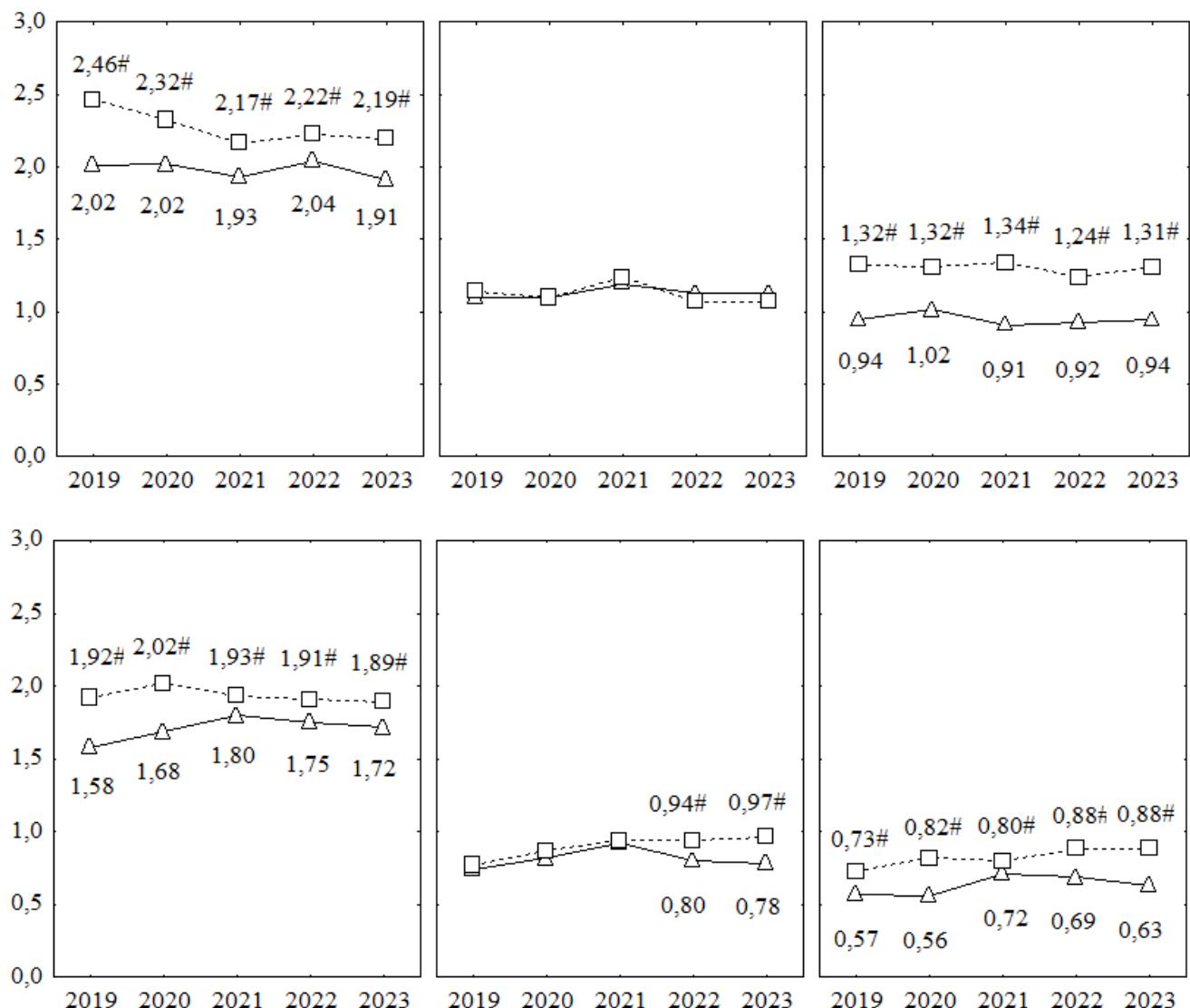


Рис. 5. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях *Betula pendula* и *Populus balsamifera* (г. Елабуга).

Примечание: # – статистически значимые различия по сравнению с контролем ($p < 0.05$); -Δ- – зона контроля; -□- – магистральные посадки.

По вертикали: мг/г сух. в-ва; по горизонтали: А – июнь, В – июль, С – август.

Fig. 5. Ascorbic acid content in leaves of *Betula pendula* and *Populus balsamifera* (Yelabuga).

Note: # – statistically significant differences compared to the control ($p < 0.05$); -Δ- – control zone; -□- – streetside plantings.
X-axis: mg/g dry matter; y-axis: A – June, B – July, C – August.

в 2023 г., в июле на 0.90, 0.52, 1.05, 0.78 и 0.75, в августе на 0.42, 0.09, 0.14, 0.29 и 0.39 соответственно в период исследования. Следовательно, можно заключить, что *P. balsamifera* проявляет специфическую реакцию в условиях магистральных посадок обоих городов, что связано с неблагоприятными условиями произрастания и активным участием данного метаболита в защитной реакции на неблагоприятные факторы городской среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное многолетнее (2019–2023 гг.) исследование жизненного состояния и динамики содержания аскорбиновой кислоты и танинов в листьях *Betula pendula* Roth. и *Populus balsamifera* L., произрастающих в условно фоновых зонах и магистральных насаждениях городов Нижнего Прикамья Республики Татарстан – г. Елабуга и г. Набережные Челны, позволяет сделать следующее заключение. У исследуемых видов

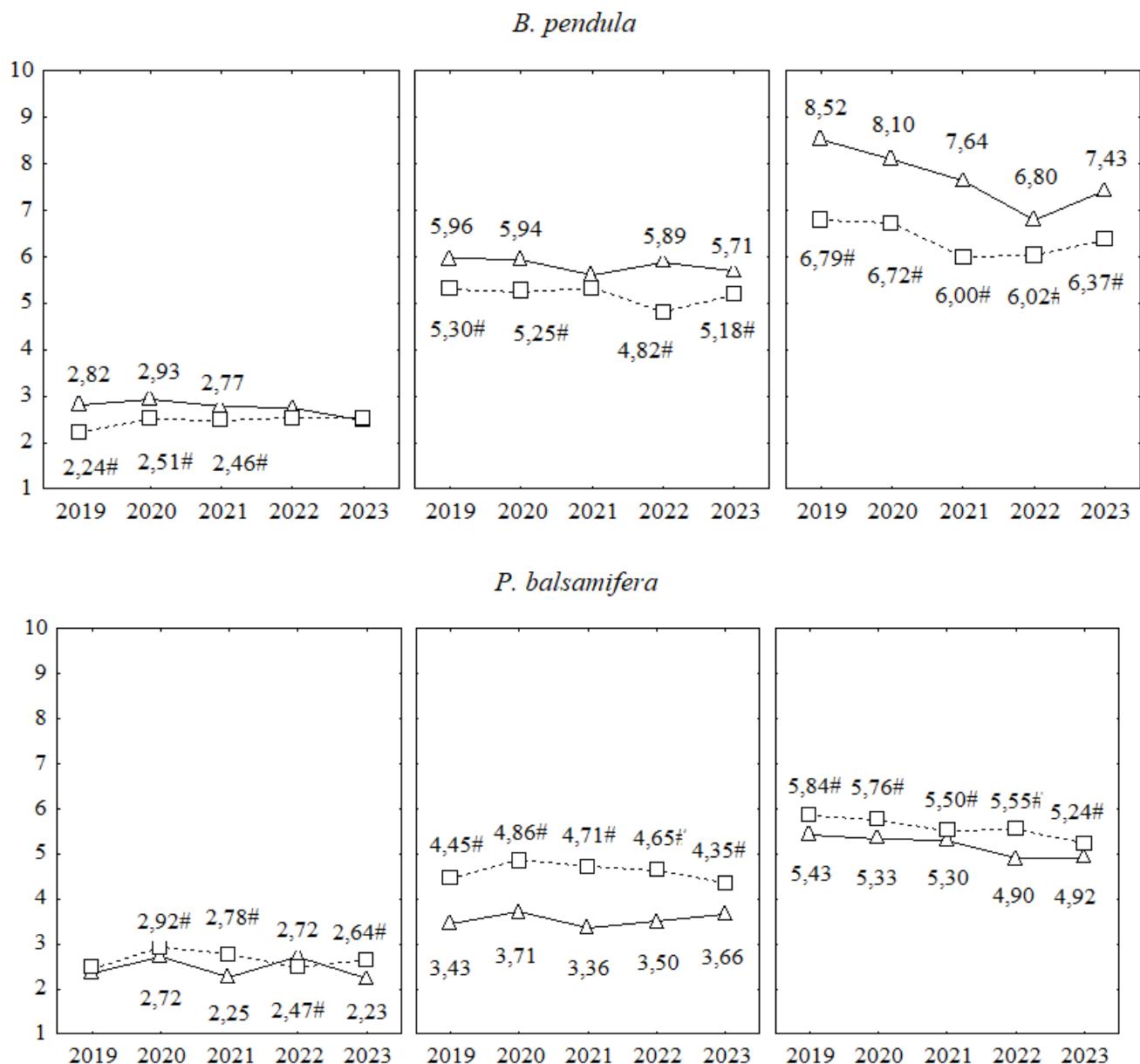


Рис. 6. Содержание танинов в листьях *Betula pendula* и *Populus balsamifera* (г. Набережные Челны).

Примечание: # – статистически значимые различия по сравнению с контролем ($p < 0.05$); -Δ- – зона контроля; -□- – магистральные посадки.

По вертикали: мг/г сух. в-ва; по горизонтали: А – июнь, В – июль, С – август.

Fig. 6. Tannin content in the leaves of *Betula pendula* and *Populus balsamifera* (Naberezhnye Chelny).

Note: # – statistically significant differences compared to the control ($p < 0.05$); -Δ- – control zone; -□- – streetside plantings.

X-axis: mg/g dry matter; y-axis: A – June, B – July, C – August.

отмечается примерно равное снижение жизненного состояния в условиях магистральных посадок по сравнению с контрольными насаждениями, что свидетельствует о сходном уровне негативного воздействия в г. Елабуга и г. Набережные Челны. Выявлены общие закономерности и особенности в изменении содержания аскорбиновой кислоты и танинов в листьях *B. pendula* и *P. balsamifera*

в течение вегетационных сезонов 2019–2023 гг. на территории обоих городов. Аскорбиновая кислота выполняет защитную функцию для растений в начале вегетации, о чем свидетельствует ее максимальное содержание в листьях обоих исследуемых видов в июне, а к концу вегетации ее содержание уменьшается. Напротив, содержание танинов в листьях как *B. pendula*, так и *P. balsamifera*

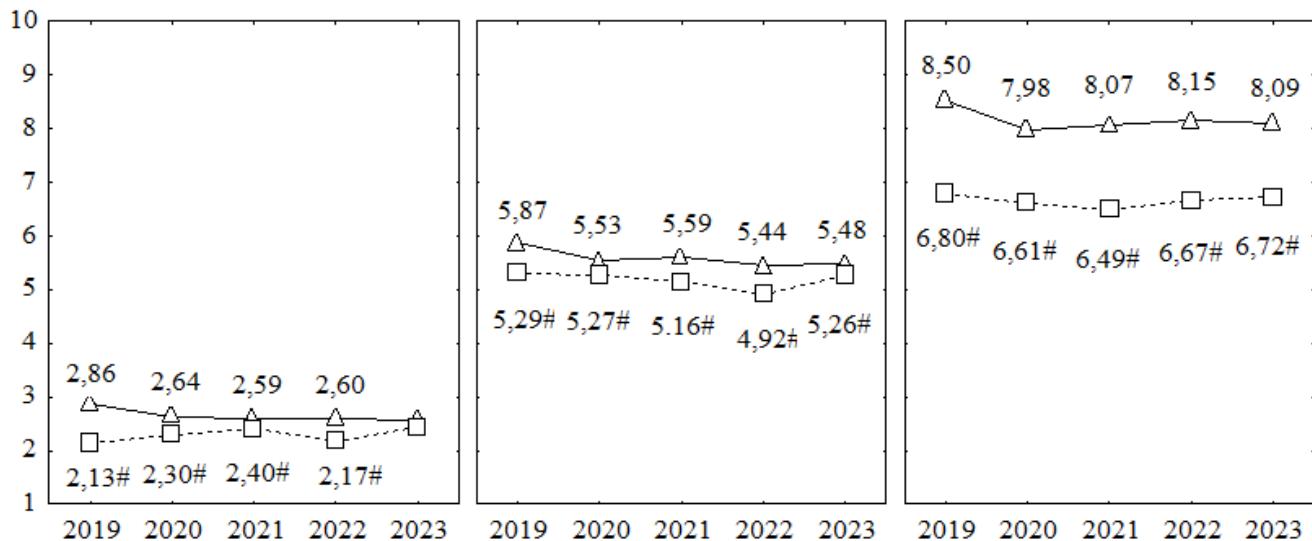
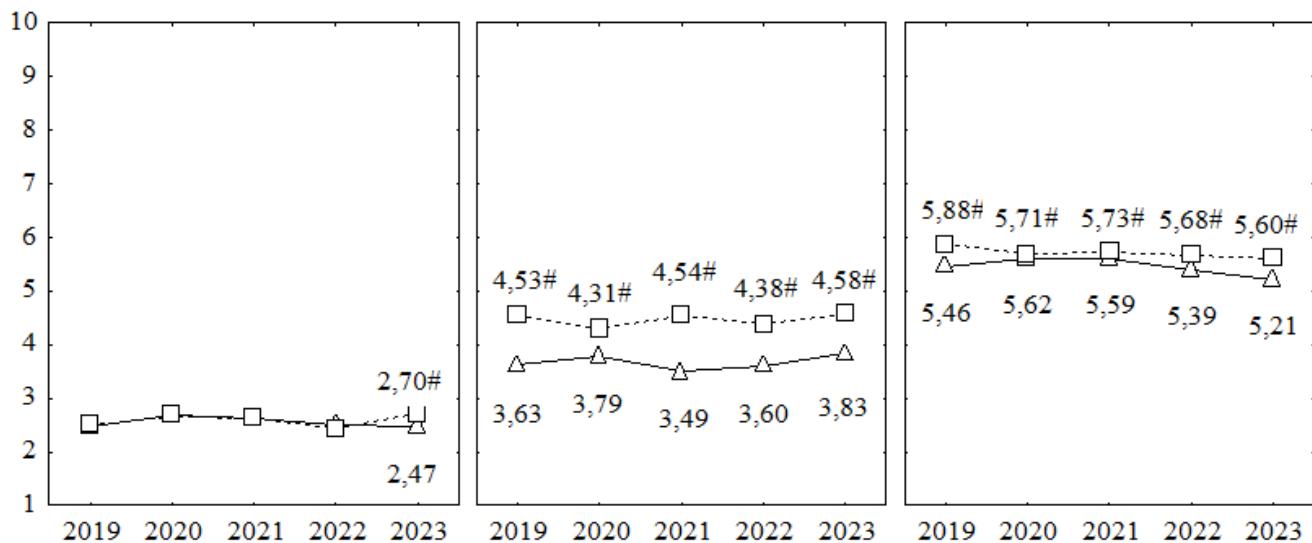
B. pendula*P. balsamifera*

Рис. 7. Содержание танинов в листьях *Betula pendula* и *Populus balsamifera* (г. Елабуга).

Примечание: # – статистически значимые различия по сравнению с контролем ($p < 0.05$); -Δ- – зона контроля; -□- – магистральные посадки.

По вертикали: мг/г сух. в-ва; по горизонтали: A – июнь, B – июль, C – август.

Fig. 7. Tannin content in leaves of *Betula pendula* and *Populus balsamifera* (Yelabuga).

Note: # – statistically significant differences compared to the control ($p < 0.05$); -Δ- – control zone; -□- – streetside plantings.

X-axis: mg/g dry matter; y-axis: A – June, B – July, C – August.

возрастает к концу вегетации, что указывает на их защитную роль ближе к концу вегетации. Содержание танинов в листьях *B. pendula* в магистральных посадках обоих городов меньше по сравнению с контрольными величинами. У *P. balsamifera*, напротив, накапливается больше танинов в листьях деревьев в магистральных посадках обоих городов по отношению к контрольным значениям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по теме Государственного задания “Поиск селекционно-ценного генетического материала для создания новых генотипов древесно-кустарниковых пород методами молекулярной селекции” (№ FNFE-2022-0009).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цандекова О. Л., Седельникова Л. Л. 2022. Содержание аскорбиновой кислоты, танинов и общей золы в листьях декоративных многолетников рода *Hosta* Tratt. в условиях урбанизированной среды. — Труды Карагандинского научного центра Российской академии наук. 7: 5–12.
<https://elibrary.ru/zcowaz>
2. Li C., Li J., Du X., Zhang J., Zou Y., Liu Y., Li Y., Lin H., Li H., Liu D., Lu H. 2020. Chloroplast thylakoidal ascorbate peroxidase, PtotAPX has enhanced resistance to oxidative stress in *Populus tomentosa*. — Int. J. Mol. Sci. 23(6): 3340.
<https://doi.org/10.3390/ijms23063340>
3. Бухарина И. Л., Поварницина Т. М., Ведерников К. Е. 2007. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск. 216 с.
<http://elibrary.udsu.ru/xmlui/handle/123456789/6336>
4. Singh H., Yadav M., Kumar N., Kumar A., Kumar M. 2020. Assessing adaptation and mitigation potential of roadside trees under the influence of vehicular emissions: A case study of *Grevillea robusta* and *Mangifera indica* planted in an urban city of India. — PLoS One. 15(1): e0227380.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227380>
5. Зиновьев В. В., Пестов С. В. 2021. Биоповреждения листьев деревьев в зеленых насаждениях г. Кирова. — Принципы экологии. 4(42): 38–48.
<https://elibrary.ru/vzdzmt>
6. Иерономова В. В., Исламова Э. И. 2024. Оценка влияния урбанизированной среды на жизненное состояние древесных насаждений г. Тюмени. — Проблемы региональной экологии. 2: 48–51.
<https://doi.org/10.24412/1728-323X-2024-2-48-51>
7. Баландайкин М. Э. 2014. Коррелирование содержание аскорбиновой кислоты в ассимиляционном аппарате *Betula pendula* Roth. С действием патологического агента. — Химия растительного сырья. 1: 153–157.
<https://elibrary.ru/snncsz>
8. Стасова В. В., Скрипальщикова Л. Н., Астраханцева Н. В., Барченков А. П. 2023. Фотосинтетические пигменты в листьях березы повислой при техногенном воздействии. — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 3: 35–47.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-3-35-47>
9. Цветкова Н. В. 2023. Особенности роста тополя бальзамического *Populus balsamifera* L. в условиях городской среды. — Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 246: 141–151.
<https://elibrary.ru/bdqkaz>
10. Догадина М. А., Игнатова Г. А., Степанова Е. И., Правдюк А. И., Криворотова Е. И. 2023. Декоративные кустарники в адаптивных системах озеленения урбоэкосреды Центрально-Черноземного района РФ (на примере Орловской области). — Journal of Agriculture and Environment. 11(39): 18.
<https://doi.org/10.23649/JAE.2023.39.20>
11. Ерофеева Е. А., Гелашивили Д. Б., Кузнецов М. Д., Лисицына О. С., Нижегородцев А. А., Савинов А. Б., Юнина В. П., Сидоренко М. В. 2023. Влияние автотранспортного загрязнения воздуха на физиолого-биохимические показатели листа *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. — Экология урбанизированных территорий. 2: 55–60.
<https://doi.org/10.24412/1816-1863-2023-2-55-60>
12. Юст Н. А., Тимченко Н. А., Козлова А. Б., Пакусина А. П., Щербакова О. Н. 2022. Экологические особенности *Pinus sylvestris* L. и видов рода *Populus* L. в озеленении Благовещенска (Амурская область). — АгроЭкоИнфо. 6(54): 1–14.
<https://elibrary.ru/dnbdfgi>
13. Андреева И. В., Морев Д. В., Таллер Е. Б., Васенев И. И. 2021. Сравнительная оценка экологического состояния лесопарковых зон Тимирязевского района города Москвы. — АгроЭкоИнфо. 6(48).
<https://doi.org/10.51419/20216630>
14. Захаров А. Б., Бессчетнов В. П. 2019. Аномалии ветвления березы (*Betula*) в защитных лесных полосах автомагистралей. — Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 5(371): 95–104.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.5.95>
15. Клевцова М. А. 2022. Биоиндикационная оценка урбанизированных территорий с разной степенью антропогенной нагрузки (на примере города Белгорода). — Астраханский вестник экологического образования. 5(71): 191–199.
<https://doi.org/10.36698/2304-5957-2022-5-191-199>

16. Тұрмұхаметова Н. В. 2020. Оценка состояния среды Йошкар-Олы по морфометрическим показателям *Betula pendula* Roth. — Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2: 197–204.
<https://doi.org/10.31857/S0002332920020095>
17. Храмова Е. П., Сырова С. Я., Кукушкина Т. А., Шалдаева Т. М. 2023. Биологически активные вещества и антиоксидантная активность растений рода *Caragana* из Горного Алтая. — Химия растительного сырья. 1: 145–156.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.20230111429>
18. Кузьмина А. М. 2024. Влияние условий произрастания на активность аскорбинатоксидазы и полифенолоксидазы в листьях древесных растений. — Принципы экологии. 2(52): 18–27.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2024.14602>
19. Овчинникова Е. С., Воскресенская О. Л. 2022. Морфометрические параметры представителей рода *Populus* в условиях города Йошкар-Олы. — Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. 2(42): 73–84.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2022.42.7>
20. Николаевский В. С. Николаевский Н. Г., Козлова Е. А. 1999. Методы оценки состояния древесных растений и степени влияния на них неблагоприятных факторов. — Лесной вестник. 2(7): 76–77.
<https://elibrary.ru/hbglgp>
21. Панкова Т. И., Протасова М. В., Белова Т. А. 2019. Флуктуирующая асимметрия листовых пластинок *Betula pendula* Roth. в различных функциональных зонах г. Курска и ее изменение под влиянием тяжелых металлов. — Проблемы региональной экологии. 6: 21–26.
<https://elibrary.ru/urlzgb>
22. Государственный доклад «О состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды Республики Татарстан в 2023 году». 2024. Казань. 402 с.
https://eco.tatarstan.ru/file/pub/pub_4211473.pdf
23. Алексеев В. А. 1990. Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем. — В кн.: Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л. С. 38–53.
24. Бухарина И. Л., Любимова О. В. 2009. Биохимия растений: учебно-метод. пос. Ижевск. 51 с.
25. Колмогорова Е. Ю. 2017. Морфофизиологическая оценка состояния бересклета *(Betula pendula* Roth), произрастающей в условиях породного отвала Кедровского угольного разреза. — Вестник КрасГАУ. 6(129): 135–140.
<https://elibrary.ru/ytnvtx>

Ecological and Physiological State of *Betula Pendula* and *Populus Balsamifera* in Anthropogenic Environment

© 2025. P. A. Kuzmin

Federal Scientific Center of Agroecology, Complex Melioration and Protective Afforestation of the Russian Academy of Sciences,

Federal Research Center of Agroecology of the Russian Academy of Sciences, Volgograd, Russia

e-mail: kuzmin-p@yfanc.ru

Abstract. The vital state and the dynamics of ascorbic acid and tannins content in leaves of *Betula pendula* Roth. and *Populus balsamifera* L., growing in the streetside plantings of the Lower Kama region of the Republic of Tatarstan – the town of Yelabuga and the city of Naberezhnye Chelny were studied. In the streetside plantings of Yelabuga and Naberezhnye Chelny, the studied species showed a decrease in their vital state compared to the control, which indicates a similar level of negative impact. Under the anthropogenic stress in leaves of the studied species, an increase in the content of ascorbic acid is observed in the initial stages of vegetation, and of tannins – by its end, which indicates the protective role of the latter closer to the end of growing season. A higher content of ascorbic acid in the studied species was registered in the city of Naberezhnye Chelny, compared to the town of Yelabuga, which indicates a more active response against higher anthropogenic load in bigger city.

Keywords: *Betula pendula*, *Populus balsamifera*, anthropogenic environment, vital state, ascorbic acid, tannins, Lower Kama region

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the research program of the State assignment “Search for valuable breeding genetic material for the creation of new genotypes of tree and shrub species using molecular selection methods” (No. FNFE-2022-0009).

REFERENCES

1. *Tsandekova O. L., Sedelnikova L. L.* 2022. The content of ascorbic acid, tannins and total ash in the leaves of ornamental perennials of the genus *Hosta* Tratt. in an urbanized environment. — Transactions of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 7: 5–12.
<https://elibrary.ru/zcowaz> (In Russian)
2. *Li C., Li J., Du X., Zhang J., Zou Y., Liu Y., Li Y., Lin H., Li H., Liu D., Lu H.* 2020. Chloroplast thylakoidal ascorbate peroxidase, PtotAPX, has enhanced resistance to oxidative stress in *Populus tomentosa*. — Int. J. Mol. Sci. 23(6): 3340.
<https://doi.org/10.3390/ijms23063340>
3. *Bukharina I. L., Povarnitsyna T. M., Vedernikov K. E.* 2007. [Ecological and biological characteristics of woody plants in an urban environment]. Izhevsk. 216 p.
<http://elibrary.udsu.ru/xmlui/handle/123456789/6336> (In Russian)
4. *Singh H., Yadav M., Kumar N., Kumar A., Kumar M.* 2020. Assessing adaptation and mitigation potential of roadside trees under the influence of vehicular emissions: A case study of *Grevillea robusta* and *Mangifera indica* planted in an urban city of India. — PLoS One. 15(1): e0227380.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227380>
5. *Zinoviev V. V., Pestov S. V.* 2021. Biological damage to tree leaves in green spaces of Kirov. — Principy èkologii. 4(42): 38–48.
<https://elibrary.ru/vzdzmt> (In Russian)
6. *Ieronova V. V., Islamova E. I.* 2024. Assessment of the impact of the urbanized environment on the vital state of tree plantations in Tyumen. — Regional Environmental Issues. 2: 48–51.
<https://doi.org/10.24412/1728-323X-2024-2-48-51> (In Russian)
7. *Balandaykin M. E.* 2014. Correlation of content ascorbic acid in the assimilation apparatus *Betula pendula* Roth. with the agent by pathological. — Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 1: 153–157.
<https://elibrary.ru/snnccsz> (In Russian)
8. *Stasova V. V., Skripal'shchikova L. N., Astrakhantseva N. V., Barchenkov A. P.* 2023. Photosynthetic pigments in silver birch leaves (*Betula pendula* Roth.) under technogenic load. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 3: 35–47.
<https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-3-35-47> (In Russian)
9. *Tsvetkova N. V.* 2023. Features of the growth of balsamic poplar *Populus balsamifera* L. in an urban environment. — Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhniceskoj Akademii. 246: 141–151.
<https://elibrary.ru/bdqkaz> (In Russian)
10. *Dogadina M. A., Ignatova G. A., Stepanova E. I., Pravdyuk A. I., Krivorotova Y. I.* 2023. Ornamental shrubs in adaptive landscaping systems in the urban ecosystem of the Central Black Earth Region of the Russian Federation (on the example of Orel Oblast). — Journal of Agriculture and Environment. 11(39): 18.
<https://doi.org/10.23649/JAE.2023.39.20> (In Russian)
11. *Erofeeva E. A., Gelashvili D. B., Kuznetsov M. D., Lisitsyna O. S., Nizhegorodtsev A. A., Savinov A. B., Yunina V. P., Sidorenko M. V.* 2023. The effect of traffic-related air pollution on the physiological and biochemical parameters of *Tilia cordata* Mill. and *Betula pendula* Roth leaf. — Ecology of Urban Areas. 2: 55–60.
<https://doi.org/10.24412/1816-1863-2023-2-55-60> (In Russian)
12. *Yust N. A., Timchenko N. A., Kozlova A. B., Pakusina A. P., Shcherbakova O. N.* 2022. [Ecological features of *Pinus sylvestris* L. and species of the genus *Populus* L. in landscaping of Blagoveshchensk (Amur region)]. — AgroEcoInfo. 6(54).
<https://elibrary.ru/dnbdgi> (In Russian)
13. *Andreeva I. V., Morev D. V., Taller E. B., Vasenev I. I.* 2021. [Comparative assessment of the ecological state of the Timiryazevsky district forest park zones in Moscow]. — AgroEcoInfo. 6(48).
<https://doi.org/10.51419/20216630> (In Russian)

14. *Zakharov A. B., Besschetnov V. P.* 2019. Anomalies in birch (*Betula*) branching in protective forest belts of highways. — Lesnoy Zhurnal (Russian Forestry Journal). 5(371): 95–104.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2019.5.95> (In Russian)
15. *Klevtsova M. A.* 2022. Bioindication assessment of urbanized territories with different degrees of anthropogenic loads (for example of the Belgorod city). — Astrakhan Bulletin of Ecological Education. 5(71): 191–199.
<https://doi.org/10.36698/2304-5957-2022-5-191-199> (In Russian)
16. *Turmukhametova N. V.* 2020. Evaluation of the state of the environment in Yoshkar-Ola using morphometric indicators of *Betula pendula* Roth. — Biology Bulletin. 47(2): 191–197.
<https://doi.org/10.1134/S1062359020020090>
17. *Khramova E. P., Syeva S. Ya., Kukushkina T. A., Shaldaeva T. M.* 2023. Biologically active compounds and anti-oxidant activity of the plants from the Mountain Altai of the *Caragana* genus. — Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 1: 145–156.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.20230111429> (In Russian)
18. *Kuzmina A. M.* 2024. Influence of growing conditions on the activity of ascorbate oxidase and polyphenol oxidase in the leaves of woody plants. — Principles of Ecology. 2(52): 18–27.
<https://doi.org/10.15393/j1.art.2024.14602> (In Russian)
19. *Ovchinnikova E. S., Voskresenskaya O. L.* 2022. Morphometric parameters of some species of the *Populus* genus in the conditions of Yoshkar-Ola city. — Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal. 2(42): 73–84.
<https://doi.org/10.32516/2303-9922.2022.42.7> (In Russian)
20. *Nikolaevsky V. S., Nikolaevsky N. G., Kozlova E. A.* 1999. Methods for assessing the condition of woody plants and the degree of the impact of unfavorable factors. — Lesnoy Vestnik. 2(7): 76–77.
<https://elibrary.ru/hbglgp> (In Russian)
21. *Pankova T. I., Protasova M. V., Belova T. A.* 2019. Fluctuating asymmetry of *Betula pendula* Roth. leaf lamellas in different functional zones of Kursk and its change under the influence of heavy metals. — Regional Environment Issues. 6: 21–26.
<https://elibrary.ru/urlzgb> (In Russian)
22. *State report «On the state of natural resources and environmental protection of the Republic of Tatarstan in 2023».* 2024. Kazan. 402 p.
https://eco.tatarstan.ru/file/pub/pub_4211473.pdf (In Russian)
23. *Alekseev V.A.* 1990. [Some aspects of diagnostics and classification of forest ecosystems damaged by pollution]. — In: [Forest ecosystems and atmospheric pollution]. P. 38–53. (In Russian)
24. *Bukharina I. L., Lyubimova O. V.* 2009. [Plant biochemistry: study guide]. Izhevsk. 51 p. (In Russian)
25. *Kolmogorova E. Yu.* 2017. Morphophysiological estimation of the state of the birch (*Betula pendula* Roth) growing in the conditions of the spoil dump Kedrovsky coal mine. — Bulletin of KrasGAU. 6(129): 135–140.
<https://elibrary.ru/ytnvtx> (In Russian)

===== АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ =====

УДК 581.192.1

**СОДЕРЖАНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ
VACCINIUM VITIS-IDAEA (ERICACEAE) В ВОСТОЧНОМ ЗАБАЙКАЛЬЕ**

© 2025 г. В. П. Макаров

Институт природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН, г. Чита, Россия

e-mail: vm2853@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2024 г.

После доработки 14.06.2024 г.

Принята к публикации 10.11.2024 г.

Исследования содержания 47 химических элементов в листьях брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. на территории Восточного Забайкалья выявили особенности их накопления из почвы. Образцы листьев и верхнего (0–20 см) горизонта почвы собраны на 15 пробных площадях, расположенных на разном удалении от горнодобывающих предприятий; в качестве контроля выбран фоновый участок в районе Ингодинского научного стационара. Содержание элементов в растительных и почвенных образцах проанализировано масс-спектрометрическим методом. Установлено, что в листьях *V. vitis-idaea* преобладают эссенциальные элементы – K, Ca, Mg и P; среди микроэлементов доминируют Mn, Fe, Al и Ba. Особенностью элементного состава листьев исследуемого вида на обследованной территории является относительно низкое содержание жизненно необходимых макро- и микроэлементов, а также Sr, Rb, Ti, Ni, Pb, V, Li, Zr, Ga и Y по сравнению с другими регионами России. Значимая корреляция концентрации всех исследованных элементов в растениях и их валового содержания в почве отсутствует. Листья *V. vitis-idaea*, произрастающей вблизи горнодобывающих предприятий, удовлетворяют требованиям, предъявляемым к лекарственному сырью по содержанию Pb, Cd, Hg, а на большинстве пробных площадей и по содержанию As.

Ключевые слова: *Vaccinium vitis-idaea*, макро- и микроэлементы, Восточное Забайкалье, горнодобывающие предприятия

DOI: 10.31857/S0033994625010086, **EDN:** EGLQIS

Брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idaea* L.) – небольшой вечнозеленый кустарничек высотой 5–25 см из семейства Ericaceae. В лесных и лесостепных районах Восточного Забайкалья брусника является постоянным компонентом травяно-кустарникового покрова в большинстве типов леса. Растение отличается очень широкой экологической амплитудой, особенно по отношению к влаге. Встречается как на сухих, так и на заболоченных участках, часто растет на бедных и сильноокислых почвах. Средняя урожайность листьев брусники в Восточном Забайкалье довольно высокая (58–65 г/м²) [1].

Брусника представляет ценность не только как пищевое, но и как лекарственное растение. Известно, что цельные листья брусники и порошок из них используют в качестве мочегонного средства и при мочекаменной болезни [2].

Листья брусники имеют antimикробные, вяжущие и противовоспалительные свойства

благодаря содержанию в них флавоноидов, витаминов и дубильных веществ. Препараты, изготовленные на их основе, оказывают вяжущее и капилляроукрепляющее действие, а также повышают эффективность антибиотиков, стимулируют фагоцитоз и другие защитные силы организма, при этом действуют на организм щадящие [3].

Листья *V. vitis-idaea* являются важным источником фармацевтических ингредиентов с очень высоким антиоксидантным потенциалом. Их экстракты могут ингибировать экспрессию вируса гепатита С и рост клеток, чувствительных к промиелоцитарному лейкозу человека. Листья используются для снижения уровня холестерина и лечения расстройств желудка, ревматических заболеваний, инфекций мочевого пузыря и почек [4].

Фармакологическая активность растений зависит не только от наличия органических

компонентов, но и от уровня концентрации биологически важных микроэлементов и их комплексов. Оценка качества лекарственного сырья и возможности его использования в пищевых и лекарственных целях имеет особенную важность при сборах на территориях, подверженных техногенному воздействию [5]. Например, в южной части Польши в органах брусники на загрязненных участках вблизи цинкового завода были обнаружены повышенные по сравнению с более чистыми участками концентрации Cd, Pb, Zn и Fe. Накопление тяжелых металлов в бруснике приводило к увеличению содержания аскорбиновой кислоты, активности антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы). Накопление марганца вызывало снижение антиоксидантной реакции [6].

Вблизи крупного медеплавильного завода на Среднем Урале содержание Cu, Pb, Zn, Cd в плодах *V. vitis-idaea* в 4–18 раз превышало ПДК. Превышение содержания Cd и Pb в плодах было отмечено также и на расстоянии 30–60 км от завода [7]. В Республике Коми, в зоне воздействия выбросов целлюлозно-бумажного производства, в листьях брусники обнаружено увеличение, по сравнению с другими районами, содержания калия, фосфора и магния [8]. В условиях длительного атмосферного загрязнения выбросами медно-никелевого комбината «Североникель» (г. Мончегорск, Мурманская область) листья брусники характеризовались существенным снижением концентраций Mn и Zn [9].

Несмотря на то, что в литературе есть сведения об элементном составе брусники для многих регионов России и зарубежных стран, в пределах Восточного Забайкалья таких исследований не проводили.

Цель работы – провести сравнительный анализ содержания химических элементов в листьях *V. vitis-idaea* на фоновой территории Забайкальского края и в условиях влияния горнодобывающих предприятий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования были листья *Vaccinium vitis-idaea*, произрастающей в условиях техногенного воздействия 2-х горнодобывающих предприятий Забайкальского края: Быстринского ГОКа и Дарасунского рудника и вблизи Ингодинского научного стационара ИПРЭК

СО РАН – на фоновой территории, удаленной от промышленного загрязнения (рис. 1).

Быстриńskое полиметаллическое месторождение (медь, железо, золото и серебро) находится в 16 км к востоку от пос. Газимурский Завод. Дарасунское месторождение золота находится в районе пос. Вершино-Дарасунский, Тунгокоченского района. Приоритетными загрязнителями почв являются: Pb, Cd, Cu, Zn, Ni, As [10]. Ингодинский научный стационар ИПРЭК СО РАН расположен в 40 км южнее г. Чита, в лесной зоне, вдали от горнодобывающих предприятий.

Большая часть пробных площадей (ПП) для отбора листьев брусники расположена в районе Быстринского ГОКа (рис. 2, табл. 1). Абсолютная высота расположения пробных площадей находится в пределах 756–932 м над уровнем моря (табл. 1). Рельеф горный. Почвы преимущественно суглинистые, на территории Быстринского ГОКа представлены горные дерновые лесные; дерновые лесные насыщенные; темно-серые лесные; лугово-черноземные; луговые; лугово-болотные типы почв. Среднее содержание гумуса находится в пределах 4.17–15.3%, pH водный 5.9–6.9 [11].

Время отбора листьев в районе Быстринского ГОКа – вторая декада июня (фаза бутонизации), в районе рудника Дарасун – в первой декаде, а в районе Ингодинского стационара – в третьей декаде июля 2023 г. (не обнаружено цветков и плодов).

Для отбора растительных образцов верхнюю часть побегов брусники срезали секатором, по возможности равномерно на выделенной учетной площади 25 x 25 м. Количество мест отбора растительных образцов на площади составляло 10–15. Срезанные стебли объединяли в одну пробу и помещали в тканевый мешок с этикеткой, соответствующей месту отбора. Масса срезанных побегов составляла около 200 г. В полевых условиях образцы подсушивали в тени, чаще вне помещения. В лабораторных условиях листья отделяли от стеблей и подсушивали до воздушно-сухого состояния, затем измельчали с помощью кофемолки до порошкообразного состояния.

Образцы почвы отбирали одновременно на тех же площадях в слое 0–20 см методом конверта в пяти точках площадки. Почва представляла смесь органогенного и верхнего



Рис. 1. Расположение районов исследования (отмечено квадратом). Примечание. I – Ингодинский стационар; II – Дарасунский рудник; III – Быстринский ГОК.

Fig. 1. Location of the study areas (marked with a square). Note. I–Ingodinsky research station; II–Darasun mine; III–Bystrinsky MPP.

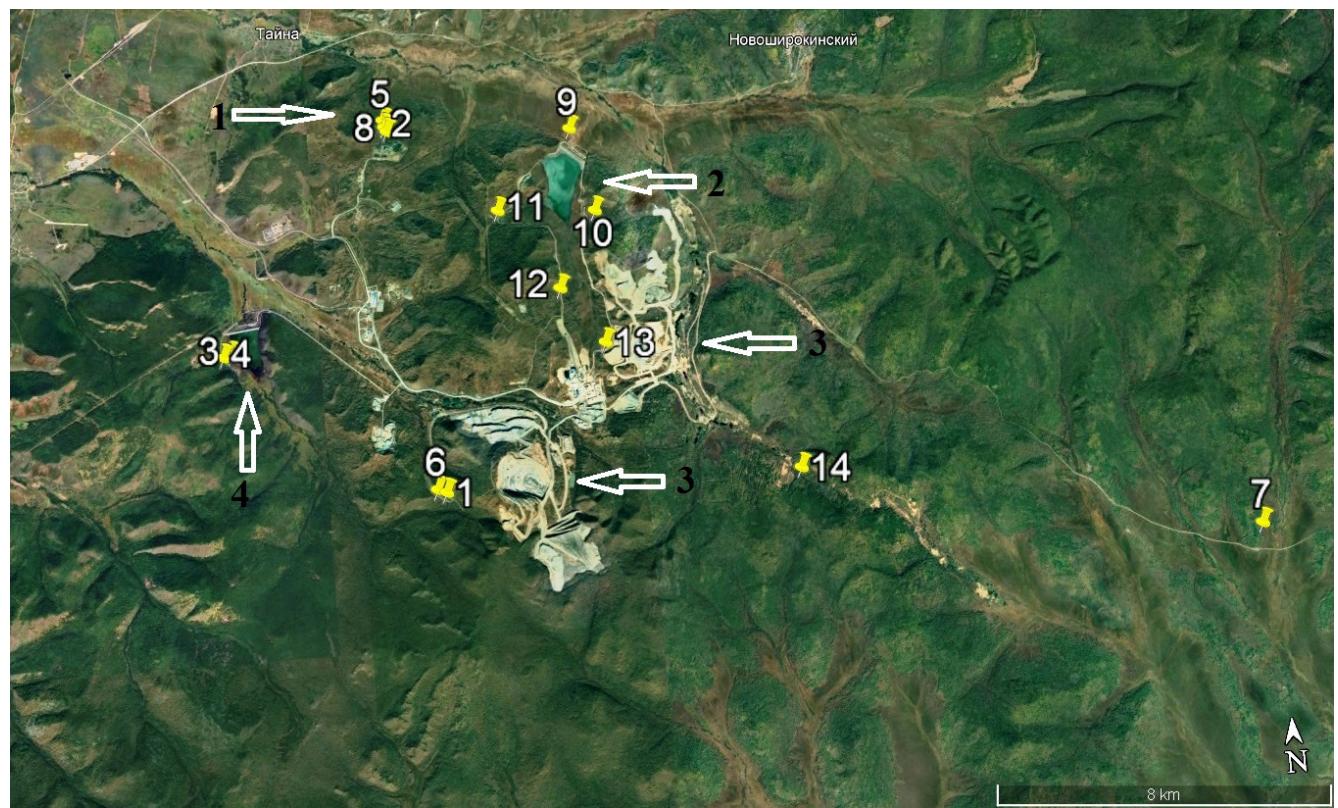


Рис. 2. Расположение пробных площадей в районе Быстринского ГОКа.

Примечание. 1 – полигон твердых отходов; 2 – хвостохранилище; 3 – карьер; 4 – водохранилище.

Fig. 2. Location of sample plots in the Bystrinsky Mining and Processing Plant (MPP) area.

Note. 1 – waste dump; 2 – tailings reservoir; 3 – open-pit mine; 4 – water reservoir.

Таблица 1. Характеристика мест произрастания *Vaccinium vitis-idaea*
Table 1. The characteristics of *Vaccinium vitis-idaea* growth locations

Номер пробной площади Sample plot	Координаты, ° Geographic position, °	Абсолютная высота, м True altitude, m	Рельеф Surface topography	Растительное сообщество Plant community
Быстринский ГОК Bystrinsky MPP				
1	51.47536 118.50482	915	склон юго-западный, пологий south-west slope, gentle	Лиственничник рододендроновый Larch-rhododendron
2	51.55979 118.49168	787	склон северо-восточный, пологий north-east slope, gentle	Березово-лиственничное разнотравное Birch-rhododendron-herbs
3	51.51003 118.43141	766	склон северо-восточный, пологий north-east slope, gentle	Мелколиственное бруснично- багульниковое Small-leaved-lingonberry-ledum
4	51.50961 118.42845	771	склон северо-восточный, пологий north-east slope, gentle	Мелколиственное бруснично- багульниковое Small-leaved-lingonberry-ledum
5	51.56144 118.49125	777	склон северо-восточный, пологий north-east slope, gentle	Березняк брусничный Birch-lingonberry
6	51.47610 118.50172	932	склон южный, пологий south slope, gentle	Лиственничник рододендроновый, брюслично-разнотравный Larch-rhododendron-lingonberry-herb
7	51.452614 118.790655	832	склон восточный, пологий east slope, gentle	Березняк разнотравный Birch-herb
8	51.55869 118.49244	763	Плоский flat	Березово-лиственничное брюслично-багульниковое Birch-larch-lingonberry-herb
9	51.55577 118.55978	756	мелко западинный	Лиственничник разнотравно- багульниковый Larch-herb-ledum
10	51.53607 118.56632	832	склон западный, 10–15° west slope, 10–15°	Березняк разнотравный Birch-herb
11	51.53790 118.53096	836	склон восточный, пологий east slope, gentle	Березово-лиственничное Разнотравное Birch-larch-herb
12	51.51881 118.55124	868	склон восточный, пологий east slope, gentle	Березово-лиственничное Разнотравное Birch-larch-herb
13	51.50562 118.56578	860	мелко западинный	Березово-лиственничное разнотравное Birch-larch-herb
14	51.47390 118.63081	908	склон северо-восточный, 5–10° north-east slope, 10–15°	Березово-лиственничное Разнотравное Birch-larch-herb
Ингодинский научный стационар Ingodinsky research station				
16	51.8158406 113.1769884	709	склон северо-восточный, пологий north-east slope, gentle	Березняк разнотравный Birch-herb
Дарасунский рудник Darasun mine				
18	52.34620 115.57760	783	склон северо-восточный, 5–10° north-east slope, 10–15°	Березняк разнотравный Birch-herb

минерального слоя без лесной подстилки. Затем образцы почвы объединяли в одну пробу и помещали в полиэтиленовый пакет, снабженный этикеткой. Масса пробы – не менее 1 кг. В лабораторных условиях почву высушивали до воздушно-сухого состояния, просеивали через сито с ячейкой 1.0 мм, затем измельчали с помощью ступки до порошкообразного состояния.

Анализ почвенных и растительных образцов проводили в лаборатории физико-химических методов исследования Института тектоники и геофизики им. Ю. А. Косыгина на масс-спектрометре ICP-MS Elan 9000 (Канада), согласно общепринятой методике [12]. В образцах определяли содержание 47 химических элементов. Коэффициент биологического поглощения (КБП) рассчитывали как отношение содержания химического элемента в листьях бруслики к его концентрации в почве.

Для статистической обработки полученных данных использовали методы описательной статистики и корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Почва. По среднему валовому содержанию в почвах на исследованных пробных площадях химические элементы составляют следующий ряд (в порядке убывания): Al > Fe > K > Na > Ca > Mg > Ti > Mn > P > Ba > Sr > Zn > Rb > V > Ce > Cr > Zr > Li > Pb > La > Cu > As > Ni > B > Sb > Y > Ga > Cs > Co > Sc > Pr > Th > Nb > W > Sn > U > Be > Ge > Mo > Ag > Ta > Bi > Tl > Te > Hg > Cd > Se (табл. 2).

Содержание большинства (68%) элементов ниже кларка земной коры [14]. Меньше 50% кларка составляет среднее валовое содержание в почве следующих элементов (в порядке возрастания): Y, Zr, Ca, Ta, Nb, Mg, Na, Ti, Ni, Tl, Be, Th и Fe. От 50 до 100% от кларка земной коры составляет (в порядке возрастания) содержание Rb, Sr, Co, Cr, Al, V, Pr, Sc, Ga, U, K, Ba, Mo, Ge, Sn, La, Li, Se. Валовое содержание в почве Zn, P, Mn, B, Cd, Ce, W, Pb, Hg, Cs, Ag, As, Sb, Bi и Te превышает кларк земной коры. Очень высоким, на 1000–34000% выше кларка является валовое содержание Ag, As, Sb, Bi и Te.

Наиболее существенно варьирует содержание в почве P, Sb, W, Ag, Bi, Cd и Se ($C_V = 131–208\%$) (табл. 2). Максимальное количество химических

элементов (19) с их высоким содержанием зарегистрировано на ПП14, которая расположена вблизи территории, нарушенной в результате добычи золота, в пойме р. Тайна. И, напротив, максимальное число (36) элементов с минимальным содержанием выявлено на ПП9, в районе плотины хвостохранилища.

Почва в районе Ингодинского научного стационара (ПП16) отличается максимально высоким содержанием K и Na (табл. 2). В районе Дарасунского рудника (ПП18) выявлено максимальное содержание Al, Ti, Sr, Ga и Nb в почве. Максимальное содержание исследуемых химических элементов в почве в районе Быстринского ГОК варьирует на различных пробных площадях: так, например, на ПП14 почвы характеризуются максимальным содержанием Fe, P, Zn, V, Ce, Zr, Pb, As, Co, Sc, Pr, Th, W, Sn, Be, Ge, Te, Hg, Cd, в то время как на ПП9 максимальные концентрации в почве отмечены лишь для Ca, U, Se.

Сравнение содержания ряда токсических элементов в исследуемых почвах с их ПДК показало, что на всей обследованной территории содержание As значительно превышает его ПДК, в том числе и в районе Ингодинского научного стационара, который рассматривается в качестве контроля (табл. 2). Максимальное содержание данного элемента обнаружено в почве ПП14, где превышение ПДК составляет свыше 28 крат. Только на этой единственной ПП наблюдается повышенное содержание Cd, незначительно превышающее его ПДК, и 2-кратное превышение ПДК по Zn. Лишь на ПП13 в почве зарегистрировано некоторое превышение ПДК по Ni, а на ПП5 отмечено почти 2-кратное превышение ПДК по Cu. Содержание в почвах Pb превышает его ПДК в районе Быстринского ГОКа на ПП3, 5 и 14, а также на ПП18 в окрестностях Дарасунского рудника. Содержание Hg в исследуемых почвах нигде не превышает ПДК. Из других перечисленных выше приоритетных загрязнителей (Fe, Ag, Au) содержание Fe в среднем превышает его фоновое содержание не более чем в 2–4 раза. Содержание Ag может быть как существенно меньше фонового (на ПП9 в 120 раз), так и значительно превышать его (на ПП5 более чем в 38 раз).

Следует отметить, что на ПП18 уровень загрязнения почвы Pb, Zn, As, Cd существенно

Таблица 2. Валовое содержание химических элементов в почве на пробных площадях, мг/кг
Table 2. Total content of chemical elements in the soils of sample plots, mg/kg

Эле- мент Element	Инго- динский научный стационар (16) Ingodinsky research station (16)	Быстринский ГОК Bystrinsky MPP										Дарасунский Рудник (18) Darasun mine (18)				
		Номер пробной площади Sample plot number										ПДК MPC				
		1	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	C _v %	
Al	55625	66616	55839	64957	48321	55750	56149	12889	4956	55066	39712	57697	47207	50567	38	
Fe	9975	28231	25232	26628	21261	19620	21679	6556	3637	25112	24806	25587	27717	37420	26383	38
K	39765	20748	18803	22350	13015	22810	20207	3456	1756	24523	17079	20766	22054	19137	24675	40
Na	23972	8182	7798	9391	6585	11757	10204	1280	646	12410	5070	8482	11397	7870	21194	58
Ca	7705	3445	4894	3980	5930	3580	3986	15050	22002	4002	6739	5490	5409	13697	10122	72
Mg	2443	6957	5743	6084	5299	5498	5459	3265	3308	5294	5728	6396	12458	7132	6960	35
Ti	1517	2267	2010	1902	1516	2089	1761	401	183	2371	1414	1913	2231	2193	2492	39
Mn	184	1656	1901	1000	2350	749	1580	328	223	986	380	1379	897	3161	906	66
P	165	652	1538	615	6686	403	693	562	507	442	1009	504	821	972	537	143
Ba	567	505	733	524	720	581	601	176	110	573	361	482	518	518	732	37
Sr	297.5	125	183	135	150	141	108	306	159	157	150	133	132	334	40	
Zn	40.4	79.1	101	84.8	95.9	62.5	87.9	29.0	39.9	64.5	104	86.2	74.2	230	89.5	110
Rb	84.3	101	93.0	101	77.8	99.8	83.5	18.8	7.4	81.0	76.3	85.0	91.9	76.3	75.5	37
V	25.7	76.8	68.1	76.9	55.3	64.7	65.2	16.5	8.5	66.8	63.2	75.7	80.7	86.8	63.7	36
Ce	42.8	67.42	44.2	74.3	49.7	48.5	51.3	25.8	5.9	61.7	48.1	52.2	36.3	86.0	76.1	40
Cr	9.6	56.4	56.3	45.2	40.6	40.6	54.0	13.5	6.5	39.1	47.6	51.3	166	75.5	32.1	72
Zr	23.0	53.74	40.2	43.8	33.6	40.9	42.6	12.2	4.3	45.2	29.4	35.2	36.7	60.8	30.1	40
Li	13.4	33.9	57.8	35.0	47.5	26.0	33.5	7.6	2.3	26.7	31.0	42.8	32.8	33.0	30.0	45
Pb	14.1	31.29	23.9	48.7	53.9	24.0	19.1	14.2	13.8	18.5	29.5	25.4	17.6	59.0	33.6	32
La	22.3	32.82	19.1	41.5	26.8	23.1	24.4	16.4	3.0	29.2	30.9	24.6	16.2	45.9	44.4	44
Cu	7.2	22.86	26.9	22.0	64.4	12.5	17.5	8.4	6.4	14.7	24.9	19.3	17.6	64.3	24.8	33
As	2.5	21.41	24.2	48.0	52.1	14.5	9.7	4.2	2.6	12.0	8.3	38.2	9.6	56.8	44.0	2.0
Ni	4.0	40.3	26.7	20.9	27.4	26.0	27.4	8.9	3.5	16.0	24.8	21.0	48.0	31.6	16.3	40
B	5.9	19.0	23.7	21.9	19.9	13.3	13.8	10.0	23.0	16.5	21.6	20.5	12.2	21.9	10.6	27
Sb	0.59	1.66	2.7	35.88	101	2.26	1.9	1.23	0.86	1.55	1.1	1.65	2.33	78.97	2.61	194
Y	11.5	19.38	10.2	27.2	13.2	12.0	12.4	10.1	1.9	8.8	21.2	15.3	8.0	26.5	18.3	49

Таблица 2. Окончание

Эле- мент Element	Инго- динский научный стационар (16) Ingodinsky research station (16)	Быстринский ГОК Bystrinsky MPP										ПДК MPC	$C_{\text{ср}}^{\text{v}}$ %			
		Номер пробной площади Sample plot number														
1	2	3	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14				
Ga	15.8	18.17	15.8	17.4	11.7	15.2	15.0	3.6	1.4	15.4	15.8	16.2	16.3	17.6	19.3	37
Cs	3.29	16.4	11.1	17.7	10.24	9.4	7.6	2.2	1.0	8.5	19.5	11.6	8.3	10.1	3.7	56
Co	2.5	12.9	12.6	9.2	9.5	8.1	11.5	3.4	1.5	8.5	7.6	9.9	15.9	17.2	9.7	43
Sc	2.8	10.1	8.5	10.5	7.8	6.6	7.7	2.4	0.3	7.2	8.3	8.1	7.3	11.3	7.3	40
Pr	5.2	7.54	4.3	10.5	5.3	5.2	5.6	3.7	0.7	7.2	8.0	6.2	3.6	10.6	9.4	45
Th	3.33	8.8	6.5	8.7	5.6	5.4	7.2	1.8	0.14	7.7	4.9	7.2	6.2	10.9	5.4	45
Nb	5.3	7.92	6.0	5.7	4.5	6.4	5.4	0.8	<i>0.001</i>	7.4	3.4	5.0	5.4	6.2	14.2	60
W	0.56	1.5	3.9	1.0	7.6	0.87	0.87	0.11	0.42	0.88	0.76	1.0	1.9	10.6	1.2	131
Sn	1.3	2.5	1.8	2.1	3.4	1.9	1.7	0.37	0.24	1.9	1.8	2.0	1.8	5.9	2.3	64
U	1.4	2.34	1.4	2.4	2.8	1.6	1.8	1.2	3.0	1.6	1.8	2.1	1.2	2.2	1.7	29
Be	2.1	2.1	1.5	2.0	1.3	1.6	1.5	0.6	0.2	1.6	1.7	1.6	1.3	2.3	1.8	37
Ge	1.1	1.4	1.3	1.4	1.1	1.3	0.3	0.1	1.3	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	36	
Mo	0.3	1.5	0.8	1.1	1.1	1.1	0.9	0.5	0.4	0.8	0.7	1.2	1.2	1.0	0.6	33
Ag	0.12	0.58	0.35	0.33	4.6	1.14	0.4	0.14	<i>0.001</i>	0.17	0.32	0.2	0.14	1.22	0.77	157
Ta	0.52	1.6	0.94	0.95	0.77	0.77	0.62	0.17	0.04	0.57	0.44	0.43	0.47	0.49	0.75	60
Bi	0.01	0.55	0.45	0.45	5.1	0.4	0.25	0.15	0.09	0.14	0.16	0.26	0.19	0.57	0.23	202
Пt	0.38	0.72	0.5	0.57	0.37	0.51	0.41	0.03	<i>0.001</i>	0.41	0.45	0.39	0.55	0.27	49	
Te	0.51	0.28	0.23	0.24	0.1	0.15	0.55	0.001	<i>0.001</i>	0.39	0.34	0.39	0.35	1.1	0.54	82
Hg	0.03	0.1	0.29	0.1	0.47	0.05	0.04	0.23	0.08	0.08	0.45	0.13	0.16	0.65	0.25	2.1
Cd	0.03	0.07	0.2	0.13	0.32	0.08	0.1	0.11	0.1	0.05	0.25	0.11	0.05	1.4	0.07	1.0
Se	0.001	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	0.14	0.33	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	<i>0.001</i>	0.28	0.001	208	
Сумма Sam	142569	140138	125370	138386	112676	123565	123075	44290	37774	131512	103095	129514	131566	143946	164365	

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения; курсивом – минимальные значения; ПДК – предельно допустимая концентрация [13].

Note. Maximum values are given in bold; minimum values are given in italics; MPC is the maximum permissible concentration [13].

повышен по сравнению с фоновым содержанием этих металлов в почве в районе Ингодинского научного стационара (табл. 2). Однако их содержание значительно меньше приводимых концентраций в почве поселка Вершино-Дарасунский, где зарегистрировано значительное превышение ПДК по этим металлам, и уровень загрязнения этими металлами оценивается от допустимой до чрезвычайно опасной категории загрязнения [10].

На территории Газимуро-Заводского административного района Забайкальского края для Быстринского ГОКа была выполнена оценка экологического состояния почв на основе расчета показателя суммарного химического загрязнения (Z_c) [11]. Она показала, что в местах размещения опытно-промышленных карьеров уровень загрязнения почвы доходит до чрезвычайно опасного. В местах размещения отвалов наблюдается закономерность – чем ближе к карьеру, тем выше степень загрязнения – от чрезвычайно опасной степени до допустимой, остальная территория имеет допустимую степень загрязнения. Согласно данным авторов [11], основными тяжелыми металлами, выявленными в повышенных концентрациях в целом для территории, являются Cu, Cr, As, W, которые образуют геохимические ореолы комплексного оруденения и свойственны для горных пород территории. В горных дерновых лесных почвах наблюдаются повышенные содержания Cu (0.5–2.0 ПДК), Cr (0.7–3.0 ПДК), W (0.0–10.0 ПДК), As встретился в одной пробе, но с очень высоким превышением ПДК (в 35 раз). В темно-серых лесных почвах зафиксировано небольшое превышение Cu (до 1.2 ПДК) и во всех пробах высокое содержание As (35–50 ПДК). Полученные нами результаты в целом хорошо согласуются с данными, приведенными в работе А. А. Котович с соавторами [11].

Листья *Vaccinium vitis-idaea*. Среднее содержание химических элементов в листьях брусники располагается в уменьшающемся ряду: K > Ca > Mg > P > Mn > Fe > Al > Ba > Zn > Sr > Ag > B > Na > Cu > Ti > Rb > Cr > Ni > Sb > As > Pb > Ce > W = V = Mo > Li > La = Co > Zr > Y > Ga > Cs = Cd = Pr > Bi = Se = U = Hg = Nb = Ta = Th > Te > Sn = Be > Ge = Tl = Sc (табл. 3).

На всех пробных площадях среди жизненно необходимых макроэлементов максимальное

содержание в листьях *V. vitis-idaea* зарегистрировано для K и Ca, концентрация Mg и P была в 3–5 раз ниже. В районе рудника Дарасунский выявлено наиболее высокое содержание K и P, в 2–4 раза превышающее соответствующие величины на остальных пробных площадях. Содержание Na в листьях *V. vitis-idaea* варьировало в очень широком диапазоне от 0.001 до 25.9 мг/кг и в среднем составляло 5.4 мг/кг. Известно, что среднее содержание Na в растениях колеблется от 0.008 до 2.5% сухой массы. Некоторые авторы относят Na к микроэлементам в связи с тем, что он необходим лишь некоторым высшим растениям [16].

Жизненно необходимые микроэлементы по убыванию их содержания в листьях *V. vitis-idaea* образуют следующий ряд: Mn > Fe > Zn > Cu > Cr > Mo > Co > Se.

Содержание Cd, Pb и Hg в исследованных образцах листьев *V. vitis-idaea* не превышало их ПДК, установленных для лекарственного сырья [15]. Содержание As в листьях брусники на ПП4 и ПП10 было выше ПДК (табл. 3).

В районе Ингодинского стационара содержание Rb в листьях *V. vitis-idaea* в 2 раза, Li – в 2.3 раза больше среднего значения. Листья *V. vitis-idaea*, произрастающей в районе рудника Дарасунский, отличались наиболее высокими концентрациями Zn, Na, Sb и Pb (табл. 3).

Корреляционный анализ данных не выявил ни одного значимого коэффициента корреляции между концентрацией элементов в листьях *V. vitis-idaea* и их валовым содержанием в почве при $p = 0.01$. Исключением является связь концентрации Ви с валовым содержанием при $p = 0.05$ ($r = 0.59$).

Для 35 химических элементов из 47 проанализированных коэффициент биологического поглощения (КБП) в листьях *V. vitis-idaea* не превышал 1 (табл. 4). Наиболее высокими средними значениями КБП отличались Ag, Se и Nb, эти элементы отнесены к группе биологического накопления. Столь большая величина КБП для Ag объясняется аномально высокой концентрацией этого элемента в листьях *V. vitis-idaea* на ПП2 (табл. 3), что может быть связано с проявлением ореола рассеивания вокруг рудных залежей. Известно, что в растениях, произрастающих в районах развития серебряной минерализации, серебро может концентрироваться до токсичного уровня [17].

Таблица 3. Концентрация химических элементов в листьях *Vaccinium vitis-idaea* на пробных площадях, мг/кг
Table 3. Concentration of chemical elements in the leaves of *Vaccinium vitis-idaea* in the sample areas, mg/kg

Элемент Element	Ингодинский научный стаци- онар (16) Ingodinsky research station (16)	Быстринский ГТОК												ПДК МРС	C_p , %			
		Номер пробной площади Sample plot number																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14			
K	2805	2210	2273	2158	2367	2677	1664	1802	2612	2184	2553	2277	2231	2613	3623	4060	25	
Ca	1732	1224	1153	1410	1409	1615	1424	1722	1724	1426	2220	1653	2036	1644	2978	1328	28	
Mg	635	471	429	424	434	529	488	652	503	726	823	597	671	658	687	626	21	
P	458	453	414	432	413	461	397	403	439	379	512	468	462	510	1192	1661	63	
Mn	465	624	434	426	548	469	736	589	218	108	923	607	755	914	135	419	48	
Fe	94.7	62.9	78.1	72.4	96.0	94.7	98.8	166	114	162	233	76	121	254	134	74	48	
Al	93.1	72.4	70.0	61.2	116	64.6	86.4	48.1	56.8	81.0	161	59.8	76.2	116	44.7	49.0	41	
Ba	38.6	30.2	34.1	30.8	35.5	52.2	41.1	72.1	33.6	23.5	95.5	46.2	57.5	51.3	30.2	41.2	42	
Zn	9.7	9.5	6.6	10.0	7.5	7.4	6.2	12.6	12.2	10.8	10.9	19.0	13.1	11.6	12.4	20.0	35	
Sr	9.9	7.7	4.7	8.7	10.8	9.8	8.0	9.9	8.5	21.3	21.5	15.7	12.8	6.9	7.5	10.6	45	
Ag	0.001	0.55	132	0.53	0.06	0.01	0.10	0.03	0.001	0.03	0.01	0.001	0.01	0.001	0.001	0.01	383	
B	6.25	4.43	4.0	5.7	7.0	5.1	4.0	6.4	6.6	6.9	4.6	5.4	6.4	5.5	9.8	5.6	26	
Na	5.92	0.001	0.001	0.001	6.0	0.001	2.2	0.001	19.2	17.1	8.1	0.001	1.7	25.9	159			
Cu	1.44	1.2	3.4	0.9	1.2	1.5	2.5	1.4	2.6	2.3	8.6	4.7	4.1	12.1	7.2	6.0	81	
Ti	2.66	1.4	3.9	1.5	5.5	2.1	2.2	1.8	2.2	5.4	6.7	1.6	2.0	4.5	2.0	1.9	58	
Rb	2.2	0.64	0.65	0.32	0.63	1.3	1.1	0.51	1.6	1.5	0.67	0.68	0.95	2.1	2.1	1.3	52	
Cr	0.82	0.58	0.53	0.58	0.80	0.60	0.76	0.99	0.77	1.3	0.84	0.65	1.2	0.92	1.2	0.89	29	
Ni	0.38	0.43	0.48	3.4	0.40	0.46	0.47	0.54	0.52	0.21	0.93	0.25	0.26	0.79	0.36	1.1	112	
Sb	0.001	0.05	0.01	0.02	0.10	0.02	0.82	0.02	0.02	0.04	0.09	0.02	0.04	0.02	6.3	319		
As	0.04	0.07	0.11	0.12	1.0	0.13	0.23	0.09	0.15	0.23	0.63	0.12	0.26	0.49	0.25	0.33	0.5	91
Pb	0.08	0.10	0.09	0.001	0.01	0.02	0.23	0.25	0.06	0.16	0.18	0.21	0.18	0.59	0.04	0.90	6.0	120
Ce	0.16	0.11	0.12	0.09	0.14	0.16	0.17	0.14	0.14	0.17	0.37	0.12	0.17	0.30	0.15	0.11	46	
W	0.01	0.02	0.01	0.03	0.04	0.04	0.02	0.07	0.23	0.31	0.06	0.13	0.42	0.27	0.01	118		
V	0.12	0.05	0.09	0.04	0.16	0.08	0.07	0.06	0.07	0.21	0.32	0.05	0.09	0.21	0.05	0.05	76	
Mo	0.05	0.01	0.08	0.17	0.19	0.14	0.05	0.03	0.05	0.13	0.25	0.05	0.08	0.24	0.13	0.06	68	
Li	0.21	0.04	0.04	0.08	0.07	0.05	0.10	0.10	0.19	0.05	0.09	0.12	0.07	0.12	0.07	0.12	49	

Таблица 3. Окончание

Элемент Element	Ингодинский научный стаци- онар (16) Ingodinsky research station (16)	Быстрынский ГОК Bystrinsky MPP														C_p , %		
		Номер пробной площади Sample plot number																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14			
La	0.08	0.06	0.05	0.07	0.08	0.09	0.07	0.09	0.19	0.06	0.09	0.15	0.08	0.06		44		
Co	0.13	0.02	0.03	0.01	0.06	0.004	0.01	0.01	0.09	0.12	0.20	0.09	0.09	0.19	0.09	0.16	85	
Zr	0.10	0.09	0.06	0.12	0.06	0.05	0.04	0.06	0.04	0.11	0.10	0.04	0.06	0.11	0.05	0.08	39	
Y	0.05	0.03	0.02	0.04	0.04	0.03	0.03	0.04	0.08	0.02	0.04	0.06	0.03	0.05			40	
Ga	0.04	0.03	0.03	0.03	0.04	0.04	0.03	0.03	0.04	0.07	0.03	0.04	0.06	0.03	0.03		32	
Cs	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01	0.02	0.03	0.05	0.02	0.03	0.04	0.03	0.01	58	
Cd	0.01	0.03	0.01	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	0.005	0.03	0.02	0.04	0.02	0.08	0.01	0.02	1.0
Pr	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.04	0.01	0.02	0.03	0.02	0.01		54
Bi	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.07	0.08	0.01	0.001	0.02	0.001	0.001	0.03	0.001	0.001	0.001	177	
Se	0.01	0.02	0.001	0.004	0.001	0.03	0.004	0.02	0.003	0.01	0.03	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	79	
U	0.01	0.02	0.004	0.001	0.003	0.01	0.01	0.004	0.005	0.01	0.03	0.005	0.01	0.02	0.01	0.02	76	
Hg	0.001	0.01	0.002	0.001	0.001	0.001	0.005	0.005	0.02	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.002	0.1	93	
Nb	0.02	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.07	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	318	
Ta	0.01	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.06	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	304	
Th	0.02	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.02	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	166	
Te	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	261	
Sn	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.05	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	297	
Be	0.01	0.002	0.002	0.003	0.002	0.003	0.001	0.002	0.04	0.01	0.002	0.003	0.01	0.003	0.004		78	
Ge	0.003	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.003	0.002	0.001				46	
П	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.002	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001		24	
Sc	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.001	0.0	
Сумма Sum Sam	6362	5175	5042	5047	5460	5992	4965	5489	5736	5160	7596	5841	6452	6808	8870	8340		

Примечание. Жирным шрифтом выделены максимальные значения; курсивом – минимальные значения. ПДК – предельно допустимые концентрации [15].
Note. Maximum values are given in bold; minimum values are given in italics. MPC – maximum permissible concentrations [15].

Максимальные значения КБП, превышающие 1, отмечены для ряда элементов K, B, P, Te, Mn, Sb, Cd, Ta и Tl. В ряду интенсивности поглощения элементы можно расположить в следующем порядке: Ag > Se > Nb > P > Mn > Te > B > Ca > Cd > K > Cu > Sb > Zn > W > Mo > Tl > Mg > Ba > Ta > Sr > Hg > Bi > Ni > Cr > Rb > As > Co > Th > Pb > Fe > U = Li > Ga = Ce = Pr = La = Cs > Be = Y > Al = Sn = Ti = Zr = V > Na = Ge > Sc (табл. 4).

Концентрации жизненно необходимых макроэлементов в листьях *V. vitis-idaea*, произрастающих в других регионах России, как правило, были больше, чем в районах наших исследований. Например, содержание Na в листьях *V. vitis-idaea* в природных ценопопуляциях Слюдянского района Иркутской области было в 13 раз, Ca – в 6 раз, Mg – в 2.3 раза, K и P в 1.3–1.5 раза больше [18].

Содержание жизненно необходимых микроэлементов в листьях *V. vitis-idaea* было также ниже: Mn – в 2–4 раза, Fe – в 4.2 раза, Zn – в 3–5 раз, Cu – в 1.5–8 раз, Cr – в 7 раз, Mo – в 8 раз, Co – в 19 раз [19, 20]. В то же время концентрация Pb в листьях *V. vitis-idaea* в Прибайкалье превышала соответствующие значения в районе исследований в 15 раз, в районе Центральной Камчатки – в 95 раз.

Полученные данные свидетельствуют о низкой концентрации Sr, Ti, Rb, Ni, Pb, V, Li, Zr, Ga, Y в листьях *V. vitis-idaea* относительно других районов ее произрастания в России. В то же время, в районе исследований обнаружено аномально высокое содержание Ag, в 138 раз превышающее его концентрацию в листьях *V. vitis-idaea* на территории Центральной Камчатки [20].

Имеются и другие особенности содержания химических элементов в листьях *V. vitis-idaea* в Восточном Забайкалье. В наших исследованиях только Mn отнесен к элементам накопления на ряде ПП, в то время как в лесах Центральной Камчатки Mn относится к элементам энергичного накопления, а Ba и Zn – сильного накопления [21]. На территории Южного Прибайкалья листья *V. vitis-idaea* отличаются высоким содержанием ряда элементов: растения активно аккумулируют из почвы Mn, Zn, Cu, Cd (КБП > 1), тогда как Fe, Cr, Ni, Pb и Co поглощаются из почвы слабо (КБП < 1) [5]. В наших условиях КБП < 1 для Zn и Cu (табл. 4).

На территории Северного Прибайкалья по величине накопления в листьях *V. vitis-idaea* микроэлементы образуют следующий ряд: Mn > Fe > Zn > Cu > Cr > Pb > Ni > Co > Cd [22]. В большей степени условия произрастания влияли на содержание в листьях Fe, Cu, Pb, Co, Cd. Выявлена значимая связь между содержанием кислоторастворимых форм Cr, Mn, Fe, Cu в почве и в листьях *V. vitis-idaea* ($r = 0.48\text{--}0.76$). К элементам сильного накопления отнесены Mn, Cu и Zn, при этом подчеркивается, что на территории Северного Прибайкалья листья *V. vitis-idaea* являются «сверх»-концентраторами Mn и Cr [22].

Сходные с нами закономерности накопления ряда элементов в листьях *V. vitis-idaea*, произрастающей в благоприятных экологических условиях, получены в Слюдянском районе Иркутской области [18]. На северо-западных склонах хребта Хамар-Дабан, как и в наших исследованиях, в листьях *V. vitis-idaea* преобладали эссенциальные элементы – Ca, K, Mg и P; среди микроэлементов доминировали Mn и Ba. Содержание потенциально токсичных металлов – Ti, Cr, Ni, Cu, Zn, Sr, Ba и Pb, не превышало избыточных или токсичных уровней, установленных для наземных растений [18].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследования содержания 47 химических элементов в листьях брусники обыкновенной *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae) выявлены особенности их накопления из почвы на территории Восточного Забайкалья. В листьях *V. vitis-idaea* преобладают эссенциальные элементы – K, Ca, Mg и P; среди микроэлементов доминируют Mn, Fe, Al и Ba. Особенностью элементного состава листьев исследуемого вида на обследованной территории является относительно низкое содержание жизненно необходимых макро- и микроэлементов, а также Sr, Rb, Ti, Ni, Pb, V, Li, Zr, Ga и Y по сравнению с другими регионами России. Значимая корреляция концентрации всех исследованных элементов в растениях и их валового содержания в почве отсутствует. Листья *V. vitis-idaea*, произрастающей вблизи горнодобывающих предприятий, удовлетворяют требованиям, предъявляемым к лекарственному сырью по содержанию Pb, Cd, Hg, а на большинстве пробных площадей и по содержанию As.

Таблица 4. Коэффициент биологического поглощения элементов в листьях *Vaccinium vitis-idaea*
Table 4. Coefficients of biological absorption of elements in *Vaccinium vitis-idaea* leaves

Элемент Element	Средний коэффициент биологического поглощения Average of biological absorption coefficient	Пределы значений коэффициента биологического поглощения Limits of the biological absorption coefficient
Bi	0.046	0.002–0.222
Hg	0.064	0.002–0.250
Sr	0.067	0.026–0.135
Ba	0.100	0.047–0.212
Na	0.002	$1 \cdot 10^{-7}$ –0.03
As	0.021	0.002–0.090
Ca	0.289	0.065–0.555
W	0.134	0.005–0.636
Mo	0.133	0.007–0.333
K	0.230	0.071–1.2
Zn	0.161	0.054–0.422
B	0.393	0.169–1.1
Cu	0.217	0.023–0.687
Al	0.003	0.001–0.016
P	0.985	0.069–3.1
Be	0.004	0.001–0.021
Mg	0.114	0.053–0.260
Cr	0.035	0.006–0.202
Ni	0.041	0.010–0.164
Sc	0.0001	0.0001–0.004
Ga	0.005	0.002–0.028
Te	0.699	0.001–10.0
Fe	0.008	0.002–0.045
Sn	0.003	0.0002–0.027
Ti	0.003	0.001–0.029
Ag	25.7	0.001–377
Zr	0.003	0.001–0.025
Co	0.016	0.0004–0.081
Ge	0.002	0.001–0.017
Mn	0.714	0.043–2.5
Sb	0.187	0.0002–2.4
V	0.003	0.001–0.025
Se	10.6	0.021–30.0
U	0.006	0.0004–0.019
Ce	0.005	0.001–0.029
Cd	0.274	0.007–1.6
Pr	0.005	0.001–0.029
Pb	0.009	0.00002–0.033
La	0.005	0.001–0.030
Cs	0.005	0.001–0.029
Rb	0.029	0.003–0.195
Th	0.010	0.0001–0.143
Ta	0.097	0.001–1.5
Y	0.004	0.001–0.021
Nb	4.4	0.0001–70.0
Li	0.006	0.001–0.043
Tl	0.13	0.001–2.0

Примечание. Жирным шрифтом выделены коэффициенты биологического накопления >1.

Note. The coefficients of biological accumulation >1 are given in bold.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Чудновская Г. В. 2014. *Vaccinium vitis-idaea* L. в Восточном Забайкалье. — Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 1(111): 63–68.
<https://www.elibrary.ru/ruvncv>
2. Телятьев В. В. 1987. Полезные растения Центральной Сибири. Иркутск. 398 с.
3. Федосеев А. П., Федосеева Г. М., Мирович В. М., Горячина Е. Г., Бочарова Г. И. 2001. Перспективы внедрения в медицинскую практику некоторых видов лекарственных растений Прибайкалья. — Сибирский медицинский журнал. 27(3): 70–75.
<https://www.elibrary.ru/pdapuv>
4. Vyas P., Curran N. H., Igamberdiev A. U., Debnath S. C. 2015. Antioxidant properties of lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) leaves within a set of wild clones and cultivars. — Can. J. Plant Sci. 95(4): 663–669.
<https://doi.org/10.4141/cjps-2014-400>
5. Афанасьева Л. В., Кашин В. К. 2016. Накопление и распределение микроэлементов в надземной и подземной частях *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в Южном Прибайкалье. — Раст. ресурсы. 52(3): 434–446.
<https://www.elibrary.ru/whulzj>
6. Kandziora-Ciupa M., Nadgórska-Socha A., Barczyk G., Ciepał R. 2017. Bioaccumulation of heavy metals and eco-physiological responses to heavy metal stress in selected populations of *Vaccinium myrtillus* L. and *Vaccinium vitis-idaea* L. — Ecotoxicology. 26(7): 966–980.
<https://doi.org/10.1007/s10646-017-1825-0>
7. Трубина М. Р., Мухачева С. В., Бузель В. С., Воробейчик Е. Л. 2014. Содержание тяжелых металлов в плодах дикорастущих растений в зоне аэротехногенного воздействия Среднеуральского медеплавильного завода (Свердловская область). — Раст. ресурсы. 50(1): 67–83.
<https://www.elibrary.ru/rsudpv>
8. Робакидзе Е. А., Торлопова Н. В. 2013. Изменение видового состава напочвенного покрова ельников и минерального состава листьев *Vaccinium vitis-idaea* и *V. myrtillus* (Ericaceae) в условиях аэротехногенного загрязнения в Республике Коми. — Раст. ресурсы. 49(1): 65–77.
<https://www.elibrary.ru/riuoyuz>
9. Сухарева Т. А. 2022. Химический состав листьев дикорастущих кустарничков северотаежных лесов на фоновых и техногенно нарушенных территориях. — Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 19: 351–356.
<https://doi.org/10.31241/FNS.2022.19.064>
10. Мязин В. П., Михайлутина С. И. 2006. Комплексная оценка влияния техногенного загрязнения объектов внешней среды на здоровье населения Восточного Забайкалья. — Вестник Забайкальского государственного университета. 4(41): 37–42.
<https://www.elibrary.ru/kwtnel>
11. Котович А. А., Гуман О. М., Макаров А. Б., Антонова И. А. 2013. Эколого-геохимическая оценка почв на территории проектируемого Быстринского ГОКа. — Известия Уральского государственного горного университета. 2(30): 21–25.
<https://www.elibrary.ru/rarkqj>
12. ПНД Ф 16.1:2.3:3.11-98. Количественный химический анализ почв. Методика выполнения измерений содержания металлов в твердых объектах методом ИСП-МС.
<https://ohranatruda.ru/upload/iblock/19e/4293777593.pdf>
13. Предельно допустимые концентрации (ПДК) химических веществ в почвах: Гигиенические нормативы. ГН 2.1.7.2041-06. 2006. М. 15 с.
<https://docs.cntd.ru/document/901966754>
14. Войткевич Г. В., Кокин А. В., Мирошников А. Е., Прохоров В. Г. 1990. Справочник по геохимии. М. 480 с.
15. ОФС.1.5.3.0009.15. Определение содержания тяжелых металлов и мышьяка в лекарственном растительном сырье и лекарственных растительных препаратах. Государственная фармакопея Российской Федерации. XV изд. Т. 1. 2023. М.
<https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-tyazhyelykh-metallov-i-myshyaka-v-lekarstvennom-rastitelnom-syre-i-lekarstv/>

16. Ширяева О. Ю., Ширяева М. М. 2022. Содержание макроэлементов в растениях разных сортов. — Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 4(96): 96–104.
<https://doi.org/10.37670/2073-0853-2022-96-4-96-103>
17. Кабата-Пендас А., Пендас Х. 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. Перевод с англ. М. 439 с.
18. Белых О. А., Чупарина Е. В. 2019. Исследование химического состава надземных органов брусники. — Известия вузов. Прикладная химия и биотехнология. 9(1(28)): 118–124.
<https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-1-118-124>
19. Худоногова Е. Г., Белых О. А. 2018. Экологические особенности и химический состав *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях Предбайкалья. — Известия Байкальского государственного университета. 28(4): 545–550.
[https://doi.org/10.17150/2500-2759.2018.28\(4\).545-550](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2018.28(4).545-550)
20. Дульченко Е. В. 2014. Содержание микроэлементов в озелененных грунтах, почвах и растениях (Центральная Камчатка). — В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Тезисы докладов XV международной научной конференции, посвященной 80-летию со дня основания Кроноцкого государственного природного биосферного заповедника. С. 43–47.
<https://terrakamchatka.ru/file/conf/conf-15/43.zip>
21. Дульченко Е. В. 2012. Содержание микроэлементов в бруснике в лесах Центральной Камчатки. — В кн.: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы XIII международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С. А. Дыренкова. С. 177–180.
<https://terrakamchatka.ru/file/conf/conf-13/177.zip>
22. Афанасьев Л. В., Аюшина Т. А., Рузышев Ю. А., Харпухаева Т. М. 2017. Особенности накопления микроэлементов в листьях *Vaccinium vitis-idaea* в светлохвойных лесах Икатского хребта. — Химия растительного сырья. 4: 159–164.
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2017041939>

Macro- and Microelement Content of *Vaccinium Vitis-idaea* (Ericaceae) Leaves in Eastern Transbaikalia

© 2025. V. P. Makarov

Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology SB RAS, Chita, Russia

e-mail: vm2853@mail.ru

Abstract. Studies of the content of 47 elements in leaves of lingonberry *Vaccinium vitis-idaea* L. in Eastern Transbaikalia revealed the specific features of their accumulation from the soil. Samples of leaves and the upper (0–20 cm) soil horizon were collected at 15 sample plots located at different distances from mining facilities; a background site close the Ingodinsky research station was selected as a control. The content of elements in plant samples and associated soils was analyzed by mass spectrometric method. It was found that in leaves of *V. vitis-idaea* the essential elements K, Ca, Mg and P predominate, and Mn, Fe, Al and Ba are dominating trace elements. The relatively low content of vital macro- and microelements, as well as Sr, Rb, Ti, Ni, Pb, V, Li, Zr, Ga and Y is characteristic for the elemental composition of *V. vitis-idaea* leaves at the studied territory, as compared to other regions of Russia. There is no significant correlation between the concentration of all the studied elements in plants and their gross content in associated soils. Leaves of *V. vitis-idaea* growing near mining facilities, meet the requirements for medicinal plant raw materials in terms of Pb, Cd, and Hg content, and in most tested areas in terms of As content.

Keywords: *Vaccinium vitis-idaea*, chemical elements, Eastern Transbaikalia, mining enterprises

REFERENCES

1. Chudnovskaya G. V. 2014. *Vaccinium vitis-idaea* L. in the Eas Transbaikalia. — Bulletin of Altai State Agraricultural University. 1(111): 63–68.
<https://www.elibrary.ru/ruvncv> (In Russian)
2. Telyat'ev V. V. 1987. [Useful plants of Central Siberia]. Irkutsk 398 p. (In Russian)

3. Fedoseev A. P., Fedoseeva G. M., Mirovich V. M., Gorjachkina E. G., Bocharova G. I. 2001. The perspectives of introduction of some kinds of medicinal plants into medical practice of Pribaikalje. — Sibirskiy Meditsinskiy Zhurnal. (Irkutsk). 27(3): 70–75.
<https://www.elibrary.ru/pdapuv> (In Russian)
4. Vyas P., Curran N. H., Igamberdiev A. U., Debnath S. C. 2015. Antioxidant properties of lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) leaves within a set of wild clones and cultivars. — Can. J. Plant Sci. 95(4): 663–669.
<https://doi.org/10.4141/cjps-2014-400>
5. Afanasyeva L. V., Kashin V. K. 2016. Accumulation and distribution of microelements in above- and underground parts of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) in the Southern Pre-Baikal region. — Rastitelnye Resursy. 52(3): 434–446.
<https://www.elibrary.ru/whulzj> (In Russian)
6. Kandziora-Ciupa M., Nadgórska-Socha A., Barczyk G., Ciepał R. 2017. Bioaccumulation of heavy metals and ecophysiological responses to heavy metal stress in selected populations of *Vaccinium myrtillus* L. and *Vaccinium vitis-idaea* L. — Ecotoxicology. 26(7): 966–980.
<https://doi.org/10.1007/s10646-017-1825-0>
7. Trubina M. R., Mukhacheva S. V., Bezel' V. S., Vorobeichik E. L. 2014. Content of heavy metals in wild berries in the zone of aerotechnogenous impact of the Middle Urals copper smelter (Sverdlovsk oblast). — Rastitelnye Resursy. 50(1): 67–83.
<https://www.elibrary.ru/rsudpv> (In Russian)
8. Robakidze E. A., Torlopova N. V. 2013. Species alterations of ground cover in spruce forests and the element composition in *Vaccinium vitis-idaea* and *V. myrtillus* (Ericaceae) leaves in Komi Republic. — Rastitelnye Resursy. 49(1): 65–77.
<https://www.elibrary.ru/puoyvz> (In Russian)
9. Sukhareva T. A. 2022. Chemical composition of leaves of wild shrubs of northern taiga forests in the background and technogenically disturbed territories. — Proceedings of Fersman Scientific Session of GI KSC RAS. 19: 351–356.
<https://doi.org/10.31241/FNS.2022.19.064> (In Russian)
10. Myazin V. P., Mikhailyutina S. I. 2006. Complex evaluation by influence object's outward surroundings thechnogenic soil in population's health of the Eastern Zabaikalye. — Vestnik Chitinskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 4(41): 37–42.
<https://www.elibrary.ru/kwtnel> (In Russian)
11. Kotovich A. A., Guman O. M., Makarov A. B., Antonova I. A. 2013. [Ecological and geochemical assessment of soils on the territory of the proposed Bystrinsky MPP facility]. — News of the Ural State Mining University. 2(30): 21–25.
<https://www.elibrary.ru/rarkqj> (In Russian)
12. PND F 16.1:2.3:3.11-98. Quantitative chemical analysis of soils. Methods for measuring metal content in solid objects by inductively coupled plasma mass spectrometry
<https://ohranatruda.ru/upload/iblock/19e/4293777593.pdf> (In Russian)
13. Maximum permissible concentrations (MPC) of chemicals in soils: Hygienic standards. GN 2.1.7.2041-06. 2006. Moscow. 15 p.
<https://docs.cntd.ru/document/901966754> (in Russian)
14. Vojtkevich G. V., Kokin A. V., Miroshnikov A. E., Prohorov V. G. 1990. [Handbook of Geochemistry]. Moscow. 480 p. (In Russian)
15. [GPM.1.5.3.0009.15. Determination of content of heavy metals and arsenic in medicinal plant raw materials and medicinal herbal preparations]. 2023. — In: [State Pharmacopoeia of the Russian Federation, XV edition. Vol. 1]. Moscow.
<https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-tyazhyelykh-metallov-i-myshyaka-v-lekarstvennom-rastitelnom-syre-i-lekarstv/> (In Russian)
16. Shiryaeva O. Yu., Shiryaeva M. M. 2022. The content of macronutrients in plants of different varieties. — Izvestia Orenburg State Agrarian University. 4(96): 96–104.
<https://doi.org/10.37670/2073-0853-2022-96-4-96-103> (In Russian)
17. Kabata-Pendias A., Pendias H. 1989. Trace elements in soils and plants. Transl. from English. Moscow. 439 p. (In Russian)
18. Belykh O. A., Chuparina E. V. 2019. Investigation of the chemical composition of the above-ground organs of lingonberry. — Proceedings of Universities. Applied Chemistry and Biotechnology. 9(1(28)): 118–124.
<https://doi.org/10.21285/2227-2925-2019-9-1-118-124> (In Russian)

19. Hudonogova E. G., Belyh O. A. 2018. Ecological peculiarities and chemical composition of *Vaccinium vitis-idaea* L. in the Cis-Baikal conditions. — Bulletin of Baikal State University. 28(4): 545–550.
[https://doi.org/10.17150/2500-2759.2018.28\(4\).545-550](https://doi.org/10.17150/2500-2759.2018.28(4).545-550) (In Russian)
20. Dulchenko E. V. 2014. Microelement content in burnt grounds, soils and plants (Central Kamchatka). — In: Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. Abstracts of XV International scientific conference, dedicated to the 80th anniversary of Kronotsky State Reserve. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 43–47.
<https://terrakamchatka.ru/file/conf/conf-15/43.zip> (In Russian)
21. Dulchenko E. V. 2012. Microelement content in cowberry of the Central Kamchatka forests. — In: Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters. Abstracts of XIII international scientific conference dedicated to the 75th anniversary of S. A. Dyrenkov's birthday. Petropavlovsk-Kamchatsky. P. 177–180.
<https://terrakamchatka.ru/file/conf/conf-13/177.zip> (In Russian)
22. Afanasyeva L. V., Ayushina T. A., Rupyshev Yu. A., Kharpukhayeva T. M. 2017. Features of the trace elements accumulation in *Vaccinium vitis-idaea* leaves in the light-coniferous forests of the Ikatskiy Range (Baikal Region). — Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 4: 159–164. (In Russian)
<https://doi.org/10.14258/jcprm.2017041939>

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

УДК 576.53. 57.085.23

ЦИТОТОКСИЧЕСКАЯ И АНТИПРОЛИФЕРАТИВНАЯ АКТИВНОСТИ ЭКСТРАКТА *HELICHRYSUM ARENARIUM* (ASTERACEAE) В ОТНОШЕНИИ ЛИНИЙ ОПУХОЛЕВЫХ КЛЕТОК

© 2025 г. Н. В. Полуконова¹, М. Н. Курчатова^{1,*}, Н. А. Наволокин¹,
М. А. Барышникова², А. М. Мыльников¹, А. В. Полуконова¹, Н. А. Дурнова^{1,3}

¹ Саратовский государственный медицинский университет им В.И. Разумовского Минздрава РФ,
г. Саратов, Россия

² Национальный медицинский исследовательский центр онкологии им. Н.Н. Блохина Минздрава РФ,
г. Москва, Россия

³ Первый Московский государственный медицинский университет им. И. М. Сеченова Минздрава РФ,
г. Москва, Россия

*email: kurchatova.maryya@yandex.ru

Поступила в редакцию 18.11.2024 г.

После доработки 25.11.2024 г.

Принята к публикации 11.12.2024 г.

Впервые выявлено наличие цитотоксической и антипролиферативной активности у экстракта бессмертника песчаного (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench) и его способность активировать апоптоз опухолевых клеток человека: Jurkat, MCF-7, SK-BR-3, A549, PC-3, HCT-116, A498. Под действием экстракта в концентрации 0.9 мг/мл через сутки обнаруживали клетки в стадии раннего апоптоза (от 36.1% на линии A549 до 49.2% – на линии HCT-116) и позднего апоптоза (от 11.7% на линии HCT-116 до 37.7% на линии MCF-7). Клетки разных линий реагировали по-разному: в одних преобладали клетки на стадии раннего апоптоза, в других – позднего апоптоза или даже полного разрушения клеток. Под действием экстракта *H. arenarium* в линии Jurkat установлен каспазо-зависимый апоптоз, индукция которого идет через каспазу-3. При действии экстракта при 0.9 мг/мл наблюдали более 11% клеток, погибших апоптозом, на культурах клеток: A549, PC-3, HCT-116 и MCF-7. Максимальную активность на клетки A498 экстракт *H. arenarium* проявил в концентрации 7.2 мг/мл: в первые 24 ч воздействия выявлена цитотоксическая, цитостатическая активность, снижение способности клетки к цитопротекторной аутофагии; через 48 ч у экстракта сохранялась только цитостатическая активность.

Ключевые слова: *Helichrysum arenarium*, Т-клеточный лимфобластный лейкоз Jurkat, аденокарцинома молочной железы MCF-7, SK-BR-3, карцинома легкого A549, карцинома простаты PC-3, карцинома толстой кишки HCT-116, карцинома почки A498

DOI: 10.31857/S0033994625010095, **EDN:** EGERBT

В лечении онкологических больных остается много нерешенных проблем: выраженная токсичность многокурсовой химиотерапии; формирование множественной лекарственной устойчивости – приобретение опухолевыми клетками перекрестной резистентности к цитостатикам с разными механизмами действия и внутриклеточными мишениями, которые усугубляют друг друга и значительно снижают эффективность лечения [1]. Перспективными веществами для создания противоопухолевых препаратов могут быть биофлавоноиды. Показано, что

флавоноиды экстракта аврана лекарственного способствуют активации апоптоза в опухолевых клетках за счет негативной регуляции антиапоптотических белков, оказывая на них избирательное воздействие, препятствуют развитию цитопротекторной аутофагии и, соответственно, развитию резистентности к химиотерапии, а также могут приводить к замещению опухолевой ткани соединительной и переводить клетки опухоли из фазы G1 клеточного цикла в состояние покоя G0 [2–11].

Бессмертник песчаный *Helichrysum arenarium* (L.) Moench – многолетнее травянистое растение семейства Сложноцветные, в цветках которого накапливаются биологически активные вещества, обусловливающие лекарственные свойства этого растения, в том числе флавоноиды [12]. Известно, что экстракт *H. arenarium* обладает противоопухолевой активностью в отношении перевиваемой саркомы 45 (уменьшает объем опухоли, вызывает некротические и дистрофические процессы в ней), а также благоприятно влияет на организм животных в целом [13–19].

Цель исследования – определение влияния флавоноидсодержащего экстракта бессмертника песчаного на семь линий опухолевых клеток человека: Jurkat, MCF-7, SK-BR-3, A549, PC-3, HCT-116, A498 и механизма его противоопухолевого воздействия. Для этого использовали флуоресцентные методы визуализации.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Растительное сырье – цветки бессмертника песчаного собирали в Лысогорском районе Саратовской области в июле 2024 г.

Экстракт цветков *H. arenarium* получали согласно Патенту № 2482863 [20]. Цветки *H. arenarium* измельчали, экстрагировали 96%-ным спиртом на водяной бане, доводили до кипения и кипятили в течение 14–15 минут, затем выпаривали при температуре 55–60 °C, разводили выпаренный остаток сначала дистиллированной водой при температуре 40–50 °C, затем добавляли хлороформ в пропорции 4/5 части воды и 1/5 части хлороформа, охлаждали до комнатной температуры и центрифугировали со скоростью 1500 оборотов в минуту в течение 15 минут, затем водную фракцию отделяли и высушивали [20]. Методом молекулярной абсорбционной спектроскопии установлено, что данный экстракт содержит 73.48 мг флавоноидов в пересчете на рутин или 17.94 мг в пересчете на кверцетин на 1 г сухой массы экстракта [13]; и имеет следующий состав (с указанием их относительного содержания от всех флавоноидов): наинггин (13.91%) и его растворимый агрегат (21.39%), прунин (6.72%), кверцетин (1.29%), апигенин (13.62%), наингенин (2.31%), 5-О-глюкозид апигенина (1.70%), а также изосалипурпозид (7.89%) и его агрегат (7.02%).

Полулетальную концентрацию экстракта рассчитывали согласно руководству [21].

Определение апоптоза методом двойного окрашивания аннексином V и йодистым пропидием на проточном цитофлуориметре. Индукцию апоптоза исследовали после инкубации с экстрактом *Helichrysum arenarium* в концентрации 0.9 мг/мл в течение 24 ч следующих клеточных линий: Т-клеточного лимфобластного лейкоза Jurkat, adenокарцином молочной железы MCF-7 и SK-BR-3, карциномы легкого A549, карциномы простаты PC-3, карциномы толстой кишки HCT-116, карциномы почки A498 из банка опухолевых культур НМИЦ онкологии им. Н. Н. Блохина. Культивирование клеток проводили в пластиковых флааконах в среде RPMI 4 (10% эмбриональной сыворотки, гентамицин, ампциллин, амфотерицин). Клетки культивировали в CO₂-инкубаторе при 37 °C в течение 24 ч.

Исследование проводили с помощью Annexin-V FITC Apoptosis Kit (Invitrogen, Life Technologies, USA). Аннексин V связывается с фосфотидилсерином, выходящим наружу клеточной мембранны в ранней стадии апоптоза. Йодистый пропидий связывается с ДНК разрушенных клеток и является маркером поздней стадии апоптоза или некроза. В итоге определяли количество опухолевых клеток, находившихся на разных этапах их гибели (табл. 1): раннего апоптоза (квадрат Q4), позднего апоптоза (квадрат Q2) и некроза (квадрат Q1). Для проведения реакции клетки снимали, отмывали в PBS и ресуспендировали в аннексин-связывающем буфере в количестве 1 млн клеток/мл, затем переносили по 100 мкл клеток в пробирки, содержащие 5 мкл Annexin-V-FITC и 5 мкл PI. Инкубировали при комнатной температуре в темноте 15 минут. Добавляли 400 мкл аннексин-связывающего буфера и считали на проточном цитофлуориметре FACSCantoII (BecktonDickenson, USA.).

Для обнаружения морффункциональных изменений в культуре клеток A498 под воздействием экстракта на микроскопе Nikon применяли двойное окрашивание акридиновым оранжевым и йодистым пропидием, что позволило оценивать гибель опухолевых клеток апоптозом [16]. Эксперименты проводили в культуральных планшетах: три контрольные и три экспериментальные лунки для изучения каждой концентрации через 24 и 48 ч. Исследовали следующие концентрации экстракта: 0.9, 1.8, 3.6, 7.2 мг/мл.

Для анализа механизмов противоопухолевого действия экстракта проводили сравнение в контроле и эксперименте по следующим показателям: 1) цитотоксическая активность: количество мертвых клеток и отношение их числа к общему количеству клеток; 2) цитостатическая активность: общее количество клеток в поле зрения, количество мертвых и живых клеток и отношение их числа к общему количеству клеток, количество делящихся клеток и отношение их числа к количеству живых клеток; 3) апоптотическая активность: количество клеток с серпами, с пикнозом и в апоптозе и отношение их числа к количеству живых клеток; 4) аутофагосомная активность: количество клеток с аутофагосомами и отношение их числа к количеству живых клеток; 5) активность, приводящая к митотической катастрофе: количество полиплоидных клеток и отношение их числа к количеству живых клеток.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием программного обеспечения SPSS 17.0. Нормальность распределения признаков определяли с помощью критерия Шапиро–Уилка. Для сравнения показателей, полученных в исследовании при их параметрическом распределении, но без равенства дисперсий, использовали критерий Крамера–Уэлча (T), при котором разность средних арифметических двух выборок (контрольной и экспериментальной) делится на естественную оценку среднего квадратического отклонения этой разности. При данном методе отличия средних с вероятностью более 95% ($p > 0.05$) определяются при $T \geq 1.96$. При непараметрическом распределении значимость различий между группами определяли при помощи критерия Манна–Уитни (U/Z-критерий) с вычислением медианы, 25 и 75 перцентиля, максимума и минимума. При данном методе отличия медиан определяются при $Z \geq 1.96$ на уровне значимости $p < 0.05$ (с вероятностью более 95%).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка активации апоптоза в опухолевых клетках линий Т-клеточного лимфобластного лейкоза Jurkat, аденокарциномы молочной железы MCF-7 и SK-BR-3, карциномы легкого A549, карциномы простаты PC-3, карциномы толстой кишки HCT-116, карциномы почки A498 под действием экстракта бессмертника. Под действием экстракта через сутки обнаруживали клетки в стадиях раннего апоптоза (от 36.1% на линии

карциномы легкого A549 до 49.2% на линии карциномы толстой кишки HCT-116) и позднего апоптоза (от 11.7% на линии карциномы толстой кишки HCT-116 до 37.7% на линии аденокарциномы молочной железы MCF-7), что свидетельствует о наличии противоопухолевой активности у экстракта бессмертника и его способности активировать апоптоз при использовании экстракта в исследованной концентрации. Кроме того, клетки разных культур реагировали на экстракт по-разному: в одних культурах преобладала гибель клеток на стадии раннего апоптоза, в других – на этапе позднего апоптоза или даже путем полного разрушения клеток. При действии экстракта в концентрации 0.9 мг/мл наблюдали более 11% клеток, погибших апоптозом, в культурах клеток: A549, PC-3, HCT-116 и MCF-7 (табл. 1).

Исследование каспазо-зависимого пути апоптоза в опухолевых клетках Т-клеточного лимфобластного лейкоза Jurkat. На клеточной линии Jurkat был исследован каспазо-зависимый апоптоз (каспаза-3) на фоне экспозиции экстрактом бессмертника.

В эксперименте с anti-caspase-3-FITC (BD) получен достаточно выраженный сигнал – 10.1% положительных клеток. Установлено, что под действием экстракта бессмертника в опухолевой линии Jurkat апоптоз каспазо-зависимый и его индукция осуществляются через каспазу-3.

Исследование противоопухолевой активности на клетках рака почки человека A498 через 24 ч и 48 ч. Полулетальная концентрация экстракта бессмертника в отношении опухолевых клеток A498 7.22 мг/мл.

Состояние клеточной культуры рака почки человека A498 через 24 ч в контроле. Клетки рака почки человека A498 в контроле через 24 ч. имели полигональную форму и были хорошо прикреплены к подложке. Мертвые клетки в контроле единичны.

Состояние клеточной культуры рака почки человека A498 через 24 ч под действием экстракта. Большая часть клеток при концентрации 0.9 мг/мл имела округлую форму, что свидетельствует о потере их контакта с подложкой и заметном воздействии экстракта.

Исследование цитотоксической активности экстракта на клетки рака почки человека A498. Количество и отношение мертвых опухолевых

Таблица 1. Процентное распределение клеток опухолей при воздействии экстракта *Helichrysum arenarium*

в концентрации 0.9 мг/мл по данным проточной цитофлуориметрии

Table 1. Flow cytometric data of percentage distribution of tumor cells treated with 0.9 mg/ml extract of *Helichrysum arenarium*

Клеточные линии Cell lines	Группа Group	Квадрат Q3 Живые клетки Square Q3 Living cells (AnV ⁻ /PI ⁻), %	Квадрат Q4 Ранние апоптотические клетки Square Q4 Early apoptotic cells (AnV ⁺ /PI ⁻), %	Квадрат Q2 Поздние апоптотические клетки Square Q2 Late apoptotic cells (AnV ⁺ /PI ⁺), %	Квадрат Q1 Некротические клетки Square Q1 Necrotic cells (AnV ⁻ /PI ⁺), %
A549	Контроль Control	90.8 ± 3.1	3.0 ± 2.0	4.1 ± 1.2	2.3 ± 0.2
	Экстракт Extract	51.6 ± 4.2	36.1 ± 2.2	10.2 ± 2.4	1.2 ± 1.0
PC-3	Контроль Control	96.0 ± 3.0	1.6 ± 1.1	3.0 ± 1.0	0.2 ± 0.1
	Экстракт Extract	82.0 ± 4.0	6.0 ± 2.1	12.0 ± 2.1	0.7 ± 0.2
HCT-116	Контроль Control	79.4 ± 2.4	10.0 ± 3.0	8.0 ± 2.0	3.0 ± 1.2
	Экстракт Extract	37.4 ± 2.0	49.2 ± 5.2	11.7 ± 2.4	1.9 ± 1.0
MCF-7	Контроль Control	82.0 ± 5.0	0.8 ± 1.0	8.0 ± 2.2	9.9 ± 2.4
	Экстракт Extract	47.8 ± 3.4	8.0 ± 4.0	37.7 ± 4.2	7.0 ± 2.0
SK-BR-3	Контроль Control	97.0 ± 3.0	0.9 ± 0.4	2.3 ± 1.2	0.2 ± 0.1
	Экстракт Extract	94.2 ± 3.1	2.6 ± 0.8	2.7 ± 2.0	0.5 ± 0.3
Jurkat	Контроль Control	97.2 ± 1.5	1.4 ± 0.7	0.4 ± 0.2	1.0 ± 0.4
	Экстракт Extract	88.0 ± 6.0	4.3 ± 1.2	7.5 ± 2.1	0.9 ± 0.4

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, имеющие статистически значимые отличия от контроля при $p < 0.05$ критерия Крамера–Уэлча.Note: values with statistically significant differences from the control at $p < 0.05$ by Cramer–Welch test are highlighted in bold.

клеток к общему количеству клеток А498 под воздействием экстракта через 24 ч увеличивались по сравнению с контролем при всех концентрациях. Количество мертвых клеток увеличилось по сравнению с контролем при 0.9–3.6 мг/мл более, чем в 2 раза, а при 7.2 мг/мл более, чем в 17 раз (табл. 2), что свидетельствует о наличии у экстракта выраженной цитотоксической активности в отношении клеток рака почки человека А498.

Исследование цитостатической активности на клетки А498. Общее количество опухолевых клеток в поле зрения достоверно не отличалось при воздействии экстракта в разных концентрациях через 24 ч по сравнению с контролем, однако показало тенденцию к снижению, причем нелинейного характера. Количество живых клеток через 24 ч также показало тенденцию

к снижению при всех концентрациях экстракта, при этом достоверное снижение наблюдали только при 0.9 и 7.2 мг/мл. Отношение количества живых клеток к общему количеству клеток при всех концентрациях показало наличие у экстракта выраженного цитостатического действия. При оценке количества делящихся клеток на стадиях мета-, ана- и телофазы, не выявлено отличий между клетками под действием экстракта и контролем (табл. 2).

Исследование апоптотической активности в отношении клеток А498 через 24 ч. В результате оценки количества клеток с ядрами в виде серпов, клеток с пикнозом ядра, а также отношения количества таких клеток к количеству живых клеток не выявили отличий между клетками под действием экстракта и контролем. Однако количество клеток, распавшихся

Таблица 2. Воздействие экстракта *Helichrysum arenarium* в разных концентрациях на клетки рака почки человека A498 через 24 ч

Table 2. Effect of *Helichrysum arenarium* extract in different concentrations on human renal cell carcinoma A498 cells after 24 h of treatment

Группа Group	Контроль Control Median (Q1–Q3) [min–max]	Концентрации экстракта, мг/мл Extract concentrations, mg/mL			
		0.9 Median (Q1–Q3) [min–max]	1.8 Median (Q1–Q3) [min–max]	3.6 Median (Q1–Q3) [min–max]	7.2 Median (Q1–Q3) [min–max]
Показатели (в поле зрения) Indicators (in the field of view)					
форма клеток cell shape	вытянутая elongated	круглая round	круглая round	круглая round	круглая round
общее кол-во клеток total number of cells	138.0 (125–162.75) [106–192] <i>p</i> = 0.193	128.0 (119.5–133) [114–155] <i>p</i> = 0.269	120.0 (112–150) [109–173] <i>p</i> = 0.269	115.0 (110.5–137.5) [96–182] <i>p</i> = 0.155	152.0 (135.75–185.25) [108–196] <i>p</i> = 0.285
кол-во мертвых клеток number of dead cells	4.0 (2.25–8) [0–21] <i>p</i> = 0.029	9.0 (7–11.5) [5–34] <i>p</i> = 0.028	10.0 (7–13) [3–17] <i>p</i> = 0.028	9.0 (6.5–10.5) [5–13] <i>p</i> = 0.048	71.5 (68.5–92.75) [50–98] <i>p</i> < 0.01
отношение кол-ва мертвых клеток к общему кол-ву клеток ratio of the dead cells to the total number of cells	0.025 (0.02–0.07) [0–0.125] <i>p</i> = 0.015	0.060 (0.056–0.096) [0.037–0.25] <i>p</i> = 0.015	0.090 (0.06–0.1) [0.02–0.136] <i>p</i> = 0.012	0.080 (0.045–0.09) [0.038–0.114] <i>p</i> = 0.012	0.498 (0.475–0.504) [0.439–0.519] <i>p</i> < 0.01
кол-во живых клеток number of living cells	134.5 (119.5–150.5) [103–177] <i>p</i> = 0.042	110.0 (106.5–124) [100–146] <i>p</i> = 0.042	113.0 (101–144) [99–163] <i>p</i> = 0.105	105.0 (103.5–128) [85–175] <i>p</i> = 0.09	79.0 (67.25–93.5) [58–98] <i>p</i> < 0.01
отношение кол-ва живых клеток к общему кол-ву клеток ratio of the living cells to the total number of cells	0.970 (0.93–0.98) [0.87–1] <i>p</i> = 0.015	0.940 (0.9–0.94) [0.75–0.96] <i>p</i> = 0.015	0.900 (0.89–0.94) [0.86–0.97] <i>p</i> = 0.012	0.920 (0.91–0.96) [0.89–0.96] <i>p</i> = 0.012	0.502 (0.495–0.525) [0.481–0.561] <i>p</i> < 0.01
кол-во делящихся клеток number of dividing cells	2.0 (1.25–2.75) [0–4] <i>p</i> = 0.234	1.0 (0.5–2.5) [0–3] <i>p</i> = 0.323	2.0 (1–2) [0–3] <i>p</i> = 0.323	1.0 (1–2) [0–2] <i>p</i> = 0.089	0.0 (0–0) [0–1] <i>p</i> < 0.01
отношение кол-ва делящихся клеток к кол- ву живых клеток ratio of the dividing cells to the number of living cells	0.014 (0.009–0.018) [0–0.04] <i>p</i> = 0.413	0.010 (0.003–0.02) [0–0.28] <i>p</i> = 0.738	0.010 (0.009–0.02) [0–0.022] <i>p</i> = 0.738	0.010 (0.0095–0.013) [0–0.024] <i>p</i> = 0.318	0.000 (0–0) [0–0.01] <i>p</i> < 0.01
кол-во клеток с серпами number of sickle cells	1.0 (1–2) [0–4] <i>p</i> = 0.082	0.0 (0–1.5) [0–2] <i>p</i> = 0.017	0.0 (0–1) [0–2] <i>p</i> = 0.017	1.0 (0–1) [0–1] <i>p</i> = 0.026	0.0 (0–0.25) [0–3] <i>p</i> < 0.01
кол-во клеток с пикнозом number of pyknotic cells	4.5 (3.25–5.75) [2–7] <i>p</i> = 0.196	5.0 (4.5–6.5) [3–8] <i>p</i> = 0.281	4.0 (2–4) [2–8] <i>p</i> = 0.281	4.0 (4–5) [2–7] <i>p</i> = 0.975	4.0 (3.75–5) [2–5] <i>p</i> = 0.67
отношение кол-ва клеток с пикнозом к кол-ву живых ratio of pyknotic cells to the number of living cells	0.032 (0.02–0.04) [0.01–0.06] <i>p</i> = 0.096	0.040 (0.035–0.058) [0.027–0.08] <i>p</i> = 0.096	0.030 (0.02–0.035) [0.013–0.05] <i>p</i> = 0.681	0.038 (0.035–0.048) [0.011–0.067] <i>p</i> = 0.318	0.057 (0.045–0.063) [0.02–0.07] <i>p</i> = 0.08

Таблица 2. Окончание

Группа Group	Контроль Control Median (Q1–Q3) [min–max]	Концентрации экстракта, мг/мл Extract concentrations, mg/mL			
		0.9 Median (Q1–Q3) [min–max]	1.8 Median (Q1–Q3) [min–max]	3.6 Median (Q1–Q3) [min–max]	7.2 Median (Q1–Q3) [min–max]
форма клеток cell shape	вытянутая elongated	круглая round	круглая round	круглая round	круглая round
кол-во клеток с апоптотическими тельцами number of cells with apoptotic bodies	0.0 (0–0) [0–1] <i>p</i> = 0.003	1.0 (0.5–1) [0–2]	0.0 (0–1) [0–2] <i>p</i> = 0.04	1.0 (0.5–1) [0–2] <i>p</i> = 0.03	0.0 (0–0.25) [0–1] <i>p</i> = 0.374
кол-во клеток с аутофагосомами number of cells with autophagosomes	8.0 (5–10.75) [3–14] <i>p</i> = 0.06	18.0 (7–20) [6–23]	9.0 (6–12) [4–30] <i>p</i> = 0.454	8.0 (7.5–9) [4–12] <i>p</i> = 0.927	3.0 (1.75–4.25) [0–5] <i>p</i> = 0.001
отношение кол-ва клеток с аутофагосомами к кол-ву живых клеток ratio of the cells with autophagosomes to the number of living cells	0.060 (0.04–0.07) [0.02–0.1] <i>p</i> = 0.046	0.140 (0.06–0.18) [0.05–0.21]	0.070 (0.04–0.12) [0.034–0.2] <i>p</i> = 0.237	0.078 (0.054–0.09) [0.032–0.16] <i>p</i> = 0.204	0.036 (0.021–0.047) [0–0.073] <i>p</i> = 0.03
кол-во полиплоидных клеток number of polyploid cells	4.0 (3–7.5) [1–13] <i>p</i> = 0.314	5.0 (4.5–6.5) [4–8]	14.0 (10–15) [5–20] <i>p</i> < 0.01	8.0 (7.5–9) [4–12] <i>p</i> = 0.087	0.5 (0–2) [0–2] <i>p</i> = 0.001
отношение кол-ва полиплоидных клеток к кол-ву живых клеток ratio of the polyploid cells to the number of living cells	0.030 (0.02–0.05) [0.007–0.09]	0.040 (0.039–0.056) [0.036–0.06] <i>p</i> = 0.09	0.110 (0.085–0.139) [0.037–0.18] <i>p</i> < 0.01	0.078 (0.054–0.09) [0.032–0.115] <i>p</i> = 0.015	0.005 (0–0.023) [0–0.029] <i>p</i> = 0.009

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, имеющие статистически значимые отличия от контроля.

Значимость различий между группами определяли при помощи критерия Манна–Уитни (U/Z-критерий) с вычислением медианы, 25 и 75 перцентиля, максимума и минимума. При данном методе отличия медиан определяются при $Z \geq 1.96$ на уровне значимости $p < 0.05$ (с вероятностью более 95%).

Note: Values with statistically significant differences from the control are highlighted in bold. The significance of differences between groups was determined using the Mann–Whitney test (U/Z test) with calculation of the median, 25th and 75th percentiles, maximum and minimum. With this method, differences in medians are determined at $Z \geq 1.96$ at a significance level of $p < 0.05$ (with a probability of more than 95%).

на апоптотические тельца, под действием экстракта от 0.9 до 3.6 мг/мл через 24 ч было не на много выше, чем в контроле, что свидетельствует о слабой апоптотической активности экстракта в отношении клеток A498 (табл. 2).

Исследование аутофагосомной активности в отношении клеток A498 через 24 ч. Для данной культуры клеток характерно наличие фагоцитарной активности даже без видимого воздействия. Так, в проведенном ранее *in silico* исследовании транскрипционного профиля линии A498 была установлена повышенная активность генов аутофагии [22]. По-видимому, возникновение аутофагосом способствует опухолевым

клеткам поддерживать свою жизнеспособность, что позволяет говорить о цитопротекторной аутофагии. Количество клеток с аутофагосомами под действием экстракта через 24 ч снижалось при концентрации экстракта 7.2 мг/мл (табл. 2), что свидетельствует о способности экстракта при повышении концентрации препятствовать восстановлению клетки за счет цитопротекторной аутофагии.

Исследование активности, приводящей к митотической катастрофе, в отношении клеток A498 через 24 ч. Количество полиплоидных клеток и их отношение к общему количеству живых клеток при концентрации 7.2 мг/мл через

24 ч уменьшалось по сравнению с контролем (табл. 2), что свидетельствует об отсутствии способности экстракта вызывать гибель клеток митотической катастрофой.

Состояние клеточной культуры рака почки человека A498 через 48 ч в контроле. Клетки имели полигональную форму. Мертвые клетки в контроле были единичны. Общее количество клеток в поле зрения, количество мертвых и живых клеток заметно снижалось к 48 ч (табл. 3). Появлялись единичные клетки, распавшиеся на апоптотические тельца. Увеличивалось количество полиплоидных клеток.

Исследование цитотоксической активности в отношении клеток A498 через 48 ч. Количество мертвых клеток при всех концентрациях экстракта не отличалось от контроля (табл. 3). При концентрациях 0.9 и 1.8 мг/мл наблюдали тенденцию к снижению количества мертвых клеток по сравнению с уровнем через 24 ч (табл. 4), что свидетельствует о снижении цитотоксической активности экстракта на вторые сутки.

Исследование цитостатической активности в отношении клеток A498 через 48 ч. Общее количество опухолевых клеток в поле зрения при всех концентрациях экстракта по сравнению с контролем было заметно снижено (табл. 3), что на фоне отсутствия увеличения количества мертвых клеток свидетельствует о выраженной цитостатической активности экстракта на вторые сутки. Количество живых клеток было снижено на фоне экстракта в концентрациях 0.9 и 1.8 мг/мл. Через 48 ч наблюдали сходную тенденцию снижения общего количества клеток в поле зрения и количества живых клеток по сравнению с их уровнем через 24 ч (табл. 4), что также свидетельствует о выраженной цитостатической активности экстракта на вторые сутки.

Анализ апоптотической активности в отношении клеток A498 через 48 ч. Выявлено отсутствие апоптотической активности экстракта в отношении клеток A498 (табл. 3).

Анализ аутофагосомной активности в отношении клеток A498 через 48 ч. Количество клеток с аутофагосомами снижалось при концентрациях экстракта 0.9 и 1.8 мг/мл (табл. 3, 4), что свидетельствует о способности экстракта *H. arenarium* подавлять образование аутофагосом через 48 ч.

В результате ко вторым суткам у экстракта оставалась только выраженная способность к цитостатической активности в отношении клеток A498.

Таким образом, противоопухолевая активность экстракта *H. arenarium* реализуется через цитотоксическую, цитостатическую активности и снижение к способности опухолевых клеток образовывать аутофагосомы. В первые 24 ч воздействия на клетки рака почки человека A498 противоопухолевая активность экстракта *H. arenarium* реализуется через цитотоксическую, цитостатическую активность и снижение к способности образовывать аутофагосомы. В то время, как через 48 ч у экстракта остается только цитостатическая активность.

Полученные нами данные могут свидетельствовать о перспективности углубленного изучения молекулярных механизмов противоопухолевого, в том числе и апоптотического действия экстракта цветков *H. arenarium*, а также перспективности исследований и фитопрепарата из цветков бессмертника песчаного «Фламин» в отношении опухолевых клеток, так как сумма флавоноидов в нем в пересчете на изосалипурпизид и сухое вещество достигает 60% [23].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В цветках бессмертника песчаного *Helichrysum arenarium* (L.) Moench обнаружены следующие флавоноиды: налингин и его растворимый агрегат, прунин, кверцетин, апигенин и нарингенин, а также 5-O-глюкозид апигенина и изосалипурпизид. Нами в экспериментах *in vitro* выявлена противоопухолевая активность флавоноидсодержащего экстракта *H. arenarium* в отношении клеток семи линий Т-клеточного лимфобластного лейкоза Jurkat, аденокарцином молочной железы MCF-7 и SK-BR-3, карциномы легкого A549, карциномы простаты PC-3, карциномы толстой кишки HCT-116, карциномы почки A498. Так, более 11% клеток, погибших апоптозом, наблюдали при действии экстракта *H. arenarium* в концентрации 0.9 мг/мл на четырех культурах опухолевых клеток человека: карциномы легкого A549, карциномы простаты PC-3, карциномы толстой кишки HCT-116, аденокарциномы молочной железы MCF-7. В эксперименте с anti-caspase-3-FITC (BD) получен выраженный сигнал – 10.1% положительных клеток, установлено, что под действием

Таблица 3. Воздействие экстракта *Helichrysum arenarium* в разных концентрациях на клетки рака почки человека А498 через 48 ч

Table 3. Effect of *Helichrysum arenarium* extract in different concentrations on human renal cell carcinoma A498 cells after 48 h of treatment

Группа Group Показатели (в поле зрения) Indicators (in the field of view)	Контроль control Median (Q1–Q3) [min–max]	Концентрации экстракта, мг/мл Extract concentrations, mg/mL	
		0.9 Median (Q1–Q3) [min–max]	1.8 Median (Q1–Q3) [min–max]
форма клеток cell shape	вытянутая elongated	круглая round	круглая round
общее кол-во клеток total number of cells	82.0 (63–102.5) [54–140]	40.0 (33.25–44.75) [28–67] <i>p < 0.01</i>	36.0 (32.25–40.75) [29–45] <i>p < 0.01</i>
кол-во мертвых клеток number of dead cells	1.0 (0–3) [0–10]	1.0 (0.25–1.75) [0–3] <i>p = 0.786</i>	1.0 (1–2.75) [0–6] <i>p = 0.648</i>
отношение кол-ва мертвых клеток к общему кол-ву клеток ratio of the dead cells to the total number of cells	0.010 (0–0.03) [0–10]	0.026 (0.0047–0.0425) [0–0.0625] <i>p = 0.394</i>	0.027 (0.0223–0.0765) [0–0.1875] <i>p = 0.125</i>
кол-во живых клеток number of living cells	79.0 (62–98.5) [54–132]	39.5 (33.25–43.5) [27–64] <i>p < 0.01</i>	33.5 (32.25–38.75) [26–44] <i>p < 0.01</i>
отношение кол-ва живых клеток к общему кол-ву клеток ratio of the living cells to the total number of cells	0.990 (0.97–1) [0.91–1]	0.974 (0.9575–0.9953) [0.9375–1] <i>p = 0.394</i>	0.973 (0.9235–0.9777) [0.8125–1] <i>p = 0.125</i>
кол-во делящихся клеток number of dividing cells	2.0 (2–2.5) [1–3]	1.0 (1–1.75) [0–2] <i>p = 0.002</i>	1.0 (1–2) [0–2] <i>p = 0.018</i>
отношение кол-ва делящихся клеток к кол-ву живых клеток ratio of the dividing cells to the number of living cells	0.024 (0.0185–0.0352) [0.0152–0.0423]	0.030 (0.0204–0.0434) [0–0.0714] <i>p = 0.407</i>	0.038 (0.0305–0.0462) [0–0.0606] <i>p = 0.03</i>
кол-во клеток с серпами number of sickle cells	2.0 (1.5–3) [0–6]	1.0 (0–1.75) [0–5] <i>p = 0.02</i>	0.0 (0–0) [0–1] <i>p < 0.01</i>
кол-во клеток с пикнозом number of pyknotic cells	4.0 (3–5) [3–12]	4.5 (4–5.75) [3–6] <i>p = 0.575</i>	4.0 (2.25–5) [2–8] <i>p = 0.495</i>
отношение кол-ва клеток с пикнозом к кол-ву живых клеток ratio of pyknotic cells to the number of living cells	0.047 (0.404–0.0644) [0.0303–0.2]	0.119 (0.083–0.1438) [0.0667–0.2143] <i>p < 0.01</i>	0.104 (0.0696–0.1731) [0.05–0.3077] <i>p = 0.007</i>
кол-во клеток с апоптотическими тельцами number of cells with apoptotic bodies	1.0 (0–9) [0–21]	3.5 (1–6.75) [0–12] <i>p = 0.551</i>	1.5 (1–3.5) [0–5] <i>p = 0.713</i>
кол-во клеток с аутофагосомами number of cells with autophagosomes	7.0 (6–8.5) [6–16]	4.0 (3–6) [2–8] <i>p < 0.01</i>	5.0 (4–8.5) [3–12] <i>p = 0.065</i>
отношение кол-ва клеток с аутофагосомами к кол-ву живых клеток ratio of the cells with autophagosomes to the number of living cells	0.083 (0.0703–0.1417) [0.0577–0.2679]	0.117 (0.0719–0.1541) [0.0469–0.2424] <i>p = 0.631</i>	0.140 (0.1175–0.2466) [0.1111–0.3125] <i>p = 0.015</i>
кол-во полиплоидных клеток number of polyploid cells	10.0 (5.5–11) [3–19]	2.0 (0–2.75) [0–9] <i>p < 0.01</i>	1.5 (0–2.75) [0–6] <i>p < 0.01</i>

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, имеющие статистически значимые отличия от контроля при *p < 0.05*.
Note: values that have statistically significant differences from the control at *p < 0.05* are highlighted in bold.

Таблица 4. Сравнение действия экстракта *Helichrysum arenarium* в концентрациях 0.9 и 1.8 мг/мл на клетки рака почки человека A498 через 24 ч и 48 ч

Table 4. Comparison of the effect of *Helichrysum arenarium* extract in concentrations of 0.9 and 1.8 mg/ml on human renal cell carcinoma A498 cells after 24 h and 48 h of treatment

Группа Group	Контроль через 24 ч Control after 24 h Median (Q1–Q3) [min–max]	Контроль через 48 ч Control after 48 h Median (Q1–Q3) [min–max]	Экстракт 0.9 мг/мл через 24 ч Extract 0.9 after 24 h Median (Q1–Q3) [min–max]	Экстракт 0.9 мг/мл через 48 ч Extract 0.9 after 48 h Median (Q1–Q3) [min–max]	Экстракт 1.8 мг/мл через 24 ч Extract 1.8 after 24 h Median (Q1–Q3) [min–max]	Экстракт 1.8 мг/мл через 48 ч Extract 1.8 after 48 h Median (Q1–Q3) [min–max]
Показатели (в поле зрения) Indicators (in the field of view)						
общее кол-во клеток total number of	138.0 (125–162.75) [106–192]	82.0 (63–102.5) [54–140] <i>p < 0.01</i>	128.0 (119.5–133) [114–155]	40.0 (33.25–44.75) [28–67] <i>p < 0.01</i>	120.0 (112–150) [109–173]	36.0 (32.25–40.75) [29–45] <i>p < 0.01</i>
КОЛ-ВО мертвых клеток number of dead cells	4.0 (2.25–8) [0–21]	1.0 (0–3) [0–10] <i>p = 0.022</i>	9.0 (7–11.5) [5–34]	1.0 (0.25–1.75) [0–3] <i>p < 0.01</i>	10.0 (7–13) [3–17]	1.0 (1–2.75) [0–6] <i>p < 0.01</i>
КОЛ-ВО живых клеток number of living cells	134.5 (119.5–150.5) [103–177]	79.0 (62–98.5) [54–132] <i>p < 0.01</i>	110.0 (106.5–124) [100–146]	39.5 (33.25–43.5) [27–64] <i>p < 0.01</i>	113.0 (101–144) [99–163]	33.5 (32.25–38.75) [26–44] <i>p < 0.01</i>
отношение кол-ва живых клеток к общему кол-ву клеток ratio of the living cells to the total number of cells	0.970 (0.93–0.98) [0.87–1]	0.990 (0.97–1) [0.91–1] <i>p = 0.148</i>	0.940 (0.9–0.94) [0.75–0.96]	0.974 (0.9575–0.9953) [0.9375–1] <i>p < 0.01</i>	0.900 (0.89–0.94) [0.86–0.97]	0.973 (0.9235–0.9777) [0.8125–1] <i>p = 0.22</i>
КОЛ-ВО делящихся клеток number of dividing cells	2.0 (1.25–2.75) [0–4]	2.0 (2–2.5) [1–3] <i>p = 0.938</i>	1.0 (0.5–2.5) [0–3]	1.0 (1–1.75) [0–2] <i>p = 0.581</i>	2.0 (1–2) [0–3]	1.0 (1–2) [0–2] <i>p = 0.403</i>
КОЛ-ВО клеток с серпами number of sickle cells	1.0 (1–2) [0–4]	2.0 (1.5–3) [0–6] <i>p = 0.092</i>	0.0 (0–1.5) [0–2]	1.0 (0–1.75) [0–5] <i>p = 0.576</i>	0.0 (0–1) [0–2]	0.0 (0–0) [0–1] <i>p = 0.229</i>
КОЛ-ВО клеток с пикнозом number of pyknotic cells	4.5 (3.25–5.75) [2–7]	4.0 (3–5) [3–12] <i>p = 0.912</i>	5.0 (4.5–6.5) [3–8]	4.5 (4–5.75) [3–6] <i>p = 0.301</i>	4.0 (2–4) [2–8]	4.0 (2.25–5) [2–8] <i>p = 0.615</i>
КОЛ-ВО клеток с апоптотическими тельцами number of cells with apoptotic bodies	0.0 (0–0) [0–1]	1.0 (0–9) [0–21] <i>p = 0.001</i>	1.0 (0.5–1) [0–2]	3.5 (1–6.75) [0–12] <i>p = 0.019</i>	0.0 (0–1) [0–2]	1.5 (1–3.5) [0–5] <i>p = 0.074</i>
КОЛ-ВО клеток с аутофагосомами number of cells with autophagosomes	8.0 (5–10.75) [3–14]	7.0 (6–8.5) [6–16] <i>p = 0.662</i>	18.0 (7–20) [6–23]	4.0 (3–6) [2–8] <i>p = 0.002</i>	9.0 (6–12) [4–30]	5.0 (4–8.5) [3–12] <i>p = 0.092</i>
КОЛ-ВО полиплоидных клеток number of polyploid cells	4.0 (3–7.5) [1–13]	10.0 (5.5–11) [3–19] <i>p = 0.006</i>	5.0 (4.5–6.5) [4–8]	2.0 (0–2.75) [0–9] <i>p = 0.005</i>	14.0 (10–15) [5–20]	1.5 (0–2.75) [0–6] <i>p < 0.01</i>

Примечание: полужирным шрифтом выделены значения, имеющие статистически значимые отличия от контроля при *p < 0.05*.
Note: values that have statistically significant differences from the control at *p < 0.05* are highlighted in bold.

экстракта *H. arenarium* в опухолевой линии Jurkat апоптоз каспазо-зависимый и его индукция осуществляется через каспазу-3.

В первые 24 ч воздействия на клетки рака почки человека А498 противоопухолевая активность экстракта *H. arenarium* реализуется через цитотоксическую, цитостатическую активность, и снижение к способности образовывать аутофагосомы; а через 48 ч у экстракта *H. arenarium* остается только цитостатическая активность. Наиболее активен экстракт в концентрации 7.2 мг/мл.

Перспективно дальнейшее углубленное изучение молекулярных механизмов

противоопухолевого воздействия экстракта *H. arenarium*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа частично финансирована грантом ССМУ-2021-003 «Оценка эффективности противоопухолевого воздействия и индукции апоптоза в опухолевых клетках растительными экстрактами и БАДами в низких концентрациях».

Авторы заявляют, что конфликт интересов отсутствует.

В экспериментах животные и люди не участвовали.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Корман Д. Б. 2006. Основы противоопухолевой химиотерапии. М.: Практическая медицина. 503 с.
2. Наволокин Н. А., Маслякова Г. Н., Полуконова Н. В., Мудрак Д. А., Бучарская А. Б. 2019. Экспрессия маркеров апоптоза и аутофагии в перевитом раке почке у крыс при введении флавоноидсодержащего экстракта аврана лекарственного *Gratiola officinalis* L. — Архив патологии. 81(1): 24.
<https://doi.org/10.17116/patol20198101124>
3. Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова А. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. Средство, обладающее избирательным действием на опухолевые клетки, активирующее их апоптоз и препятствующее формированию их резистентности. Пат. RU 2694547 С1, 16.07.2019. Заявка № 2018105419 от 13.02.2018. Опубл. 16.07.2019. Бюл. №20.
<https://elibrary.ru/oyrhyz>
4. Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова А. В., Маслякова Г. Н. Способ определения минимальной эффективной концентрации противоопухолевого лекарственного средства, ингибирующего цитопротекторную аутофагию *in vitro*. Пат. RU 2693829 С1, 05.07.2019. Заявка № 2018105465 от 13.02.2018. Опубл.: 05.07.2019. Бюл. № 19.
<https://elibrary.ru/kkfoxo>
5. Маслякова Г. Н., Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова А. В., Бучарская А. Б. Средство, вызывающее в экспериментах *in vivo* замещение опухолевой ткани соединительной и переводящее клетки опухоли из фазы G1 клеточного цикла в состояние покоя G0. Пат. RU 2731105 С2, 28.08.2020. Заявка № 2018115319 от 25.04.2018. Опубл.: 28.08.2020. Бюл. № 25.
<https://elibrary.ru/cpjkvx>
6. Мыльников А. М., Полуконова Н. В., Исаев Д. С., Дорошенко А. А., Верховский Р. А., Николаева Н. А., Мудрак Д. А., Наволокин Н. А. 2020. Выявление путей гибели клеток карциномы почки человека А498 под действием экстракта аврана лекарственного и флавоноидов зеленого чая с помощью флуоресцентных методов визуализации. — Оптика и спектроскопия. 128(7): 964–971.
<https://doi.org/10.21883/OS.2020.07.49569.72-20>
7. Polukonova N. V., Baryshnikova M. A., Khochankov D. A., Stepanova E. V., Solomko E. S., Polukonova A. V., Mudrak D. A., Mylnikov A. M., Bucharskaya A. B., Maslyakova G. N., Navolokin N. A. 2021. Activation of apoptosis and autophagy by *Gratiola officinalis* extract in human tumor cell lines. — J. Biomed. Photonics Eng. 7(4): 040307.
<https://doi.org/10.18287/JBPE21.07.040307>
8. Navolokin N. A., Mudrak D. A., Bucharskaya A. B., Polukonova N. V., Maslyakova G. N. 2022. Pathomorphosis and mechanisms of death of tumor cells in cell cultures and inoculated tumors under the influence of drug hedge hyssop extract. — Cardiometry. 24: 41–42.
<https://cardiometry.net/issues/no24-november-2022/conference>
9. Polukonova N. V., Demin A. G., Polukonova A. V. 2023. Components of antitumor extract of *Gratiola officinalis* lead to tumor cell death by apoptosis due to negative regulation of MCL-1 protein. — Cardiometry. 29: 28.
<https://doi.org/10.18137/cardiometry.2023.29.conf.20>

10. Полуконова Н. В., Полуконова А. В., Демин А. Г. 2022. Молекулярный механизм повышения чувствительности клеток рака почки человека А498 к апоптозу под действием экстракта аврана лекарственного. — Успехи молекулярной онкологии. 9(С4): 129.
<https://umo.abvpress.ru/jour/article/view/472>
11. Полуконова Н. В., Демин А. Г., Полуконова А. В., Наволокин Н. А. 2022. Молекулярно-генетическое обоснование преодоления резистентности клеток карциномы почки человека А498 под действием экстракта аврана лекарственного. — Успехи молекулярной онкологии. 9(С4): 128.
<https://umo.abvpress.ru/jour/article/view/472>
12. Куркин В. А. 2007. Фармакогнозия: учебник для фармацевтических вузов (факультетов). Самара. 1239 с.
13. Гринев В. С., Широков А. А., Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Курчатова М. Н., Дурнова Н. А., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. 2015. Полифенольные соединения новой биологически активной композиции из цветков бессмертника песчаного (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.). — Химия растительного сырья. 2: 177–185.
<https://elibrary.ru/szponp>
14. Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Мудрак Д. А., Афанасьева Г. А., Тычина С. А., Маслякова Г. Н., Бучарская А. Б., Корчаков Н. В. Средство, обладающее антикахексическим, противоопухолевым свойствами и снижающее уровень эндогенной интоксикации. Пат. RU 2601406 С1, 10.11.2016. Заявка № 2015149423/15 от 17.11.2015. Опубл.: 10.11.2016. Бюл. № 31.
<https://elibrary.ru/etvlsc>
15. Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н., Скворцова В. В., Байтман Т. П., Бучарская А. Б., Дурнова Н. А. 2013. Противоопухолевая активность растительных экстрактов, содержащих биофлавоноиды. — Российский биотерапевтический журнал. 12(2): 59–59а.
16. Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Мудрак Д. А., Мыльников А. М., Барышникова М. А., Хоченков Д. А., Бучарская А. Б., Полуконова А. В., Маслякова Г. Н. 2019. Преимущества и возможности флуоресцентных методов для визуализации апоптоза и аутофагии в опухолевых клетках человека *in vitro*. — Оптика и спектроскопия. 126(6): 771–780.
<https://doi.org/10.21883/OS.2019.06.47772.52-19>
17. Скворцова В. В., Наволокин Н. А., Полуконова Н. В., Манаенкова Е. В., Панкратова Л. Э., Курчатова М. А., Маслякова Г. Н., Дурнова Н. А. 2015. Противотуберкулезная активность экстракта бессмертника песчаного (*Helichrysum arenarium*) *in vitro*. — Экспериментальная и клиническая фармакология. 78(2): 30–33.
<https://doi.org/10.30906/0869-2092-2015-78-2-30-33>
18. Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Матвеева О. В., Тычина С. А., Бучарская А. Б., Полуконова Н. В., Маслякова Г. Н. 2015. Влияние растительных экстрактов, содержащих флавоноиды, на лейкоцитарную формулу и красный костный мозг лабораторных крыс с перевитой саркомой 45. — Успехи современного естествознания. 4: 134–140.
<https://elibrary.ru/udzgrn>
19. Наволокин Н. А., Мудрак Д. А., Полуконова Н. В., Тычина С. А., Канаева Т. В., Бучарская А. Б., Маслякова Г. Н. 2016. Антикахексическая и противоопухолевая активность флавоноидсодержащего экстракта бессмертника песчаного (*Helichrysum arenarium*) при пероральном введении крысам с перевитой саркомой-45. — Злокачественные опухоли. 4S1(21): 329–330.
<https://elibrary.ru/zczvab>
20. Полуконова Н. В., Наволокин Н. А., Дурнова Н. А., Маслякова Г. Н., Бучарская А. Б. 2012. Способ получения сухого экстракта из растительного сырья, обладающего биологической активностью. Пат. RU 2482863 С1, 27.05.2013. Заявка № 2012105384/15 от 15.02.2012. Опубл. 27.05.2013. Бюл. № 15.
<https://elibrary.ru/xvqjse>
21. Корсов А. В., Калинкина Н. М. 2003. Количественные методы экологической токсикологии: Учебно-методическое пособие. Петрозаводск. 56 с.
22. Демин А. Г., Полуконова А. В., Наволокин Н. А., Полуконова Н. В. 2019. *In silico* оценка уровня экспрессии генов, ассоциированных с путями клеточной гибели в клетках карциномы почки человека (линия А498). — В кн.: VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы. Сборник тезисов. С. 798.
<https://elibrary.ru/lrgpus>
23. Государственный реестр лекарственных средств
<https://grls.rosminzdrav.ru/GRLS.aspx>. (Данные по состоянию на: 11.12.2024).

Cytotoxic and Antiproliferative Activity of *Helichrysum Arenarium* (Asteraceae) Extract Against Tumor Cell Lines

© 2025. N. V. Polukonova¹, M. N. Kurchatova^{1,*}, N. A. Navolokin¹, M. A. Baryshnikova², A. M. Mylnikov¹, A. V. Polukonova¹, N. A. Durnova^{1,3}

¹Saratov State Medical University named after V. I. Razumovsky,
Saratov, Russia

²National Medical Research Center of Oncology named after N. N. Blokhin,
Moscow, Russia

³I. M. Sechenov First Moscow State Medical University,
Moscow, Russia

*email: kurchatova.marya@yandex.ru

Abstract. For the first time, the presence of cytotoxic and antiproliferative activity in the *Helichrysum arenarium* (L.) Moench extract and its ability to induce apoptosis in human tumor cell lines Jurkat, MCF-7, SK-BR-3, A549, PC-3, HCT-116, A498 was revealed. After 24 hours of incubation in the extract (0.9 mg/ml), cells in early apoptosis (from 36.1% in the A549 line to 49.2% in the HCT-116 line) and late apoptosis (from 11.7% in the HCT-116 line to 37.7% in the MCF-7 line) were detected. Different cell lines exhibit different sensitivity response: early apoptosis predominated in some, while late apoptosis or even complete cell destruction prevailed in others. Under the effect of *H. arenarium* extract, caspase-dependent apoptosis which is induced through caspase-3, was established in the Jurkat line. More than 11% of cells killed by apoptosis were observed in cell lines A549, PC-3, HCT-116, and MCF-7 when incubated in 0.9 mg/mL extract. The extract of *H. arenarium* showed maximum activity on A498 cells at a semi-lethal concentration of 7.2 mg/mL: in the first 24 h of exposure, cytotoxic and cytostatic activity, and a decrease in the cell's ability to cytoprotective autophagy were detected; after 48 h the extract retained only cytostatic activity.

Keywords: T-cell lymphoblastic leukemia Jurkat, breast adenocarcinoma MCF-7, SK-BR-3, lung carcinoma A549, prostate carcinoma PC-3, colon carcinoma HCT-116, renal carcinoma A498

REFERENCES

1. Korman D. B. 2006. [Fundamentals of anticancer chemotherapy]. Moscow. 503 p. (In Russian)
2. Navolokin N. A., Maslyakova G. N., Polukonova N. V., Mudrak D. A., Bucharskaya A. B. 2019. The expression of apoptosis and autophagy markers in transplantable rat kidney cancer with the administration of flavonoid-containing hedge hyssop (*Gratiola officinalis* L.) extract. — Archive of Pathology. 81(1): 24. <https://doi.org/10.17116/patol20198101124> (In Russian)
3. Polukonova N. V., Navolokin N. A., Mudrak D. A., Polukonova A. V., Bucharskaya A. B., Maslyakova G. N. 2019. Agent having sensitive action on tumor cells, activating apoptosis thereof and preventing formation of resistance thereof. Patent of invention RU 2694547 C1, Application № 2018105419 of 13.02.2018. Publ. 16.07.2019. Bull №20. <https://elibrary.ru/oyrhzh> (In Russian)
4. Polukonova N. V., Navolokin N. A., Mudrak D. A., Polukonova A. V., Maslyakova G. N. 2019. Method for determining minimum effective concentration of antitumor drug which inhibits cytoprotective autophagy *in vitro*. Patent of invention RU 2693829 C1, 05.07.2019. Application № 2018105465 of 13.02.2018. Publ. 05.07.2019. Bull. №19 <https://elibrary.ru/kkfoxo> (In Russian)
5. Maslyakova G. N., Polukonova N. V., Navolokin N. A., Mudrak D. A., Polukonova A. V., Bucharskaya A. B. 2020. Agent causing in *in vivo* experiments substitution of tumor tissue with connective tissue and transferring tumor cells from G1 phase of cell cycle into rest state G0. Patent of invention 2731105 C2, 28.08.2020. Application № 2018115319 of 25.04.2018. Publ.: 28.08.2020. Bull. № 25. <https://elibrary.ru/cpjkvx> (In Russian)
6. Mylnikov A. M., Polukonova N. V., Isaev D. S., Doroshenko A. A., Verkhovskii R. A., Nikolaeva N. A., Mudrak D. A., Navolokin N. A. 2020. Identification of pathways of A498 human kidney carcinoma cell death under the action of *Gratiola officinalis* L. extract and green tea flavonoids using fluorescence imaging techniques. — Opt. Spectrosc. 128(7): 972–979. <https://doi.org/10.1134/S0030400X20070139>

7. Polukonova N. V., Baryshnikova M. A., Khochankov D. A., Stepanova E. V., Solomko E. S., Polukonova A. V., Mudrak D.A., Mylnikov A. M., Bucharskaya A. B., Maslyakova G. N., Navolokin N. A. 2021. Activation of apoptosis and autophagy by *Gratiola officinalis* extract in human tumor cell lines. — J. Biomed. Photonics Eng. 7(4): 040307. <https://doi.org/10.18287/JBPE21.07.040307>
8. Navolokin N. A., Mudrak D. A., Bucharskaya A. B., Polukonova N. V., Maslyakova G. N. 2022. Pathomorphosis and mechanisms of death of tumor cells in cell cultures and inoculated tumors under the influence of drug hedge hyssop extract. — Cardiometry. 24: 41–42. <https://cardiometry.net/issues/no24-november-2022/conference>
9. Polukonova N. V., Demin A. G., Polukonova A. V. 2023. Components of antitumor extract of *Gratiola officinalis* lead to tumor cell death by apoptosis due to negative regulation of MCL-1 protein. — Cardiometry. 29: 28. <https://doi.org/10.18137/cardiometry.2023.29.conf.20>
10. Polukonova N. V., Polukonova A. V., Demin A. G. 2022. [Molecular mechanism of increasing the sensitivity of human renal cell carcinoma A498 cells to apoptosis under the action of *Gratiola officinalis* extract]. — Advances in Molecular Oncology. 9(S4): 129. <https://umo.abvpress.ru/jour/article/view/472> (In Russian)
11. Polukonova N. V., Demin A. G., Polukonova A. V., Navolokin N. A. 2022. [Molecular and genetic substantiation of overcoming resistance of human renal cell carcinoma A498 cells under the action of *Gratiola officinalis* extract]. — Advances in Molecular Oncology. 9(S4): 128. <https://umo.abvpress.ru/jour/article/view/472> (In Russian)
12. Kurkin V. A. 2007. [Pharmacognosy. Pharmaceutical university coursebook]. Samara. 1239 p. (In Russian)
13. Grinev V. S., Shirokov A. A., Navolokin N. A., Polukonova N. V., Kurchatova M. N., Durnova N. A., Bucharskaya A. B., Maslyakova G. N. 2016. Polyphenolic compounds of a new biologically active extract from immortelle sandy flowers (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.). — Russ. J. Bioorg. Chem. 42(7): 770–776. <https://doi.org/10.1134/S1068162016070086>
14. Navolokin N. A., Polukonova N. V., Mudrak D. A., Afanaseva G. A., Tychina S. A., Maslyakova G. N., Bucharskaja A. B., Korchakov N. V. 2016. Agent possessing anti-cachexic, anti-tumor properties and reducing endogenous intoxication level. Patent of invention RU 2601406 C1, 10.11.2016. Application № 2015149423/15 of 17.11.2015. Publ.: 10.11.2016. Bull. № 31. <https://elibrary.ru/etvlsc> (In Russian)
15. Navolokin N. A., Polukonova N. V., Maslyakova G. N., Skvorcová V. V., Bajtman T. P., Bucharskaya A. B., Durnova N. A. 2013. [Anti-tumor activity of plant extracts containing bioflavonoids]. — Russ. J. Biother. 12(2): 59–59a. <https://elibrary.ru/qazrzl> (In Russian)
16. Navolokin N. A., Polukonova N. V., Mudrak D. A., Myl'nikov A. M., Baryshnikova M. A., Khochenkov D. A., Bucharskaya A. B., Polukonova A. V., Maslyakova G. N., 2019. Advantages and possibilities of fluorescence-based methods for the visualization of apoptosis and autophagy in human tumor cells in vitro. — Opt. Spectrosc. 126(6): 693–702. <https://doi.org/10.1134/S0030400X19060171>
17. Skvortsova V. V., Navolokin N. A., Polukonova N. V., Manaenkova E. V., Pankratova L. E., Kurchatova M. N., Maslyakova G. N., Durnova N. A. 2015. Antituberculous *in vitro* activity of *Helichrysum arenarium* extract. — Eksperimental'naya i Klinicheskaya Farmakologiya. 78(2): 30–33. <https://doi.org/10.30906/0869-2092-2015-78-2-30-33> (In Russian)
18. Navolokin N. A., Mudrak D. A., Matveeva O. V., Tychina S. A., Bucharskaya A. B., Polukonova N. V., Maslyakova G. N. 2015. Influence of plant extract containing flavonoids on the leucocyte formula and bone marrow of laboratory rats with transplanted sarcoma 45. — Advances in Current Natural Sciences. 4: 134–140. <https://elibrary.ru/udzgrn> (In Russian)
19. Navolokin N. A., Mudrak D. A., Polukonova N. V., Ty'china S. A., Kanaeva T. V., Bucharskaya A. B., Maslyakova G. N. 2016. [Anti-cachexic and anti-tumor activity of orally administered *Helichrysum arenarium* extract containing flavonoids in rats with transplanted sarcoma 45]. — Malignant Tumors. 4S1(21): 329–330. <https://elibrary.ru/zczvab> (In Russian)
20. Polukonova N. V., Navolokin N. A., Durnova N. A., Maslyakova G. N., Bucharskaya A. B. 2012. Method for preparing dry extract of herbal raw material possessing biological activity. Patent of invention RU 2482863 C1, 27.05.2013. Appl. № 2012105384/15 of 15.02.2012. Publ. 27.05.2013. Bull. № 15. <https://elibrary.ru/xvqjse>
21. Korosov A. V., Kalinkina N. M. 2003. [Qualitative methods of ecological toxicology, Textbook]. Petrozavodsk. 56p. (In Russian)

22. Demin A. G., Polukonova A. V., Navolokin N. A., Polukonova N. V. 2019. [In silico assessment of the gene expression associated with the cell death pathways in human renal cell carcinoma A498 cells]. — In: VII Congress of Vavilov Society of Genetics and Breeders (VSG&B) and Associate Symposiums. Book of abstracts. P. 798.
<https://elibrary.ru/Irpgus> (In Russian)
23. State Register of Medicines (GRLS).
<https://grls.rosminzdrav.ru/GRLS.aspx>. (Accessed 11.12.2024)

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

УДК 581.192.2

АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ *RUBUS BUSCHII* (ROSACEAE), *RIBES × NIDIGROLARIA* (GROSSULARIACEAE), *SAMBUCUS NIGRA* (CAPRIFOLIACEAE) И СОДЕРЖАНИЕ КАЛИЯ И НАТРИЯ В РАСТЕНИЯХ И ПОЧВЕ

© 2025 г. А. А. Арутюнянц*, Р. В. Савельев, Ю. В. Лавриненко,
Д. Д. Симеониди, С. В. Скупневский

ФГБОУ ВО «Северо-Осетинский государственный университет имени Коста Левановича Хетагурова»,
г. Владикавказ, Россия

*e-mail: arutyunanna@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2024 г.

После доработки 18.09.2024 г.

Принята к публикации 30.11.2024 г.

Изучен компонентный и элементный состав экстрактов листьев и плодов малины Буша (*Rubus buschii* (Rozanova) Grossh., Rosaceae) (сел. Сурх-Дигора, г. Владикавказ), йошты (*Ribes × nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer, Grossulariaceae) (г. Владикавказ), бузины черной (*Sambucus nigra* L., Caprifoliaceae) (сел. Тарское), произрастающих на территории Республики Северная Осетия-Алания. В растительном сырье выделены, идентифицированы и количественно определены флавоноиды. Максимальное содержание флавоноидов обнаружено в зеленых частях растений. По суммарному содержанию флавоноидов в фитоматериале (в пересчете на рутин) выявлена следующая закономерность: листья малины (сел. Сурх-Дигора) > листья йошты (г. Владикавказ) > плоды бузины черной (Тарское болото). Исследовано содержание ионов К и Na в почве, а также листьях и плодах исследуемых видов. Показано, что содержание К и Na зависит от местообитания растений и влияет на их ресурсную ценность.

Ключевые слова: *Rubus buschii*, *Ribes × nidigrolaria*, *Sambucus nigra*, флавоноиды, антиоксидантная активность, содержание калия и натрия, УФ-спектроскопия, Центральный Кавказ, РСО-Алания

DOI: 10.31857/S0033994625010107, **EDN:** EFVKWZ

Растения, содержащие в своем составе флавоноидные комплексы с выраженным антиоксидантными свойствами, уже много лет остаются востребованными, поскольку они составляют основу для получения ценных лекарственных препаратов широкого спектра действия. Установлено, что полифенольные соединения (в т. ч. флавоноиды) являются натуральными биологическими модификаторами, способными изменять реакцию организма на внешние факторы – аллергены, вирусы и канцерогены. Об этом свидетельствуют их противовоспалительные, антиаллергические, антивирусные и антиканцерогенные свойства [1–3]. В экспериментах выявлено, что флавоноиды обладают капилляроукрепляющими, желчегонными, радиопротекторными,

противоопухолевыми, иммуномодулирующими, antimикробными и другими ценными лечебными свойствами. По антиоксидантной активности флавоноиды могут превосходить витамины С, Е и каротиноиды [4, 5]. В качестве антиоксидантов флавоноиды проявляют способность нейтрализовать гидроксильные радикалы и защищают организм человека и животных от последствий активации перекисного окисления липидов и посттрансляционной модификации белков активными формами азота и кислорода. Согласно литературным данным наиболее богаты флавоноидами растения семейства пасленовых, бобовых, астровых, розоцветных, гречишных, березовых, рутовых и др. [6, 7]. Исследования последних лет позволяют предположить, что указанные соединения могут участвовать

в процессах экспрессии генов, изменять активность регуляторных белков и модулировать регуляцию клеточного деления. Поскольку антиоксидантное действие флавоноидов лежит в основе купирования процессов свободнорадикального окисления — этиопатогенетической основы множества заболеваний человека, научный интерес к ним на протяжении последних десятилетий сохраняется на высоком уровне [8–10]. В связи с вышеизложенным, изучение факторов, влияющих на биологическую ценность растений, содержащих активные противокислительные вещества, является актуальным.

Цель исследования изучить антиоксидантный потенциал малины Буша (*Rubus buschii* (Rozanova) Grossh., Rosaceae), йошты (*Ribes × nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer, Grossulariaceae), бузины черной (*Sambucus nigra* L., Caprifoliaceae) и содержание Na и K в тканях растений и в почве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования были листья и плоды малины Буша, йошты и бузины черной, произрастающих на территории Республики Северная Осетия-Алания (РСО-Алания). Листья и плоды малины Буша собирали в окрестностях села Сурх-Дигора ($43^{\circ} 5'343''$ $5'30.22''$ с. ш., $43^{\circ} 49'15.93''$ в. д.), расположенного на высоте 600 м над ур. м. в лесо-степном поясе растительности и в окрестностях г. Владикавказ ($43^{\circ} 1'19.65''$ с. ш., $44^{\circ} 40'13.59''$ в. д.) на высоте 800 м над ур. м. в нижне-горном лесном поясе. Листья и плоды йошты собирали в окрестностях г. Владикавказ. В местах сбора образцов в г. Владикавказе распространены выщелоченные черноземы на тяжелых суглинках (зона избыточного увлажнения), в окрестностях села Сурх-Дигора — серые лесные карбонатные глинистые почвы.

Листья и плоды бузины черной были собраны в Тарской межгорной котловине (сел. Тарское, $42^{\circ} 57'44.62''$ с. ш., $44^{\circ} 43'46.33''$ в. д.) на высоте 800 м над ур. м. на склоне небольшой возвышенности, окружающей Тарское сфагново-осоковое болото, в монодоминантных зарослях малины лесной. Почвы на этой территории горные бурые лесные кислые грубогумусные.

Сбор растительного сырья проводили по мере созревания плодов. Каждый образец (почва, листья, плоды) состоял из 5 частных образцов, отобранных на участках площадью

50×50 м. Образцы почв брали непосредственно под исследуемым растением с корней и с глубины 10–20 см в зависимости от грунта. Листья (15 г) и плоды (25 г) собирали только со здоровых, хорошо развитых, не поврежденных насекомыми или микроорганизмами растений. Все образцы упаковывали в полиэтиленовые пакеты. Для сбора каждого образца использовали отдельный набор одноразовых полиэтиленовых перчаток. Части растений очищали от видимой грязи и промывали сначала проточной, а затем дистиллированной водой, высушивали на полиэтиленовой пленке в сухом проветриваемом помещении и хранили в полиэтиленовых пакетах. Образцы почвы высушивали в сухом помещении при комнатной температуре и просеивали через сито с размером ячеи 0.4 см^2 . Пробы исследуемых образцов растений и почв разделяли методом квартования и готовили согласно принятой методике [11]. Получали водно-спиртовые экстракты из растительного сырья.

Идентификацию и количественное определение индивидуальных компонентов проводили методом тонкослойной хроматографии (ТСХ). На пластинку «Сорб菲尔» [12] наносили образцы водно-спиртовых экстрактов минимальными порциями для получения пятен диаметром 1–2 мм. Раствор сравнения — государственные стандартные образцы (ГСО) рутина и кверцетина. Пластинки помещали в герметичную камеру, соответствующую по размеру используемой пластинке, предварительно насыщенную в течение 1 часа системой растворителей (*n*-бутанол—уксусная кислота—этанол 60 : 15 : 25 по объему) для вертикального элюирования. Первичную детекцию полифенольных соединений осуществляли в ультрафиолетовой части спектра при длине волны 365 нм, вторичную — после обработки хроматограмм 2%-ным спиртовым раствором треххлористого алюминия [13]. Использованная в работе система растворителей позволила качественно разделить компоненты растительного сырья и выделить в них до 5 индивидуальных веществ. Оценку общего антиоксидантного потенциала проводили по методике, описанной в работе Р. В. Савельева с соавторами [14] при помощи окислителя — 0.05%-ного раствора перманганата калия. Титрование вели в кислой среде (H_2SO_4) до появления слабой розовой окраски, устойчивой в течение 20 сек. Расчет перманганатной окисляемости проводили по формуле:

$$PO = \frac{N(KMnO_4) \times V(KMnO_4) \times 1000}{V(\text{экстракта})} \times 8,$$

где N – нормальность перманганата калия; $V_{(KMnO_4)}$ – объем перманганата, затраченный на титрование; $V_{(\text{экстракта})}$ – объем титруемого экстракта.

Количественное содержание флавоноидов определено по величине светопоглощения в режиме дифференциальной спектрофотометрии. С целью выбора аналитической длины волны и изучения влияния матрицы на характер электронных спектров поглощения предварительно были получены и изучены УФ-спектры водно-спиртовых растворов исследуемых экстрактов, а также стандартных образцов рутина и кверцетина в индивидуальном состоянии и с добавлением хлорида алюминия, вступающего в реакции комплексообразования с исследуемыми соединениями [17].

Дифференциальные спектрофотометрические измерения проводили на спектрофотометре модели UV-VISIBLE SPECTROPHOTOMETER (SHIMADZU), используя методику, принятую Государственной фармакопеей Российской Федерации XIII издания (2015 г.). Качественную идентификацию осуществляли по максимуму в электронных спектрах поглощения (ЭСП), которые регистрировали в режиме дифференциальной спектрофотометрии с толщиной оптического слоя 1 см. На ЭСП максимум светопоглощения исследуемых образцов из листьев и плодов малины, листьев и плодов юшты и плодов бузины соответствовал максимуму поглощения ГСО рутина и составлял 410–412 нм [15]. Количественное содержание определяли на основании измеренной оптической плотности и соотнесения ее с ГСО.

Определение концентрации ионов щелочных металлов в почве и растениях проводили методом эмиссионного спектрального анализа, основанного на получении спектров эмиссии атомов анализируемого вещества, возбужденных нагреванием вещества в пламени, с помощью пламенного спектрофотометра ФПА-01. Пламенно-фотометрический метод предполагает использование жидких проб, поэтому анализ почв и растений предшествовала подготовка проб, заключающаяся в переведении пробы в раствор. Пробы почв готовили методом водной вытяжки, пробы растений разлагали методом кислотной минерализации с использованием лабораторной микроволновой установки «MARS 6» [16].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам качественного анализа, выполненного с помощью метода тонкослойной хроматографии, все исследуемые виды содержали в своем составе рутин и кверцетин, либо их структурные аналоги (к их числу могут принадлежать выделенные из растений: мангаслин – кверцетин-3-O-(2",6"-ди-O-рамнозил) глюкозид, изокверцитрин – кверцетин-3-O-глюкозид, кверцитрин – кверцетин-3-O-рамнозид, кверцетин-3-O-(6"-O-глюкозил) глюкозид и др., что подтверждалось наличием доминирующих пятен с величинами $R_f = 0.72$ – 0.78 (рутин), $R_f = 0.98$ (кверцетин).

На пластинках регистрировали также дополнительные пятна. В частности, для листьев малины пятна с $R_f = 0.63$, $R_f = 0.87$ (структурный аналог рутина, который может содержать группы, влияющие на подвижность веществ в выбранной системе элюента), $R_f = 0.98$ (кверцетин). Для листьев юшты зарегистрированы пятна с величинами $R_f = 0.79$ (рутин), $R_f = 0.98$, что может соответствовать кверцетину (табл. 1).

УФ-спектры поглощения комплексов флавоноидов представлены на рис. 1. Анализ данных показывает, что максимумы спектров

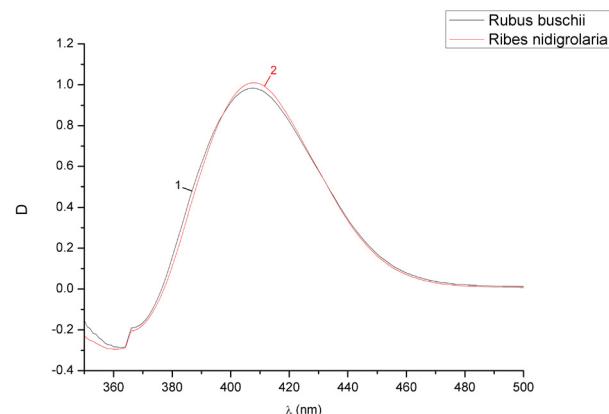


Рис. 1. УФ-спектры поглощения комплексов флавоноидов с хлоридом алюминия (раствор сравнения – водно-спиртовой раствор хлорида алюминия): 1 – экстракт листьев *Rubus buschii* (сел. Сурх-Дигора); 2 – экстракт листьев *Ribes × nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer (г. Владикавказ); $C_R = 25$ мкг/г.

По горизонтали – длина волны, нм; по вертикали – оптическая плотность.

Fig. 1. UV absorption spectra of flavonoid complexes with aluminum chloride (reference solution – aqueous alcoholic solution of aluminum chloride): 1 – *Rubus buschii* (Surkh-Digora village) leaves extract; 2 – *Ribes × nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer (Vladikavkaz) leaves extract; $C_R = 25$ mg/g. X-axis – wavelength, nm; y-axis – optical density.

Таблица 1. Результаты фитохимического анализа растительных экстрактов *Rubus buschii*, *Sambucus nigra*, *Ribes × nidigrolaria*

Table 1. Results of phytochemical analysis of *Rubus buschii*, *Sambucus nigra*, and *Ribes × nidigrolaria* extracts

Виды, Место сбора Species, Collection point	Сырье Raw material	Показатели Indicators		Суммарное содержание флавоноидов, мг/г Total flavonoid content, mg/g
		R_f	ПО*, г O_2 /л PO, g O_2 /l	
<i>Rubus buschii</i> сел. Сурх-Дигора <i>Surkh-Digora</i> village	Листья Leaves	0.63 0.72 0.78 0.98	0.4	31.9
	Плоды Fruit	—	0.06	—
	<i>Sambucus nigra</i> Тарское болото <i>Tarskoe Swamp</i>	Плоды Fruit	—	0.2
	<i>Ribes × nidigrolaria</i> г. Владикавказ <i>Vladikavkaz</i>	Листья Leaves	0.78 0.98 0.79 0.98	0.3
<i>Rubus buschii</i> г. Владикавказ <i>Vladikavkaz</i>	Плоды Fruit	0.72	0.05	—
	Листья Leaves	0.63 0.72 0.78 0.98	2.4	1.5
	Плоды Fruit	—	0.6	—

Примечание. * ПО – перманганатная окисляемость. Прочерк означает отсутствие данных.

Note. *PO – permanganate oxidizability. Dash means no data.

поглощения комплексов флавоноидов с Al (III) из водно-спиртовых экстрактов находятся при 413 нм для листьев малины Буша (сел. Сурх-Дигора) и при 408 нм – для листьев юшты (г. Владикавказ).

Результаты оценки общего антиоксидантного потенциала и содержания флавоноидов представлены в табл. 1. На основании полученных результатов выявлена следующая закономерность по суммарному содержанию флавоноидов в фитоматериале (в пересчете на рутин): лист малины Буша (сел. Сурх-Дигора) > лист юшты (г. Владикавказ) > плоды бузины черной (Тарское болото). Максимальное суммарное содержание флавоноидов наблюдается в зеленых частях растений. Причем суммарное содержание флавоноидов в листьях малины Буша, собранных в лесолугово-степном поясе в сел. Сурх-Дигора (31.9 мг/г), на 26% выше, чем в листьях того же вида, собранных в г. Владикавказе в нижнегорном лесном поясе (23.6 мг/г) [18].

Интересно проследить миграцию подвижных (обменных) форм калия и натрия в системе: почва – зеленая часть растений – плоды.

Поскольку калий и натрий относятся к числу важнейших макроэлементов, участвующих в реализации широкого круга метаболических процессов, таких как, работа Na^+/K^+ -насосов, транспорт веществ в клетку и др. [19], особенности их транслокации из почвы в растения и перераспределения по тканям могут выступать в качестве регулирующих механизмов в обмене вторичных метаболитов – флавоноидов.

Исследование образцов почвы показывает, что валовое содержание подвижных форм калия достаточно велико не только в городских почвах, но и в условиях высокогорных районов РСО-А и составляет соответственно 0.02 г/кг и 0.05 г/кг. Эти величины вполне соответствуют тем, которые рекомендованы для возделывания травянистых и древесно-кустарниковых растений [20]. Для натрия выявлена иная закономерность: его содержание повышается по мере снижения высоты над уровнем моря (0.007 г/кг в сел. Сурх-Дигора и 0.02 г/кг в г. Владикавказ). В болотистой местности выявили минимальное содержание натрия и калия (0.004 и 0.02 г/кг, соответственно), по сравнению с другими изученными местообитаниями.

Таблица 2. Содержание натрия и калия (г/кг) в образцах почв (водная вытяжка), листьях и плодах растений (кислотное разложение)

Table 2. Sodium and potassium content (g/kg) in soil samples (water extract), and leaves and fruits of plants (acid decomposition)

Анализи- руемый материал Analyzed material	Вид, место сбора Species, collection point							
	<i>Ribes × nidigrolaria</i> г. Владикавказ Vladikavkaz		<i>Sambucus nigra</i> Тарское болото Tarskoe Swamp		<i>Rubus buschii</i>			
	Na	K	Na	K	Na	K	Na	K
Почва Soil	0.021 ¹ ± 0.004	0.024 ± 0.002	0.004 ± 0.001	0.022 ± 0.004	0.007 ± 0.003	0.051 ± 0.009	0.024 ± 0.004	0.020 ± 0.002
Листья Leaves	0.005 ± 0.001	4.900 ± 0.604	0.022 ± 0.006	2.730 ± 0.694	0.012* ± 0.003	3.240* ± 0.316	0.013* ± 0.001	2.431 ± 0.604
Плоды Fruit	0.083 ± 0.011	2.200* ± 0.404	0.032 ± 0.008	6.605* ± 0.769	0.011 ± 0.003	2.901* ± 0.002	0.002 ± 0.011	2.390* ± 0.404

Примечание. ¹ среднее значение и ошибка; * достоверная связь ($p < 0.05$) с содержанием в почве.

Note. ¹ mean value and error; * significant correlation ($p < 0.05$) with content in soil.

Коэффициент корреляции (по Пирсону) между показателями содержания натрия в образцах почвы и в листьях растений составил -0.67 , что свидетельствует о низкой миграционной активности элемента из почвы в растения. В то же время для калия установлена обратная закономерность ($r = 0.89$): повышение его содержания в почве положительно влияет на содержание биогенного элемента в тканях растений, что в свою очередь, может сказываться на их фармакогностической ценности. Обогащение почвообразующих пород калием – это региональная особенность почв Северной Осетии, вследствие чего недостаток этого элемента проявляется редко.

Выявленные взаимосвязи имеют научно-практический интерес и показывают перспективность продолжения исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучен компонентный и элементный состав экстрактов листьев и плодов малины Буша

Rubus buschii (Rozanova) Grossh. (Rosaceae), юшты *Ribes × nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer (Grossulariaceae), бузины черной *Sambucus nigra* L. (Caprifoliaceae), произрастающих на территории РСО-Алания. Установлено что:

По суммарному содержанию флавоноидов (в пересчете на рутин) исследованные объекты образуют следующий ряд: листья малины (сел. Сурх-Дигора) > листья юшты (г. Владикавказ) > плоды бузины черной (Тарское болото). Суммарное содержание флавоноидов в листьях *Rubus buschii* и *Ribes × nidigrolaria* выше, чем в плодах.

Высокое содержание флавоноидов в листьях малины позволяет рекомендовать их как ценный источник биологически активных веществ с антиоксидантным действием.

Содержание макроэлементов калия и натрия в образцах почв влияет на их накопление в листьях и плодах исследованных видов и их биологическую ценность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Валиулина Д. Ф., Макарова Н. В. 2018. Сравнительное исследование антиоксидантной активности популярных марок чая из торговых сетей. — Вестник ВГУИТ. 80(3): 104–110.
<https://doi.org/10.20914/2310-1202-2018-3-104-110>
2. Ullah A., Munir S., Badshah S. L., Khan N., Ghani L., Poulson B. G., Emwas A. H., Jaremko M. 2020. Important flavonoids and their role as a therapeutic agent. — Molecules. 25(22): 5243.
<http://doi.org/10.3390/molecules25225243>
3. Dias M. C., Pinto D. C. G.A., Silva A. M. S. 2021. Plant flavonoids: chemical characteristics and biological activity. — Molecules. 26(17): 5377.
<http://doi.org/10.3390/molecules26175377>

4. *Li Z., Zhang M., Haenen G. R. M.M., Vervoort L., Moalin M.* 2021. Flavonoids seen through the energy perspective. — *Int. J. Mol. Sci.* 23(1): 187.
<http://doi.org/10.3390/ijms23010187>
5. *Цюпко Т. Г., Бриленок Н. С., Гущаева К. С., Вершинин В. И.* 2019. Определение суммарного содержания фенольных антиоксидантов в чае с применением разных вариантов метода FRAP. — Аналитика и контроль. 23(1): 143–151.
<http://doi.org/10.15826/analitika.2019.23.1.011>
6. *Сагарадзе В. А., Бабаева Е. Ю., Уфимов Р. А., Загурская Ю. В., Трусов Н. А., Коротких И. Н., Маркин В. И., Пещанская Е. В., Можаева Г. Ф., Каленикова Е. И.* 2018. Содержание флавоноидов в цветках с листьями боярышников (*Crataegus*). — Химия растит. сырья. 4: 95–104.
<http://doi.org/10.14258/jcprm.2018044039>
7. *Aryal S., Baniya M. K., Danekhu K., Kunwar P., Gurung R., Koirala N.* 2019. Total phenolic content, flavonoid content and antioxidant potential of wild vegetables from Western Nepal. — *Plants.* 8(4): 96.
<https://doi.org/10.3390/plants8040096>
8. *Fatima N., Baqri S. S. R., Bhattacharya A., Koney N. K., Husain K., Abbas A., Ansari R. A.* 2021. Role of flavonoids as epigenetic modulators in cancer prevention and therapy. — *Front. Genet.* 12: 758733.
<http://doi.org/10.3389/fgene.2021.758733>
9. *Kerimi A., Williamson G.* 2018. Differential impact of flavonoids on redox modulation, bioenergetics, and cell signaling in normal and tumor cells: a comprehensive review. — *Antioxid. Redox. Signal.* 29(16): 1633–1659.
<http://doi.org/10.1089/ars.2017.7086>
10. *Яшин Я. И., Рыжнев В. Ю., Яшин А. Я., Черноусова Н. И.* 2009. Природные антиоксиданты. Содержание в пищевых продуктах и их влияние на здоровье и старение человека. М. 212 с.
11. *Herba Hyperici. Трава зверобоя* [фармакоп. статья]. 1990. Государственная фармакопея СССР: в 2 вып. Вып. 2: Общие методы анализа. Лекарственное сырье. 11-е изд. М.С. 323.
12. *Зенкевич И. Г., Косман В. М.* 1999. Методы количественного хроматографического анализа лекарственных веществ: пособие для фармацевтических работников. СПб. 81 с.
13. *Шариунова М., Шварц В., Михалец Ч.* 1980. Тонкослойная хроматография в фармации и клинической биохимии. Часть. 1, 2. Перевод со словацкого. М. 620 с.
14. *Савельев Р. В., Бартенева А. Р., Арутюнянц А. А., Лавриненко Ю. В.* 2022. Физико-химический состав и микробиологическая активность *Hypericum perforatum*, *Rubus buschii*, *Hippophae rhamnoides*. — Дни науки СОГУ-2022. Сборник материалов конференции молодых исследователей. Текстовое электронное издание. Владикавказ. С. 404–411.
<https://elibrary.ru/fjjxby>
15. *Санникова Е. Г., Попова О. И., Фролова О. О., Айрапетова А. Ю.* 2016. Изучение флавоноидов ивы трехтычинковой (*Salix triandra* L.), произрастающей на Северном Кавказе. — Фармация и фармакология. 4(3(16)): 56–67.
<https://doi.org/10.19163/2307-9266-2016-4-3-56-67>
16. *ГОСТ 26427-85. Почвы.* Метод определения натрия и калия в водной вытяжке. Срок действия с 01.01.86 до 01.01.96* Ограничение срока действия снято по протоколу N 5-94 Межгосударственного Совета по стандартизации, метрологии и сертификации (ИУС N 11-12, 1994 год).
17. *Бекетов Е. В., Абрамов А. А., Нестерова О. В., Кондрашев С. В.* 2005. Идентификация и количественная оценка флавоноидов в плодах черемухи обыкновенной. — Вестн. Моск. ун-та. Химия. 46(4): 259–262.
<https://www.chem.msu.su/rus/vmgu/054/259.pdf>
18. *Hartley T. N., Thomas A. S., Maathuis F. J. M.* 2020. A role for the OsHKT 2;1 sodium transporter in potassium use efficiency in rice. — *J. Exp. Bot.* 71(2): 699–706.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erz113>
19. *Ragel P., Raddatz N., Leidi E. O., Quintero F. J., Pardo J. M.* 2019. Regulation of K⁺ nutrition in plants. — *Front. Plant Sci.* 10: 281.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00281>
20. *Kleiber T., Krzyżaniak M., Świerk D., Haenel A., Gałecka S.* 2019. How does the content of nutrients in soil affect the health status of trees in city parks? — *PLoS One.* 14(9): e0221514.
<http://doi.org/10.1371/journal.pone.0221514>

Antioxidant Activity of *Rubus Buschii* (Rosaceae), *Ribes× Nidigrolaria* (Grossulariaceae) and *Sambucus Nigra* (Caprifoliaceae) and Potassium and Sodium Content in Plants and Soil

**© 2025. A. A. Arutyunants*, R. V. Saveliev, Yu. V. Lavrinenko, D. D. Simeonidi,
S. V. Skupnevskiy**

Kosta Levanovich Khetagurov North Ossetia State University, Vladikavkaz, Russia

**e-mail: arutyunanna@mail.ru*

Abstract. The article presents the results of a study of the component and element composition of extracts from leaves and fruits of red raspberry (*Rubus buschii* (Rozanova) Grossh., Rosaceae) (village of Surkh-Digora, city of Vladikavkaz), jostaberry (*Ribes× nidigrolaria* Rud. Bauer et A. Bauer, Grossulariaceae) (city of Vladikavkaz), and black elderberry (*Sambucus nigra* L., Caprifoliaceae) (village Tarskoye) growing in the Republic of North Ossetia-Alania in the highlands, midlands and foothills of the Central Caucasus. Flavonoids were isolated, identified and quantified in plant raw materials. It was highest content of flavonoids was found in green parts of plants. For the total content of flavonoids in the plant material (in terms of rutin) the following pattern was revealed: raspberry leaf (Surkh-Digora village) > jostaberry leaf (Vladikavkaz) > black elderberry fruits (Tara swamp). The content of K⁺ and Na⁺ in the soil, green parts and fruits of the studied samples depends on the habitat and determines the biological value of the studied species.

Keywords: *Rubus buschii*, *Ribes× nidigrolaria*, *Sambucus nigra*, antioxidant activity, K⁺, Na⁺, flavonoids

REFERENCES

1. Valiulina D. F., Makarova N. V. 2018. Comparative study of the antioxidant activity of popular brands of tea from trade market. — Proceedings of the Voronezh State University of Engineering Technologies. 80(3): 104–110. <https://doi.org/10.20914/2310-1202-2018-3-104-110> (In Russian)
2. Ullah A., Munir S., Badshah S. L., Khan N., Ghani L., Poulsom B. G., Emwas A. H., Jaremko M. 2020. Important flavonoids and their role as a therapeutic agent. — Molecules. 25(22): 5243. <http://doi.org/10.3390/molecules25225243>
3. Dias M. C., Pinto D. C. G. A., Silva A. M. S. 2021. Plant flavonoids: chemical characteristics and biological activity. — Molecules. 26(17): 5377. <http://doi.org/10.3390/molecules26175377>
4. Li Z., Zhang M., Haenen G. R. M. M., Vervoort L., Moalin M. 2021. Flavonoids seen through the energy perspective. — Int. J. Mol. Sci. 23(1): 187. <http://doi.org/10.3390/ijms23010187>
5. Tsypko T. G., Brilenok N. S., Gushchaeva K. S., Vershinin V. I. 2019. Determination of the total phenol antioxidants content in tea samples using different variations of the FRAP assay. — Analytics and Control. 23(1): 143–151. <http://doi.org/10.15826/analitika.2019.23.1.011> (In Russian)
6. Sagardze V. A., Babaeva E. Yu., Ufimov R. A., Zagurskaya Yu. V., Trusov N. A., Korotkikh I. N., Markin V. I., Peschanskaya E. V., Mozhaeva G. F., Kalenikova E. I. 2018. Total flavonoids in *Crataegus* “Flowers and leaves” raw material of Russian flora. — Khimiya Rastitel’nogo Syr’ya. 4: 95–104. <http://doi.org/10.14258/jcprm.2018044039> (In Russian)
7. Aryal S., Baniya M. K., Danekhu K., Kunwar P., Gurung R., Koirala N. 2019. Total phenolic content, flavonoid content and antioxidant potential of wild vegetables from Western Nepal. — Plants. 8(4): 96. <https://doi.org/10.3390/plants8040096>
8. Fatima N., Baqri S. S. R., Bhattacharya A., Koney N. K., Husain K., Abbas A., Ansari R. A. 2021. Role of flavonoids as epigenetic modulators in cancer prevention and therapy. — Front. Genet. 12: 758733. <http://doi.org/10.3389/fgene.2021.758733>
9. Kerimi A., Williamson G. 2018. Differential impact of flavonoids on redox modulation, bioenergetics, and cell signaling in normal and tumor cells: a comprehensive review. — Antioxid. Redox. Signal. 29(16): 1633–1659. <http://doi.org/10.1089/ars.2017.7086>
10. Yashin Ya. I., Ryzhnev V. Yu., Yashin A. Ya., Chernoussova N. I. 2009. [Natural antioxidants. Content in food products and their effect on human health and aging]. Moscow. 212 p. (In Russian)

11. *Herba Hyperici*: [Pharmacop. monogr.]. 1990. [State Pharmacopoeia of the USSR. 11th edition. Iss. 2: General methods of analysis. Medicinal plant raw materials]. Moscow. P. 323. (In Russian)
12. Zenkevich I. G., Kosman V. M. 1999. [Methods for quantitative chromatographic analysis of medicinal substances: a manual for pharmacists]. St. Petersburg. 81 p. (In Russian)
13. Šaršúnová M., Schwarz V., Michalec Č. 1980. Chromatografia na tenkých vrstvách vo farmácii a v klinickej biochémii [Thin-layer chromatography in pharmacy and clinical biochemistry]. Part. 1, 2. Transl. from Slovakian. Moscow. 620 P. (In Russian)
14. Savelyev R. V., Barteneva A. R., Arutyunyants A. A., Lavrinenko Yu. V. 2022. [Physico-chemical composition and microbiological activity of *Hypericum perforatum*, *Rubus buschii*, *Hippophaer hamnooides*. — In: [NOSU Science Days – 2022. Proceedings of the conference of young researchers. Text electronic edition]. Vladikavkaz. P. 404–411. <https://elibrary.ru/fjjxby> (In Russian)]
15. Sannikova E. G., Popova O. I., Frolova O. O., Ayrapetova A. Yu. 2016. Determination of flavonoids of willow triandra (*Salix triandra* L.), growing in the North Caucasus. — Pharmacy and Pharmacology. 4(3(16)): 56–67. <https://doi.org/10.19163/2307-9266-2016-4-3-56-67> (In Russian)
16. [GOST 26427-85. Soils. Method for determining sodium and potassium in aqueous extract. Validity period from 01.01.86 to 01.01.96*. The validity restrictions were lifted according to Protocol N 5-94 of the Interstate Council for Standardization, Metrology and Certification (IUS N 11-12, 1994)]. (In Russian)
17. Beketov E. V., Abramov A. A., Nesterova O. V., Kondrashev S. V. 2005. Identification and quantification of flavonoids in bird cherry fruits. — Vestnik Mosk. Gos. Univ., Ser. 2, Chemistry. 46(4): 259–262. <https://www.chem.msu.su/rus/vmgu/054/259.pdf> (In Russian)
18. Hartley T. N., Thomas A. S., Maathuis F. J. M. 2020. A role for the OsHKT 2; 1 sodium transporter in potassium use efficiency in rice. — J. Exp. Bot. 71(2): 699–706. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz113>
19. Ragel P., Raddatz N., Leidi E. O., Quintero F. J., Pardo J. M. 2019. Regulation of K⁺ nutrition in plants. — Front. Plant Sci. 10: 281. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00281>
20. Kleiber T., Krzyżaniak M., Świerk D., Haenel A., Gałecka S. 2019. How does the content of nutrients in soil affect the health status of trees in city parks? — PLoS One. 14(9): e0221514. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221514>

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92(581.412+581.5)

**БУЛЫГИН НИКОЛАЙ ЕВГЕНЬЕВИЧ –
ДЕНДРОЛОГ, ФЕНОЛОГ, ЭКОЛОГ
(к 100-летию со дня рождения)**

© 2025 г. Г. А. Фирсов*, В. Т. Ярмишко

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: gennady_firsov@mail.ru

DOI: 10.31857/S0033994625010119, EDN: EFRHGY

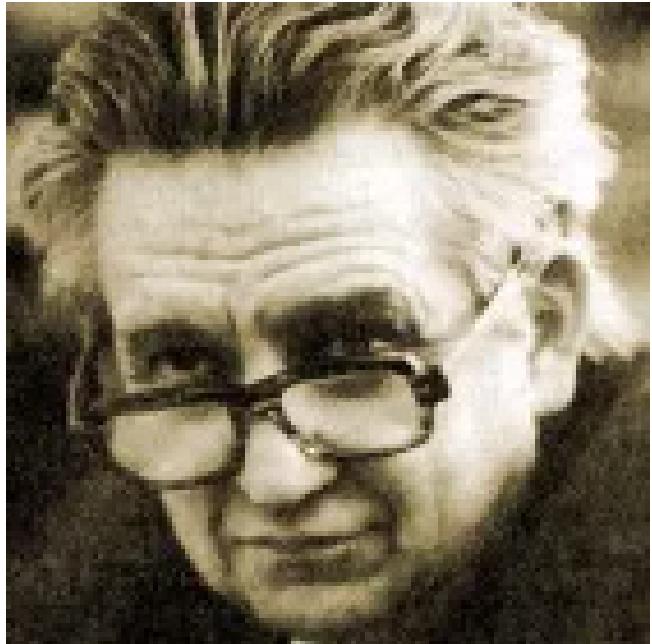
**Bulygin Nikolay Evgenyevich – dendrologist, phenologist, ecologist
(on the occasion of the 100th anniversary of his birth)**

G. A. Firsov*, V. T. Yarmishko

В августе 2024 года исполнилось 100 лет со дня рождения известного ученого Николая Евгеньевича Булыгина. В научных кругах он известен как дендролог, фенолог и эколог, автор почти 200 научных работ, среди которых важное место занимают два учебника «Дендрология» для студентов ВУЗов и 17 монографий по проблемам биологии, экологии, интродукции древесных растений, дендромелиорации урбанизированной среды, лесной фенологии и фенологического прогнозирования.

В 1999 году В. Т. Ярмишко была опубликована статья к 75-летию со дня рождения Н. Е. Булыгина. Спустя пять лет Г. А. Фирсов опубликовал статью, посвященную памяти Н. Е. Булыгина, скончавшегося 22 мая 2002 г. В канун 100-летнего юбилея мы хотели бы расширить и дополнить наши воспоминания, еще раз просмотреть оставшиеся архивные материалы, подробнее проанализировать научную и педагогическую деятельность Н. Е. Булыгина.

Николай Евгеньевич Булыгин с детства любил природу, часто совершал прогулки по местным лесным уроцищам, наблюдая за растениями. Видимо, все это подвигло его к поступлению на учебу в Ленинградскую лесотехническую академию (ЛТА), которую он успешно окончил в 1953 г. на факультете озеленения городов и населенных мест. После окончания учебы Николай Евгеньевич был приглашен профессором П. Л. Богдановым, заведующим кафедрой ботаники и дендрологии, вести курс дендрологии. На этой кафедре Н. Е. Булыгин прошел все



Булыгин Николай Евгеньевич (1924–2024)

ступени карьерного роста: от ассистента до профессора, в течение 13 лет возглавлял кафедру.

Несмотря на большую загруженность в учебном процессе, Николай Евгеньевич всегда находил время для научной работы. Под руководством опытных ученых (С. Я. Соколова, Н. М. Андронова, П. Л. Богданова и др.) он проводил изучение отдельных видов древесных растений, исследуя их эколого-биологические особенности и фенологию, собирая материал для подготовки научных статей и диссертационной работы.

Работая над кандидатской диссертацией, Николай Евгеньевич сформировался как дендролог и фенолог, что определило круг его интересов и дальнейшие направления активной научной деятельности. Диссертационное исследование было выполнено под руководством Сергея Яковлевича Соколова, заведующего ботаническим садом Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, организатора и главного редактора 6-ти томной фундаментальной монографии «Деревья и кустарники СССР» (1949–1962 гг.). В диссертации, которая была успешно защищена в 1965 г., Н. Е. Булыгин описал морфологию побегов ряда интродуцированных и местных видов деревьев и кустарников. Для многих из них были определены периоды формирования зачатков генеративных органов. По срокам заложения цветков Николай Евгеньевич выделил 4 группы видов, исследовал и раскрыл их биологические особенности. Уже в тот период Н. Е. Булыгин стал применять методы не только обычной классической, но и микрофенологии. Он стал разрабатывать свою собственную программу фенологических наблюдений и методику диагностики фенофаз, что в дальнейшем подробно развил в своих работах. В середине 1970-х годов Н. Е. Булыгин вошел в авторский коллектив по разработке единой программы и методики фенологических наблюдений в ботанических садах СССР.

С начала 1950-х годов, с первых лет своей научной деятельности, Николай Евгеньевич стал проводить фенологические наблюдения, вначале в арборетуме и парке ЛТА, затем, расширяв круг наблюдений, и в других садах и парках города и области. За пять десятилетий он накопил и обработал совершенно уникальные фенологические данные. По мере сбора собственных многолетних фенологических данных, Николай Евгеньевич освоил и надежно применял методы математической статистики.

Становлению Н. Е. Булыгина как фенолога в значительной степени способствовал тот факт, что ботанический сад ЛТА является одним из старейших в мире фенологических опорных пунктов, где наблюдения проводятся непрерывно с 1829 г. Благоприятным моментом было и то, что именно в Санкт-Петербурге имеются наиболее длительные, с середины 18 века, непрерывные ряды метеорологических данных.

Научные публикации в области фенологии принесли Н. Е. Булыгину широкую известность, этому

способствовали и многочисленные научные доклады, и популяризаторская деятельность. В своих работах, издаваемых в «Трудах ЛТА», Николай Евгеньевич приводил подробные разъяснения, касающиеся методики регистрации основных фенофаз сезонного ритма развития растений. Эта методика в значительной степени была разработана им самим. Николай Евгеньевич изучал феноклиматическую неоднородность такого крупного мегаполиса, каким является Ленинград – Санкт-Петербург. Результаты его исследований оказались очень важными для фенологического и дендрологического районирования территории Северо-Запада России. Н. Е. Булыгиным по своим уникальным по длительности наблюдениям, проводившимся под Санкт-Петербургом, были установлены основные показатели сезонного развития листопадных и вечнозеленых древесных растений местной флоры и интродуцентов в разные периоды второй половины XX века. Николай Евгеньевич проделал большую работу по сравнению сроков наступления фенофаз у древесных растений в Ленинграде–Санкт-Петербурге и на других станциях России и бывшего СССР. Так, исследование показало, что в Ленинграде по сравнению с Амурской областью наблюдается более раннее начало и более позднее завершение вегетации одних и тех же дальневосточных видов, а календарная последовательность времени наступления конкретных фенофаз у разных видов в Ленинграде и на Дальнем Востоке устойчиво сохраняется. Н. Е. Булыгин подробно анализировал феноматериалы, хранившиеся в Географическом обществе, и устанавливал сходство и различие фенофаз по разным регионам и пунктам наблюдений на территории Советского Союза. Он изучал географическую изменчивость времен года на Европейской территории СССР, исследовал скорость фронта фенопроцессов, географическую амплитуду, градиенты наибольшей стабильности. Николай Евгеньевич вел переписку с членами добровольной фенологической сети Географического общества. Приводим здесь выдержку из письма одного из добровольцев к Николаю Евгеньевичу: «...Читаю ваше письмо о разработке научной темы о долгосрочных прогнозах погоды от 1987 года. Высылаю вам свой материал по изучению погоды по Челябинской зоне метеонаблюдений.... Надеюсь, Ваши выводы высветят конкретные идеи о прогнозе погоды хотя бы для Урала...».

Н. Е. Булыгин разработал календарь природы Северо-Запада России, строгоаргументированный

биологически, географически и математически. Такой календарь позволяет на основе предшествующих фенофаз прогнозировать их последующее прохождение. Для этого Николай Евгеньевич математически обработал 30-летние данные своих наблюдений за 1950–1980 гг. Он выделил 4 сезона года, 13 подсезонов и 22 феноэтапа. Как отмечал проф. А. А. Яценко-Хмелевский (1984, с. 122), резюмируя вклад Н. Е. Булыгина в развитие фенологии, «...такая «новая фенология», оснащенная математическим аппаратом и увязанная с физиологией растений, определяя значительное число аспектов рационального использования растительного покрова Земли, может и должна сыграть серьезную роль в решении очень многих вопросов его изучения и охраны».

Николай Евгеньевич уделял большое внимание не только официальной, научной, но и народной фенологии, подчеркивая разницу между этими понятиями: народная фенология игнорирует математическое обеспечение, научная – целиком построена на нем. Он заботливо выписывал народные приметы и прогнозы и их проверял. Так, например, он проверил одну из популярных народных примет: «На рябину урожай – жди суровой зимы». Хотя это далеко не всегда так, тем не менее, в Ленинградской области после урожайных лет на рябину в 53% случаев зима действительно оказывалась холоднее обычного, а на долю аномально холодных январей даже приходится 65% лет (вспомним обильный урожай рябины осенью 2002 г. и последующую сиююю зиму, какой не было 16 лет после аномально холодной зимы 1986/87 гг.). Николай Евгеньевич публиковал фенологические заметки в местной прессе и выступал по радио, где давал объяснение важных фенологических примет, рассказывал о состоянии природы и особенностях погоды, прогнозе в наступлении сезонных явлений, о тенденциях в изменении климата, ходе текущих явлений на фоне их среднемноголетних значений, процессах в мире растений и животных в тот или иной месяц года, сезонных работах на садовом участке. В «заметках фенолога» в марте 1996 г. Николай Евгеньевич предсказывал большой паводок и предлагал подумать о том, где и как предстоит спасать людей от грядущего весеннего половодья.

Н. Е. Булыгин уделял внимание и прикладной фенологии. Он составил средний многолетний календарь цветения медоносных растений Ленинградской области и основных сезонных явлений в жизни пчел. Николай Евгеньевич

занимался всеми вопросами фенологии, включая историю развития этой науки. Совместно с Г. А. Фирсовым он проанализировал первый в Европе фенологический календарь Карла Линнея и сопоставил его с современным, разработанным им календарем природы Северо-Запада России. Николай Евгеньевич сравнивал свои данные с показателями сезонного ритма тех же видов древесных растений в других странах по имеющимся опубликованным данным, которые он выписывал и тщательно анализировал.

Еще в 1970-е годы Николай Евгеньевич стал писать о потеплении климата и его влиянии на древесные растения. Тогда далеко не все верили в то, что стало более очевидным позже, на рубеже тысячелетий. Результатом выявленных Н. Е. Булыгиным климатической и фенологической тенденций, имевших место в последнюю четверть XX века, явилось формирование новых ритмо-адаптивных связей, которые обеспечили повышение зимостойкости многих термофильных интродуцированных видов, в прошлом считавшихся непригодными для культуры под Ленинградом.

Будучи директором Ботанического сада Ленинградской лесотехнической академии, Н. Е. Булыгин способствовал включению редких древесных интродуцентов в городские зеленые насаждения. Он изучал обилие цветения и урожайность плодов красивоцветущих деревьев и кустарников Ленинграда. В его архивах сохранилась ведомость начала 1980-х годов, где приводится более 200 видов деревьев и кустарников (береза бумажная, бархат сахалинский, рододендроны кэтиевбинский и желтый, орех серый, дуб красный и др.), переданные в ЦПКиО им. С. М. Кирова, трест садово-паркового хозяйства Калининского района, садоводство Лесотехнической академии, Ленинградский областной военный комиссариат, парк 30-летия ВЛКСМ и другие организации. Он ратовал за сохранение и приумножение зеленого фонда города. Неоднократно, в разные годы Николай Евгеньевич составлял и уточнял список древесных растений в насаждениях общего пользования в г. Ленинграде. Коллекциям ботанического сада ЛТА он уделял особое внимание в течение всей своей жизни. Он был инициатором закладки ряда арборетумов в Ленинградской области и разрабатывал рекомендации по развитию питомнического хозяйства. Для обеспечения потребностей лесного и лесопаркового хозяйства и озеленительных организаций он рекомендовал

проведение специальных исследований по сemeношению интродуцентов, агротехнике их выращивания. В 1980-е годы Николай Евгеньевич разработал оригинальную систему детальной феноиндикации структуры годичного цикла развития ландшафтов, разработал принципы индикации, рассматривал вопросы моделирования дендрофенологической сопряженности, исследовал корреляционные связи между феноиндикаторами и последующей теплообеспеченностью вегетационного сезона, выявлял фенологические тенденции и их биоэкологическую обусловленность. На Дендрологическом конгрессе социалистических стран в 1982 г. Н. Е. Булыгин впервые ввел в научную терминологию понятие биоклиматической цикличности (БКЦ) и в дальнейшем развивал это направление. Наиболее отчетливо БКЦ выражается при сопоставлении двух альтернативных биоклиматических циклов – раннетеплых и поздне-холодных, индикаторами которых служат даты начала «пыления» ольхи серой или сокодвижения береск.

Н. Е. Булыгин уделял большое внимание зимостойкости интродуцентов в условиях суровых зим. Он всесторонне изучал зимостойкость как основной фактор успешности интродукции в подзоне южной тайги, применяя разработанную им самим шкалу зимостойкости и учитывал другие существующие шкалы. Была усовершенствована и дополнена известная биоэкологическая группировка Э. Л. Вольфа, основанная на результатах многолетней оценки повреждаемости морозами древесных растений. Это позволило сравнительно простыми визуальными методами делать полевую оценку обмерзания для всей или большей части дендроколлекции после каждой зимы. Воздействие той или иной зимы на древесные растения по-своему неповторимо из-за разного соотношения температуры воздуха и количества осадков, амплитуды зимних температур, разного уровня падения температуры зимой до абсолютно минимальных значений, погодичных колебаний высоты снежного покрова, различной глубины промерзания почвы, особенностей ветрового режима и т. д. Поэтому очень важны непрерывные и длительные наблюдения, которые Н. Е. Булыгин проводил сам и вместе со своими учениками. Он изучал также динамику весенних и осенних заморозков в Ленинграде и связь их с фенофазами сезонного развития древесных растений.

Н. Е. Булыгин был известен научной общественности своими многочисленными докладами,

вызывавшими значительный интерес. При подготовке к докладу «Фенологический биоритм и зимостойкость древесных растений», Николай Евгеньевич отмечал, что им за период с 1950 по 1983 г. проанализирована динамика наступления основных фенофаз и ежегодная повреждаемость морозами у 1188 биотипов 809 видов древесных растений, относящихся к 139 родам и 53 семействам. Было выяснено, что универсальным феноиндикатором¹, является фаза массового окончания роста побегов, характеризующаяся максимальной амплитудой фенодат и минимальным их перекрытием во времени у зимостойких и незимостойких видов. Зная сопряженность ее динамики с феноэтапами года, можно прогнозировать повреждаемость растений морозами в критических биоклиматических ситуациях. Николай Евгеньевич показал, что биологический ритм растений в целом может служить надежным интегральным показателем уровня адаптации к внешней среде, к сезонным изменениям климатических и связанных с ними других экологических факторов.

Значителен вклад Н. Е. Булыгина в подготовку кадров для лесного и лесопаркового хозяйства, озеленения городов и населенных мест. Им разработано и опубликовано много программ и учебных планов, а также ряд учебных пособий. В своих оригинальных лекциях он использовал самые современные данные, которые он скрупулезно отслеживал в научной литературе, а также результаты собственных исследований. В частности, им была установлена средняя продолжительность сезонов и вегетационного периода для разных регионов и зон европейской части России; показатели прохождения фенологических времен года в г. Ленинграде – Петербурге; динамика фенологических времен в разных географических пунктах и зонах; периоды массового прохождения фенофаз главнейшими лесообразователями России в пределах их ареалов; система основных феноиндикаторов для фенологического прогнозирования; широтная и долготная изменчивость динамики фенопроцессов на европейской территории России и т.д. Николай Евгеньевич постоянно привлекал студентов и дипломников к проведению интродукционных исследований и оценке их результатов. Он умел привить любовь и вкус к науке, предлагая интересные темы курсовых работ и дипломных проектов.

¹ Феноиндикация – связь между сроками наступления фенофаз и повреждаемостью морозами.

В учебнике «Дендрология», вышедшем в 1985 г., в соответствии с учебной программой для высших учебных заведений рассмотрены основные вопросы биологии и экологии древесных растений. Второе издание вышло в 1991 г. Третье издание, значительно переработанное и расширенное, в соавторстве с В. Т. Ярмишко, опубликовано в 2000 г. Значительное внимание в нем уделяется видам-образователям лесов России. Подробно освещены вопросы экологии древесных растений, написаны отдельные главы об основах учения о растительном покрове и жизненных формах древесных растений. Большое место отведено основам дендрондикации, то есть, оценке состояния и изменения окружающей среды с помощью древесных растений. Учебник содержит богатый справочный и иллюстративный материал, включая карты ареалов и оригинальные сводки по фенологии.

Напряженно и творчески работал Николай Евгеньевич и в 1990-е годы, вплоть до последних дней своей жизни. Объем учебной нагрузки составлял 470–750 часов в год. Читались лекции на дневном отделении лесохозяйственного факультета по дендрологии и основам фенологии (2 курс), ботанике (1 курс), а с 1996/97 учебного года – по биологии развития и экологии древесных растений и по фенологической индикации и прогнозированию – для студентов 5 курса группы магистров лесной ботаники. Проводились лабораторные занятия по данным дисциплинам и учебная практика. Осуществлялось руководство производственной практикой и дипломным проектированием с подготовкой бакалавров и инженеров. Оказывались консультации для абитуриентов и принимались экзамены по биологии. Николай Евгеньевич участвовал в работе государственной экзаменационной комиссии по защите дипломных проектов. Кроме педагогической и научно-методической, Н. Е. Булыгин вел активную научно-исследовательскую работу. Так, в 1993 г. он являлся руководителем темы «Мониторинг состояния лесных культур в условиях высоких техногенных нагрузок на примере Ботанического сада Санкт-Петербургской Лесотехнической академии». В 1997 г. он являлся руководителем шести госбюджетных тем, выполняемых на кафедре ботаники и дендрологии. Для кафедры научное направление по изучению биологической ритмики отдельных видов и фитоценозов, феноиндикации и прогнозированию является традиционным, а начиная с 1966 г.

отражается в кафедральных отчетах ежегодно. По мнению Николая Евгеньевича, в Санкт-Петербурге остро стояла в то время проблема дифференцированного использования древесных растений, обладающих разными экологическими свойствами, в зависимости от экологической специфики объектов озеленения: микроклимата, техногенной загрязненности, эдафических условий, рекреационной нагрузки. Системный подход требует организации комплексных эколого-дендрологических исследований и разработки практических рекомендаций по эколого-дендрологическому районированию города с учетом современного потепления климата. Николай Евгеньевич справедливо полагал, что городские зеленые насаждения – это не застывший во времени и пространстве элемент городского ландшафта, но сложная экологическая система, за функционированием которой необходим постоянный контроль и долговременный, в том числе биоклиматический, мониторинг. В своих последних работах Николай Евгеньевич представил графики динамики прохождения фенологических faz генеративного и вегетативного циклов развития 94 видов дикой дендрофлоры под Санкт-Петербургом (средние многолетние значения за 1970–2000 гг.) и динамики созревания урожая плодов и семян у древесных растений различных субдендроритмотипов в дендрарии СПБЛТА (средние многолетние данные за 1970–1999 гг.). Одним из последних докладов Николая Евгеньевича был сделанный в 2001 г. на пленарном заседании лесохозяйственного факультета доклад на тему «Основные закономерности биоклиматической цикличности на Северо-Западе России в XIX–XX вв.». Материал для этого у него был поистине уникальный – несколько десятков рядов непрерывных дендрофенологических наблюдений: по зацветанию ольхи серой – с 1830 г., черемухи обыкновенной – с 1840 г., распусканью листьев березы, зацветанию сирени, малины и липы – с 1841 г. И даже более короткие ряды индикаторов, такие как созревание плодов калины, дуба, клена, боярышника, насчитывают по 80–100 лет, таких рядов больше нет нигде.

В конце своей научной деятельности Николай Евгеньевич установил сводные показатели погодичной изменчивости фенологической сопряженности фенодат на Европейской территории России и сопредельных государств (1939–2000 гг.), средние многолетние показатели динамики цветения древесных растений

различных дендроритмотипов под Санкт-Петербургом, сводные показатели уровней адаптации половозрелых древесных интродуцентов в арборетумах Санкт-Петербурга (1953–1998 гг.), распределение древесных интродуцентов в арборетумах Санкт-Петербурга по дендроритмотипам и статистическим показателям адаптации во второй половине XX века, распределение дендроритмотипов интродуцентов по группам зимостойкости в арборетумах Санкт-Петербурга. Николай Евгеньевич задумал большую работу по географической изменчивости фенологических времен года и биоритмов, по сравнительной фенологии на больших пространствах России и бывшего СССР.

Н.Е. Булыгин выполнял большую научно организационную и общественную работу, являясь председателем Центральной фенологической комиссии Русского географического общества. Он избирался много раз в руководящие органы Русского ботанического общества, был куратором секции интродукции растений на ряде делегатских съездов. По этой секции проходили и его собственные доклады. В 2001 г. Н.Е. Булыгин был зарегистрирован в Федеральном реестре экспертов научно-технической сферы, о чем Республиканским исследовательским научно-консультационным центром экспертизы выдано официальное свидетельство. Он являлся членом различных комиссий. Так, решением Президиума Российской академии наук от 23 сентября 1996 г. Н.Е. был назначен Заместителем председателя Комиссии по комплексной проверке Ботанического института РАН. В архивах осталась большая картотека используемой Н.Е. Булыгиным литературы, включая важнейшие современные работы по дендрологии, фенологии, интродукции растений.

Многие идеи и замыслы Николая Евгеньевича продолжают развивать в настоящее время его ученики и коллеги. Так, в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН, который относится к старейшим паркам России, особое внимание уделяется старовозрастным деревьям, их состоянию и устойчивости в современных изменяющихся условиях окружающей среды (Фирсов и др., 2022). Николай Евгеньевич ратовал за сохранение именно таких деревьев, как культурного наследия.

Ботанический сад Петра Великого в настоящее время является признанным фенологическим

стационаром России. Систематические наблюдения за феноиндикаторами Календаря природы по методикам проф. Н. Е. Булыгина проводятся здесь непрерывно с 1980 года. Главной, и во многих случаях самостоятельной частью фенологической характеристики объекта или территории, является фенологический календарь. Это фенологическая периодизация – разделение года на фенологические периоды, сезоны и подсезоны, каждому из которых свойственное свое состояние объектов живой и неживой природы и особое их взаимодействие. В 2009 г. был опубликован календарь природы парка Ботанического сада Петра Великого за период наблюдений с 1980 по 1995 гг. (Комарова, Фирсов, Фадеева, 2009). Тогда впервые за 290 лет существования Сада был составлен фенологический календарь на основе оригинальных многолетних наблюдений за дендрофеноиндикаторами естественной периодизации года (по Булыгину, 1974, 1976, 1979, 1982) с учетом метеорологических данных по метеостанции Санкт-Петербург. Спустя 15 лет был составлен и опубликован календарь природы Парка уже за 30 лет наблюдений (Фирсов, Фадеева, 2013).

Интродукция разных видов деревьев и кустарников некогда проводилась в Санкт-Петербурге в условиях гораздо более жестких и неблагоприятных для растений зимних и летних температур, по сравнению с теми, которые наблюдаются в настоящее время. Тогда ученые приходили к выводу о стабильности вероятностных характеристик климата (Швер и др., 1982). Однако, в начале 1970-х гг. Н. Е. Булыгин, обрабатывая вековые фенологические ряды феностационара Лесотехнической академии, обратил внимание на тенденцию к потеплению климата Санкт-Петербурга (Булыгин, Довгулевич, 1974 а, б). И сейчас все более важными становятся исследования в этом направлении. Заметное потепление климата в Санкт-Петербурге началось с 1989 г., который оказался самым теплым в истории на тот период времени. В XXI веке потепление усилилось после 2006 г. Так, зима 2006/2007 гг. была рекордно короткой и продолжалась 41 день, в то время как осень длилась почти 5 месяцев (Фирсов и др., 2008). Очень теплым было лето 2010 г., при рекордно высоких температурах июля (+24.4 °C). Потепление климата продолжает усиливаться в настоящее время (Фирсов, Волчанская, 2021). В таких условиях еще более актуальным и важным является непрерывный

фенологический мониторинг, на что обращал в свое время Н. Е. Булыгин.

Н. Е. Булыгин был в числе первых дендрологов, которые стали упоминать в своих работах наличие самосева древесных экзотов в Санкт-Петербурге. В его книге с П. А. Акимовым (1961) при описании 422 наиболее интересных деревьев и кустарников дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии был впервые отмечен самосев 87 видов, из них у 20 видов местной флоры и 67 – экзотов. В 2024 г. опубликована монография Г. А. Фирсова и В. В. Бялта «Чужеродные дичающие древесные растения Санкт-Петербурга», в которой представлены результаты наблюдений за интродуцированными древесными и полудревесными растениями, дающими самосев на территории Санкт-Петербурга и его окрестностей. Самосев был отмечен у 308 видов и гибридов из 89 родов и 39 семейств. Выявлены причины, влияющие на образование и сохранность самосева. При этом к инвазионным и потенциально инвазионным растениям можно отнести 21 чужеродный вид.

Важность исследований Николая Евгеньевича Булыгина остается актуальной на фоне повышения роли и значения ботанических садов в сохранении мировой флоры, в условиях изменений климата и на фоне угроз, с которыми сталкивается мировая цивилизация. Мысли и идеи, изложенные в работах Николая Евгеньевича, которые продолжают разрабатывать его ученики, способствуют улучшению среды обитания человека и сохранению биоразнообразия.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Н. Е. БУЛЫГИНА

1961

Акимов П. А., Булыгин Н. Е. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии. Л.: ВЗЛТИ. 1961. 111 с.

1965

Булыгин Н. Е. Дендрологические ряды парка Ленинградской лесотехнической академии // Календари природы Северо-Запада СССР. Л.: Гидрометеоиздат. С. 36–44.

1974

Булыгин Н. Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: ЛТА, 1974. 82 с.

Булыгин Н. Е., Довгулевич З. Н. Некоторые результаты математического анализа вековых фенологических рядов // Межвуз. сб. законч. науч. исслед. работ. Вып. 2. Л.: ЛТА. С. 36–40.

1976

Булыгин Н. Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: ЛТА. 70 с.

1979

Булыгин Н. Е. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л.: ЛТА. 97 с.

1982

Булыгин Н. Е. Биологические основы дендрофенологии. Л.: ЛТА. 80 с.

1985

Булыгин Н. Е. Дендрология. М.: Агропромиздат. 280 с.

1986

Булыгин Н. Е., Ловелиус Н. В., Фирсов Г. А. Биологические особенности видов рода *Acer* (Асчетиевые), культивируемых в Ленинграде, и изменения климата // Бот. журн. Т. 71. № 1. С. 71–78.

1991

Булыгин Н. Е. Дендрология. Л.: Агропромиздат. 352 с.

Булыгин Н. Е. Календарь природы Северо-Запада СССР // Человек и стихия'92. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 82–91.

1994

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Современная интерпретация материалов Э.Л. Вольфа по интродуцированной дендрофлоре Санкт-Петербурга. СПб.: ЛТА. 57 с. Деп. в ВИНИТИ, № 1750 – В 94 Деп.

1997

Булыгин Н. Е. Дендрофенологическая индикация и долгосрочный прогноз погоды // Известия СПбЛТА. СПб.: СПбЛТА. Вып. 5 (163). С. 25–33.

2000

Buligin N. E., Firsov G. A. Flower calendars – a seldom used source of botanical and agricultural information // Lustgarden. P. 39–46.

Булыгин Н. Е. Ярмишко В. Т. Дендрология. М. 528 с.

2002

Булыгин Н. Е., Фирсов Г. А. Итоги интродукции голосеменных растений в Санкт-Петербург // Раст. ресурсы. Т. 38. Вып. 3. С. 30–44.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ИСТОЧНИКИ, УПОМИНАЕМЫЕ В ТЕКСТЕ

1. Акимов П. А., Булыгин Н. Е. 1961. Деревья и кустарники дендрологического сада и парка Ленинградской лесотехнической академии. Л.: Всесоюзный заочный лесотехнический институт (ВЗЛТИ). 111 с.
2. Булыгин Н. Е., Довгulevich З. Н. 1974а. Некоторые результаты математического анализа вековых фенологических рядов. — Межвуз. сб. законч. науч. исслед. работ. Вып. 2. Л.: ЛТА.С. 36–40.
3. Булыгин Н. Е., Довгулевич З. Н. 1974б. О фенологической тенденции и цикличности в «вековых» фенологических рядах на Северо-Западе России. — Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА. Вып. 3. С. 25–33.
4. Булыгин Н. Е. 1974в. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: ЛТА. 82 с.
5. Булыгин Н. Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над лиственными древесными растениями. Л.: ЛТА, 1976. 70 с.
6. Булыгин Н. Е. 1979. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л.: ЛТА. 97 с.
7. Булыгин Н. Е. 1980. Сезонно-ритмическая структура годичного цикла развития ландшафта, принципы ее индикации и прогностическое значение. — Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрофенологии. Л.: ЛТА.С. 2–44. Деп. в ВИНТИ, № 1033-81 Деп.
8. Булыгин Н. Е. 1982. Биологические основы дендрофенологии. Л.: ЛТА. 80 с.
9. Булыгин Н. Е., Сязева О. А., Фирсов Г. А. 1991. Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Л.: БИН РАН. 66 с. Деп. в ВИНТИ, № 2790-В 91 Деп.
10. Комарова В. Н., Фирсов Г. А., Фадеева И. В., Булыгин Н. Е. 2009. Календари природы ботанических садов Санкт-Петербурга. — Известия СПбЛТА. СПб. 186: 40–48.
11. Соколов С. Я. (ред.). Деревья и кустарники СССР. Т. 1–6. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1949–1962).
12. Фирсов Г. А. 2004. Памяти Николая Евгеньевича Булыгина (12 VIII 1924 – 22 V 2002). — Бот. журн. 89(3): 509–513.
13. Фирсов Г. А., Фадеева И. В., Волчанская А. В. 2008. Влияние метео-фенологической аномалии зимы 2006/07 года на древесные растения в Санкт-Петербурге. — Вестник МГУЛ – Лесной вестник. 6: 22–27.
14. Фирсов Г. А., Фадеева И. В. 2013. Календарь природы Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. — Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования. Вып. 2. М.: ФГБУН ГБС РАН. С. 111–125.
15. Фирсов Г. А., Волчанская А. В. 2021. Древесные растения в условиях климатических изменений в Санкт-Петербурге. М.: «МАСКА». 128 с.
16. Фирсов Г. А., Ярмишко В. Т. 2022. Вековые деревья Ботанического сада Петра Великого. М.: РОСА. 216 с.
17. Фирсов Г. А., Бялт В. В. 2024. Чужеродные дичающие древесные растения Санкт-Петербурга. М.: РОСА. 184 с.
18. Швер Ц. А., Алтыкис Е. В., Евтеева Л. С. (ред.). 1982. Климат Ленинграда. Л.: Гидрометеоиздат. 252 с.
19. Ярмишко В. Т. 1999. Николай Евгеньевич Булыгин. К 75-ти летию со дня рождения. — Бот. журн. 84(12): 134–140.
20. Яценко-Хмелевский А. А., Булыгин Н. Е. 1984. Биологические основы дендрофенологии (основные этапы и перспективы развития, методы, теоретическое и прикладное значение). — Бот. журн. 69(10): 1421–1423.

ХРОНИКА



Эмблема конференции «Этносы и флора: растения, люди, традиции» – листья трех растений – иван-чая, курильского чая и камелии китайской (чай), внутри которых изображены традиционные орнаменты, символизирует три этноса, населяющих Амурсскую область: русских, эвенков и китайцев. Познакомить участников конференции с использованием местных растений этими народами было одной из практических задач конференции.

Вторая Международная научно-практическая конференция Ассоциации ботанических садов Евразии «Этносы и флора: растения, люди, традиции»

© 2025 г. К. Г. Ткаченко¹, О. В. Жилин², А. Н. Воробьев²

¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, Благовещенск, Россия

DOI: 10.31857/S0033994625010124, EDN: EFRGML

В Благовещенске, в период с 4 по 6 сентября 2024 года, на базе Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН проходила II Международная научно-практическая конференция Ассоциации ботанических садов Евразии (АБСЕА) «Этносы и флора: растения, люди, традиции». Организаторы конференции: Ассоциация ботанических садов Евразии (АБСЕА); Амурский филиал Ботанического сада-института Дальневосточного отделения Российской академии наук (АФ БСИ ДВО РАН). Соорганизаторами выступили: Государственное бюджетное учреждение Амурской области «Амурский областной краеведческий музей им. Г.С. Новикова-Даурского» (ГБУ АО АОКМ); Амурское отделение Русского ботанического общества (АО РБО); Ботанический сад ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет» (БС ТвГУ). Состоялась вторая Всероссийская конференция с международным участием специалистов и исследователей разных специальностей: ботаников, историков, фольклористов, этнографов, в той или иной степени работающих в области взаимодействия людей с растениями. Первая конференция «Этносы и флора» прошла в Якутске в 2023 году. Она была приурочена к национальному празднику Ысыах (Ткаченко, 2023).

Главная цель конференции: сохранение и популяризация региональных знаний, практик и этнических традиций, а также внедрение

инноваций, связанных с сохранением и устойчивым использованием растений.

Основные направления конференции: этноботаника, этноэкология, ботаническое ресурсоведение, этнография, регионоведение, история и археология, филология, экологическое просвещение и образование; сохранение регионального биоразнообразия; выполнение целевых задач Глобальной стратегии сохранения растений (GSPC).

В рамках Конференции прошла работа по следующим секциям:

1. Сохранение и популяризация региональных знаний, практик и этнических традиций, а также внедрение инноваций, связанных с сохранением и устойчивым использованием растений;

2. Современные подходы к экспонированию растений региональных и местных флор, демонстрация этноботанических традиций на территориях ботанических садов;

3. Сохранение регионального биоразнообразия.

На открытии конференции с приветственными словами выступили О. В. Жилин (к.б.н., директор Амурского филиала БС-И ДВО РАН), Е. В. Иванова (директор Амурского областного краеведческого музея им. Г. С. Новикова-Даурского) и Ю. В. Наумцев (к.б.н., директор

Ботанического сада Тверского госуниверситета, генеральный секретарь АБСЕА).

Первый пленарный доклад был сделан А. П. Забияко (д.филос. наук, проф., Амурский госуниверситет, Благовещенск). Тема сообщения касалась исторических этапов формирования этнического ландшафта Приамурья. Бассейн реки Амур – территория, через которую пролегали маршруты миграций древнейших человеческих популяций *Homo sapiens*. Пути миграций с глубокой древности связывали Северо-Восточный Китай и Приамурье. Состав населения сохранял полигэтническую структуру, основу которой определяли тунгусо-маньчжурские группы (например, амурские чжурчэни, дючеры) и тюрко-монгольские общности (например, дауры). В 17 в. и позднее в этой структуре фиксируется присутствие эвенков (биары, манегры, орононы, др.), якутов, маньчжиров, китайцев.

Второй пленарный доклад был сделан К. Г. Ткаченко (д.б.н., Санкт-Петербург), в котором была показана роль употребления ди-корастущих видов растений в пищу малыми коренными народами Северо-Запада России. Представители разных народов (ижора, сето) по-разному используют части и продукты одних и тех же видов растений в рамках одной сферы использования. Представители одних и тех же народов (вепсы, карелы), проживающие в разных регионах, иногда различно используют одни и те же виды растений в одной сфере использования. На примере использования растений местной флоры карелами, вепсами, сето, ижора, водь и проживающими с ними русскими в разных регионах Северо-Запада России, показано, что в пределах одной этнической группы: один и тот же народ, но проживающий в разных районах макрорегиона, не всегда использует одинаково одни и те же виды растений и их части. При этом разные народы, даже близко живущие, также не всегда одинаково используют один вид растения (и его части).

В холле Амурского областного краеведческого музея им. Г.С. Новикова-Даурского к открытию конференции была приурочено открытие тематической выставки «Persona Botanica: Амурская область». Научно-образовательный проект «Persona Botanica: Амурская область» – это рассказ о жизни и достижениях людей, чьи имена запечатлены в названиях амурских растений.

Выставка посвящена 30-летию создания Ботанического сада Амурского научного центра ДВО РАН, ныне Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН. На 25 информационных стендах представлен краткий экскурс в историю ботаники – от Древней Греции до современного времени. Люди и растения, названные в их честь: черемуха Маака, лотос Комарова, лилия Буша, прострел Турчанинова, камнеломка Коржинского – рассказывают волнующую историю развития ботаники, историю исследования России, открытия и описания природы Дальнего Востока.

Доклад заведующего Ботаническим садом лекарственных растений Всероссийского научно-исследовательского института лекарственных и ароматических растений (г. Москва), к.б.н. А. Н. Цицилина «Лекарственные и пищевые растения коренных народов Камчатки и Алеутских островов» был посвящен анализу применения растений Камчатки в повседневной жизни малыми северными народами на основании сведений, полученных из исторических документов.

В докладе Голубевой И.В. (Научно-образовательный центр Ботанического сада Петра I МГУ им. М. В. Ломоносова, г. Москва) «Этноботанистика – наука, искусство, дипломатия» было рассказано об организации ряда художественных выставок («Эпосы народов России. Флора и фауна», «Исчезающая красота России – растения Красных книг», «Рябчик – цветок Персии» и другие), посвященных флоре и фауне России и стран БРИКС, которые не только развивают экологическое образование и воспитание, но и становятся важным элементом международного взаимодействия.

Пленарную сессию завершил доклад Ю. В. Наумцева «Сохранение растений и традиционные знания – комплексные проекты Ботанического сада Тверского госуниверситета для достижения целевых задач Глобальной стратегии сохранения растений (GSPC) до 2023 г.», в котором на примере проекта Ботанического сада Тверского госуниверситета «Пчелы в городе» показано, как решение проблемы сохранения биоразнообразия растений, устойчивости экосистем и экологическое просвещение населения сочетаются с задачами сохранения традиционных знаний и в отношениях человека, и окружающей среды. Е. Янян (Китай), сделала сообщение об особенностях написания и произношения

имен женщины в Северо-Восточном Китае для его идентификации. Особенности культуры эвенков были посвящены сообщения Морозовой О.Н. «Лексика растительного мира в эвенкийском языке», Комаровой А.Н. «Этноцентр «Бенедикт» как площадка для изучения и популяризации эвенкийской культуры». Пожалуй самым неожиданным и успешным был доклад И. О. Жилина (ученика школы № 16 Благовещенска) о растениях в жизни эвенков. Им был создан календарь с рисунками и описанием растений, которые эвенки используют в своем быту, в том числе и как пищевые, и лекарственные.

Первый день работы конференции завершился в Амурском филиале Ботанического сада-института ДВО РАН, где к.б.н. А. Н. Воробьева провела тематическую экскурсию «Растения в жизни эвенков», которая знакомит с традициями коренных народов Амурской области, показывает использование объектов растительного мира в быту, в пищевых, медицинских, культурных и обрядовых целях.

Дальнейшая работа конференции проходила по трем секциям: «Сохранение и популяризация региональных знаний, практик и этнических традиций, внедрение инноваций, связанных с сохранением и устойчивым использованием растений», «Современные подходы к экспонированию растений региональных и местных флор, демонстрация этноботанических традиций на территориях ботанических садов» и «Сохранение регионального биоразнообразия».

Программа второго дня включала секционные заседания, на которых тема этноботанических исследований была продолжена в докладах о растениях, которые используют в традиционном укладе жизни народы Амурской области, Якутии (А. В. Кононов, Н. С. Иванова) и Коми (В. А. Канев). Также были представлены доклады по образовательным программам ботанических садов экологической, краеведческой, этноботанической направленности и результаты работы по сохранению региональной флоры. Е. В. Головань (Владивосток) сделала сообщение о эколого-краеведческой программе для школьников «Зеленый путь». А. М. О. Гринюк (Кемерово) рассказала о реализуемой программе экологического образования в Кузбасском ботаническом саду. А. А. Войцеховская (Томск) представила сообщение «Этноботаника в культурном пространстве Сибирского ботанического сада

ТГУ». О. Н. Куликова (Переславль-Залесский) рассказала о создании и формировании этноботанической экспозиции «Дом травницы» на территории дендрологического сада им. С. Ф. Харитона. С. В. Сизых (Иркутск) представила вниманию слушателей о ребрендинге Ботанического сада ИГУ. И с новыми возможностями, которые появились у сада в связи с этим.

Третья, заключительная сессия, включала три доклада по вопросам сохранения регионального биоразнообразия. Так, О. О. Вронская (Кемерово) представила сообщение о ресурсах Кузбасского ботанического сада для сохранения биологического разнообразия *ex situ*. Г. М. Кукуричкин (Сургут) рассказал об особенностях сохранения фиторесурсов Югры в коллекциях ботанического сада, проблемах и сложностях разного порядка, которые возникают в таких суровых климатических условиях. Завершила сессию Е. В. Шидло (Благовещенск) сообщением об особенностях культуры видов рода *Dasiphora* в условиях юга Амурской области.

Второй день конференции продолжился мастер-классами, которые демонстрировали применение растений в традициях славянской культуры. В Музее-калачной прошла программа «Чайные и травяные сборы» и мастер-класс по лепке традиционного русского калача. Второй мастер-класс, от народного мастера И. Серебряной, был проведен в Доме ремесел, где участники конференции познакомились с изготовлением народных кукол-травниц с использованием пряно-ароматических растений.

6 сентября прошла обзорная историко-краеведческая экскурсия по г. Благовещенску и флористическая экскурсия по природному кластеру Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН «Памятнику природы Урочище Мухинка».

В завершении научной программы конференции, 7–8 сентября, совместно с Дальневосточным туристическим центром «Амур», было осуществлена поездка в Китайскую Народную Республику с посещением этнической деревни орочонов и эвенков Синьшэн, в которой познакомились с традициями и культурой малого коренного народа Приамурья. Особенный интерес вызвал Музей традиционной китайской медицины, в котором были представлены не только гербарные и зафиксированные образцы растений, но также компоненты, используемые при

приготовлении традиционных средств китайской медицины.

В отзывах участники конференции отметили насыщенную и интересную программу работы и высокий уровень организации. Ассоциация ботанических садов Евразии постановила в следующем году тематику конференции «Этносы и флора: растения, люди, традиции» продолжить. Организатор конференции будет определен позже голосованием.

В работе конференции приняли участие 34 человека (29 очных участников и 5 заочных) из 4 стран (Россия, Белоруссия, Казахстан и Китай), 15 городов (Владивосток, Арсеньев, Якутск, Благовещенск, Иркутск, Томск, Уфа, Алматы, Кемерово, Сургут, Москва, Переславль-Залесский, Тверь, Санкт-Петербург, Сыктывкар).

Участники конференции выразили слова глубокой благодарности оргкомитету конференции и персонально Олегу Викторовичу Жилину, директору Ботанического сада СВФУ,

Анне Николаевне Воробьевой, заместителю директора по научной работе Ботанического сада, зав. лаб. интродукции и Юрию Викторовичу Наумцеву, директору Ботанического сада ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет» за прекрасную организацию и проведение конференции на высоком научном уровне, с глубоким погружением в тематику разных этнических сторон жизни малых коренных народов Приамурья.

Дополнительную информацию о конференции и фотографии можно найти на сайте Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН:

<https://botsad-amur.ru/ii-mezhdunarodnaya-ezhegodnaya-nauchno-prakticheskaya-konferenciya-etnosy-i-flora-rasteniya-lyudi-tradiczii-zavershila-svoyu-rabotu/>

<https://botsad-amur.ru/persona-botanica-amurskaya-oblazt-znakomit-s-floroj-regionacherez-lichnosti-ee-issledovatelej/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ткаченко К. Г. 2023. Первая научно-практическая конференция «Этносы и флора: региональные традиции и знания как основа гармоничного природопользования». — Раст. ресурсы. 59(4): 450–454.
<http://doi.org/10.31857/S0033994623040040>