СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, вып. 1, 2021

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Энергозатраты на формирование фитомассы древостоев хвойных лесов в различных эдафических и климатических условиях

Ю. В. Карпечко, А. В. Туюнен 3

Фитомасса лишайников и зеленых растений в сообществах восточноевропейских тундр

С. А. Уваров, А. М. Лапина, О. В. Лавриненко 15

Биология ресурсных видов

Влияние климатических факторов на радиальный прирост *Pinus sylvestris* и *Picea abies* (Pinaceae) на территории Брянской области

В. П. Иванов, С. И. Марченко, Д. И. Нартов, Л. П. Балухта 39

Биологические особенности культуры *Miscanthus sacchariflorus* (Poaceae) в условиях Новосибирской области

С. Ю. Капустянчик, В. В. Будаева, Ю. А. Гисматулина 49

Эколого-биологические особенности *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) в луговых фитоценозах Центрального Кавказа

В. А. Чадаева, Г. А. Кярова 58

Структура популяций растений

Характеристики ценопопуляций и запасы сырья *Trifolium pratense* (Fabaceae) в разных экологических условиях на территории Республики Татарстан

Н. Б. Прохоренко, Л. Р. Кадырова, Г. В. Демина, О. А. Тимофеева 68

Интродукция ресурсных видов

Интродукционный потенциал *Carya ovata* (Juglandaceae) в Санкт-Петербурге

Г. А. Фирсов, О. А. Гаврилова 83

Биологическая активность растений

Содержание циклосиверсиозидов в образцах *Astragalus pterocephalus* (Fabaceae) разного географического происхождения (Республика Узбекистан)

М. А. Агзамова, Р. П. Закирова 89

ОБЪЯВЛЕНИЕ

О создании нового Электронного архива научных публикаций по тематике “Химия, Биология и Физиология” 96

Contents

Vol. 57, issue 1, 2021

ARTICLES AND COMMUNICATIONS
Resources of Useful Plants and Plant Assosiations

Energy Consumption for the Buildup of Tree Stand Biomass in Different Edaphic and Climatic Environments

Yu. V. Karpechko, A. V. Tuyunen 3

Phytomass of Lichens and Green Plants in the East European Tundra Communities

S. A. Uvarov, A. M. Lapina, O. V. Lavrinenko 15

Biology of Resourse Species

Specific Features of the Radial Growth of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Pinaceae) in the Bryansk Region (Russia)

V. P. Ivanov, S. I. Marchenko, D. I. Nartov, L. P. Baluhta 39

Biological Characteristics of Cultivated *Miscanthus sacchariflorus* (Poaceae) in the Novosibirsk Region

S. Yu. Kapustyanchik, V. V. Budaeva, Yu. A. Gismatulina 49

Ecological and Biological Characteristics of *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) in the Meadow Phytocenoses of the Central Caucasus

V. A. Chadaeva, G. A. Kyarova 58

Structure of Plant Populations

Trifolium pratense (Fabaceae) Coenopopulation Characteristics and Resources under Different Environmental Conditions in the Republic of Tatarstan

N. B. Prokhorenko, L. R. Kadyrova, G. V. Demina, O. A. Timofeeva 68

Introduction of Resourse Species

Arboricultural Potential of *Carya ovata* (Juglandaceae) in Saint-Petersburg (Russia)

G. A. Firsov, O. A. Gavrilova 83

Biological Activity of Resource Species

Content and Bioactivity of Cycloartane Compounds in *Astragalus pterocephalus* (Fabaceae) from Different Locations of Uzbekistan

M. A. Agzamova, R. P. Zakirova 89

ANNOUNCEMENT

On the Establishment of a New Digital Archive of Scientific Publications "Chemistry, Biology and Physiology" 96

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 3–14

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ЭНЕРГОЗАТРАТЫ НА ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОМАССЫ ДРЕВОСТОЕВ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ В РАЗЛИЧНЫХ ЭДАФИЧЕСКИХ И КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

© 2021 г. Ю. В. Карпечко[1], *, А. В. Туюнен[1]

[1]*Институт леса – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра "Карельский научный центр Российской академии наук", г. Петрозаводск, Россия*

**e-mail: yuvkarp@onego.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2020 г.
После доработки 27.07.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Для 100-летних сосняков и ельников зеленомошной, долгомошной и сфагновой групп типов леса в Европейской части России (ЕЧР) получены зависимости запасов стволовой древесины от радиационного баланса лесных участков. Отмеченное повышение продуктивности древостоев с ростом радиационного баланса при продвижении от северной границы лесной зоны к южной, связано с увеличением массы фотосинтезирующего аппарата. Более высокая интенсивность возрастания продуктивности отмечена для древостоев, произрастающих в лучших лесорастительных условиях (сосняки и ельники кисличные). Затраты энергии при создании единицы фитомассы увеличиваются с ухудшением эдафических условий и зависят от широты местности. Наименьшими затратами энергии для создания единицы объема стволовой древесины 100-летних сосняков и ельников всех типов леса характеризуется территория между 61°–62° и 53°–55° с.ш. ЕЧР. Минимальные удельные энергозатраты на создание стволовой древесины 100-летних хвойных древостоев различных типов леса могут использоваться в качестве количественных критериев при классификации лесов.

Ключевые слова: еловые леса, сосновые леса, тип леса, класс бонитета, фитомасса, испарение, транспирация, радиационный баланс, Европейская часть России

DOI: 10.31857/S0033994621010076

Леса являются крупнейшей экосистемой суши на планете, они играют ведущую роль не только в снабжении народного хозяйства древесиной, но и в формировании почвенного покрова, водного баланса, оказывают влияние на химический состав, тепловой режим и влагосодержание нижних слоев атмосферы. Проблемы, связанные с промышленным использованием лесов, их подверженность влиянию экологических факторов, в том числе и изменения климата, а также необходимость сохранения в возможно большем объеме экосистемных функций и услуг волнует в настоящее время многих специалистов лесной отрасли. Большое внимание уделяется изучению влияния лесов на процессы в климатической системе, в том числе их роли в глобальном углеродном цикле, влагообороте, тепловом и радиационном балансах участков суши [1–8]. При этом до настоящего времени остаются мало изученными особенности энерго- и массообмена в различных по продуктивности лесах, при различном поступлении энергии, хотя эти факторы в значительной степени определяют интенсивность протекающих в лесу процессов и объем экосистемных функций и услуг. Изучение влияния климата и условий произрастания на интенсивность физических и биологических процессов позволит более объективно оценивать природоформирующую роль лесов в различающихся по географическому расположению регионах.

Климатические характеристики и условия произрастания, характеризуемые геологическим строением местности, рельефом, гидрологическими характеристиками и плодородием почв, являются основными факторами, определяющими интенсивность функционирования растительного покрова и его продуктивность. А.А. Григорьевым и М.И. Будыко было показано, что основными климатическими факторами, определяющими географическую зональность растительности, являются радиационный баланс и радиационный индекс сухости (отношение годового радиационного баланса к затратам энергии на испарение всех выпавших за год осадков) [9]. Для регионов, занятых преимущественно лесами, радиацион-

ный индекс сухости, как это отмечено в работе М.И. Будыко [9], изменяется от 0.3 до 1. При этом соответственно его возрастанию при продвижении с севера на юг увеличивается радиационный баланс. Значения индекса сухости в пределах лесной зоны свидетельствуют о достаточном ее увлажнении, что позволяет принимать в качестве основного фактора интенсивности функционирования древостоя из всех климатических показателей энергетический фактор. Интересно отметить, что из всего многообразия причин, объясняющих зональное положение древесных растений, в качестве одной из значимых исследователями рассматривается именно оптимальное увлажнение [10].

Количество поступающей энергии, наряду с условиями произрастания, оказывает влияние на продуктивность растительного покрова в соответствии с географическим положением. При этом представляет интерес выявление степени и путей влияния этих факторов на энерго- и массообмен леса и продуктивность древостоя.

На участках с однородными условиями произрастания формируются сообщества, относящиеся к определенному типу леса, который является ведущим показателем, качественно иллюстрирующим продуктивность древостоя в условиях конкретного региона. В связи с этим совершенствование типологии леса с введением новых индикаторов выделения типов леса является важной задачей лесного хозяйства [11].

Целью настоящей работы является анализ зависимости продуктивности древостоев хвойных лесов от радиационного баланса и эдафических условий, а также получение количественных оценок, характеризующих тип леса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Достижение поставленной цели основано на использовании данных о пространственном распределении радиационного баланса [12] и опубликованных сведений о распределении сосняков и ельников по типам леса (с указанием их осредненного класса бонитета) в каждом административном регионе в пределах Европейской части России (ЕЧР) [13, 14]. Из-за трудностей, возникающих при измерении элементов радиационного баланса, данных о них для лесных участков немного. Используемые для построения карт и приведенные в справочниках значения радиационного баланса получены на метеостанциях, характеризующих энергетический баланс безлесной территории, к которой можно отнести, в частности, луг. Вместе с тем, известно, что радиационный баланс участка местности в большой степени зависит от характеристик деятельной поверхности. Наибольшие различия в годовых суммах радиации, поглощенной разными геосистемами, получены при сравнении метеоплощадок и лесных участков [15].

Основное влияние на соотношение величин радиационного баланса лесного массива и безлесного участка в конкретном регионе оказывают различия альбедо и длинноволнового излучения деятельной поверхности. Наблюдаемое увеличение радиационного баланса лесного массива обусловлено, в основном, пониженным поглощением коротковолновой радиации безлесным участком за счет повышенных значений альбедо [16, 17]. Значения альбедо для луга составляют 15–25%, для участков хвойного леса – 10–15%, лиственного леса – 15–20% [18]. Пространственное распределение соотношений радиационного баланса лесных и безлесных территорий зависит от продолжительности периода с положительными значениями радиационного баланса, что наблюдается при отсутствии снежного покрова [16, 19]. В результате специального анализа было установлено наличие линейной связи между значениями элементов радиационного баланса лесного участка и метеоплощадки [16, 18]. Эта связь достаточно тесная, и на нее мало влияют различия типов леса, хотя снижение плотности древостоя способствует некоторому снижению альбедо [16]. Тесная линейная связь между радиационными балансами безлесных территорий и леса, а также небольшое влияние типов леса на их радиационный баланс позволило Ю.Л. Раунеру [16] предложить метод для расчета балансов лесных участков по данным метеостанций, на основе осредненных параметров линейного уравнения. Этот метод использовался нами для определения радиационного баланса лесных участков, расположенных на территориях административных районов ЕЧР.

Количественным показателем продуктивности леса является класс бонитета. Существует тесная связь между классом бонитета и радиационным балансом территории [20]. Однако, с нашей точки зрения, большой интерес представляет исследование роли энергетического фактора в формировании запаса (объема) древесины. Поэтому в качестве характеристики продуктивности нами использовались производные класса бонитета и тесно связанные с ним запасы древесины 100-летних сосняков и ельников, которые определялись по следующей схеме. Для каждого класса бонитета конкретного типа леса, соответствующего определенному радиационному балансу административного региона, была установлена средняя высота 100-летнего древостоя по бонитировочным таблицам М.М. Орлова [21]. По высоте древостоя нами были рассчитаны запасы древесины с использованием приведенной в табличном виде зависимости между высотой и запасом древесины для насаждений с полнотой равной единице [22]. Вычисленные таким образом величины радиаци-

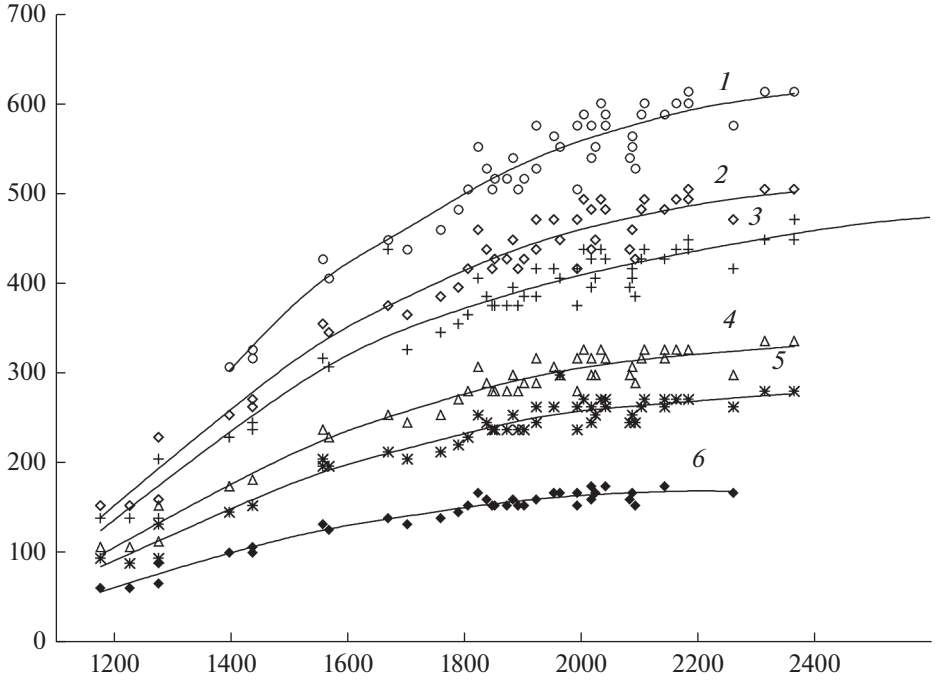


Рис. 1. Связь между запасом стволовой древесины 100-летнего сосняка, радиационным балансом и типом леса.
1 – сосняк кисличный, *2* – сосняк черничный, *3* – сосняк брусничный, *4* – сосняк долгомошный, *5* – сосняк багульниковый, *6* – сосняк сфагновый.
По горизонтали – радиационный баланс, МДж/м^2; *по вертикали* – запас древесины, м^3/га.
Fig. 1. Relationship between the stem wood stock in 100-year-old pine stands, radiation balance and forest type.
1 – *Pinetum oxalidosum*, *2* – *Pinetum myrtillosum*, *3* – *Pinetum vacciniosum*, *4* – *Pinetum politrichosum*, *5* – *Pinetum ledumosum*, *6* – *Pinetum sphagnosum*. *X-axis* – radiation balance, MJ/m^2; *y-axis* – stem wood stock, m^3/ha.

онного баланса лесных участков и соответствующие величины запасов 100-летних древостоев использовались нами для дальнейшего анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние радиационного баланса на продуктивность древостоя

Полученные данные, характеризующие зависимость запасов 100-летних древостоев от радиационного баланса и типов леса, приведены на рис. 1, 2. Каждая точка графиков (рис. 1, 2) отражает осредненную для типа леса величину запаса 100-летнего древостоя, соответствующую энергообеспеченности участка. Нужно отметить, что такие зависимости, той или иной степени надежности, получены для типов леса, встречающихся в лесной зоне ЕЧР [13, 14]. В указанных нормативных справочниках представлено 20 типов сосновых и 18 типов еловых лесов. Их ограниченное количество на рис. 1, 2 обусловлено тем, что для построения зависимостей были использованы типы, которые имеют наибольшее пространственное распространение и, следовательно, кривые подкреплены большим количеством точек. Из-за существующей изменчивости характеристик каждого типа леса конкретного региона величина запаса стволовой древесины колеблется, однако, эти колебания происходят в узком интервале. Приведенные зависимости свидетельствуют, что изменение запаса древесины конкретного типа леса с изменением географического положения в лесной зоне зависит в основном от энергетического фактора, который является лимитирующим. Это обусловлено достаточной увлажненностью территории и достаточной обеспеченностью растений влагой.

Нужно отметить, что обычно в качестве характеристики энерго- и теплообеспеченности территории используется температура воздуха и ее производные (сумма температур, среднегодовая и среднемесячные величины и т.д.) из-за доступности этих метеорологических показателей. К настоящему времени выполнено много исследований, показывающих положительное влияние температуры воздуха на продуктивность лесной растительности, как в конкретном регионе, так и при изменении географического положения [23–27]. Однако, с нашей точки зрения, при анализе продуктивности растительного покрова более полную информацию можно получить, используя радиационный баланс.

Учитывая хорошее соответствие аппроксимирующих кривых эмпирическим точкам, данные

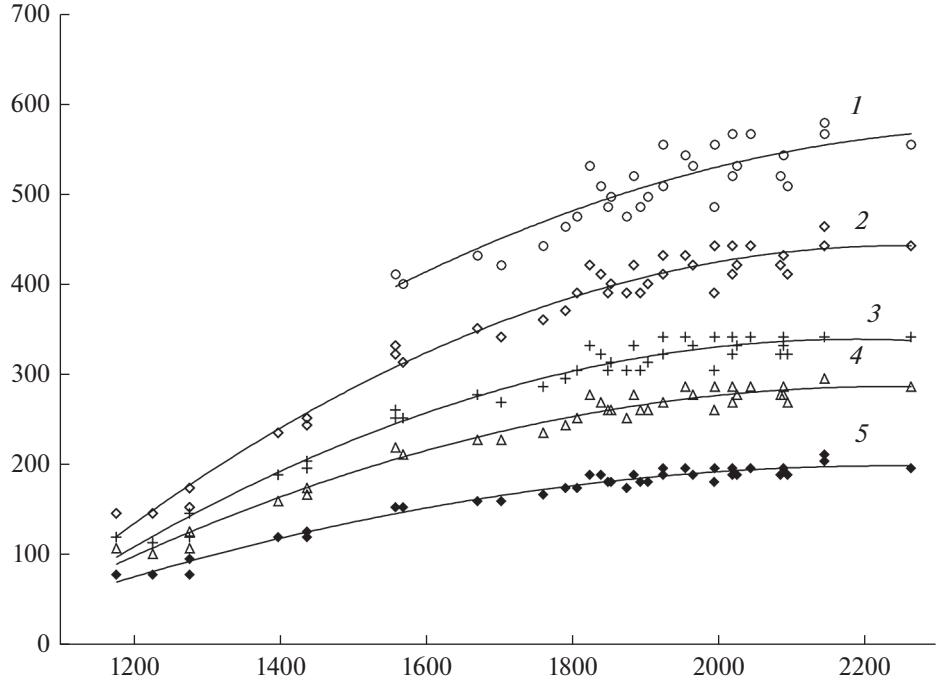


Рис. 2. Связь между запасом стволовой древесины 100-летнего ельника, радиационным балансом и типом леса.
1 – ельник кисличный, *2* – ельник черничный, *3* – ельник брусничный, *4* – ельник долгомошный, *5* – ельник сфагновый.
По горизонтали – радиационный баланс, МДж/м^2; *по вертикали* – запас древесины, м^3/га.
Fig. 2. Relationship between the stem wood stock in 100-year-old spruce stands, radiation balance and forest type. *1* – *Piceetum oxalidosum*, *2* – *Piceetum myrtillosum*, *3* – *Piceetum vacciniosum*, *4* – *Piceetum politrichosum*, *5* – *Piceetum sphagnosum*. *X-axis* – radiation balance, MJ/m^2; *y-axis* – stem wood stock, m^3/ha.

зависимости могут использоваться для расчетов среднего для региона запаса 100-летнего древостоя. Кроме того, полученные зависимости позволяют сделать соответствующие выводы об особенностях формирования продуктивности древостоя в различных географических и лесорастительных условиях. Анализ траекторий кривых, характеризующих зависимости запасов стволовой древесины 100-летних древостоев от радиационного баланса, свидетельствует о том, что запасы древостоя интенсивнее возрастают с ростом величины поступающей энергии в тех типах леса, которые произрастают в более благоприятных эдафических условиях (сосняки и ельники кисличные). С ухудшением лесорастительных условий реакция растений на энергетический фактор замедляется, наименьшим изменением продуктивности характеризуются сосняки и ельники сфагновые (рис. 1, 2).

Влияние лесорастительных условий на продуктивность древостоя конкретного региона определяется в большой степени содержанием элементов питания в почве. Улучшение лесорастительных условий (характеризуемых в конкретном регионе классом бонитета) способствует увеличению концентрации элементов питания, лимитирующих рост и развитие растений, в переносимой транспирационным потоком древостоя воде и снижению удельной массы ассимиляционных органов [28, 29]. Следовательно, затраты воды и энергии на прирост единицы фитомассы древостоя будут снижаться с улучшением экологических условий, а более экономный расход этих ресурсов создает возможности для роста общих запасов фитомассы.

С увеличением радиационного баланса (что соответствует продвижению от северных границ лесной зоны к южным) продуктивность древостоя каждого типа леса возрастает. Наиболее интенсивно она увеличивается, как это следует из полученных нами зависимостей, до достижения значений радиационного баланса, равных для леса 1900–2000 МДж/м^2 (рис. 1, 2), это соответствует полученным на метеостанциях значениям, составляющим 1400–1500 МДж/м^2. Анализ показывает, что при этих и меньших значениях радиационного баланса радиационный индекс сухости на территории ЕЧР, как правило, не превышает 1, что свидетельствует о достаточном увлажнении рассматриваемой территории. Это обеспечивает тесную связь между продуктивностью древостоя и энергетическим фактором.

Значения радиационного баланса, соответствующие 1400–1500 МДж/м^2 по данным метеостанций в пределах территории ЕЧР, отмечаются на 55°–57° с.ш. [12]. По приведенным в работе Цельникер и др. [30] результатам, продуктивность березы, лиственницы, ели европейской и сосны сибирской возрастает при продвижении с севера на юг, и максимальная продуктивность древостоя наблюдается на 56°–60° с.ш. Для этих же, примерно, широт (54°–58° с.ш.) характерна и максимальная величина листового индекса ряда древесных пород [31]. Следует отметить, что в работе Цельникер и др. [31] анализируются породы древостоя, произрастающего, как это отмечено авторами, в обеспечивающих максимальную продуктивность растений условиях. Это дает возможность исключать в исследованиях влияние условий произрастания на величину листового индекса и принимать в качестве определяющего фактора солнечную радиацию. Следовательно, полученные нами зависимости продуктивности древостоя от радиационного баланса вполне согласуются с приведенными в указанных работах выводами, и отмечается соответствие между изменениями продуктивности древостоя и величины листового индекса.

Важно отметить, что каждому типу леса соответствуют однородные лесорастительные условия [32] с определенными почвенными, гидрологическими, геологическими и орографическими характеристиками. На основании этого можно предположить, что содержание элементов питания в почвах каждого типа леса мало зависит от его географического положения, следовательно, мало меняется концентрация элементов в транспирационном потоке. При этом при продвижении с севера на юг увеличивается поступление солнечной энергии, что может сопровождаться возрастанием транспирации. В этом случае увеличение продуктивности древостоя (рис. 1, 2) может обеспечиваться в большой степени за счет возрастания поступления минеральных элементов в растения при росте переносящего эти элементы объема транспирируемой воды. Для определения транспирации древостоем предложен достаточно простой метод расчета [33–35], увязывающий основные факторы этого процесса:

$$E_t = mK_t,$$

где E_t – транспирация древостоем, мм; m – масса листвы, т/га; K_t – коэффициент транспирационной активности.

Из уравнения следует, что увеличение объема транспирации и, следовательно, перенос минеральных элементов с потребляемой растением водой возможен за счет возрастания коэффициента транспирационной активности и, при его постоянстве, за счет увеличения массы листвы. Соответствие между ростом листового индекса (массы листвы) [31] и ростом продуктивности древостоя [30], а также увеличением запасов стволовой древесины различных типов леса (рис. 1, 2) при продвижении с севера на юг, примерно, до одних и тех же широт, позволяет объяснить возрастание продуктивности древостоя увеличением массы листвы. Увеличение массы листвы для каждого типа леса создает возможность большего поглощения солнечной радиации, значительная часть которой в лесу расходуется на транспирацию древостоем. Соответствие же между транспирацией и количеством листвы позволяет допустить, как следует из формулы, что изменение географического положения древостоя мало отражается на коэффициенте транспирационной активности. Это согласуется со сделанными ранее многими исследователями выводами о независимости для конкретной древесной породы величины этого коэффициента от географического положения.

Энергетическая “цена” запаса стволовой древесины разных типов леса в различных климатических условиях

Затраты радиационного баланса на производство единицы запаса стволовой древесины (удельные величины радиационного баланса, полученные как отношение радиационного баланса к запасам стволовой древесины) зависят от лесорастительных условий и поступления солнечной энергии. Чем хуже условия роста растений, тем выше энергетическая “цена” единицы запаса древесины. Кроме того, величина энергии, затрачиваемая на производство единицы запаса древесины каждого типа леса, меняется в широтном направлении в соответствии с изменением радиационного баланса. Это следует из приведенных на рис. 3, 4 зависимостей.

Наибольшими удельными затратами энергии на производство стволовой древесины характеризуется северная часть лесной зоны. Интенсивное снижение энергозатрат при продвижении с севера на юг происходит до значений радиационного баланса леса 1600–1700 МДж/м^2 (рис. 3, 4). Для безлесной территории эти значения соответствуют 1150–1200 МДж/м^2, таким образом южная граница интенсивного снижения энергозатрат находится примерно на 62°–63° с.ш. [12].

Это снижение удельных энергозатрат каждого типа леса может объясняться изменениями, которые происходят в различных компонентах экосистем. Известно, что с увеличением температуры воздуха возрастает скорость разложения опада и в целом круговорота химических веществ, что может усиливать интенсивность поступления питательных веществ к сосущим окончаниям корневых систем [26]. При изучении эктомикоризных

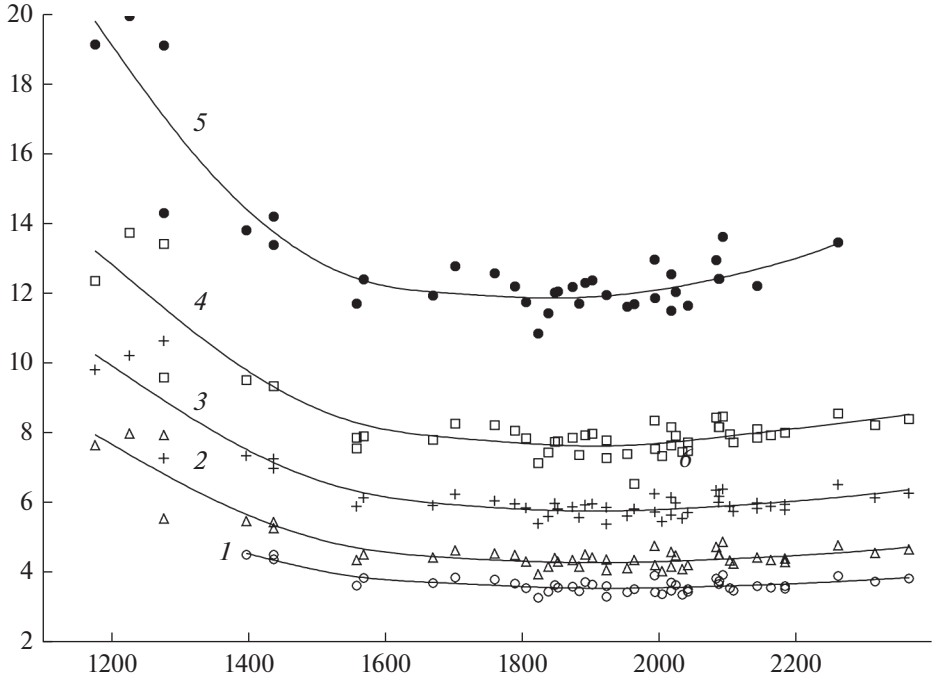


Рис. 3. Зависимость удельной величины радиационного баланса сосняка (отношение радиационного баланса леса к запасу древесины) от радиационного баланса для различных типов леса.
1 – сосняк кисличный; *2* – сосняк черничный; *3* – сосняк вересковый; *4* – сосняк багульниковый; *5* – сосняк сфагновый.
По горизонтали – радиационный баланс, МДж/м^2; *по вертикали* – удельная величина радиационного баланса, МДж/м^3.
Fig. 3. Dependence of the pine stand radiation balance specific value (the ratio of the forest radiation balance to the stem wood stock) on the radiation balance in different types of forest.
1 – Pinetum oxalidosum, *2 – Pinetum myrtillosum*, *3 – Pinetum callunosum*, *4 – Pinetum ledumosum*, *5 – Pinetum sphagnosum*.
X-axis – radiation balance, MJ/m^2; *y-axis* – specific value of the radiation balance, MJ/m^3.

сообществ в бореальных лесах [36], были отмечены изменения их структуры в различных абиотических условиях, что также может влиять на эффективность взаимодействия симбионтов. Некоторые исследователи отмечают изменение структуры биомассы лесных сообществ в зависимости от их географического положения [37], в частности, увеличение соотношения листва/тонкие корни при перемещении с севера на юг, что может создавать возможность большего потребления энергии на прирост стволовой древесины, чем на прирост тонких корней.

Значения минимальных затрат радиационного баланса на рост сосновых и еловых лесов заключены в интервале 1600–1700...2000–2100 МДж/м^2 (соответственно 1150–1200...1500–1600 МДж/м^2 для безлесных участков). Эта территория в ЕЧР расположена между 61°–62° и 53°–55° с.ш. Малое изменение удельных энергозатрат для конкретных типов леса в указанном интервале радиационного баланса можно объяснить тем, что устанавливается соответствие между увеличением поступления энергии и увеличением массы листового аппарата, обеспечивающей рост транспирации и, следовательно, рост потребления минеральных веществ растением. При этом можно предположить, что на этой территории структура биомассы древостоя (соотношение массы корней, листвы, ветвей и ствола) мало меняется. Минимальные значения удельных энергозатрат можно принимать, по-видимому, как свидетельство оптимальных условий произрастания.

Приведенные на рис. 3, 4 зависимости, характеризующие влияние условий роста на удельные энергозатраты, могут быть объяснены при анализе процессов в лесных биогеоценозах. К наиболее энергозатратным процессам теплового баланса территории с достаточным увлажнением относится испарение. Доля радиационного баланса, затрачиваемая на испарение, для лесной зоны составляет 70–80% [38]. Транспирация, составляющая большую часть суммарного испарения с леса, является важным физиологическим процессом, участвующим в снабжении растения и распределении в нем минеральных элементов. Ее величина связана с плодородием почв [29]. Уменьшение концентрации минеральных элементов в ксилемном соке, составляющем транспирационный поток, с ухудшением лесорастительных условий и снижение продуктивности древостоя выявлено в

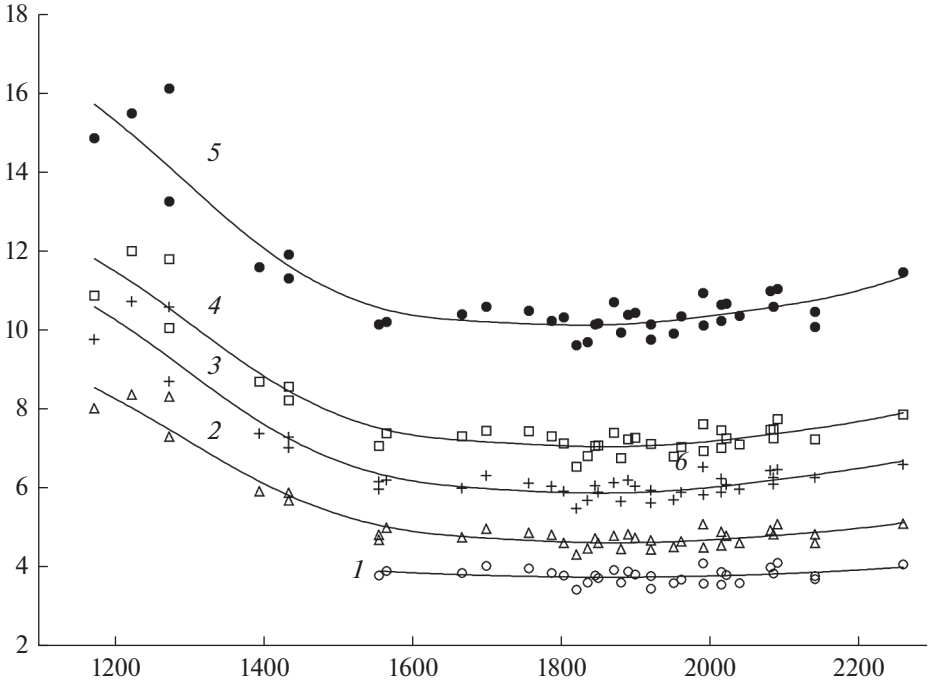


Рис. 4. Зависимость удельной величины радиационного баланса ельника (отношение радиационного баланса леса к запасу древесины) от радиационного баланса для различных типов леса.
1 – ельник кисличный; *2* – ельник черничный; *3* – ельник брусничный; *4* – ельник долгомошный; *5* – ельник сфагновый.
По горизонтали – радиационный баланс, МДж/м^2; *по вертикали* – удельная величина радиационного баланса, МДж/м^3.
Fig. 4. Dependence of the spruce stand radiation balance specific value (the ratio of the forest radiation balance to the stem wood stock) on the radiation balance in different types of forest.
1 – Piceetum oxalidosum, *2 – Piceetum myrtillosum*, *3 – Piceetum vacciniosum*, *4 – Piceetum politrichosum*, *5 – Piceetum sphagnosum*.
X-axis – radiation balance, MJ/m^2; *y-axis* – specific value of the radiation balance, MJ/m^3.

исследовании, основанном на прямых измерениях [28]. Авторами показано, что в вересковом сосняке, наиболее продуктивном из исследуемых сообществ (III, 7 класс бонитета), концентрация азота в ксилемном соке составляла в разные годы 41.4 и 42.5 мг/л. В менее продуктивных сосняках кустарничково-долгомошном (IV, 4 класс бонитета) и лишайниковом (IV, 4 класс бонитета) этот показатель составлял соответственно 28.6 и 31.7 мг/л. Снижение концентрации минеральных элементов в транспирационном потоке предполагает увеличение удельного объема этого потока. Этим объясняется увеличение энергозатрат на транспирацию, обеспечивающую жизнедеятельность и рост единицы фитомассы, и соответствующий рост энергетической “цены” единицы объема стволовой древесины с ухудшением лесорастительных условий.

Усредненные удельные значения радиационного баланса, относящиеся к интервалу оптимальных условий произрастания древостоев, могут использоваться в качестве количественной характеристики типов леса. Для некоторых типов леса, взятых из вышеуказанных работ [13, 14], эти значения, полученные по приведенным выше методам, приведены в табл. 1.

Даже при отсутствии в настоящее время достаточно строгих критериев выделения типов леса, на что указывает С.К. Глушко [11], следует отметить, что энергетическая “цена” 1 м^3 древесины однородных по напочвенной растительности участков мало зависит от лесообразующей породы. Это дает дополнительное основание для рассмотрения удельных энергозатрат в качестве возможных количественных критериев типов леса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основным показателем, иллюстрирующим продуктивность древостоя конкретного региона, является тип леса. В пределах лесной зоны, характеризуемой достаточным увлажнением, продуктивность конкретного типа леса определяется энергетическим фактором. При продвижении с севера на юг до 55°–57° с.ш. с увеличением радиационного баланса продуктивность древостоев возрастает, что обусловлено увеличением массы ассимиляционных органов. При этом запас дре-

Таблица 1. Удельные энергозатраты на создание стволовой древесины 100-летнего древостоя в разных типах леса
Table 1. Specific energy consumption for the stem wood buildup in 100-year-old stands of different forest types

Тип леса Forest type	Удельные энергозатраты, МДж/м^3 Specific energy consumption, MJ/m^3	Тип леса Forest type	Удельные энергозатраты, МДж/м^3 Specific energy consumption, MJ/m^3
Pinetum corylosum	3.28	*Piceetum tiliosum*	2.99
Pinetum tiliosum	3.40	*Piceetum oxalidosum*	3.78
Pinetum oxalidosum	3.61	*Piceetum pteridiosum*	4.16
Pinetum pteridiosum	3.81	*Piceetum pleuroziosum*	4.72
Pinetum pleuroziosum	4.10	*Piceetum myrtillosum*	4.72
Pinetum myrtillosum	4.38	*Piceetum polypodophytosum*	5.14
Pinetum herbosum	4.59	*Piceetum politrichoso-myrtillosum*	5.64
Pinetum vacciniosum	4.88	*Piceetum vacciniosum*	6.04
Pinetum callunosum	5.88	*Piceetum politrichosum*	7.21
Pinetum politrichosum	6.57	*Piceetum fruticuloso-sphagnosum*	8.42
Pinetum cladinosum	7.62	*Piceetum carioso-sphagnosum*	9.08
Pinetum ledumosum	7.82	*Piceetum sphagnosum*	10.40
Pinetum cariosum	8.98		
Pinetum sphagnosum	12.2		

востоя увеличивается с ростом величины поступающей энергии более интенсивно в тех типах леса, которые произрастают в более благоприятных эдафических условиях. Интенсивность возрастания запаса снижается от сосняков и ельников кисличных к соснякам и ельникам сфагновым.

С ухудшением лесорастительных условий затраты энергии на создание единицы объема стволовой древесины возрастают. Энергозатраты каждого типа леса зависят от широты местности. Минимальными затратами энергии на создание единицы объема стволовой древесины 100-летнего хвойного древостоя, определяющими оптимальные условия произрастания, характеризуется территория между 61°–62° и 53°–55° с.ш. Величину этих затрат можно использовать в качестве количественного критерия при типологической классификации лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовом обеспечении за счет средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ваганов Е.А., Ведрова Э.Ф., Верховец С.В., Ефремов С.П., Ефремова Т.Т., Круглов В.Б., Онучин А.А., Сухинин А.И., Шибистова О.Б.* 2005. Леса и болота Сибири в глобальном цикле углерода. – Сибирский экологический журнал. 4: 631–649. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9130850
2. *Чебакова Н.М., Выгодская Н.Н., Арнет А., Белелли Маркезини Л., Колле О., Курбатова Ю.А., Парфенова Е.И., Валентини Р., Ваганов Е.А., Шульце Е.Д.* 2013. Энерго- и массообмен и продуктивность основных экосистем Сибири (по результатам измерений методом турбулентных пульсаций). 1. Структура теплового баланса за период вегетации. – Известия РАН. Серия биологическая. 6: 728–737. https://doi.org/10.7868/S0002332913060039
3. *Герасимов Ю., Хетемяки Л, Йонсон Р., Катила П., Келломяки С., Коскела Т, Кранкина О., Люндмарк Т., Моен Й., Месьер К., Мийликяйнен К., Наскали А., Нордин А., Саастамойнен О., Ванханен Х.* 2014. Бореальные леса для человека и биоразнообразия. – Устойчивое лесопользование. 2(39): 2–12. https://wwf.ru/upload/iblock/18c/01-_7_.pdf
4. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Мякшина Т.Н., Сапронов Д.В., Кудеяров В.Н.* 2017. Оценка климаторегулирующей функции лесных экосистем южного Подмосковья. – В сб.: Бореальные леса: состояние динамика, экосистемные услуги: Тез. докл. Всероссийской научной конференции. Петрозаводск. С. 160–162. http://resources.krc.karelia.ru/forestry/doc/publ/borealnye_lesa_il_2017.pdf
5. *Blanken P.D., Black T.A., Yang P.C., Neumann H.H., Nesic Z., Staebler R., den Hartog G., Novak M.D., Lee X.* 1997. Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: Partitioning overstory and understory components. – J. Geophys. Res. Atmos. 102(D24): 28915–28927. https://doi.org/10.1029/97JD00193

6. *Mahli Y., Baldocchi D.D., Jarvis P.G.* 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. – Plant Cell Environ. 22(6): 715–740. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00453.x
7. *Kurtén T., Kulmala M., Dal Maso M., Suni T., Reissell A., Vehkamäki H., Hari P., Laaksonen A., Viisanen Y., Vesala T.* 2003. Estimation of different forest-related contributions to the radiative balance using observations in southern Finland. – Boreal Env. Res. 8(4): 275–285. http://www.borenv.net/BER/archive/pdfs/ber8/ber8-275.pdf
8. *Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.I.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. – Science. 333(6045): 988–993. https://doi.org/10.1126/science.1201609
9. *Будыко М.И.* 1971. Климат и жизнь. Л. 472 с.
10. *Абатуров Б.Д., Лопатин В.Н.* 2002. Связь зональной структуры растительного покрова с особенностями углеродного обмена и энергетики деревьев, трав и кустарников. – Поволжский экологический журнал. 1: 3–18. http://www.sevin.ru/volecomag/issues/2002_1/PEJ_2002_1_3-18.pdf
11. *Глушко С.Г.* 2017. Роль типологии леса в современном лесном хозяйстве. – В сб.: Бореальные леса: состояние динамика, экосистемные услуги: Тез. докл. Всероссийской научной конференции. Петрозаводск. С. 78–80. http://resources.krc.karelia.ru/forestry/doc/publ/borealnye_lesa_il_2017.pdf
12. *Атлас СССР.* 1985. М. 260 с.
13. *Производительность* сосновых насаждений по типам леса (экологические нормативы). 1990. Петрозаводск. 43 с.
14. *Производительность* еловых насаждений по типам леса (экологические нормативы). 1991. Петрозаводск. 44 с.
15. *Максютова Е.В.* 2006. Оценка радиационного баланса геосистем Минусинской котловины. – География и природные ресурсы. 3: 69–75. http://www.izdatgeo.ru/pdf/gipr/2006-3/69.pdf
16. *Раунер Ю.Л.* 1972. Тепловой баланс растительного покрова. Л. 210 с.
17. *Wicke W., Bernhofer Ch.* 1996. Energy balance comparison of the Hartheim forest and an adjacent grassland site during the HartX experiment. – Theor. App. Climatol. 53(1–3): 49–58. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00866410
18. *Руднев Н.И.* 2003. Средообразующая роль растительности тропических и умеренных широт Евразии. М. 307 с.
19. *Lafleur P.M., Renzetti A.V., Bello R.* 1993. Seasonal changes in the radiation balance of subarctic forest and tundra. – Arctic and Alpine Research 25(1): 32–36. https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/00040851.1993.12002977
20. *Карпечко Ю.В., Кондратьев С.А., Родионов В.З., Шмакова М.В.* 2020. Особенности формирования испарения в различных по возрасту, условиям произрастания и продуктивности лесах. – Гидрометеорология и экология. Ученые записки РГГМУ. 58: 49–67. https://doi.org/10.33933/2074-2762-2020-58-49-67
21. *Лесотаксационный* справочник. 1980. М. 288 с.
22. *Лесотаксационные* таблицы. 1976. Петрозаводск. 33 с.
23. *Молчанов А.А.* 1976. Дендроклиматические основы прогнозов погоды. М. 168 с.
24. *Кокорин А.О., Назаров И.М.* 1994. Оценка влияния потепления климата и роста потока фотосинтетически активной радиации на бореальные леса. – Метеорология и гидрология. 5: 44–54.
25. *Книзе А.А., Романюк Б.Д., Федорчук В.Н.* 2000. Динамика продуктивности таежных и подтаежных лесов ЕТР за последнее столетие. – Изв. РГО. 132(3): 63–66.
26. *Шанин В.Н., Михайлов А.В., Быховец С.С., Комаров А.С.* 2010. Глобальные изменения климата и баланс углерода в лесных экосистемах бореальной зоны: иммитационное моделирование как инструмент прогноза. – Известия РАН. Серия биологическая. 6: 719–730. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=15523640
27. *Myneni R.B., Keeling C.D., Tucker C.J., Asrar G., Nemani R.R.* 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. – Nature. 386(6626): 698–702. https://doi.org/10.1038/386698a0
28. *Сазонова Т.А., Придача В.Б., Колосова С.В.* 2009. О содержании элементов минерального питания в ксилемном соке *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*). – Растительные ресурсы. 45(1): 113–121. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17013594
29. *Карпечко Ю.В., Мясникова Н.А.* 2014. Особенности формирования листового аппарата и транспирации хвойного древостоя. – Ученые записки Петрозаводского государственного университета. Сер. "Естественные и технические науки". 4(141): 78–84. http://uchzap.petrsu.ru/files/n141.pdf
30. *Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Семенов С.М.* 2010. Модельный анализ широтного распределения продуктивности лесных пород России. – Лесоведение. 2: 36–45. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13754348
31. *Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Завельская Н.А.* 2002. Географические аспекты фотосинтеза у лесных деревьев России. – В сб.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб. Т. XVIII. С. 81–108. http://downloads.igce.ru/publications/pemem/pemem2002_18.pdf
32. *Стандарт* отрасли ОСТ 56-108-98 "Лесоводство. Термины и определения" (утв. приказом Рослесхоза от 3 декабря 1998 г. N 203).
33. *Хильми Г.Ф.* 1966. Основы физики биосферы. Л. 299 с.

34. *Кайбияйнен Л.К.* 1986. Сбалансированность системы водного транспорта у сосны обыкновенной. IV. Общие характеристики водного режима в разных экологических условиях. – Лесоведение. 4: 70–75. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21838205

35. *Крестовский О.И.* 1986. Влияние вырубок и восстановления лесов на водность рек. Л. 118 с.

36. *Defrenne C.E., Philpott T.J., Guichon S.H.A., Roach W.J., Pickles B.J., Simard S.W.* 2019. Shifts in Ectomycorrhizal Fungal Communities and Exploration Types Relate to the Environment and Fine-Root Traits Across Interior Douglas-Fir Forests of Western Canada. – Front. Plant Sci. 10: 643. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00643

37. *Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M.* 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. – Tree Physiology. 27(10): 1493–1504. https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493

38. *Несмелова Е.И., Филиппова Б.Г.* 1995. Микроклиматология. Условия формирования микроклиматических режимов. М. 165 с.

Energy Consumption for the Buildup of Tree Stand Biomass in Different Edaphic and Climatic Environments

Yu. V. Karpechko[a], *, A. V. Tuyunen[a]

[a] *Forest Research Institute of the Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia*

**e-mail: yuvkarp@onego.ru*

Abstract—Data on the quality classes of pine and spruce stands of different types across forest zones of European Russia were obtained from the literature. The radiation balance values were determined for various forest sites using available techniques and approaches. The stock volumes of trunk wood in 100-year-old pine and spruce stands were calculated for the respective quality classes in the studied forest types. The correlations between stem wood stock volume and radiation balance of the forest sites were determined for each forest type. The stand productivity was found to grow with an increase in the radiation balance from north to south. This can be explained by changes in stand biomass structure expressed in an increased amount of photosynthesizing organs. On the site with better conditions, with an increase in the radiation balance the stand productivity would grow at a higher rate. The energy consumption per a unit of plant biomass buildup rises under poor edaphic conditions and depends on the site latitude. The energy consumption per a unit volume of stem wood buildup in 100-year-old pine and spruce stands in all forest types of European Russia is the lowest between 61°–62° and 53°–55° N. We suggest using minimum specific energy consumption for the stem wood buildup in 100-year-old stands of different forest types as a quantitative criterion for elaborating new or updating existing forest classifications.

Keywords: Norway spruce forest, Scots pine forest, forest type, plant biomass, stand quality class, evaporation, transpiration, radiation balance, European part of Russia

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was financed within the framework of the state research programme of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute of the KarSC RAS).

REFERENCES

1. *Vaganov E.A., Vedrova E.F., Verkhovets S.V., Efremov S.P., Efremova T.T., Kruglov V.B., Onuchin A.A., Sukhinin A.I., Shibistova O.B.* 2005. Forests and swamps of Siberia in the global carbon cycle. – Sibirskii Ekologicheskii Zhurnal. 4: 631–649. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9130850 (In Russian)

2. *Chebakova N.M., Vygodskaya N.N., Arnet A., Belelli Markezini L., Kolle O., Kurbatova Yu.A., Parfenova E.I., Valentini R., Vaganov E.A., Shul'tse E.D.* 2015. Energy and mass exchange and the productivity of main ecosystems of Siberia (from Eddy covariance measurements). 1. heat balance structure over the vegetation season]. – Biology Bulletin. 42(6): 570–578. https://doi.org/10.1134/S1062359015660012

3. *Gerasimov Yu., Khetemyaki L, Ionson R., Katila P., Kellomyaki S., Koskela T,, Krankina O., Lyundmark T., Moen I., Mes'er K., Miilikyainen K., Naskali A., Nordin A., Saastamoinen O., Vankhanen Kh.* 2014. [Boreal forests for humans and biodiversity]. – Ustoichivoe Lesopol'zovanie. 2(39): 2–12. https://wwf.ru/upload/iblock/18c/01-_7_.pdf (In Russian)

4. *Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Kudeyarov V.N. 2017.* [Assessment of the climate regulating function of forest ecosystems in the southern Moscow region]. – In: [Boreal forests: state, dynamics,

ecosystem services. Proceedings of All-Russian scientific conference]. Petrozavodsk. P. C. 160–162. http://resources.krc.karelia.ru/forestry/doc/publ/borealnye_lesa_il_2017.pdf (In Russian)

5. *Blanken P.D., Black T.A., Yang P.C., Neumann H.H., Nesic Z., Staebler R., den Hartog G., Novak M.D., Lee X.* 1997. Energy balance and canopy conductance of a boreal aspen forest: Partitioning overstory and understory components. – J. Geophys. Res. Atmos. 102(D24): 28915–28927. https://doi.org/10.1029/97JD00193
6. *Mahli Y., Baldocchi D.D., Jarvis P.G.* 1999. The carbon balance of tropical, temperate and boreal forests. – Plant Cell Environ. 22(6): 715–740. https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00453.x
7. *Kurtén T., Kulmala M., Dal Maso M., Suni T., Reissell A., Vehkamäki H., Hari P., Laaksonen A., Viisanen Y., Vesala T.* 2003. Estimation of different forest-related contributions to the radiative balance using observations in southern Finland. – Boreal Env. Res. 8(4): 275–285. http://www.borenv.net/BER/archive/pdfs/ber8/ber8-275.pdf
8. *Pan Y., Birdsey R.A., Fang J., Houghton R., Kauppi P.E., Kurz W.A., Phillips O.I.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. – Science. 333(6045): 988–993. https://doi.org/10.1126/science.1201609
9. *Budyko M.I.* 1971. [Climate and life]. Leningrad. 472 p. (In Russian)
10. *Abaturov B.D., Lopatin V.N.* 2002. Relation of a plant cover zonality with peculiarities of carbon exchange and energy balance of trees, herbs and shrubs. – Povolzhskii Journal of Ecology. 1: 3–18. http://www.sevin.ru/volecomag/issues/2002_1/PEJ_2002_1_3-18.pdf (In Russian)
11. *Glushko S.G.* 2017. [The role of forest typology in modern forestry]. – In: [Boreal forests: state, dynamics, ecosystem services. Proceedings of All-Russian scientific conference]. Petrozavodsk. P. 78–80. http://resources.krc.karelia.ru/forestry/doc/publ/borealnye_lesa_il_2017.pdf (In Russian)
12. [*Atlas* of the USSR]. 1985. Moscow. 260 p. (In Russian)
13. [*Productivity* of pine stands by forest type (environmental standards)]. 1990. Petrozavodsk. 43 p. (In Russian)
14. [*Productivity* of spruce stands by forest type (environmental standards)]. 1991. Petrozavodsk. 44 p. (In Russian)
15. *Maksyutova E.V.* 2006. [Evaluating of the radiative balance of geosystems in the Minusinskaya Depression]. – Geografiya i Prirodnye Resursy. 3: 69–75. http://www.izdatgeo.ru/pdf/gipr/2006-3/69.pdf (In Russian)
16. *Rauner Yu.L.* 1972. [Thermal balance of the vegetation cover]. Leningrad. 210 p. (In Russian)
17. *Wicke W., Bernhofer Ch.* 1996. Energy balance comparison of the Hartheim forest and an adjacent grassland site during the HartX experiment. – Theor. App. Climatol. 53(1–3): 49–58. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00866410
18. *Rudnev N.I.* [Environmental role of vegetation in low and middle latitudes of Eurasia]. Moscow. 307 p. (In Russian)
19. *Lafleur P.M., Renzetti A.V., Bello R.* 1993. Seasonal changes in the radiation balance of subarctic forest and tundra. – Arctic and Alpine Research. 25(1): 32–36. https://www.tandfonline.com/doi/pdf/10.1080/00040851.1993.12002977
20. *Karpechko Yu.V., Kondrat'ev S.A., Rodionov V.Z., Shmakova M.V.* 2020. [Evaporation patterns in forests of different ages, site conditions, and productivity levels]. – Gidrometeorologiya i Ekologiya. Uchenye zapiski RGGMU. 58: 49–67. https://doi.org/10.33933/2074-2762-2020-58-49-67 (In Russian)
21. [*Forest* mensuration handbook]. 1980. Moscow. 288 p. (In Russian)
22. [*Forest* mensuration tables]. 1976. Petrozavodsk. 33 p. (In Russian)
23. *Molchanov A.A.* 1976. [Dendroclimatic bases of weather forecasts]. Moscow. 168 p. (In Russian)
24. *Kokorin A.O., Nazarov I.M.* 1994. [Evaluation of the effect of climate warming and photosynthetically active radiation on boreal forests]. – Meteorologiya i Gidrologiya. 5: 44–54. (In Russian)
25. *Knize A.A., Romanyuk B.D., Fedorchuk V.N.* 2000. [Dynamics of taiga and sub-taiga forests productivity of the European part of Russia over the last century]. – Izvestija Russkogo Geograficheskogo Obshhestva. 132(3): 63–66. (In Russian)
26. *Shanin V.N., Mikhailov A.V., Bykhovets S.S., Komarov A.S.* 2010. Global climate change and carbon balance in forest ecosystems of boreal zones: simulation modeling as a forecast tool. – Biology Bulletin. 37(6): 619–629. https://doi.org/10.1134/S1062359010060105
27. *Myneni R.B., Keeling C.D., Tucker C.J., Asrar G., Nemani R.R.* 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. – Nature. 386(6626): 698–702. https://doi.org/10.1038/386698a0
28. *Sazonova T.A., Pridacha V.B., Kolosova S.V.* 2009. [Contents of mineral nutrients in xylem sap of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*)]. – Rastitelnye Resursy. 45(1): 113–121. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17013594 (In Russian)
29. *Karpechko Yu.V., Myasnikova N.A.* 2014. Characteristic features of formation of leaf apparatus formation and transpiration of coniferous stand. – Proceedings of Petrozavodsk State University. Natural and Engineering Sciences. 4(141): 78–84. http://uchzap.petrsu.ru/files/n141.pdf (In Russian)
30. *Tsel'niker Yu.L., Korzukhin M.D., Semenov S.M.* 2010. Model analysis of the latitudinal distribution of the forest species in Russia. – Russian Journal of Forest Science. 2: 36–45. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=13754348 (In Russian)
31. *Tselniker Yu.L., Malkina I.S., Zawelskaya N.A.* 2002. Geographic aspects of photosynthesis in forest trees in Russia. – In: Problems of ecological monitoring and ecosystem modeling. St. Petersburg. Vol. XVIII. P. 81–108. http://downloads.igce.ru/publications/pemem/pemem2002_18.pdf (In Russian)

32. [*Industry standard* OST 56-108-98 “Forestry. Terms and definitions” (approved by the order of the Federal Forestry Agency of December 3, 1998 N 203)].
33. *Khil’mi G.F.* 1966. [Fundamentals of the biosphere physics]. Leningrad. 299 p. (In Russian)
34. *Kaibiyainen L.K.* 1986. Balance of water transport system in *Pinus sylvestris* L. IV. General characteristics of water regime under various ecological conditions. – Lesovedenie. 4: 7075. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=21838205 (In Russian)
35. *Krestovskii O.I.* [Impact of deforestation and forest restoration on rate of river weater flow]. Leningrad. 118 p. (In Russian)
36. *Defrenne C.E., Philpott T.J., Guichon S.H.A., Roach W.J., Pickles B.J., Simard S.W.* 2019. Shifts in ectomycorrhizal fungal communities and exploration types relate to the environment and fine-root traits across interior Douglas-fir forests of Western Canada. – Front. Plant Sci. 10: 643. https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00643
37. *Helmisaari H.-S., Derome J., Nöjd P., Kukkola M.* 2007. Fine root biomass in relation to site and stand characteristics in Norway spruce and Scots pine stands. – Tree Physiology. 27(10): 1493–1504. https://doi.org/10.1093/treephys/27.10.1493
38. *Nesmelova E.I., Filippova B.G.* 1995. [Microclimatology. Conditions for the formation of microclimatic regimes]. Moscow. 165 p. (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 15–38

РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ФИТОМАССА ЛИШАЙНИКОВ И ЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ В СООБЩЕСТВАХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ТУНДР

© 2021 г. С. А. Уваров[1, *], А. М. Лапина[2], О. В. Лавриненко[2, 3]

[1]Баренц-отделение Всемирного фонда дикой природы (WWF) России, г. Нарьян-Мар, Россия

[2]Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

[3]Государственный природный заповедник "Ненецкий", г. Нарьян-Мар, Россия

**e-mail: SUvarov@wwf.ru*

Поступила в редакцию 10.04.2020 г.
После доработки 11.09.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

В 10 районах восточноевропейских тундр выполнен отбор фитомассы растений в сообществах синтаксонов 4 основных классов растительности (***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***, ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskanii*** cl. prov., ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***, ***Oxycocco–Sphagnetea***), распространенных в автоморфных условиях на водоразделах. В фитоценозах, отнесенных к 7 ассоциациям (включая 4 субассоциации) и 4 типам сообществ, общая надземная фитомасса изменялась от 130 до 1823 г/м^2, при среднем значении – 794 г/м^2. Наибольший вклад в ее запасы в ненарушенных сообществах вносили лишайники, в нарушенных выпасом оленей (на о-ве Колгуев) – мхи. На широтном градиенте с севера на юг этот показатель увеличивался, в основном, за счет лишайников.

Ключевые слова: классификация Браун-Бланке, синтаксоны, фитомасса, восточноевропейские тундры, Арктика

DOI: 10.31857/S0033994621010118

Исследования кормовых запасов фитомассы особенно важны для тундр европейского Севера, почти вся территория которых (более 70%) является оленьими пастбищами. В 30–70-х гг. прошлого столетия это хорошо понимали руководители государственных органов Советской власти, по заказу которых были проведены геоботанические экспедиции с целью обследования оленьих пастбищ в разных районах восточноевропейских тундр. Непосредственное участие в них принимали крупные ученые-геоботаники – В.Д. Александрова (Новая Земля), В.Н. Андреев (Большеземельская тундра, п-ов Канин), И.Д. Богдановская-Гиенэф и З.Н. Смирнова (о-в Колгуев), К.Н. Игошина (Приуралье), Ф.В. Самбук и А.А. Дедов (Тиманская, Малоземельская и Большеземельская тундры). В.Н. Андреев [1, 2] разработал методику учета и картирования кормовых запасов фитомассы, которая впоследствии активно применялась. Расчеты оленеемкости геоботанических контуров и пастбищ разных сезонов выпаса, как основного критерия оценки качества пастбищ, основаны на реальных, измеряемых непосредственно в полевых условиях, значениях кормового валового запаса фитомассы трав, листьев кустарников и кустарничков (в том числе зимнезеленых) и лишайников в разных сообществах.

В настоящее время изменились подходы и к описанию и классификации растительности, и к картографированию, которое проводится с использованием современных технологий дистанционного зондирования и полевого дешифрирования спутниковых снимков. Однако основой для расчета оленеемкости по-прежнему являются подготовка точной карты растительности и получение достоверных данных о кормовом запасе фитомассы в разных сообществах.

В данной статье для восточноевропейских тундр впервые приведены актуальные данные о структуре надземной фитомассы в сообществах синтаксонов, описанных в традициях школы Браун-Бланке.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Геоботанические работы и отбор фитомассы в сообществах были проведены в 10 районах восточноевропейских тундр, расположенных в подзонах арктических, типичных и южных тундр и в северной лесотундре [3, 4] (рис. 1, *1–10*).

Район *1* находится в центральной части о-ва Колгуев, в бассейне р. Песчанки (69°15′–69°18′ с.ш., 48°58′ в.д.). Здесь в пределах наиболее высокой террасы 80–100[1] расположены ланд-

[1] Здесь и далее – над ур. моря.

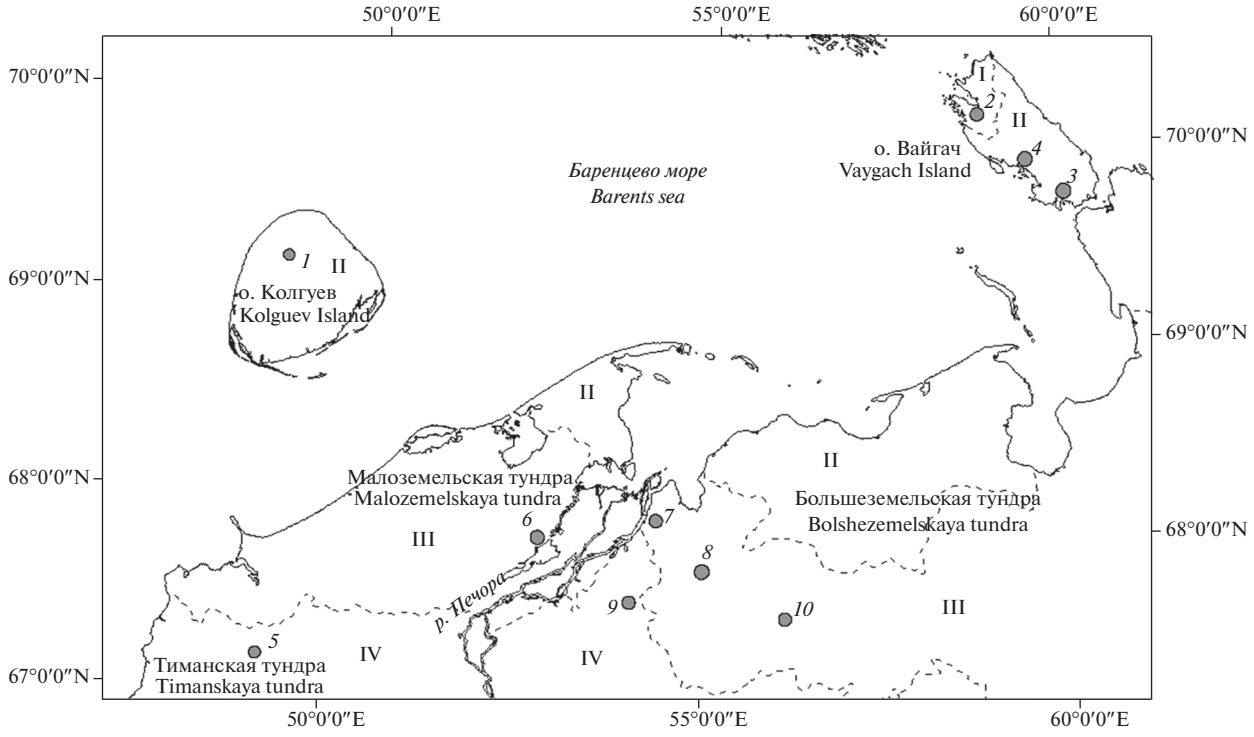


Рис. 1. Картосхема районов исследований.
1–10 – номера районов: *1* – бассейн р. Песчанки, о-в Колгуев; *2* – губа Долгая, о-в Вайгач; *3* – бухта Лямчина, о-в Вайгач; *4* – бухта Варнек, о-в Вайгач; *5* – долина р. Большая Светлая, Тиманский кряж; *6* – оз. Голодная Губа, Малоземельская тундра; *7* – устье р. Юшиной, Большеземельская тундра; *8* – бассейн р. Арвисью, Большеземельская тундра; *9* – бассейн р. Северная, Большеземельская тундра; *10* – бассейн р. Шапкина, Большеземельская тундра. Пунктирной линией обозначены границы подзон и полос: I – арктические тундры, II – типичные тундры, III – южные тундры, IV – северная лесотундра.
Fig. 1. Map of study areas.
1–10 – Site numbers: *1* – Peschanka River basin, Kolguev Island; *2* – Dolgaya Bay, Vaygach Island; *3* – Lyamchina Bay, Vaygach Island; *4* – Varnek Bay, Vaygach Island; *5* – Bolshaya Svetlaya River basin, Timanskiy ridge; *6* – Golodnaya Guba Lake, Malozemelskaya tundra; *7* – Yushina River mouth, Bolshezemelskaya tundra; *8* – Arvisyu River basin, Bolshezemelskaya tundra; *9* – Severnaya River basin, Bolshezemelskaya tundra; *10* – Shapkina River basin, Bolshezemelskaya tundra. Boundary of subzones labeled by dotted line: I – arctic tundra, II – typical tundra, III – southern tundra, IV – northern forest-tundra.

шафты ледниковой и водно-ледниковой аккумулятивной волнистой и мелкохолмисто-увалистой равнины. Отдельные холмы, сложенные с поверхности суглинками с галькой и валунами, достигают абсолютных отметок 140–150 м.

Районы *2–4* расположены на о-ве Вайгач: *2* – в окрестностях губы Долгая на севере острова (70°14′–70°16′ с.ш., 58°44′–58°49′ в.д.), *3* – в окрестностях бухты Лямчина вдоль западного берега острова (69°50′–69°54′ с.ш., 59°22′–59°40′ в.д.) и *4* – в окрестностях бухты Варнек на юге острова (69°45′ с. ш., 60°00′ в. д.). Вытянутые в северо-западном направлении гряды сложены палеозойскими глинистыми сланцами, глинистыми и песчанистыми известняками; на севере острова они высокие (до 157 м), на юге более низкие (100–130 м) и постепенно террасами понижаются к краям и окаймлены узкой полосой прибрежной равнины [5].

Район *5* находится в пределах северной части Тиманского кряжа (хребет Чайцынский камень) в долине р. Большая Светлая (67°09′–67°13′ с.ш., 49°02′–49°07′ в.д.). Вершины гряд, сложенных древними протерозойскими и палеозойскими песчаниками, известняком, доломитами, кварцитами, сланцами, интрузиями базальтов, хорошо выровнены и имеют высоту 240–280 м (максимальная – 310 м), глубина эрозионного расчленения – до 120 м [6].

Остальные районы расположены на востоке Малоземельской тундры (район *6*) и на западе Большеземельской тундры (районы *7–10*), которые разделены р. Печорой. Для этой равнинной территории, наклоненной в сторону моря, характерно чередование аккумулятивного, почти плоского рельефа ледникового, ледниково-морского и морского происхождения. На прилегающих к долине р. Печоры участках выражены аллювиальные и морские террасы до 60 м высотой, рельеф

здесь формировался в результате деятельности рек и моря. Вдоль береговой линии моря развиты низменные сильно заболоченные и заозеренные террасы. К югу поверхность поднимается уступами нескольких древних террас, сложенных среднеплейстоценовыми ледниковыми и ледниково-морскими отложениями, представленными суглинками и глинами с частыми включениями валунно-галечного материала и на значительной части перекрытыми торфом небольшой (менее 0.5 м) толщины. Изолированные холмы и вытянутые в цепочки ледниковые гряды имеют средние высоты 140–180 м и разделены многочисленными долинами, болотами, озерными котловинами остаточно-ледникового и термокарстового происхождения. Максимальная высотная отметка в Малоземельской тундре – 171, в Большеземельской – 242 м; глубина эрозионного расчленения – 10–70 м [6]. Район *6* примыкает к северо-западному побережью оз. Голодная Губа (67°57′–67°58′ с.ш., 52°49′–52°50′ в.д.), *7* – находится на правобережье в нижнем течении р. Печоры (в месте впадения р. Юшиной) (68°07′–68°11′ с.ш., 54°11′–54°15′ в.д.), *8* – в бассейне р. Арвисью (правый приток р. Неруты) (67°48' с.ш., 54°58′ в.д.), *9* – в бассейне р. Северная (67°37′–67°38′ с.ш., 54°01′–54°07′ в.д.), *10* – в бассейне р. Шапкина (67°31′–67°35′ с.ш., 55°01′–56°02′ в.д.).

Полевые работы проведены С.А. Уваровым в 2011–2014 гг. Геоботанические описания (для синтаксономического анализа использовано 175) выполняли на площадках 4 × 4 м, на которых описывали микро- и нанорельеф, горизонтальную и вертикальную структуру растительного покрова, выявляли все виды сосудистых растений и основные виды мохообразных и лишайников, оценивали их проективное покрытие (%) и обилие-встречаемость по шкале Браун-Бланке: r – единично; + – менее 1%; 1 – 1–5%; 2a – 6–12%; 2b – 13–25%; 3 – 26–50%; 4 – 51–75%; 5 – 76–100% [7]. Геоботанические описания из базы данных, сформированной в программе TURBOVEG [8], экспортировали в Juice [9], где выполняли автоматическую обработку таблиц. Последующую работу с таблицами проводили в программе Excel. Для каждого вида в каждом синтаксоне рассчитывали константность по шкале (%): I – >0–20, II – 21–40, III – 41–60, IV – 61–80, V – 81–100.

Определение принадлежности выделенных синтаксонов к уже описанным в системе эколого-флористической классификации выполнено при их табличном сравнении на основе сходства видового состава и дифференцирующих комбинаций видов, характерных видов высших единиц и с учетом других характеристик: структуры сообществ, занимаемых ими местообитаний, включая почвенные условия. При небольшом числе сделанных описаний (4–5) синтаксоны оставлены в ранге типа сообществ (com. type), как и ценозы, сильно нарушенные в результате чрезмерного выпаса оленей.

Учет надземной фитомассы выполнен на 74 геоботанических площадках по методике В.Д. Александровой и В.Ф. Шамурина [10]. Отбор проб проводили на площадках размером 1 × 1 м, которые закладывали внутри геоботанической площадки таким образом, чтобы на нее попадали все элементы микро- и нанорельефа, выраженные в данном фитоценозе. Собирали отдельно листья кустарников, кустарнички (зимнезеленые и листопадные), травянистые растения (разнотравье, злаки, осоковидные и хвощи), лишайники (кустистые и листоватые) и мхи (включая крупный печеночник *Ptilidium ciliare*). Отбирали те части растений, которые возвышаются над моховой дерниной и находятся в живом слое мхов, а также верхние части моховой дернины (живые части мхов). Разобранные образцы взвешивали во влажном состоянии в полевых условиях при помощи электронных весов “Tefal Easy” с ошибкой 0.1 г. В последующем в лабораторных условиях образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали при помощи электронных весов “AND ek-120i” с ошибкой 0.01 г.

Номенклатура таксонов сосудистых растений дана по Н.А. Секретаревой [11], мхов – по сводке O.M. Afonina, I.V. Czernyadjeva [12], печеночников – по Н.А. Константиновой с соавт. [13], лишайников – по R. Santesson et al. [14].

Номенклатура высших синтаксонов приведена в соответствии с “Vegetation of Europe...” [15]. Характерные виды высших синтаксонов, включая региональные, даны по работе O.V. Lavrinenko, I.A. Lavrinenko [16]. Названия ассоциаций и синтаксонов более низкого ранга соответствуют “International code of phytosociological nomenclature” (ICPN) [17].

Синтаксономический раздел занимает большую часть работы, поскольку это соответствует ее цели – оценить запасы фитомассы в сообществах разных синтаксонов эколого-флористической классификации.

Характеристика синтаксонов

Сообщества, в которых отобрана фитомасса, отнесены к 7 ассоциациям (включая 4 субассоциации) и трем типам сообществ из 4 классов растительности. Принадлежность еще одного типа сообществ высшим единицам не установлена. Большинство синтаксонов ранее были описаны на территории восточноевропейских тундр [18–21].

Продромус синтаксонов:

Класс ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** Ohba 1974

Порядок ***Thymo arcticae–Kobresietalia bellardii*** Ohba 1974

Союз ***Kobresio–Dryadion*** Nordhagen 1943

Acc. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae*** Lavrinenko, Matveyeva et Lavrinenko 2014

Класс ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskanii*** Matveyeva et Lavrinenko 2016 cl. prov.

Порядок ?

Союз ***Dryado octopetalae–Caricion arctisibiricae*** Koroleva et Kulyugina in Chytrý et al. 2015 [2]

Acc. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** Andreyev ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Субасс. ***caricetosum redowskianae*** Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Acc. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis*** Andreyev ex Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Acc. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis*** Lavrinenko et Lavrinenko 2018

Класс ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** Eggler ex Schubert 1960

Порядок ***Deschampsio flexuosae–Vaccinietalia myrtilli*** Dahl 1957

Союз ***Loiseleurio–Arctostaphylion*** Kalliola ex Nordhagen 1943

Acc. ***Loiseleurio–Diapensietum*** (Fries 1913) Nordhagen 1943

Субасс. ***typicum***

Acc. ***Empetro–Betuletum nanae*** Nordhagen 1943

Тип сообщества ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type

Тип сообщества ***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type

Тип сообщества ***Stereocaulon rivulorum*** com. type

Класс ***Oxycocco–Sphagnetea*** Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946

Порядок ***Sphagnetalia medii*** Kästner et Flössner 1933

Союз ***Rubo chamaemori–Dicranion elongati*** Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Acc. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** Dedov ex Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Субасс. ***inops*** (Bogdanovskaya-Giyenef 1938) Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Субасс. ***caricetosum rariflorae*** Lavrinenko et Lavrinenko 2015

Класс ?

Порядок ?

Союз ?

Тип сообщества ***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type

В классе ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** описаны сообщества, отнесенные к одной ассоциации – acc. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae*** (табл. 1, синтаксон 1), занимающие слабо выпуклые плато на вершинах гряд и пологие участки по краям морских террас с карбонатными щебнисто-суглинистыми грунтами на о-ве Вайгач (районы *2–4*). Общее проективное покрытие растительности – 35–50%. Горизонтальная структура покрова регулярно-циклическая или неявно сетчатая – слабовыпуклые или плоские щебнисто-суглинистые пятна обрамлены шпалерами кустарничка *Dryas octopetala* (10–40 см шириной и 3–5 см толщиной), в которых много осоки *Carex rupestris*, лишайников *Flavocetraria nivalis* и *Thamnolia vermicularis* и мхов *Hypnum bambergeri*, *Syntrichia ruralis* и *Tomentypnum nitens*. На пятнах образует подушки *Silene acaulis*. Дифференцирующий вид ассоциации – лишайник *Vulpicida tilesii*, малообильный, но хорошо заметный из-за яркой желтой окраски.

Сообщества трех ассоциаций класса ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskanii*** cl. prov., предложенного для зональной тундровой растительности [22], занимают плакоры – слабонаклонные (1°–3°) суглинистые поверхности водоразделов. Почвы представлены глееземами.

Ценозы acc. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis***, зональной для типичных тундр, описаны на террасах 10–80 м высотой в северной и юго-западной частях о-ва Вайгач (районы *2*, *3*), где представлены субасс. ***caricetosum redowskianae*** (табл. 1, синтаксон 2). Общее проективное покрытие растительности варьирует от 55 до 95%. Горизонтальная структура регулярно-циклическая – кустарничково-мохово-лишайниковая дернина прерывается округлыми или вытянутыми пятнами суглинка, частично со щебнем на поверхности. В покрове содоминируют кустарнички *Dryas octopetala*, *Salix polaris*, лишайники *Flavocetraria nivalis* и реже *Cladonia arbuscula* и мхи *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomentypnum nitens*, заметна осока *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*. С невысоким обилием, но постоянно встречаются дифференцирующие виды ассоциации – *Equisetum scirpoides*, *Salix reticulata* и субассоциации – *Astragalus umbellatus*, *Carex parallela* subsp. *redowskiana* и *Festuca vivipara*.

В подзоне типичных тундр на о-ве Колгуев плакорные местообитания в верховьях р. Песчанки (район *1*) заняты сообществами второй зональной ассоциации – acc. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis*** (табл. 1, синтаксон 3). Общее проективное покрытие растительности – 90–95%. Горизонтальная структура гетерогенная, обусловлена чередованием приподнятых округлых или овальных (5–15 см выстой, 0.5–2.0 м в поперечнике) участков, на которых имеются небольшие пятна выдавленного суглинка, и окружающих их ровных поверхностей. Сообщества олигодоми-

[2] Авторами союз был помещен в класс ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***.

Таблица 1. Сводная таблица синтаксонов основных классов растительности, в которых отобрана фитомасса
Table 1. Synoptic table of basic classes of vegetation from which phytomass was collected

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Проективное покрытие Projective cover, %:												
Общее Total	35–50	55–95	90–95	95–100	85–100	85–90	90–100	95–100	70–85	95–100	90–100	100
Кустарники Shrubs	1	1	1–5	1–15	1–20	1	1–30	0	0	0	1–10	10–20
Кустарнички Dwarf shrubs	25	20–35	15–25	20–35	3–15	25–25	5–40	25–30	15–25	10–20	20–40	20–30
Травы Herbs	5–10	5–15	5–10	1–10	1–5	3–5	1–5	1–5	5–10	5–15	1–10	5–10
Мохообразны Mosses	1–5	5–20	25–35	15–40	3–15	20–30	5–40	1–5	5–10	45–60	10–40	40–60
Лишайники Lichens	5–10	20–60	25–40	25–50	30–75	30–40	40–60	60–70	50–55	20–25	30–60	30–40
Число описаний Number of relevés	4	5	5	11	33	24	35	13	4	28	10	3
Номер синтаксона Syntaxon number	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Дифференцирующий вид асс. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***												
Differential species of ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***												
Vulpicida tilesii ***K-D***	$4^{r,+}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Характерные виды союза ***Kobresio–Dryadion***, пор. ***Thymo arcticae–Kobresietalia bellardii*** и кл. ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***												
Characteristic species of ***Kobresio–Dryadion*** alliance, ***Thymo arcticae–Kobresietalia bellardii*** order and ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** class												
Carex rupestris ***C-K***	$4^{1,2a}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Androsace chamaejasme subsp. *arctisibirica*	4^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Carex fuligunosa subsp. *misandra* ***C-K***	$3^{r,+}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Saxifraga oppositifolia s. str.	3^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Hedysarum hedysaroides subsp. *arcticum*	2^{+}	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Региональные характерные виды союза ***Kobresio–Dryadion***												
Regional characteristic species of ***Kobresio–Dryadion*** alliance												
Hypnum bambergeri	$4^{+,1}$	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Syntrichia ruralis	3^{1}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Характерные виды союза ***Kobresio–Dryadion*** и класса ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***, константные в зональных синтаксонах в восточноевропейских тундрах												
Characteristic species of ***Kobresio–Dryadion*** alliance and ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** class, constant in zonal syntaxa in the East European tundra												
Dryas octopetala s. l. ***C-K***	$4/^{2b,3}$	$V^{2b,3}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Pedicularis oederi ***C-K****	$4^{r,+}$	V^{+}	$IV^{r,+}$	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.
Silene acaulis ***C-K***	4^{1}	V^{1}	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Bistorta vivipara	4^{+}	$V^{+,1}$	.	.	I^{+}	.	.	.	.	.	.	$2^{+,1}$
Cladonia pocillum ***C-K****	.	$IV^{r,+}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Дифференцирующая комбинация видов асс. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis***												
Differential combination of species of ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis***												
Salix reticulata ***K-D***	$2^{+,1}$	V^{+-2a}	.	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	1^{+}
Equisetum scirpoides	1^{+}	V^{+}	$III^{+,1}$	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.	$3^{+,1}$

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Дифференцирующая комбинация видов субасс. ***D. o.–H. s. caricetosum redowskianae***												
Differential combination of species of subass. ***D. o.–H. s. caricetosum redowskianae***												
Carex parallela subsp. *redowskiana*	.	V^{+}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Astragalus umbellatus	.	V^{r-1}	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Myxobilimbia lobulata	$3^{+,1}$	$V^{+,1}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Festuca vivipara	$3^{+,1}$	$IV^{r,+}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Дифференцирующая комбинация видов асс. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***												
Differential combination of species of ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***												
Calamagrostis lapponica	.	.	.	V^{+}	.	.	.	I^{1}	.	.	.	.
Nephroma arcticum	.	.	I^{r}	V^{1}	I^{r}	I^{r-1}	I^{+}	.	.	.	$I^{+,1}$	.
Salix phylicifolia	.	.	.	IV^{r}	.	.	.	.	.	.	I^{+}	.
Характерные виды высших единиц кл. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.												
Characteristic species of high syntaxa of ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** class prov.												
Carex bigelowii subsp. *arctisibirica*	.	$V^{+,1}$	$IV^{+,1}$	IV^{+-2a}	$I^{+,1}$	$IV^{+,1}$	II^{1}	$III^{+,1}$	.	.	.	.
Hylocomium splendens	.	$V^{+,1}$	$V^{1,2a}$	V^{+-2b}	I^{+-2a}	I^{r-1}	III^{+-2a}	.	.	.	II^{1-2b}	3^{1-2b}
Aulacomnium turgidum	1^{1}	$III^{+,1}$	V^{1}	V^{+-2a}	.	I^{+}	I^{+}	.	.	.	.	$3^{1,2a}$
Salix polaris	1^{1}	V^{1-3}	$V^{1,2a}$	.	.	I^{1}	.	.	.	.	.	.
Luzula arcuata	.	IV^{1}	V^{1}	$I^{r,+}$	.	.	.	.	.	.	.	.
Tomentypnum nitens	$2^{+,1}$	IV^{+-2a}	.	II^{1-2b}	.	.	I^{r}	.	.	.	.	.
Racomitrium lanuginosum	.	$III^{1,2a}$	I^{+}	II^{+}	.	.	I^{1-2b}	.	.	.	.	.
Deschampsia glauca	.	II^{1}	$V^{+,1}$	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Petasites frigidus	.	.	IV^{1}	.	.	I^{+}	.	.	.	.	.	.
Salix glauca s. str.	.	.	I^{1}	V^{+-2a}	I^{1}	.	II^{r-1}	.	.	.	I^{+}	$2^{1,2a}$
Pedicularis lapponica	.	.	.	$III^{+,1}$	I^{+}	.	.	.	.	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Дифференцирующий вид асс. ***Loiseleurio–Diapensietum*** и субасс. ***L.-D. typicum*** Differential species of ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** and subass. ***L.-D. typicum***												
Loiseleuria procumbens ***L-A***	.	.	.	.	V^{+-2a}	.	.	.	.	.	.	.
Дифференцирующий вид ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type Differential species of ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type												
Salix nummularia	2^{1}	.	.	.	$I^{+,1}$	V^{1-2b}	I^{1}	.	4^{1}	.	.	.
Дифференцирующая комбинация видов асс. ***Empetro–Betuletum nanae*** Differential combination of species of ass. ***Empetro–Betuletum nanae***												
Betula nana ***L-V****	.	.	.	V^{1-2b}	V^{1-2b}	I^{r}	V^{1-3}	.	.	.	$IV^{1,2a}$	3^{1}
Ptilidium ciliare	.	.	.	.	I^{2a}	IV^{-2a}	V^{+-2b}	V^{1}	.	.	V^{1-2b}	$3^{2a,2b}$
Stereocaulon paschale ***L-V****	.	.	.	.	III^{+-2b}	II^{r-1}	V^{+-3}	III^{+-2b}	.	.	.	.
Дифференцирующий вид ***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type Differential species of ***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type												
Hierochloë alpina ***L-V***	.	.	.	.	.	.	.	$IV^{+,1}$	.	.	.	.
Дифференцирующая комбинация видов ***Stereocaulon rivulorum*** com. type Differential combination of species of ***Stereocaulon rivulorum*** com. type												
Stereocaulon rivulorum	.	.	.	.	.	.	.	.	4^{4}	.	.	.
Polemonium boreale	.	.	.	.	.	.	.	.	4^{r-1}	.	.	.
Solidago lapponica	.	.	.	I^{+}	I^{1}	I	$I^{r,+}$	.	$3^{+,1}$	.	.	.
Solorina crocea	.	.	I^{r}	.	I^{1}	.	$I^{r,+}$	.	$3^{+,1}$	.	.	.
Характерные виды союза ***Loiseleurio–Arctostaphylion***, пор. ***Rhododendro ferruginei–Vaccinietalia*** и кл. ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** Characteristic species of ***Loiseleurio–Arctostaphylion*** alliance, ***Rhododendro ferruginei–Vaccinietalia*** order and ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** class												
Arctous alpina ***L-V***	.	.	III^{1}	V^{+-2a}	$IV^{1,2a}$	$IV^{1,2a}$	V^{1-3}	.	4^{2a}	.	.	$3^{1,2a}$
Alectoria ochroleuca ***L-V****	1^{r}	II^{+}	.	I^{+}	$III^{+,1}$	I^{1}	IV^{+-2a}	$IV^{1,2a}$	.	.	I^{+}	1^{+}
Juncus trifidus	.	.	.	.	$III^{+,1}$	I^{+}	$I^{+,1}$	I^{1}	1^{1}	.	.	.
Arctostaphylos uva-ursi	.	.	.	.	I^{2a}	.	.	.	1^{1}	.	.	.

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Региональные характерные виды союза ***Loiseleurio–Arctostaphylion*** Regional characteristic species of ***Loiseleurio–Arctostaphylion*** alliance												
Polytrichum piliferum	.	.	.	I^{1}	III^{r-1}	I^{1}	$III^{+,1}$	IV^{r-2a}	$4^{1,2a}$	.	.	1^{+}
Cetraria nigricans	.	.	.	.	$II^{+,1}$	.	$II^{+,1}$	I^{1}	.	.	.	.
Характерные виды союза ***Rubo chamaemori–Dicranion elongati*** и дифференцирующая комбинация видов асс. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** Characteristic species of ***Rubo chamaemori–Dicranion elongati*** alliance and differential combination of species of ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati***												
Dicranum elongatum	.	I^{1}	IV^{2a-3}	$II^{1,2a}$	$I^{+,1}$	V^{1-3}	$I^{1,2a}$	II^{1}	.	V^{3-5}	V^{1-3}	$3^{2a,2b}$
Rubus chamaemorus ***O-S***	.	.	III^{1}	$I^{+,1}$	.	.	I^{1}	.	.	$V^{2b,3}$	V^{+-2b}	.
Cladonia stellaris	.	.	II^{r-1}	$II^{+,1}$	III^{r-1}	$II^{r,+}$	$III^{+,1}$	$II^{+,1}$	.	II^{r-1}	IV^{r-1}	$2^{r,+}$
Дифференцирующий вид субасс. ***R. ch.–D. e. caricetosum rariflorae*** Differential species of subass. ***R. ch.–D. e. caricetosum rariflorae***												
Carex rariflora	.	.	.	.	.	.	II^{1}	.	.	.	$V^{1,2a}$	.
Характерные виды кл. ***Oxycocco-Sphagnetea***, пор. ***Sphagnetalia medii*** Characteristic species of ***Oxycocco-Sphagnetea*** class, ***Sphagnetalia medii*** order												
Polytrichum strictum ***O-S***	.	.	IV^{1-2b}	II^{+-2a}	I^{1}	.	I^{r}	I^{1}	.	V^{2a}	III^{+-2a}	.
Eriophorum vaginatum ***O-S***	.	.	I^{1}	.	.	.	.	I^{1}	.	IV^{+-2a}	III^{+-2a}	.
Ledum palustre subsp. *decumbens* ***O-S***	.	.	.	$II^{1,2a}$	IV^{+-2a}	.	V^{1-2b}	$III^{1,2a}$	.	.	V^{1-2b}	1^{+}
Andromeda polifolia subsp. *pumila* ***O-S***	.	.	.	I^{2a}	I^{1-2b}	.	I^{+}	I^{1}	.	.	$III^{1,2a}$	.
Sphagnum balticum ***O-S***	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$I^{+,1}$	IV^{1-2b}	.
S. russowii ***O-S****	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$I^{+,1}$	$II^{+,1}$	.
Дифференцирующая комбинация видов ***Bartsia alpina–Salix myrsinites*** com. typ Differential combination of species of ***Bartsia alpina–Salix myrsinites*** com. type												
Salix myrsinites	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3^{1-2b}
Bartsia alpina	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$3^{+,1}$

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Bistorta major	.	II^{+}	.	II^{r-1}	$I^{+,1}$	I^{+}	$I^{+,1}$	II^{1}	.	.	.	3^{1}
Carex vaginata subsp. *quasivaginata*	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	$3^{+,1}$
Equisetum pratense	.	.	.	III^{r-1}	.	.	.	$II^{+,1}$	.	.	.	$2^{+,1}$
Pedicularis labradorica	.	.	.	I^{r}	.	.	I^{1}	.	.	.	.	2^{1}
Гипоарктические кустарнички, обычные в сообществах классов ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***, ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** и ***Oxycocco–Sphagnetea*** в южных и типичных тундрах Hypoarctic dwarf-shrubs, common in communities of ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***, ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** and ***Oxycocco–Sphagnetea*** classes in southern and typical tundra												
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus* ***L-V***	.	$III^{1,2a}$	$V^{1,2a}$	$V^{1,2a}$	IV^{1}	V^{1-2b}	$V^{1,2a}$	V^{1-2b}	.	V^{1-2b}	V^{1-2b}	3^{+-2a}
Empetrum hermaphroditum ***L-V***	.	.	V^{1-2b}	V^{1-3}	V^{1-2b}	IV^{+-2b}	V^{1-2b}	V^{2a-3}	4^{1-2b}	V^{2a-3}	V^{1-2b}	$3^{2a,2b}$
Vaccinium uliginosum subsp. *microphyllum* ***L-V***	.	.	II^{+-2a}	V^{+-2a}	$III^{+,1}$	I^{+}	V^{+-2a}	$IV^{1,2a}$	.	$I^{1,2a}$	V^{+-2b}	$3^{1,2a}$
Константные виды синтаксонов Constant species												
Flavocetraria nivalis ***L-A, L-V****	$4^{1,2a}$	$V^{2a,2b}$	$V^{1,2a}$	V^{+-2b}	V^{1-3}	$V^{1,2a}$	V^{1-3}	V^{2b-4}	3^{+}	$V^{1,2a}$	V^{+-3}	$3^{+,1}$
F. cucullata ***L-V****	4^{+}	$V^{+,1}$	V^{1}	$V^{+,1}$	V^{+-2a}	$V^{+,1}$	V^{+-2a}	V^{1}	$2^{+,1}$	I^{1}	$V^{+,1}$	$3^{+,1}$
Thamnolia vermicularis ***L-V****	$4^{+,1}$	$V^{+,1}$	$III^{+,1}$	$V^{+,1}$	$III^{+,1}$	$IV^{+,1}$	$V^{+,1}$	$V^{1,2a}$	.	$IV^{+,1}$	$IV^{+,1}$	$2^{+,1}$
Cetraria islandica subsp. *crispiformis*	$4^{+,1}$	$V^{+,1}$	V^{1}	IV^{+-2a}	V^{1-2b}	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	V^{1}	.	V^{1}	$V^{+,1}$	3^{1}
Sphaerophorus globosus ***L-V****	1^{+}	$V^{+,1}$	IV^{1}	IV^{+-2b}	IV^{+-2b}	$V^{1,2a}$	V^{+-2a}	$V^{+,1}$	.	V^{1}	II^{1}	2^{1}
Alectoria nigricans	1^{+}	V^{r-1}	$IV^{+,1}$	$III^{+,1}$	IV^{1}	IV^{r-1}	V^{+-2b}	$V^{1,2a}$	$2^{+,1}$	$V^{+,1}$	$III^{+,1}$	$3^{+,1}$
Bryocaulon divergens	1^{+}	V^{r-1}	III^{1}	III^{1}	$II^{+,1}$	V^{+-2a}	V^{+-2a}	V^{1}	4^{1}	$IV^{+,1}$	$III^{+,1}$	1^{+}

Таблица 1. Продолжение

Класс Class	***Carici–Kobresietea***	***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov.			***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***					***Oxycocco–Sphagnetea***		***?***
Синтаксон Syntaxon	Ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***	Ass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis*** subass. ***caricetosum redowskianae***	Ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***	Ass. ***Loiseleurio–Diapensietum*** subass. ***typicum***	***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type	Ass. ***Empetro–Betuletum nanae***	***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type	***Stereocaulon rivulorum*** com. type	***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***inops***	Ass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** subass. ***caricetosum rariflorae***	***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type
Cladonia arbuscula s. l.	.	V^{+-2b}	$V^{2a,2b}$	V^{1-3}	V^{1-2b}	V^{1-2b}	V^{1-2b}	V^{1-3}	1^{+}	V^{2b}	V^{2a-3}	$3^{2b,3}$
C. amaurocraea	.	IV^{r-1}	V^{1}	$V^{+,1}$	I^{+}	V^{r-1}	$V^{+,1}$	IV^{+}	.	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	$3^{+,1}$
C. gracilis subsp. *elongata*	.	$IV^{+,1}$	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	$III^{+,1}$	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	.	$V^{+,1}$	$V^{+,1}$	3^{1}
Cetrariella delisei	1^{+}	$III^{+,1}$	III^{1}	I^{+}	$I/^{3}$	III^{+-2a}	I^{+}	$III^{+,1}$	.	$I^{+,1}$	$III^{+,1}$	.
Ochrolechia frigida ***L-V***	.	.	$IV^{+,1}$	I^{+}	II^{r-1}	$IV^{+,1}$	$III^{+,1}$	III^{r-1}	.	$V^{+,1}$	$II^{+,1}$	$3^{r,+}$
Cladonia rangiferina	.	.	V^{2a}	V^{+-3}	V^{1-2b}	III^{r-2a}	V^{+-2b}	V^{1}	.	V^{+-2a}	V^{1-2b}	3^{2a}
C. uncialis	.	.	.	III^{+}	$III^{+,1}$	I^{+}	$II^{+,1}$	III^{r}	.	$I^{r,+}$	III^{r-1}	$3^{+,1}$
Polytrichastrum alpinum	1^{+}	V^{+-2a}	.	I^{+}	II^{+-2a}	II^{+-2a}	II^{1-2b}	I^{+}	.	.	$II^{+,1}$	.
Polytrichum hyperboreum	.	I^{+}	.	IV^{+-2a}	$II^{1,2a}$	V^{1-2b}	IV^{+-2b}	III^{r-2a}	1^{2a}	II^{+-2a}	.	1^{+}
Pleurozium schreberi	.	.	$IV^{+,1}$	$II^{+,1}$	I^{+-2a}	II^{r-1}	I^{+}	I^{+}	.	.	I^{+}	2^{+}
Festuca ovina	.	.	V^{1}	$IV^{+,1}$	III^{1}	III^{r-1}	IV^{r-1}	I^{1}	3^{1}	.	.	2^{+}
Luzula confusa	.	.	V^{1}	.	I^{r-1}	$V^{+,1}$	$III^{+,1}$	$IV^{+,1}$	.	.	I^{+}	3^{1}
Salix herbacea	.	.	$V^{2a,2b}$	.	.	V^{1-2b}	.	.	.	.	.	.
Stereocaulon alpinum	1^{1}	II^{+}	III^{r-1}	I^{+}	.	.	$II^{+,1}$	I^{1}	.	.	.	.
Sphenolobus minutus	.	.	III^{+}	IV^{+}	.	II^{+}	II^{+}	.	.	$I^{+,1}$	IV^{+}	2^{+}

Примечание. Виды с константность I–II, относящиеся к “Прочим”, в таблицу не включены.
Сокращения: ***O-S*** – вид приведен в сводке L. Mucina et al. (2016) как диагностический класса ***Oxycocco–Sphagnetea***, ***L-V*** – класса ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***, ***C-K*** – класса ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***; звездочка рядом с сокращением означает, что в этой сводке вид приведен не как характерный для одного класса, а имеет общую диагностическую ценность. ***L-A*** – характерный вид союза ***Loiseleurio–Arctostaphylion***, ***K-D*** – союза ***Kobresio–Dryadion***.
Note. Species with a constancy I or II related to “Other” are omitted.
Abbreviations: ***O-S*** – species is given in the paper by L. Mucina et al. (2016) as a diagnostic of ***Oxycocco–Sphagnetea*** class, ***L-V*** – ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** class, ***C-K*** – ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** class; an asterisk next to the abbreviation denote that in this paper the species is not shown as being characteristic of one class, but has general diagnostic value. ***L-A*** – characteristic species of ***Loiseleurio–Arctostaphylion*** alliance, ***K-D*** – ***Kobresio–Dryadion*** alliance.

нантные. В травяно-кустарничковом ярусе преобладают *Empetrum hermaphroditum*, *Salix herbaceae*, *S. polaris*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Deschampsia glauca*, *Luzula arcuata*. В напочвенном покрове содоминируют мхи – *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum, D. majus*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum hyperboreum*, на повышенных элементах рельефа преобладают лишайники – *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria nivalis*.

Сообщества асс. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis*** (табл. 1, синтаксон 4), зональной для южных тундр, описаны в Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундрах (районы *5–7, 10*). Общее проективное покрытие растительности – 95–100%. Дифференцирующие виды ассоциации – *Calamagrostis lapponica*, *Nephroma arcticum* и *Salix phylicifolia*. Сообщества отличает разреженный (до 30%) кустарниковый ярус из *Betula nana*, *Salix glauca* и *S. phylicifolia*. В травяно-кустарничковом ярусе активны гипоарктические кустарнички – *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*, реже *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, и травянистые растения – *Calamagrostis lapponica*, *Festuca rubra* subsp. *arctica*, *Pedicularis lapponica*. Напочвенный покров лишайниково-моховой, многовидовой, в нем наиболее заметны *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum laevidens*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum hyperboreum*, *Ptilidium ciliare*, *Cladonia arbuscula*, *Flavocetraria nivalis*, *Stereocaulon paschale*.

Ценозы двух ассоциаций (одна из которых представлена субассоциацией) и трех синтаксонов ранга типа сообществ из класса ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** распространены на выположенных, хорошо дренированных, сухих летом и слабо укрытых снегом зимой поверхностях водоразделов с песчаными субстратами. Почвы представлены подбурами и псаммоземами.

Кустарничково-лишайниковые сообщества асс. ***Loiseleurio–Diapensietum*** субасс. ***typicum*** (табл. 1, синтаксон 5) описаны в Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундрах (районы *5*, *6*, *9*). Общее проективное покрытие растительности – 85–100%. Есть очень разреженный (от 1 до 20% покрытия) кустарниковый ярус из *Betula nana*, иногда вместе с *Ledum palustre* subsp. *decumbens*. Бывают обильны кустарнички, образующие куртины, – *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum* и *Loiseleuria procumbens*, что обусловливает мозаичную горизонтальную структуру сообщества. В напочвенном покрове доминируют лишайники – *Cetraria islandica* subsp. *crispiformis*, *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis*, *Stereocaulon paschale*. Мхов немного, в лишайниковый покров вкраплены в основном дерновинки и побеги политрихумов (*Polytrichum hyperboreum* и *P. piliferum*). Травы редки, чаще других встречаются *Juncus trifidus* и *Festuca ovina*.

При чрезмерной пастбищной нагрузке в кустарничково-лишайниковых тундрах не остается неповрежденных талломов кормовых лишайников, их подеции выдернуты из дернины, низко скусаны, обломаны или имеют вид лишайниковой крошки. Такие сильно измененные выпасом оленей сообщества описаны в ранге типа сообществ ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type [21]. Мы отнесли к нему ценозы (табл. 1, синтаксон 6), описанные на о-ве Колгуев и в окрестностях оз. Голодная Губа (районы *1*, *6*). Общее проективное покрытие растительности – 85–90%. Сильно выбитые сообщества от других синтаксонов класса ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** отличает постоянство кустарничков (*Salix herbacea* и *S. nummularia*), мхов (наиболее обильны *Dicranum elongatum*, *Polytrichum hyperboreum*, *Ptilidium ciliare*) и некоторых трав (*Carex bigelowii* subsp. *arctisibirica*, *Luzula confusa*). Горизонтальная структура мозаичная, кустарнички *Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Salix herbacea* и *S. nummularia* разрастаются куртинами.

Сообщества асс. ***Empetro–Betuletum nanae*** (табл. 1, синтаксон 7) обычны на хорошо дренированных песчаных водораздельных поверхностях в Тиманской, Малоземельской и Большеземельской тундрах (районы *5*, *6*, *9*, *10*). Дифференцирующая комбинация видов ассоциации: *Betula nana*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Ptilidium ciliare* и *Stereocaulon paschale*. Общее проективное покрытие растительности – 90–100%. Ерник растет кустами около 1 м в диам. и 25–30 (до 40) см выс. Обилие кустарничков (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*) бывает высоким (до 40%). Напочвенный покров мозаичный: под кустами ерника – преимущественно мхи *Hylocomium splendens* и *Ptilidium ciliare*, на открытых пространствах – лишайники *Alectoria nigricans*, *Bryocaulon divergens*, *Cladonia arbuscula*, *Flavocetraria nivalis* и *Stereocaulon paschale*.

Кустарничково-лишайниковые тундры с доминированием *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Cladonia arbuscula*, *Flavocetraria nivalis* и с участием злака *Hierochloë alpina* описаны в ранге типа сообществ ***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type (табл. 1, синтаксон 8). Они занимают пологие или плоские хорошо-дренированные участки на водоразделах в Малоземельской и Большеземельской тундрах (районы *6* и *9*). Из характерных видов класса, кроме *Hierochloë alpina*, в них отмечены только *Alectoria ochroleuca* и *Stereocaulon paschale*. С высокой константностью присутствует *Polytrichum piliferum* – региональный характерный вид союза ***Loiseleurio–Arctostaphylion***. Общее проек-

тивное покрытие растительности – 95–100%. Горизонтальная структура мозаичная, напочвенный покров сложен в основном светлоокрашенными лишайниками *Cladonia arbuscula* и *Flavocetraria nivalis* с вкраплениями подушек темноокрашенных *Alectoria nigricans* и *Bryocaulon divergens* и побегов кустарничков.

Пионерные сообщества на зарастающих песчаных обнажениях с доминированием лишайника *Stereocaulon rivulorum* описаны в Большеземельской тундре (район *9*) в ранге типа сообществ ***Stereocaulon rivulorum*** com. type (табл. 1, синтаксон 9). Общее проективное покрытие растительности – 70–85%. Стереокаулон покрывает поверхность почвы тонким (3–4 см выс.) светло-серым ковром, который прерывается куртинами кустарничков *Arctous alpina* и *Empetrum hermaphroditum* и дерновинками *Polytrichum piliferum*. Встречаются редкие травы (*Polemonium boreale*, *Solidago lapponica*) и накипной лишайник *Solorina crocea*.

К классу ***Oxycocco–Sphagnetea***, объединяющему в тундровой зоне растительность торфяных бугров плоскобугристо-топяных и полигонально-трещиноватых комплексных болот, отнесены сообщества асс. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati***, представленной двумя субассоциациями – обедненной на о-ве Колгуев и субасс. ***caricetosum rariflorae*** в материковых тундрах.

Ценозы субасс. ***R. ch.–D. e. caricetosum rariflorae*** (табл. 1, синтаксон 11) описаны в Малоземельской и Большеземельской тундрах (районы *6, 8*). Дифференцирующий вид субассоциации – *Carex rariflora*. Общее проективное покрытие растительности – 90–100%. Поверхность пологобугорковая. Есть разреженный ярус *Betula nana*, 10–15 см выс. Травяно-кустарничковый ярус сформирован *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polifolia* subsp. *pumila*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* subsp. *decumbens*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*, *V. vitis-idaea* subsp. *minus*. В мохово-лишайниковом покрове доминируют *Dicranum elongatum*, *Ptilidium ciliare*, кустистые кладонии (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*) и *Flavocetraria nivalis*, часто, но не обильно встречаются *Cladonia stellaris* и по понижениям – *Cetrariella delisei* и *Sphagnum balticum*.

Сообщества субасс. ***R. ch.–D. e. inops*** (табл. 1, синтаксон 10), описанные на торфяниках в северной половине о-ва Колгуев (район *1*), отличает отсутствие кустарника *Betula nana*, кустарничков *Andromeda polifolia* subsp. *pumila* и *Ledum palustre* subsp. *decumbens* (характерных видов класса ***Oxycocco–Sphagnetea***), низкая константность *Vaccinium uliginosum* subsp. *microphyllum*. Общее проективное покрытие растительности – 95–100%. Постоянны и бывают обильны *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea* subsp. *minus*, *Rubus chamaemorus*, встречаются кочки *Eriophorum vaginatum*. В напочвенном покрове над лишайниками преобладают мхи – *Dicranum elongatum* и *Polytrichum strictum*, что говорит о сильной нарушенности сообществ под влиянием нерегламентированного выпаса оленей.

Ценозы, оставленные в ранге типа сообществ ***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type (табл. 1, синтаксон 12), описаны на востоке Малоземельской тундры в окрестностях оз. Голодная Губа (район *6*), где занимают нижние части склонов сопок, хорошо укрытые снегом зимой. Это кустарничково-лишайниково-моховые сообщества с пологобугорковой поверхностью и разреженным (10–20%) ярусом кустарников *Betula nana*, *Salix glauca* и *S. myrsinites*. Дифференцирующая комбинация видов синтаксона включает травянистые растения – *Bartsia alpina*, *Bistorta major*, *Carex vaginata* subsp. *quasivaginata*, *Equisetum pratense*, *Pedicularis labradorica* и иву *Salix myrsinites*. Общее проективное покрытие растительности – 100%. Кустарничково-лишайниково-моховая дернина мозаичная, в ней наиболее обильны *Empetrum hermaphroditum*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum elongatum*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare*, *Cladonia arbuscula*.

Запасы фитомассы

По всем образцам фитомассы в воздушно-сухом состоянии, отобранным в сообществах разных синтаксонов восточноевропейских тундр, минимальные значения составили 130.2 г/м^2, максимальные – 1822.7 г/м^2, при среднем значении – 794.0 г/м^2 (табл. 2). Пропорция “зеленые сосудистые растения : мохообразные : лишайники” (средняя по всем пробам) равна 1.0 : 1.5 : 4.4, т.е. наибольший вклад в запасы фитомассы вносят лишайники. Максимальные значения на 1 м^2 площади для лишайников достигали 1324.0 г, для мхов – 1220.3 г, для зеленых частей сосудистых растений – 500.0 г.

В сообществах асс. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae*** (класс ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***) на о-ве Вайгач запасы общей фитомассы в среднем составили лишь 237.6 г/м^2, около 65% из них приходилось на зеленую фитомассу (в основном листья кустарничков) и меньше всего было мхов (рис. 2*a*, *b*).

В сообществах остальных трех классов растительности значения общей фитомассы достоверно не различались. На зеленую фитомассу сосудистых растений приходилось чуть больше 10–15%, а остальное составляли споровые.

В (редкоивово)-осоково-кустарничково-лишайниково-моховых сообществах класса ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** средние значения общей фитомассы были наибольшими – 903.3 г/м^2, из них около 60% составляли лишай-

Таблица 2. Значения воздушно-сухой фитомассы растений разных жизненных форм (г/м^2) в сообществах разных синтаксонов восточноевропейских тундр

Table 2. Air-dry plant phytomass in plants of different life forms (g/m^2) in the syntaxon communities of the East European tundra

Авторский номер описания Relevé number by the author	Номер района Site number	Кустарники Shrubs	Кустарнички Dwarf-shrubs	Травы Herbs	Зеленая фитомасса Green phytomass	Мхи Mosses	Лишайники Lichens	Общая фитомасса Total phytomass
Класс ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii***								
Асс. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae***								
8 ЛЯМ	3	–	11.6	56.1	67.7	7.5	26.6	191.9
9 ЛЯМ	3	–	146.5	5.9	152.4	4.0	82.0	283.4
Среднее		–	79.1 ± 67.4	31.0 ± 25.1	110.1 ± 42.3	5.8 ± 1.8	54.3 ± 27.7	237.6 ± 45.8
Класс ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani***								
Асс. ***Dryado octopetalae–Hylocomieteum splendentis*** субасс. ***caricetosum redowskianae***								
20ДОЛ	2	–	91.9	36.6	128.5	33.5	182.3	344.3
22ДОЛ	2	–	248.1	13.2	261.3	400.8	717.6	1379.8
Среднее		–	170.0 ± 78.1	24.9 ± 11.7	194.9 ± 66.4	217.2 ± 183.6	450.0 ± 267.7	862.0 ± 517.7
Асс. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis***								
66КОЛ	1	0.1	45.6	5.8	51.5	535.1	147.7	779.3
74КОЛ	1	8.2	78.5	17.1	103.8	335.0	101.4	540.2
Среднее		2.0 ± 4.1	62.0 ± 16.5	11.4 ± 5.7	77.6 ± 26.2	435.0 ± 100	124.5 ± 23.2	659.7 ± 119.5
Асс. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomieteum splendentis***								
1ШАП*	10	29.6	0.5	9.3	39.4	106.2	1301.1	1446.6
1ШАП*	10	12.5	75.2	11.1	98.8	177.9	1292.4	1569.1
13ШАП*	10	–	189.3	5.5	194.8	87.7	582.0	864.5
13ШАП*	10	9.2	159.3	3.3	171.8	57.4	521.5	750.6
14ШАП	10	47.8	17.4	0.5	65.7	264.2	414.5	833.2
10ШАП	10	1.7	15.5	10.0	27.2	117.5	170.2	450.0
12ШАП	10	14.2	6.2	37.5	57.9	848.7	845.2	1751.8
Среднее		19.2 ± 7.5	66.2 ± 32.0	11.0 ± 5.0	93.7 ± 26.8	237.1 ± 113.6	732.4 ± 177.5	1095.1 ± 199.7
Класс ***Loiseleurio–Vaccinietea***								
Асс. ***Loiseleurio–Diapensietum*** субасс. ***typicum***								
1СЕВ	9	4.5	71.9	0.4	76.8	2.1	125.2	204.1
18СЕВ	9	0.7	118.7	–	119.4	–	471.9	591.3
14СЕВ	9	–	172.6	0.6	173.2	–	1187.5	1360.7
15СЕВ	9	12.5	149.2	0.3	162.0	–	713.6	875.6
7СЕВ	9	63.1	2.8	3.2	69.1	311.0	615.6	995.8
9СЕВ	9	–	67.4	–	67.4	–	641.7	709.1
21СЕВ	9	6.6	21.1	49.0	76.7	–	815.1	891.1
15СЕВ	9	31.2	4.2	4.0	39.4	8.1	902.8	950.3
18СЕВ	9	17.2	144.5	0.1	161.8	–	214.9	376.8

Таблица 2. Продолжение

Авторский номер описания Relevé number by the author	Номер района Site number	Кустарники Shrubs	Кустарнички Dwarf-shrubs	Травы Herbs	Зеленая фитомасса Green phytomass	Мхи Mosses	Лишайники Lichens	Общая фитомасса Total phytomass
28ТИМ	5	2.0	39.0	0.5	41.5	28.0	334.0	691.5
29ТИМ	5	2.0	25.0	9.0	36.0	194.0	930.0	1178.0
30ТИМ	5	26.0	7.0	–	33.0	55.0	1324.0	1475.0
36ТИМ	5	4.0	48.2	3.0	489.0	5.0	543.0	1037.0
39ТИМ	5	22.0	83.0	–	105.0	42.0	900.0	1047.0
Среднее		16.0 ± 5.2	69.7 ± 17,3	7.0 ± 4.7	117.9 ± 31.4	80.7 ± 39.6	694.2 ± 92.6	884.5 ± 93.8
Dicranum elongatum–Salix nummularia com. type								
22КОЛ	1	–	34.2	1.1	35.3	22.7	89.7	147.6
25КОЛ	1	–	19.3	8.5	27.8	40.8	65.0	133.6
29КОЛ	1	–	13.6	2.9	16.5	16.9	107.8	141.1
41КОЛ	1	–	6.1	1.2	7.3	54.4	42.3	167.0
64КОЛ	1	–	37.4	14.0	51.4	68.1	106.7	225.8
78КОЛ	1	–	37.5	7.0	44.5	516.9	116.7	678.0
24ГОЛ	6	–	171.1	16.8	187.9	43.8	621.2	852.9
Среднее		–	45.6 ± 21.4	7.4 ± 2.4	53.0 ± 23.2	109.0 ± 68.3	164.2 ± 76.8	335.1 ± 113.3
Acc. ***Empetro–Betuletum nanae***								
8СЕВ	9	1.9	114.3	1.9	118.1	57.0	759.7	934.9
7СЕВ	9	24.4	1.7	3.6	29.7	75.0	617.6	821.3
3ШАП	10	11.3	67.5	0.9	79.7	–	369.3	449.0
11ШАП	10	37.6	236.2	3.4	277.2	55.5	473.3	805.8
35 ТИМ	5	22.0	116.0	0.5	138.5	7.0	386.0	531.5
61ГОЛ	6	–	496.9	3.0	499.9	3.5	597.5	1100.0
6ШАП	10	–	17.9	38.7	56.6	32.5	110.6	199.7
9ШАП	10	4.5	137.5	–	142.0	103.1	380.8	625.9
8ШАП	10	27.8	135.0	–	162.8	197.0	379.7	739.6
23ГОЛ	6	29.2	68.6	–	97.8	–	1101.6	1199.5
34ГОЛ	6	33.2	182.9	0.3	216.4	30.4	861.7	1108.5
60ГОЛ	6	–	18.9	4.4	23.3	421.2	612.7	1219.2
2ШАП*	10	8.8	256.4	0.3	265.5	36.4	527.9	829.8
2ШАП*	10	9.7	18.5	11.4	39.6	38.8	724.7	965.1
7ШАП	10	17.3	96.5	5.4	119.2	29.8	372.8	521.7
Среднее		19.0 ± 3.4	131.0 ± 32.9	6.2 ± 3.1	151.1 ± 32.2	83.6 ± 31.4	551.7 ± 63	803.4 ± 76.7
Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum com. type								
10СЕВ	9	–	151.3	5.4	156.7	8.9	1162.9	1328.3
50ГОЛ	6	–	137.8	19.6	157.4	20.7	681.9	860.0

Таблица 2. Продолжение

Авторский номер описания Relevé number by the author	Номер района Site number	Кустарники Shrubs	Кустарнички Dwarf-shrubs	Травы Herbs	Зеленая фитомасса Green phytomass	Мхи Mosses	Лишайники Lichens	Общая фитомасса Total phytomass
53ГОЛ	6	–	265.5	9.4	274.9	31.0	771.6	1077.4
28ГОЛ	6	–	212.0	4.7	216.7	12.8	747.5	976.9
40ГОЛ	6	–	14.7	2.9	17.6	26.1	637.0	770.7
42ГОЛ	6	–	75.4	2.7	78.1	–	798.0	875.7
57ГОЛ	6	–	16.9	7.2	24.1	–	932.4	1100.3
Среднее		–	124.8 ± 36	7.4 ± 2.2	132.2 ± 36.7	19.9 ± 4.1	818.7 ± 67.4	998.5 ± 71
Stereocaulon rivulorum com. type								
3СЕВ	9	–	29.9	3.6	33.5	0.2	318.9	352.6
14СЕВ	9	–	27.7	3.7	31.4	7.9	163.3	219.7
Среднее		–	28.8 ± 1.1	3.7 ± 0.1	32.5 ± 1.1	4.0 ± 3.8	241.1 ± 77.8	286.2 ± 66.5
Класс ***Oxycocco–Sphagnetea***								
Асс. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** субасс. ***inops***								
32КОЛ	1	–	26.8	21.5	48.3	614.5	197.4	860.1
33КОЛ	1	–	47.9	12.4	60.3	351.0	204.9	616.2
46КОЛ	1	–	66.4	14.0	80.4	587.7	455.4	1123.5
53КОЛ	1	–	39.2	15.0	54.2	404.1	186.2	644.4
58КОЛ	1	–	34.7	34.4	69.1	428.9	218.5	713.5
Среднее		–	43.0 ± 6.8	19.4 ± 4.1	62.5 ± 5.7	477.2 ± 52.3	252.5 ± 51	791.5 ± 93.1
Асс. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** субасс. ***caricetosum rariflorae***								
4ШАП	10	1.6	141.5	22.4	165.5	104.7	314.0	584.2
19АРВ	8	–	43.6	17.5	61.1	457.7	101.8	620.6
15ШАП*	10	4.2	135.2	16.0	155.4	83.0	289.9	528.2
15ШАП*	10	6.3	166.8	14.2	187.3	235.8	538.3	961.3
36ГОЛ	6	–	198.8	21.1	219.9	–	436.5	655.7
37ГОЛ	6	–	15.8	3.4	19.2	53.2	377.0	538.7
31ГОЛ	6	–	99.4	9.7	109.1	69.4	592.7	771.3
33ГОЛ	6	5.0	85.7	15.0	105.7	27.0	754.6	887.2
55ГОЛ	6	5.9	184.8	14.4	205.1	191.4	783.9	1180.2
Среднее		4.6 ± 0.8	119.0 ± 20.9	14.8 ± 1.9	136.5 ± 22.5	152.8 ± 50.2	465.4 ± 74.7	747.5 ± 74.2
Класс ?								
Bistorta major–Salix myrsinites com. type								
45ГОЛ	6	21.9	119.2	3.2	144.3	1220.3	458.1	1822.7
46ГОЛ	6	44.4	248.7	6.7	299.8	799.2	283.3	1382.3
Среднее Mean		33.2 ± 11.2	183.9 ± 64.8	5.0 ± 1.7	222.1 ± 77.8	1009.7 ± 210.6	370.7 ± 87.4	1602.5 ± 220.2

Примечание: * – сообщества, в которых отобрано по две пробы.
Note: * – communities from which two samples were taken.

ники и 30% – мхи. В сообществах двух других классов – ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** и ***Oxycocco–Sphagnetea***, средние значения фитомассы примерно равные – 757.3 и 780.0 г/м^2, но структура запасов различается. В (ерниково)-кустарничково-лишайниковых сообществах на песчаных субстратах (класс ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***) наибольшая доля запасов (около 75%) приходится на лишайники, а в кустарничково-морошково-мохово-лишайниковых ценозах на торфяниках (класс ***Oxycocco–Sphagnetea***) лишайников примерно половина и около 35% мхов (рис. 2*a*, *b*).

В классе ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** наименьшие значения общей фитомассы отмечены в сообществах асс. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis*** на о-ве Колгуев (в среднем 659.7 г/м^2), в том числе 66% запасов составляли мхи и лишь около 20% – лишайники (табл. 2, рис. 3*a*, *b*). Полагаем, что это результат длительного нерегламентированного выпаса оленей. В ценозах субасс. ***Dryado octopetalae–Hylocomietetum splendentis caricetosum redowskianae*** на о-ве Вайгач и асс. ***Calamagrostio–Hylocomietum splendentis*** в южных тундрах при бóльших значениях общей средней фитомассы (862.0 и 1095.1 г/м^2) на мхи приходилось немногим больше 20%, а на лишайники – 52 и 68% соответственно. Запасы зеленой фитомассы в сообществах зональных синтаксонов составляли около 10–20%.

В классе ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** наименьшая общая фитомасса (в среднем 286.2 г/м^2) была в сообществах ***Stereocaulon rivulorum*** com. type (табл. 2) на зарастающих песчаных обнажениях, где на лишайники, доминирующие в покрове, приходилось 85% запасов (241.1 г/м^2). Невелики запасы фитомассы и в нарушенных выпасом оленей сообществах ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. type на о-ве Колгуев – в среднем 335.1 г/м^2, из них лишайники составляли около половины, но в абсолютном выражении лишь 164.2 г/м^2. В кустарничково-лишайниковых сообществах субасс. ***Loiseleurio–Diapensietum typicum***, асс. ***Empetro–Betuletum nanae*** и ***Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum*** com. type в материковых тундрах общая средняя фитомасса составила 884.5, 803.4 и 998.5 г/м^2 соответственно, что почти в 2.5–3.0 раза выше, чем на о-ве Колгуев, в том числе 70–85% этих запасов составляли лишайники (табл. 2, рис. 3*a*, *b*).

Влияние чрезмерного выпаса оленей на структуру запасов фитомассы хорошо видно и при сравнении двух субассоциаций асс. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati*** на торфяниках (класс ***Oxycocco–Sphagnetea***). При близких средних значениях общей фитомассы в сообществах субасс. ***R. ch.–D. e. caricetosum rariflorae*** в материковых тундрах и субасс. ***R. ch.–D. e. inops*** на о-ве Колгуев (747.5 и 791.5 г/м^2), доминирующими по фитомассе в первых были лишайники (62%), а во вторых – мхи (60%).

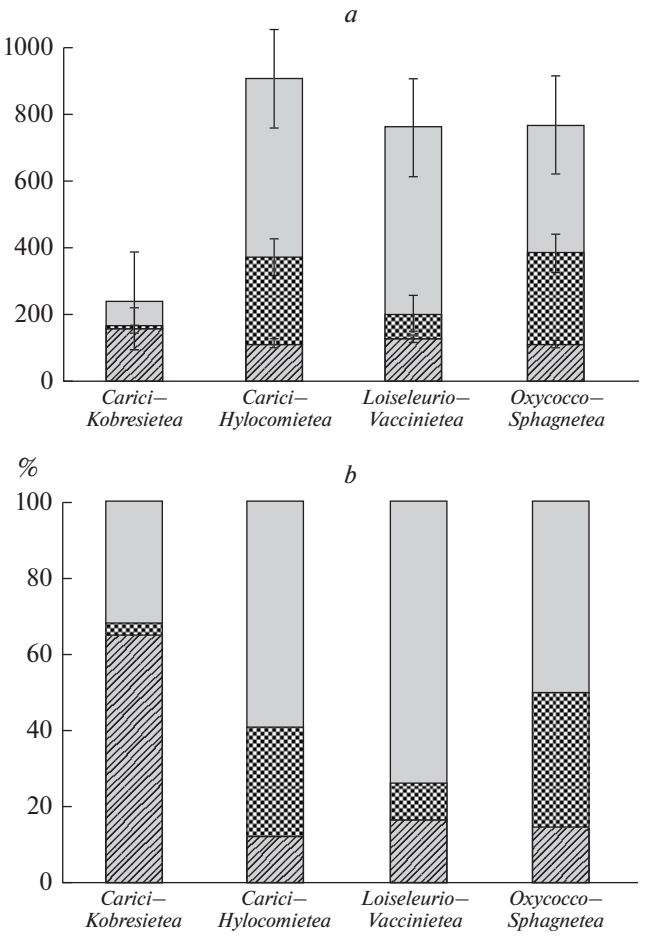
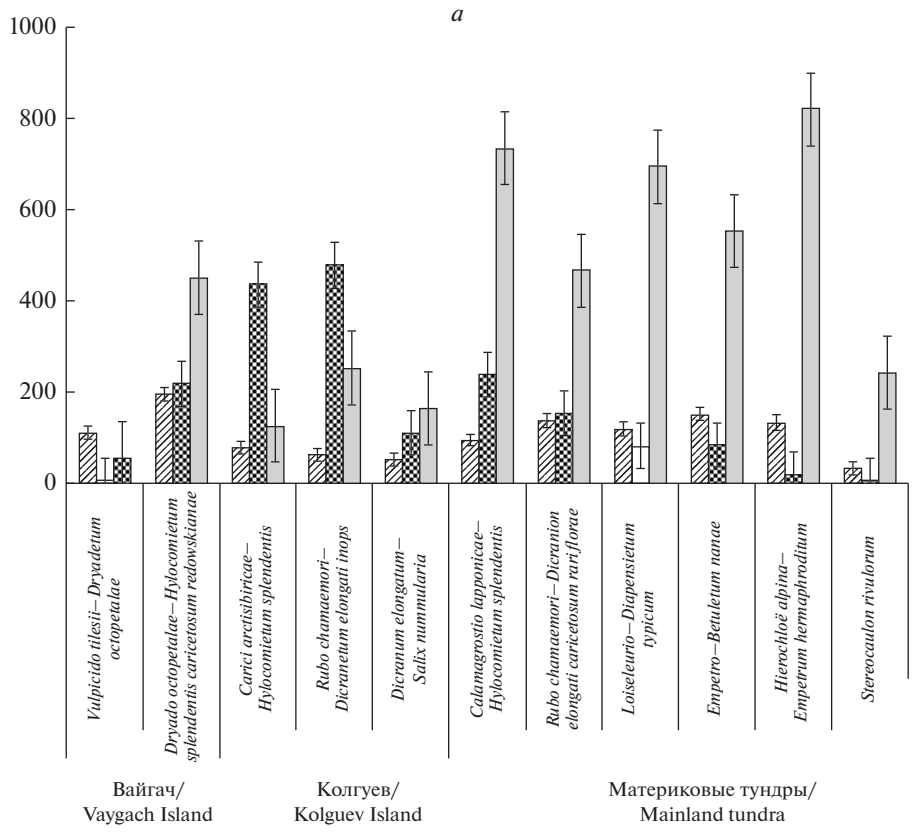


Рис. 2. *a* и *b*. Запасы надземной фитомассы в сообществах разных классов в восточноевропейских тундрах. *По вертикали*: *a* – средние значения воздушно-сухой фитомассы (г/м^2) со стандартной погрешностью, *b* – относительные значения воздушно-сухой фитомассы; *по горизонтали* – краткие названия классов растительности. Жизненные формы: штриховка – зеленые сосудистые растения, темная заливка – мхи, светлая заливка – лишайники.

Fig. 2. *a* and *b*. Stock of the above-ground phytomass in the East European tundra communities of different classes. *Y-axis*: *a* – average values of air-dry phytomass (g/m^2) with standard error, *b* – relative values of air-dry phytomass; *X-axis:* – short names of vegetation classes. Life forms: hatching – green vascular plants, dark solid – mosses, light solid – lichens.

Сомкнутые сообщества с хорошо развитым моховым покровом, отнесенные к типу ***Bistorta major–Salix myrsinites*** com. type, отличались наибольшими запасами фитомассы (в среднем 1602.5 г/м^2), 63% которой (чуть больше 1000 г/м^2) приходилось на бриофиты.

По запасам фитомассы прослеживаются различия на широтном градиенте. Сообщества синтаксонов, распространенных в подзоне южных


a
1000
800
600
400
200
0
Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae
Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis caricetosum redowskianae
Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis
Rubo chamaemori–Dicranetum elongati inops
Dicranum elongatum–Salix nummularia
Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis
Rubo chamaemori–Dicranion elongati caricetosum rariflorae
Loiseleurio–Diapensietum typicum
Empetro–Betuletum nanae
Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum
Stereocaulon rivulorum
Вайгач/ Vaygach Island
Колгуев/ Kolguev Island
Материковые тундры/ Mainland tundra

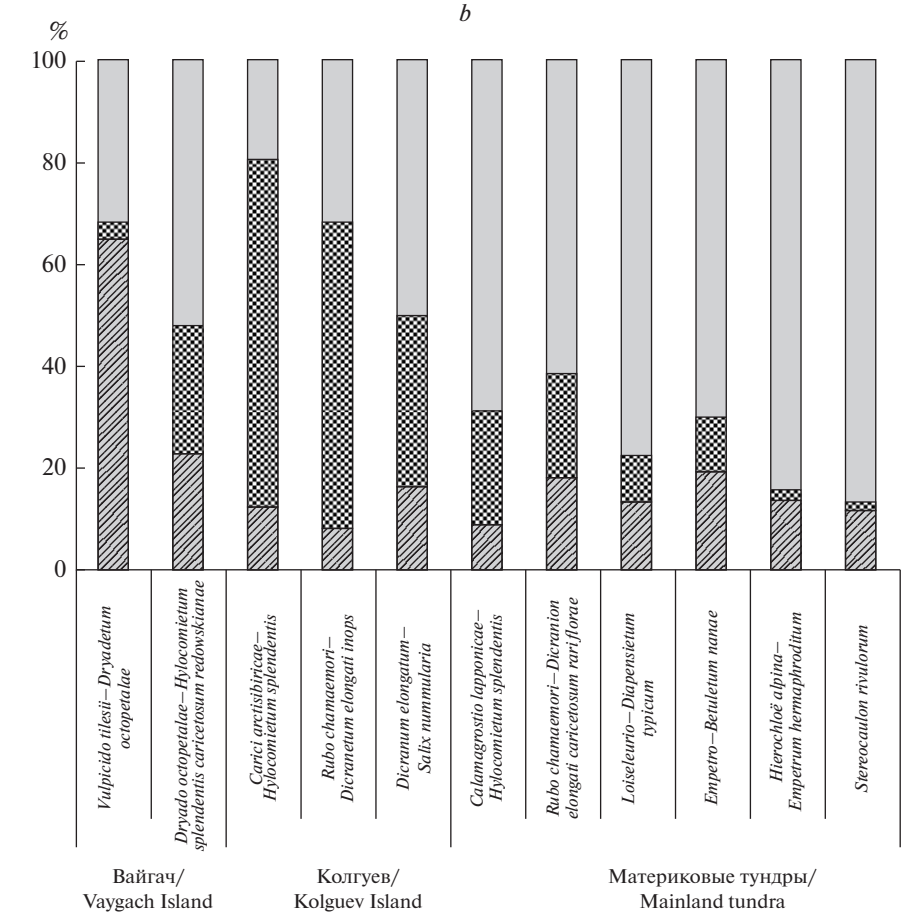

b
%
100
80
60
40
20
0
Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae
Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis caricetosum redowskianae
Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis
Rubo chamaemori–Dicranetum elongati inops
Dicranum elongatum–Salix nummularia
Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis
Rubo chamaemori–Dicranion elongati caricetosum rariflorae
Loiseleurio–Diapensietum typicum
Empetro–Betuletum nanae
Hierochloë alpina–Empetrum hermaphroditum
Stereocaulon rivulorum
Вайгач/ Vaygach Island
Колгуев/ Kolguev Island
Материковые тундры/ Mainland tundra

Рис. 3. *a* и *b*. Запасы надземной фитомассы в сообществах ассоциаций и подчиненных синтаксонов на островах и в материковых тундрах. *По вертикали*: *a* – средние значения воздушно-сухой фитомассы (г/м^2) со стандартной погрешностью, *b* – относительные значения воздушно-сухой фитомассы; *по горизонтали* – названия синтаксонов. Жизненные формы: штриховка – зеленые сосудистые растения, темная заливка – мхи, светлая заливка – лишайники.
Fig. 3. *a* and *b*. Stock of the above-ground phytomass in communities of associations and subordinate sytaxa on the islands and in the mainland tundra. *X-axis*: *a* – average values of air-dry phytomass (g/m^2) with standart error, *b* – relative values of air-dry phytomass; *y-axis* – syntaxa names. Life forms: hatching – green vascular plants, dark solid – mosses, light solid – lichens.

тундр и северной лесотундре, по общей фитомассе превосходят синтаксоны, ареал которых находится на о-вах Колгуев и Вайгач (типичные и арктические тундры). Изменяется и вклад разных групп растений в структуру фитомассы (рис. 3*a*). Такие различия обусловлены не только климатическими факторами, но и влиянием на растительность нерегламентированного оленеводства, в результате которого на о-ве Колгуев к 2012–2013 гг. покров из поедаемых лишайников (кустистых кладоний и флавоцетрарий) в разных сообществах оказался сильно нарушенным [23]. При средней общей фитомассе в сообществах на о-ве Колгуев равной 545 г/м^2, на лишайники приходилось 190 г/м^2, или 35% (11% – зеленые сосудистые и 53% – мхи). На о-ве Вайгач средняя общая фитомасса равнялась 550 г/м^2, лишайников – 252 г/м^2, или 46% (28% – зеленые сосудистые и 20% – мхи). В материковых тундрах (южные тундры и лесотундра) в среднем накапливалось 886 г/м^2, из них лишайники составляли 612 г/м^2, или 69% (14% – зеленые сосудистые растения и 17% – мхи). Полученные значения по фитомассе лишайников укладываются в пределы, выявленные ранее для ненарушенных сообществ с доминированием кустистых кладоний и *Flavocetraria nivalis* в припечорских тундрах, – 490–1550 г/м^2 [24]. Максимальные показатели общей фитомассы, определенные нами для сообществ асс. ***Empetro–Betuletum nanae*** в подзоне южных тундр (1100–1219 г/м^2) близки к значениям для ерников в бассейне р. Усы на востоке Большеземельской тундры (в среднем 1423 г/м^2) [25].

Восточноевропейские тундры по общей надземной фитомассе в сообществах сопоставимы с другими районами Арктики, но отличаются от них по структуре запасов. В малонарушенных ценозах синтаксонов зональной растительности восточноевропейских тундр (на о-ве Вайгач и в материковых тундрах) наибольший вклад в запасы фитомассы вносят лишайники (59%), тогда как в сообществах плакорных местообитаний восточного Таймыра – мхи: при общей фитомассе 594 г/м^2 на них приходилось почти 60%, а на лишайники – только 8% [26]. В подзоне арктических тундр на о-ве Большой Ляховский в сообществах на плакорах общие запасы фитомассы составляли 147 г/м^2, из которых около половины приходилось на долю разнотравья и кустарничков [27]. В двух образцах фитомассы, отобранных на аналогичных позициях на севере о-ва Вайгач в сообществах асс. ***Dryado octopetalae–Hylocomieteum splendentis*** субасс. ***caricetosum redowskianae***, значения сильно варьировали (344 и 1379 г/м^2), но половину в обоих составляли лишайники.

В ненарушенных болотных сообществах в южных тундрах Якутии фитомасса растений – около 730 г/м^2 [28], что аналогично средним ее значениям в ценозах класса ***Oxycocco–Sphagnetea*** в материковой части восточноевропейских тундр – 747 г/м^2. Запасы фитомассы в болотных ценозах Чукотки ниже: для плоскобугристого болота – 450 г/м^2 и для пушицево-кочкарного – 167 г/м^2 [29]. По соотношению компонентов фитомассы они отличаются от болотных сообществ восточноевропейских тундр: в фитомассе торфяников Чаунской низменности на долю споровых (представленных преимущественно мхами) приходилось около 50% от общих запасов, тогда как в сообществах класса ***Oxycocco–Sphagnetea*** восточноевропейских тундр половину запасов составляли лишайники.

В пятнистых тундрах на супесчаных грунтах и в сообществах торфяных болот в полосе лесотундры (окрестности г. Лабытнанги) накапливалось около 700 г/м^2 надземной фитомассы, при том что доля лишайников в них была минимальной – 23 и 4% соответственно [30]. Л.М. Морозова с соавторами [31] приводят другие, ближе к нашим, значения для предгорных и горных районов Полярного Урала. Так, в лишайниковых тундрах при общей средней фитомассе 691 г/м^2 (114–1101 г/м^2) доля лишайников составляла 67% (47–92%), что сопоставимо с таковой в фитоценозах класса ***Loiseleurio–Vaccinietea*** восточноевропейских тундр – 757 г/м^2 и 73% соответственно.

На Аляске, где образцы надземной фитомассы были отобраны вдоль трансекты от мыса Барроу на севере до границы леса на юге, ее значения увеличивались от 400 до 932 г/м^2 в тундровых сообществах на кислых почвах и от 400 до 658 г/м^2 – на не кислых. При продвижении с севера на юг продуктивность фитоценозов на кислых почвах росла за счет увеличения общей надземной фитомассы сосудистых растений (от 82 у побережья до 719 г/м^2 на южном конце градиента), а на не кислых – мхов (от 100 до почти 500 г/м^2). На всем широтном градиенте в структуре запасов фитомассы доля лишайников была очень низкой – около 5% (максимальные значения – около 100 г/м^2) [32].

ВЫВОДЫ

1. Впервые для территории восточноевропейских тундр осуществлена привязка значений фитомассы лишайников, мхов и зеленых частей сосудистых растений к сообществам синтаксонов, установленных в традициях классификации Браун-Бланке. В ценозах четырех основных классов растительности, распространенных в автоморфных условиях на водоразделах, запасы фитомассы изменялись от 130.2 до 1822.7 г/м^2, при среднем значении – 794.0 г/м^2.

2. Среднее значение фитомассы было наименьшим в сообществах класса ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** на о-ве Вайгач – 237.6 г/м^2; в сообществах остальных классов растительности эти значения в три и более раз выше и достоверно не различались: ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskanii*** cl. prov. – 903.3 г/м^2, ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** – 757.3 г/м^2 и ***Oxycocco–Sphagnetea*** – 763.2 г/м^2.

3. В сообществах класса ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** около 65% запасов приходилось на зеленую фитомассу (в основном листья кустарничков), в ненарушенных сообществах остальных трех классов наибольший вклад в общую фитомассу вносили лишайники (50–75%), в нарушенных выпасом оленей на о-ве Колгуев – мхи (33–66%).

4. На широтном градиенте с севера на юг значения фитомассы увеличивались, и это происходит в основном за счет лишайников.

5. Восточноевропейские тундры по общей надземной фитомассе в сообществах сопоставимы с другими районами Арктики (Таймыр, Якутия, Чукотка, Аляска), но отличаются от них значительно более высокой долей лишайников.

Синтаксономический анализ позволяет отчетливо увидеть различия в запасах фитомассы в ненарушенных и трансформированных сообществах, ее изменение на широтном градиенте в ценозах разных синтаксонов, приуроченных к разным местообитаниям. Примененный нами подход открывает возможности для создания точных карт продуктивности тундровых сообществ и оленьих пастбищ всех сезонов выпаса на основе геоботанического картографирования территории с использованием фитосоциологического метода [33, 34].

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа проведена в рамках государственного задания согласно тематическому плану БИН РАН по теме № 0105-2019-0016. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 20-17-00160).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреев В.Н.* 1948. Корма и пастбища северных оленей. – В сб.: Северное оленеводство. М. С. 100–157.
2. *Андреев В.Н.* 1971. Методика учета и картирования кормовых запасов фитомассы Субарктики. – Растительные ресурсы. 7(3): 439–444.
3. *Геоботаническое* районирование Нечерноземья европейской части РСФСР. 1989. Л. 64 с. 9(3):
4. *Лавриненко И.А.* 2012. Использование дистанционных методов при геоботаническом районировании восточно-европейских тундр. – Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 9(3): 269–276. 269–276. http://d33.infospace.ru/d33_conf/sb2012t3/269-276.pdf
5. *Атлас* Архангельской области. 1976. М. 72 с.
6. *Ненецкий* автономный округ. Современное состояние и перспективы развития. 2005. СПб. 512 с.
7. *Barkman J.J., Doing H., Segal S.* 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse – Acta Bot. Neerl. 13(3): 394–419. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1964.tb00164.x
8. *Hennekens S.M., Schaminée J.H.J.* 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – J. Veg. Sci. 12(4): 589–591. https://doi.org/10.2307/3237010
9. *Tichý L.* 2002. JUICE, software for vegetation classification. – J. Veg. Sci. 13(3): 451–453. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x
10. *Александрова В.Д., Шамурин В.Ф.* 1972. Методика определения запасов и структуры фитомассы тундровых сообществ – В кн: Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры. Л. С. 60–64.
11. *Секретарева Н.А.* 2004. Сосудистые растения Российской Арктики и сопредельных территорий. М. 131 с.
12. *Афонина О.М., Чернядьева И.В.* 1995. Мхи Российской Арктики: список видов и библиография. – Arctoa. 5: 99–142. https://doi.org/10.15298/arctoa.05.07
13. *Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н.* 1992. Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР. – Arctoa. 1(1–2): 87–127. https://doi.org/10.15298/arctoa.01.02

14. *Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* 2004. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution. Uppsala University. 359 p.

15. *Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeie, E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Freitag H., Hennekens S. M., Tichý L.* 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities – Applied Vegetation Science. 19(1): 1–264.
https://doi.org/10.1111/avsc.12257

16. *Лавриненко О.В., Лавриненко И.А.* 2020а. Характерные виды высших синтаксонов в равнинных восточноевропейских тундрах. – Бот. журн. 105(4): 315–347.
https://doi.org/10.31857/S0006813620040055

17. *Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P.* 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. – J. Veg. Sci. 11(5): 739–768.
https://doi.org/10.2307/3236580

18. *Лавриненко О.В., Матвеева Н.В., Лавриненко И.А.* 2014а. Дриадовые сообщества на востоке европейской части Российской Арктики. – Растительность России. 24: 38–63.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.38

19. *Лавриненко О.В., Лавриненко И.А.* 2015. Сообщества класса *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 в восточноевропейских тундрах. – Растительность России. 26: 55–84.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.55

20. *Лавриненко О.В., Лавриненко И.А.* 2018. Зональная растительность равнинных восточноевропейских тундр. – Растительность России. 32: 35–108.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.32.35

21. *Лавриненко О.В., Лавриненко И.А.* 2020б. Растительность класса *Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea* Eggler ex Schubert 1960 в восточноевропейских тундрах. – Растительность России. 38: 27–84.
https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.38.27

22. *Лавриненко О.В., Матвеева Н.В., Лавриненко И.А.* 2016. Предварительные итоги классификации растительности восточноевропейских тундр и новый класс для зональных местообитаний. – В сб.: Разнообразие и классификация растительности. Ялта. С. 95–105. (Сборник научных трудов ГНБС. Т. 143).

23. *Лавриненко О.В., Лавриненко И.А.* 2014б. Растительный покров оленьих пастбищ острова Колгуев: преемственность исследований и современные подходы. – Труды международной научной конференции “Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук)”. СПб. С. 124–130.
https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_300-years/Proceedings_300-years_Lavrinenko.pdf

24. *Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Sivkov M., Leummens H.J.L.* 2000. Vegetation cover and productivity. – Pechora Delta: Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Lelystad. P. 83–97.

25. *Патова Е.Н., Кулюгина Е.Е., Пастухов А.В.* 2015. Почвенный и растительный покров территории Усинского угольного месторождения (Большеземельская тундра) – Известия Коми научного центра УрО РАН. 3(23): 16–23. http://www.izvestia.komisc.ru/archive/i23_ann.files/patova.pdf

26. *Поспелова Е.Б., Орлов М.В.* 1987. Фитомасса растительных сообществ центральной части Восточного Таймыра и особенности ее пространственного размещения – Экология. 5: 28–37.

27. *Николин Е.Г.* 2017. К продуктивности растительных сообществ арктических тундр о-ва Большой Ляховский (Новосибирские острова, Якутия). – Наука и образование. 1: 113–121.
http://no.ysn.ru/attachments/article/1857/20%20Николин%20113-121.pdf

28. *Карпов Н.С.* 2005. Надземная фитомасса и продуктивность растительности южных субарктических тундр Якутии – Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2: 18–23.

29. *Пугачев А.А.* 2008. Биологический круговорот в экосистемах болот тундровой зоны Чукотки – Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук. 4: 77–82.

30. *Радченко Т.А., Валдайских В.В., Некрасова О.А.* 2014. Биологическая продуктивность сообществ некоторых природных экосистем лесотундры Ямала. – В сб.: Современные исследования природных и социально-экономических систем. Инновационные процессы и проблемы развития естественнонаучного образования. Сборник трудов международной научно-практической конференции. Т. 2. Екатеринбург. С. 81–89. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23581641&pf=1

31. *Морозова Л.М., Магомедова М.А., Эктова С.Н., Дьяченко А.П., Князев М.С., Рябицева Н.Ю., Шурова Е.А.* 2006. Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Екатеринбург. 796 с.

32. *Walker D.A., Epstein H.E., Jia G.J., Balser A., Copass C., Edwards E.J., Gould W.A., Hollingsworth J., Knudson J., Maier H.A., Moody A., Raynolds M.K.* 2003. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil

pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic – J. Geophysical Research: Atmospheres. 108(D2): 8169.
https://doi.org/10.1029/2001JD000986

33. *Лавриненко И.А.* 2015. Типология территориальных единиц растительности для целей крупномасштабного картографирования (на примере острова Колгуев) – Геоботаническое картографирование. СПб. С. 95–119. https://doi.org/10.31111/geobotmap/2015.94

34. *Лавриненко И.А.* 2020. Типология и синтаксономический состав территориальных единиц растительности: новый подход на примере изучения арктических маршей – Растительность России. 39: 100–148. https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100

Phytomass of Lichens and Green Plants in the East European Tundra Communities

S. A. Uvarov[a, *], A. M. Lapina[b], O. V. Lavrinenko[b, c]

[a] *The Barents Branch of WWF Russia, Naryan-Mar, Russia*
[b] *Komarov Botanical Institute RAS, St.-Petersburg, Russia*
[c] *Nenetsky State Nature Reserve, Naryan-Mar, Russia*
**e-mail: SUvarov@wwf.ru*

Abstract—10 sites in the East European tundra were examined for air-dry phytomass of lichens, mosses and green part of vascular plants that were determined in syntaxa of 4 vegetation classes. In 2011–2014 S.A. Uvarov performed 175 relevés from these sites. Four sites were located on islands – Kolguev and Vaygach, and 6 sites were in the continental tundra to the east and west from the Pechora River Delta (fig. 1). Phytomass samples were collected from 74 communities. The vegetation was assigned to 7 associations (including 4 subassociations) and 4 communities according to Braun-Blanquet approach to vegetation classification (tabl. 1). The lowest total phytomass was determined for ass. ***Vulpicido tilesii–Dryadetum octopetalae*** from ***Carici rupestris–Kobresietea bellardii*** class (238 g/m^2 average), where green phytomass made up 65% of the total. In the communities of ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea***, ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** cl. prov. and ***Oxycocco–Sphagnetea*** classes mosses and lichens in total made up 85–90% of phytomass (fig. 2, 3). Maximum values of the phytomass (886 g/m^2 average) accumulated in the zonal communities of ***Carici arctisibiricae–Hylocomietea alaskani*** class and 60% of the phytomass stock was made up by lichens. The zonal communities on Vaygach Island (subass. ***Dryado octopetalae–Hylocomietum splendentis caricetosum redowskianae***) and in the mainland tundra (ass. ***Calamagrostio lapponicae–Hylocomietum splendentis***) comprised less than 20% mosses and 52 and 68% lichens, with respective average total phytomass of 862 and 1095 g/m^2. Among the zonal communities the smallest amount of the above-ground phytomass (660 g/m^2 average), the highest proportion of mosses (70%) and only about 20% of lichens were observed in ass. ***Carici arctisibiricae–Hylocomietum splendentis*** on Kolguev Island due to reendeer overgrazing (tabl. 2, fig. 3 a, b). Green phytomass stock in zonal syntaxon communities was 10–20%. Communities of ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** and ***Oxycocco–Sphagnetea*** classes produced almost identical amount of the total phytomass (757 and 780 g/m^2 average, respectively) but differed in the structure of stocks. In undisturbed communities of ***Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea*** class in the mainland tundra, total average phytomass was 803–998 g/m^2. On Kolguev Island in deer-grazed communities of ***Dicranum elongatum–Salix nummularia*** com. total average phytomass was almost 2.5–3.0-fold lower (335 g/m^2) than on the mainland. Lichens accounted for about 50% of the phytomass stock (but in absolute terms only 164 g/m^2) on Kolguev Island, and for 70–85% in the mainland communities (tabl. 2, fig. 3a, b). The vascular plants accounted for only 13% of phytomassin in all associations of this class. In palsa bogs on Kolguev Island communities of ***Oxycocco–Sphagnetea*** class which were attributed to subass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati inops***, comprised up to 60% mosses, while only one third of stock were lichens, while in the undisturbed communities of subass. ***Rubo chamaemori–Dicranetum elongati caricetosum rariflorae*** in mainland tundra the proportion of lichens was the highest (62%). In both subassociations the average total phytomass was similar – 748 and 792 g/m^2, respectively. The data analysis shows the difference in the phytomass stock in undisturbed communities and in those transformed by overgrazing. Available data demonstrates significant changes in syntaxa phytomass in different habitats along latitudinal gradient. Syntaxonomic approach to the estimation of phytomass stock gives an advantage in constructing accurate vegetation maps of tundra plant communities and reindeer pastures productivity.

Keywords: syntaxa, phytomass, Braun-Blanquet classification, East European tundra, Arctic

ACKNOWLEDGMENTS

The work was performed as part of a state task according to the thematic plan of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (research topic No. AAAA-A19-119032090096-4). This research was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 20-17-00160).

REFERENCES

1. *Andreyev V.N.* 1948. [Feeds and ranges of reindeer]. – In: [Northern reindeer breeding]. Moscow. P. 100–157. (In Russian)
2. *Andreyev V.N.* 1971. [Methods of forage phytomass stock estimation and mapping in Subarctic]. – Rastitelnye Resursy, 7(3): 439–444. (In Russian)
3. [*Geobotanical* zoning of the RSFSR Nechernozemie. European part.] 1989. Leningrad. 64 p. (In Russian)
4. *Lavrinenko I.A.* 2012. Using remote sensing for geobotanical zoning of the East European tundra. – Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa. 9(3): 269–276. http://d33.infospace.ru/d33_conf/sb2012t3/269-276.pdf (In Russian)
5. *Atlas* of the Arkhangelsk region. 1976. Department of Geodesy and Cartography under the Council of Ministers of the USSR. Moscow. 72 p.
6. *Nenetskiy* avtonomnyy okrug. Sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya [Nenets autonomous district. Current state and prospects of development]. 2005. St. Petersburg: 512 p. (In Russian)
7. *Barkman J.J., Doing H., Segal S.* 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – Acta Bot. Neerl. 13(3): 394–419. https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1964.tb00164.x
8. *Hennekens S.M., Schaminée J.H.J.* 2001. TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – J. Veg. Sci. 12(4): 589–591. https://doi.org/10.2307/3237010
9. *Tichý L.* 2002. JUICE, software for vegetation classification. – J. Veg. Sci. 13(3): 451–453. https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x
10. *Aleksandrova V.D., Shamurin V.F.* 1972. [Methods of defining tundra plant communities phytomass stock and structure]. – In: [Studies on tundra and forest tundra biogeocenoses]. St-Petersburg. P. 60–64. (In Russian)
11. *Sekretareva N.A.* 2004. [Vascular plants of the Russian Arctic and neighboring territories]. Moscow. 131 p. (In Russian)
12. *Afonina O.M., Czernyadjeva I.V.* 1995. Mosses of the Russian Arctic: check-list and bibliography. – Arctoa. 5: 99–142. https://doi.org/10.15298/arctoa.05.07
13. *Konstantinova N.A., Potemkin A.D., Schljakov R.N.* 1992. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR. – Arctoa. 1(1–2): 87–127. https://doi.org/doi10.15298/arctoa.01.02.
14. *Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* 2004. Lichenforming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Museum of Evolution. Uppsala University. 359 p.
15. *Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., Gavilán García R., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeie, E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Ya.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Freitag H., Hennekens S.M., Tichý L.* 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. – Appl. Veg. Sci. 19(1): 1–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257
16. *Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A.* 2020. Characteristic species of high syntaxa in the plain East European tundra. – Botanicheskiy Zhurnal. 105(4): 315–347. https://doi.org/10.31857/S0006813620040055 (In Russian)
17. *Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P.* 2000. International Code of phytosociological nomenclature. 3rd edition. – J. Veg. Sci. 11(5): 739–768. https://doi.org/10.2307/3236580
18. *Lavrinenko O.V., Matveyeva N.V., Lavrinenko I.A.* 2014. Dryas fell-fields in the East of the European part of the Russian Arctic. – Vegetation of Russia. 24: 38–63. https://doi.org/10.31111/vegrus/2014.24.38 (In Russian)
19. *Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A.* 2015. Communities of the class *Oxycocco-Sphagnetea* Br.-Bl. et R. Tx. 1943 in the East European tundras. – Vegetation of Russia. 26: 55–84. https://doi.org/10.31111/vegrus/2015.26.55 (In Russian)
20. *Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A.* 2018. Zonal vegetation of the plain East European tundras. – Vegetation of Russia. 32: 35–108. https://doi.org/10.31111/vegrus/2018.32.35 (In Russian)
21. *Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A.* 2020. Vegetation of *Loiseleurio procumbentis–Vaccinietea* Eggler ex Schubert 1960 class in the East European tundra. – Vegetation of Russia. 38: 27–84. https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.38.27 (In Russian)
22. *Lavrinenko O.V., Matveyeva N.V., Lavrinenko I.A.* 2016. [Preliminary results of classification of the East European tundra vegetation and a new class for zonal habitats]. – In: [Diversity and classification of vegetation. (Works of the State Nikita Botanical Gardens. Vol. 143)]. Yalta. 95–105. (In Russian)
23. *Lavrinenko O.V., Lavrinenko I.A.* 2014. Plant cover of reindeer pastures on the Kolguev Island: succession of research and current approaches. In: [Botany: History, Theory, Practice (to the 300th anniversary of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the international scientific conference]. St. Petersburg. 124–130.

https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_300-years/Proceedings_300-years_Lavrinenko.pdf (In Russian)

24. *Lavrinenko I.A., Lavrinenko O.V., Sivkov M., Leummens H.J.L.* 2000. Vegetation cover and productivity. In: Pechora Delta: Structure and dynamics of the Pechora Delta ecosystems (1995–1999). Lelystad. P. 83–97.
25. *Patova E.N. Kulyugina E.E. Pastukhov A.V.* 2015. Soil and plant cover of the territory of Usinsk coal deposit (Bolshezemelskaya tundra). – Izvestiya Komi nauchnogo centra UrO RAN. 3(23): 16-23. http://www.izvestia.komisc.ru/archive/i23_ann.files/patova.pdf (In Russian)
26. *Pospelova E.B., Orlov M.V.* 1987. Phytomass of plant communities in central regions of the Eastern Taimyr and its spatial distribution. – Ekologiya. 5: 28–37. (In Russian)
27. *Nikolin E.G.* 2017. About productivity of plant communities of Arctic tundra of Bolshoy Lyakhovsky Island (the Novosibirsk Islands, Yakutia). – Nauka i Obrazovanije. 1(85): 113–121. http://no.ysn.ru/attachments/article/1857/20%20Николин%20113-121.pdf (In Russian)
28. *Karpov N.S.* 2005. Aboveground phytomass and productivity of southern subarctic tundra of Yakutia. – Nauka i Obrazovanije. 2: 18–23. (In Russian)
29. *Pugachev A.A.* 2008. [Biologic circulation processes in tundra bog ecosystems in Chukotka]. – Vestnik of the Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences. 4: 77–82. (In Russian).
30. *Radchenko T.A., Valdayskikh V.V., Nekrasova O.A.* 2014. Biological productivity of some natural ecosystems of Yamal forest-tundra. – In: [Modern research in natural and socio-economic systems. Innovative processes and problems of the development of natural science education. Review of the proceedings of the international scientific and practical conference. Vol. 2]. Ekaterinburg. P: 81–89. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=23581641&pf=1 (In Russian)
31. *Morozova L.M. Magomedova M.A. Ektova S.N. Dyachenko A.P. Knyazev M.S. Ryabitseva N.Yu. Shurova E.A.* 2006. [Plant cover and plant resourses of the Polar Urals]. Ekaterinburg. 796 p. (In Russian)
32. *Walker D.A., Epstein H.E., Jia G.J., Balser A., Copass C., Edwards E.J., Gould W.A., Hollingsworth J., Knudson J., Maier H.A., Moody A., Raynolds M.K.* 2003. Phytomass, LAI, and NDVI in northern Alaska: Relationships to summer warmth, soil pH, plant functional types, and extrapolation to the circumpolar Arctic. – Journal of Geophysical Research: Atmospheres. 108(D2): 8169. https://doi.org/10.1029/2001JD000986
33. *Lavrinenko I.A.* 2015. Typology of territorial vegetation units for the purposes of large-scale mapping (at an example of Kolguev Island). – [Geobotanical mapping: yearbook]. St-Petersburg. P. 95–119. https://doi.org/10.31111/geobotmap/2015.94 (In Russian)
34. *Lavrinenko I.A.* 2020. Typology and syntaxonomic composition of vegetation territorial units: novel approach suggested with the case study of Arctic marshes. – Vegetation of Russia. 39: 100–148. https://doi.org/10.31111/vegrus/2020.39.100 (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 39–48

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА РАДИАЛЬНЫЙ ПРИРОСТ *PINUS SYLVESTRIS* И *PICEA ABIES* (PINACEAE) НА ТЕРРИТОРИИ БРЯНСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. В. П. Иванов[1, *], С. И. Марченко[1], Д. И. Нартов[1], Л. П. Балухта[1]

[1]*Брянский государственный инженерно-технологический университет, г. Брянск, Россия*

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

Поступила в редакцию 13.03.2020 г.
После доработки 04.06.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Исследованы особенности роста по диаметру *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) H. Karst (Pinaceae) в сходных лесорастительных условиях (переходных от свежих боровых к свежим суборевым) на территории Брянской обл. Выполнена оценка влияния на величину радиального прироста среднемесячных температур, сумм осадков текущего года и предыдущих лет, величины прироста предыдущего года. Выявлена значимая корреляция величины радиальных приростов и индексов радиальных приростов у изучаемых видов, подтвержденная индексированными хронологиями. В отдельные годы наблюдаются выраженные синхронные изменения величины прироста: заметное снижение и увеличение (относительно среднего значения). Значимое влияние на величину радиального прироста в районе исследований оказывают прирост предыдущего года и средняя месячная температура мая текущего года. Глобальные изменения температурного режима за последние десятилетия могут негативно отражаться на характере ростовых процессов видов, сформировавшихся в условиях бореального климата. Существенного влияния количества осадков на ширину годичного кольца изучаемых видов не выявлено.

Ключевые слова: Pinus sylvestris L., *Picea abies* (L.) H. Karst, дендрохронология, радиальный прирост, температура воздуха

DOI: 10.31857/S0033994621010052

Погодные аномалии начала XXI в. в виде высоких температур воздуха, увеличения продолжительности засушливых периодов привели к значительному ослаблению позиций хвойных лесообразующих видов в центральной части России. На этом фоне возросло поражение еловых древостоев короедом типографом, особенно на южной границе ареала, а последующие санитарные рубки привили к значительному сокращению их площади. Происходящие изменения в динамике роста хвойных насаждений можно проследить на основе анализа радиальных приростов сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. (Pinaceae) и ели европейской *Picea abies* (L.) H. Karst (Pinaceae). На территории Брянской обл. ареалы этих древесных пород совпадают, однако южная граница ареала *P. sylvestris* проходит несколько южнее.

Радиальный прирост древесины – сложный интегральный показатель, источник длительной ретроспективной информации о характере ростовых процессов, поэтому использование методов дендрохронологии для оценки реакции древесных растений на воздействие внешних факторов получило заслуженное признание лесоводов [1–3]. Диапазон исследований последних лет в области дендрохронологии значительно расширился в нашей стране и за рубежом, хотя исследования носят большей частью региональный и локальный характер [4–7].

Помимо акцентирования внимания на периодах с минимальными значениями радиального прироста исследуемых пород и выявления климатических факторов, негативно на него влияющих, сделаны попытки более глубокого анализа особенностей радиального роста различных видов–лесообразователей [8]. Следует отметить анализ распределения клеток в древесине сосны по диаметру и толщине стенок, что, по мнению авторов, является индикатором адаптации структуры древесины к недостатку влаги [9] и оценку влияния климатических факторов на клеточное строение годичных колец лиственницы Гмелина в контрастных гидротермических условиях лесотундры [10]. Исследовано влияние климатических па-

раметров на формирование радиального прироста сосны на северной границе ареала в Европейской части России [11]. Выполнен анализ многолетней изменчивости анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне Средней Сибири [12], прироста стволовой древесины хвойных в условиях промышленного загрязнения [13] и при отсутствии антропогенного воздействия на территории заповедника "Вишерский" [14].

В своих исследованиях авторы связывают величину радиального прироста с температурой воздуха, количеством осадков, солнечной активностью, различием сроков начала ростовых процессов. Показано, что топоэкологические условия произрастания трансформируют влияние регионального климатического сигнала на изменчивость радиального прироста различных древесных пород [15, 16]. Еще в 1974 г. Т.Т. Битвинскас [1] выделял два ведущих фактора, влияющих на ширину годичных колец: изменение возраста дерева и воздействие погодно-климатических факторов; иногда к ним добавляют взаимовлияние деревьев [17].

В отдельных работах отмечается связь величины текущего годичного прироста по диаметру с приростом предшествующего года [18]. Связь радиального прироста текущего года с приростом следующего года следует рассматривать в контексте непрерывного процесса роста дерева по диаметру, что позволяет более полно учитывать факторы воздействия на его формирование.

Условия окружающей среды оказывают на годичный прирост лишь модифицирующее воздействие, более значительные нарушения ритмики роста происходят в годы с погодными аномалиями. Г.Г. Хамидуллина с соавторами считают, что температура воздуха и осадки, как отдельно взятые климатические факторы, не играют существенной роли, но их сочетание значимо влияет на радиальный прирост и определяет его динамику [19]. Результаты работ многих исследователей значительно расширяют представления о характере ростовых процессов основных лесообразующих пород. Однако влияние климатических факторов (в широтном и региональном аспектах) на характер и величину радиальных приростов *P. sylvestris* и *P. abies* остается во многом дискуссионным [20, 21].

Цель исследований заключается в выявлении особенностей роста по диаметру *P. sylvestris* и *P. abies*, произрастающих в восточной части Брянской обл., в сходных лесорастительных условиях на различных геоэлементах рельефа и оценка влияния среднемесячных температур, сумм осадков текущего и предыдущих лет и прироста предыдущего года на величину радиального прироста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Негативные последствия засушливых периодов 2002 и 2010 гг., массовое поражение короедом типографом, последующие санитарные рубки сократили на 4% долю участия *Picea abies* в лесах Учебно-опытного лесхоза Брянского государственного инженерно-технологического университета (УОЛ БГИТУ), при этом доля *P. sylvestris* увеличилась на 3%. Чистые еловые древостои распадаются, сохранившиеся смешанные разновозрастные насаждения *P. sylvestris* и *P. abies* характеризуются большей биологической устойчивостью. Изучение характера формирования годичного радиального прироста в смешанных хвойных насаждениях, сохранивших биологическую устойчивость, представляет интерес для более глубокого понимания особенностей ростовых процессов лесообразователей хвойных пород.

Исследования проведены в восточной части Брянской обл., на территории Брянского лесного массива (II и III террасы левобережья р. Десны), на двух участках с совместным произрастанием *P. sylvestris* и *P. abies*. На участке № 1 в кв. 14, в. 2 (абсолютная высота над ур. моря – 171 м; II терраса р. Десны) произрастет смешанный, спелый древостой, имеющий следующие таксационные характеристики: I ярус – 7С3Е; средняя высота – 26 м; средний диаметр – 52 см; относительная полнота – 0.3; II ярус состав – 7Е3С; полнота – 0.6; тип леса – сосняк брусничный; тип лесорастительных условий – переходные от свежих боровых к свежим суборевым; подрост – 8Е1Д1Кл, редкий; подлесок из рябины обыкновенной – редкий.

На участке № 2 в кв. 63, в. 12 (абсолютная высота над ур. моря – 199 м; III терраса р. Десны) произрастает смешанный приспевающий древостой с преобладанием сосны. Состав – 9С1Е+Б; средняя высота – 25 м; средний диаметр – 28 см; относительная полнота – 0.9; тип леса – сосняк брусничный; тип лесорастительных условий – переходные от свежих боровых к свежим суборевым; подрост – 10Е средней густоты; подлесок из рябины обыкновенной и крушины ломкой – средней густоты. Санитарно-патологическое состояние древостоев удовлетворительное, без признаков ослабления болезнями и вредителями. Микрорельеф и гидрологические режимы участков идентичны; почвы подзолистые песчаные, высокой степени дренированности, сформированные на водно-ледниковых песчаных отложениях четвертичного возраста.

На каждом из участков с 30 учетных деревьев I яруса каждой исследуемой породы (сосны и ели) возрастным буравом Пресслера Haglof (Швеция) были взяты 60 кернов древесины на высоте ствола 1.3 м для изучения динамики радиальных приростов. Учетные деревья – здоровые, хорошо развитые, без механических повреждений, обладаю-

Таблица 1. Корреляции радиальных приростов и индексов радиальных приростов *P. sylvestris* и *P. abies* на исследуемых участках
Table 1. Correlation of the radial increment and radial growth indices of *P. sylvestris* and *P. abies* in the studied areas

Номер участка Plot number	Коэффициент корреляции (r) ± основная ошибка коэффициента корреляции (m_r) Correlation coefficient (r) ± standard error of the correlation coefficient (m_r)	Критерий достоверности (t_r) Significance test (t_r)
Абсолютные значения величины радиальных приростов, мм Absolute values of the radial increment, mm		
1	0.58 ± 0.10	5.6
2	0.82 ± 0.07	11.2
Индексы радиальных приростов Radial growth indices		
1	0.43 ± 0.12	3.7
2	0.55 ± 0.11	5.2

Примечание: r – коэффициент корреляции; m_r – основная ошибка коэффициента корреляции; t_r – критерий достоверности коэффициента корреляции.
Note: r – correlation coefficient; m_r – standard error of the correlation coefficient; t_r – significance test for the correlation coefficient.

щие средними для исследуемых древостоев значениями таксационных показателей (высоты и диаметра). В работе использованы метеоданные (среднемесячные температуры и суммы осадков) Брянского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды – филиала ФГБУ "Центрально-Черноземного управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды".

Обработка собранного экспериментального материала выполнялась в камеральных условиях путем сканирования зачищенных кернов древесины (разрешение 300 dpi) с последующим выполнением измерений программным дигитайзером Surfer (Golden Software, Inc.), при этом точность измерений величины приростов составляла до 0.1 мм [22]. Последующие расчеты выполнены средствами электронной таблицы Microsoft Excel. Синхронный анализ хронологий *P. sylvestris* и *P. abies* выполнен за период с середины 1950-х по 2016 гг.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования на участке № 1 выявили в целом синхронную динамику радиальных приростов у *P. sylvestris* и *P. abies* (рис. 1), что подтверждает корреляционный анализ (табл. 1). Согласно значениям критериев достоверности, полученные коэффициенты корреляции значимы при $p = 0.001$. Аналогичные результаты показал анализ индексированных хронологий после исключения влияния возрастных трендов, что свидетельствует о синхронности изменения параметров, как сходной нормы реакции совместно произрастающих видов. Варьирование величины радиального прироста у *P. sylvestris* находится в диапазоне 18.9–44.4%, *P. abies* – 13.2–76.3%. Диапазон варьирования признака у *P. abies* (63.1%) более чем в 2 раза превышает соответствующий показатель у *P. sylvestris* (25.5%). Этот результат можно объяснить морфо-биологическими особенностями видов, и, возможно, последствиями аномально засушливых периодов.

Выполненный анализ позволил выявить годы с выраженной синхронной реакцией у хвойных пород по величине радиального прироста, причем в 1953, 1954, 1973, 1974, 1982, 1990 гг. наблюдается заметное увеличение, а в 1960, 1966, 1967, 1970, 1999, 2002 и 2010 гг. – заметное уменьшение величины радиальных приростов. Низкая синхронность роста по диаметру за 69-летний период у *P. sylvestris* и *P. abies* наблюдается лишь в 18.8% случаев, что, вероятно, связано с их индивидуальной нормой реакции на погодно-климатические условия.

На участке № 2 динамика радиальных приростов *P. sylvestris* и *P. abies* за анализируемый период также характеризуется довольно высокой синхронностью (рис. 2); варьирование величины признака у *P. sylvestris* наблюдается в диапазоне 19.4–52.5% (размах 33.1%), у *P. abies* – 19.7–60.2% (40.5%). Корреляционный анализ абсолютных значений радиальных приростов и индексированных хронологий подтверждает полученные результаты, хотя в литературе встречается информация о различной реакции *P. sylvestris* и *P. abies* на погодно-климатические условия. Например, указывается, что в зависимости от места произрастания, меняются сроки естественной спелости деревьев, ширина годичных колец и закономерности их уменьшения [1, 23, 24].

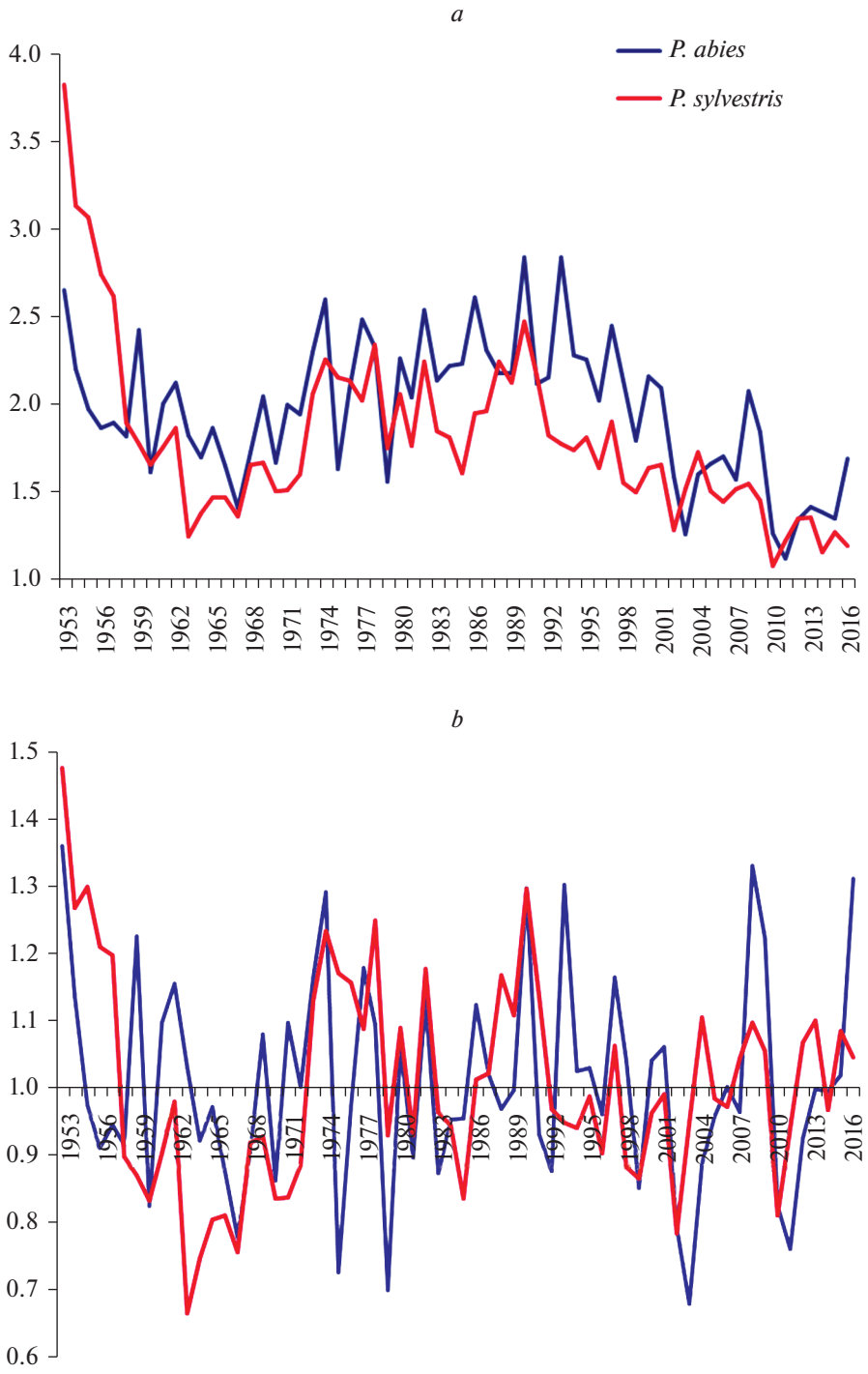


Рис. 1. Динамика годичных приростов (*a*) и индексов радиального прироста (*b*) *P. sylvestris* и *P. abies* на участке № 1. *По горизонтали* – календарные годы; *по вертикали* – значения радиальных приростов (мм), значения индексов радиальных приростов.
Fig. 1. Dynamics of the annual radial increment (*a*) and radial growth indices (*b*) of *P. sylvestris* and *P. abies* in the Sample plot 1. *X-axis* – calendar years; *y-axis* – value of the radial increment (mm) (*a*), value of the radial growth indices (*b*).

Существенное превышение величины радиальных приростов *P. sylvestris* по сравнению с *P. abies* отмечено в периоды 1955–1956, 1979–1983, 1991–1992 гг.; обратная тенденция – в периоды 1997–2002 и 2005–2006 гг., что может свидетельствовать об изменении характера конкурентных отношений между видами в древостое. Можно предположить, что это связано с их биологиче-

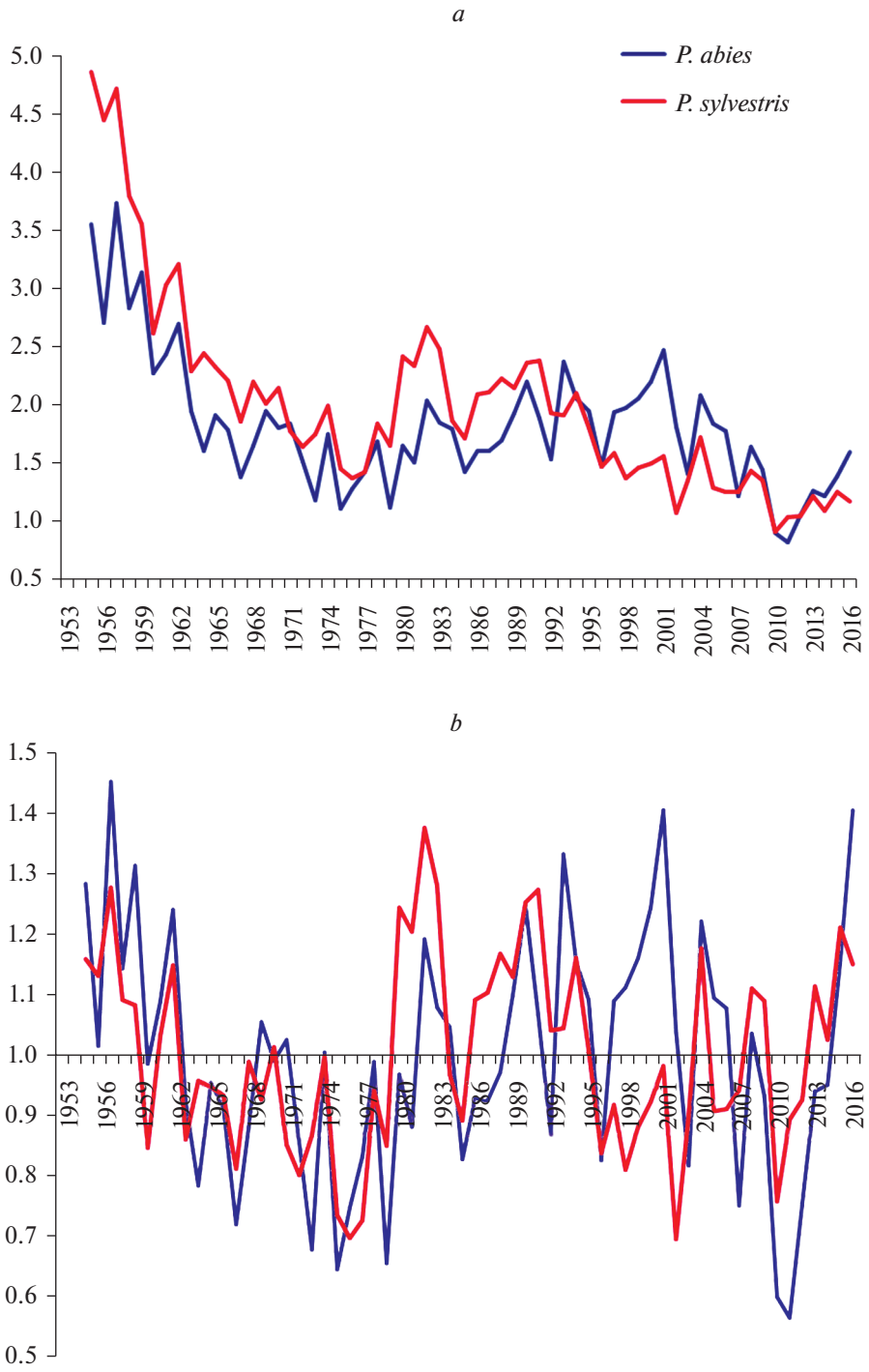


Рис. 2. Динамика годичных приростов (*a*) и индексов радиального прироста (*b*) *P. sylvestris* и *P. abies* на участке № 2. *По горизонтали* – календарные годы; *по вертикали* – значения радиальных приростов (мм), значения индексов радиальных приростов.
Fig. 2. Dynamics of the annual radial increment (*a*) and radial growth indices (*b*) of *P. sylvestris* and *P. abies* in the Sample plot 2. *X-axis* – calendar years; *y-axis* – value of the radial increment (mm) (*a*), value of the radial growth indices (*b*).

скими особенностями и доминированием *P. sylvestris* в молодом возрасте, когда при совместном произрастании она имела явное преимущество в темпах роста перед *P. abies*. Но с 1993 г. ситуация изменилась: средние радиальные приросты *P. abies* чаще оказывались выше, так как с возрастом у нее увеличивается темп роста [25].

В период аномально высокой температуры и длительного периода без осадков в метаболизме древесных пород происходят значительные изме-

нения, которые отражаются на ростовых процессах, и, в частности, на радиальном приросте, значительная часть которого формируется за счет питательных веществ текущего года. Снижение степени оводненности цитоплазмы клеток, происходящее на фоне аномальных погодных явлений, по нашему мнению, вызывает торможение, а иногда меняет и направленность биохимичесих реакций, связанных с образованием органических веществ и их повышенный расход на транспирацию и дыхание растений.

В процессе исследований выявлены годы с выраженной синхронной реакцией у *P. sylvestris* и *P. abies* по величине радиального прироста на двух исследованных участках (на разных элементах рельефа). В 1955, 1957, 1962, 1982, 1990, 1994, 2004, 2015, 2016 гг. у обоих видов зафиксировано заметное увеличение (9 сезонов), а в 1967, 1973, 1975–1977, 1979, 1996 и 2010 гг. – заметное уменьшение средних радиальных приростов (8 сезонов). Синхронный годичный прирост *P. sylvestris* и *P. abies* наблюдается в 17 сезонах за 66-летний период, что составляет 25.7% изучаемого периода. Следовательно, можно предположить, что в четверти случаев, возможно, наблюдается значимое влияние неких факторов, оказывающих выраженное влияние на рост изучаемых видов растений.

Оценка влияния среднемесячных температур и сумм осадков текущего и предыдущего годов на величину радиального прироста показала достоверное влияние (при $p < 0.05$) только средних температур мая. Уменьшение и увеличение радиальных приростов у *P. sylvestris* наблюдалось при различии в 2.2 °C (15.1 ± 4.5 и 12.9 ± 4.3 °C); для *P. abies* – в 2.3 °C (15.3 ± 5.1 и 13.0 ± 4.6 °C). Следует отметить, что именно во второй половине мая обычно начинается прирост по диаметру у древесных растений, произрастающих в Брянском лесном массиве.

Анализ динамики среднегодовых температур атмосферного воздуха за последние 50–55 лет по данным Брянской метеостанции показал достоверное их повышение (примерно на 2.5 °C), что делает погодно-климатические условия менее комфортными для произрастания *P. abies*, южная граница ареала которой проходит по территории Брянской обл. Хотя в некоторых работах говорится, что "...дальнейшее потепление климата после 1998 г. явилось благоприятным фактором для сосны обыкновенной и ели европейской" [26]. Подобный вывод неоднозначен, так как современные ареалы видов сформировались в условиях бореального климата, и постепенное потепление неизбежно приведет к ослаблению роста и изменению положения южных границ их ареалов.

Анализ совместного влияния сумм осадков и среднемесячных температур текущего и предыдущего годов на величину радиального прироста хвойных лесообразователей показал влияние исключительно среднемесячных температур мая текущего года, хотя это расходится с взглядами Г.Г. Хамидуллиной с соавт., что только сочетание климатических факторов значимо для роста [19]. Выявление ведущей роли температурного воздействия является достаточно важным моментом в дендрохронологических исследованиях.

Результаты исследований показали, что величина радиального прироста предыдущего года (Z_{r-1}) у *P. sylvestris* и *P. abies* связана с аналогичным показателем текущего года ($Z_г$). Коэффициент корреляции между абсолютными значениями радиальных приростов текущего и предыдущего годов у *P. sylvestris* составляет 0.90 ± 0.04 ($p = 0.01$). У *P. abies* корреляция между абсолютными значениями радиальных приростов текущего и предыдущего годов составляет 0.66 ± 0.07 ($p = 0.01$). Подобное явление можно объяснить расходом различного количества пластических веществ на построение годичных колец в разные годы. Этот фактор оказался наиболее значим для построения регрессионных моделей (табл. 2), с помощью которых возможно прогнозирование величины прироста текущего года еще до его окончания. Влияние радиального прироста предыдущего года и среднемесячной температуры мая (T_5) текущего года оцениваются для *P. sylvestris* в пределах 71–89%, *P. abies* – 45–63% дисперсии факторных признаков, включенных в модель прогноза величины радиального прироста текущего года. Представленные модели позволяют прогнозировать величину прироста текущего года до окончания его формирования с точностью 9–13%.

Древесина, как основной ресурс древесных растительных формаций, формируется за счет ежегодного накопления лигнин-целлюлозного комплекса, что находит отражение в годичных радиальных приростах. Синхронная реакция *P. sylvestris* и *P. abies*, сформировавшихся в условиях бореального климата, прослеживается по ряду показателей. Помимо близости южных границ ареалов на территории Брянской обл., наиболее значимое влияние на величину радиальных приростов, по результатам регрессионного анализа, оказывают среднемесячные температуры начала вегетационного периода, в частности, мая.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена значимая корреляция ($p < 0.05$) величин текущего радиального прироста *Pinus sylvestris* L. и *Picea abies* (L.) H. Karst (Pinaceae), произрастающих в идентичных типах лесорастительных условий (переходных от свежих боровых к свежим суборевым) восточной части Брянской обл. В отдельные годы исследованного периода (1953–2016 гг.) наблюдаются резко выраженные

Таблица 2. Модели множественной регрессии влияния прироста прошлого года и температуры мая текущего года на текущий радиальный прирост *P. sylvestris* и *P. abies*
Table 2. The multiple regression models of the effect of the previous year radial incremnt and average May temperature of the current year on the current radial increment of *P. sylvestris* and *P. abies*

Номер участка Plot number	Модель Model	Коэффициент детерминации (R^2) Determination coefficient (R^2)	Ошибка уравнения, % Error of equation, %
	P. sylvestris		
1	$Z_r = 1.266064 + 0.678129 \times Z_{r-1} - 0.053114 \times T_5$	0.71	9.2
2	$Z_r = 1.370531 + 0.808991 \times Z_{r-1} - 0.076313 \times T_5$	0.89	10.8
	P. abies		
1	$Z_r = 2.060188 + 0.491478 \times Z_{r-1} - 0.077810 \times T_5$	0.45	11.6
2	$Z_r = 1.845973 + 0.622550 \times Z_{r-1} - 0.086786 \times T_5$	0.63	13.3

изменения величины прироста у обоих видов: его заметное уменьшение и увеличение. Синхронное изменение величин радиального прироста изученных видов подтверждается индексированными хронологиями. Изменения абсолютных значений радиальных приростов видов довольно значительны, что можно связать с воздействием климатических факторов. В результате выполненного исследования установлено, что значимое влияние на величину радиального прироста оказывает прирост предыдущего года и средняя месячная температура мая текущего года. Для *P. sylvestris* и *P. abies* влиянием этих факторов объясняется соответственно 71–89 и 45–63% общей дисперсии радиального прироста.

Глобальные изменения температурного режима атмосферного воздуха за последние десятилетия могут негативно отражаться на характере ростовых процессов *P. sylvestris* и *P. abies*, ареалы которых сформировались в условиях бореального климата, что наблюдается в условиях Брянской области, на территории, находящейся вблизи южной границы ареала ели и в южной части ареала сосны. Существенного влияния осадков на величину текущего радиального прироста изучаемых видов не выявлено, но влияние данного фактора требует дальнейших исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены при поддержке гранта РНФ № 16-14-10224 по теме: “Физиологические и молекулярные механизмы адаптации хвойных растений к засухе”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Битвинскас Т.Т.* 1974. Дендроклиматические исследования. Л. 172 с.
2. *Николаева С.А., Савчук Д.А., Бочаров А.Ю.* 2015. Влияние различных факторов на прирост деревьев *Pinus sibirica* в высокогорных лесах Центрального Алтая. – Журн. Сибирского федерального университета. Биология. 8(3): 299–318. https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-3-299-318
3. *Charney N., Babst F., Poulter B., Record S., Trouet V., Enquist B., Evans M.* 2016. Observed forest sensitivity to climate implies large changes in 21st century North American forest growth. – Ecology Letters. 19(9): 1119–1128. https://doi.org/10.1111/ele.12650
4. *Матвеев С.М.* 2014. Цикличность в динамике радиального прироста естественных и искусственных сосновых древостоев в борах центральной лесостепи. – Лесной вестник / Forestry Bulletin. 5: 110–115. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22399808
5. *Foster J.R., Finley A.O., D'Amato A.W., Bradford J.B., Banerjee S.* 2016. Predicting tree biomass growth in the temperate-boreal ecotone: Is tree size, age, competition, or climate response most important? – Global Change Biology. 22(6): 2138–2151. https://doi.org/10.1111/gcb.13208
6. *Rollinson C.R., Kaye M.W., Canham C.D.* 2016. Interspecific variation in growth responses to climate and competition of five eastern tree species. – Ecology. 97(4): 1003–1011. https://doi.org/10.1890/15-1549.1

7. *Болботунов А.А., Дегтярева Е.В.* 2019. Особенности формирования сезонной древесины хвойных пород деревьев в Беларуси. – Материалы II междунар. науч.-практ. конф. “Сохранение лесных экосистем: проблемы и пути их решения”. Киров. С. 27–32.
8. *Кирдянов А.В.* 2017 Радиальный прирост хвойных в лесотундре и северной тайге Средней Сибири. Роль факторов внешней среды. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Красноярск. 38 с. http://elib.sfu-kras.ru/handle/2311/68401
9. *Бабушкина Е.А., Белокопытова Л.В., Костякова Т.В., Кокова В.И.* 2018. Характеристики ранней и поздней древесины *Pinus sylvestris* в семиаридных природных зонах Южной Сибири. – Экология. 3: 174–183. https://doi.org/10.7868/S0367059718030022
10. *Фахрутдинова В.В., Бенькова В.Е., Шашкин А.В.* 2017. Влияние климатических факторов на клеточное строение годичных колец лиственницы Гмелина в контрастных гидротермических условиях лесотундры. – Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 6: 665–674. https://doi.org/10.7868/S0002332917060108
11. *Пинаевская Е.А.* 2018. Влияние климатических параметров на формирование радиального прироста сосны на северной границе ареала Европейского Севера России. – Вестник КрасГАУ. 2: 208–214. http://www.kgau.ru/vestnik/2018_2/content/31.pdf
12. *Фонти М.В., Фахрутдинова В.В., Калинина Е.В., Тычков И.И., Попкова М.И., Шишов В.В., Николаев А.Н.* 2018. Многолетняя изменчивость анатомических параметров годичных колец хвойных пород в криолитозоне Средней Сибири. – Лесоведение. 6: 403–416. https://doi.org/10.1134/S0024114818050030
13. *Уразгильдин Р.В., Полякова Г.Р., Аминева К.З., Галиахметов Р.Д., Кулагин А.Ю.* 2018. Прирост стволовой древесины сосны обыкновенной, ели сибирской и лиственницы Сукачева в условиях промышленного загрязнения. – Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 123(2): 45–61. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32866522
14. *Андреев Д.Н., Хотяновская Ю.В.* 2016. Анализ изменения радиального прироста ели сибирской (*Picea obovata*) и пихты сибирской (*Abies sibirica*) на территории заповедника “Вишерский”. – Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 18(2): 30–34. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2016/2016_2_30_34.pdf
15. *Демина А.В., Костякова Т.В., Кропачева Ю.А.* 2016. Различия влияния температуры воздуха и почвы на ширину годичных колец разных видов хвойных, произрастающих в лесостепной зоне юга Сибири. – Инновационная наука. 3–4: 43–46. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25684242
16. *Поршнева У.В.* 2017. Сравнительный анализ динамики атмосферных осадков и солнечной активности с радиальным приростом можжевельника обыкновенного. – В сб.: Папанинские чтения. Архангельск. С. 352–356. https://narfu.ru/university/library/books/3229.pdf
17. *Рогозин М.В., Разин Г.С.* 2015. Развитие древостоев. Модели, законы, гипотезы. Пермь. 277 с.
18. *Демаков Ю.П., Андреев Н.В.* 2014. Закономерности радиального прироста деревьев сосны в приозерных биотопах национального парка “Марий Чодра”. – Экопотенциал. 3(7): 48–58. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22006156
19. *Хамидуллина Г.Г., Исхаков Ф.Ф., Кулагин А.А., Зайцев Г.А., Давыдычев А.Н.* 2014. Зависимость радиального прироста сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) от топоэкологических условий произрастания. – Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 1(45): 12–14. https://orensau.ru/ru/prochiedokumenty/doc_download/3139–45
20. *Ерегина С.В.* 2016. Влияние геофизических факторов среды на радиальный прирост хвойных. – Вестник научных конференций. 6–2(10): 31–35. https://ukonf.com/doc/cn.2016.06.02.pdf
21. *Хуторной О.В., Жук Е.А., Бочаров А.Ю.* 2018. Радиальный рост евроазиатских видов 5-хвойных сосен в клоновом архиве на юге Томской области. – Журн. сибирского федерального университета. 11(3): 260–274. https://doi.org/10.17516/1997-1389-0070
22. *Марченко С.И.* 2008. Техника выполнения измерительных работ с использованием компьютера: учеб. пособие. Брянск. 20 с.
23. *Искандиров П.Ю., Тишин Д.В., Чижикова Н.А.* 2019. Дендроклиматический потенциал сосны обыкновенной Приволжской вовышенности Ульяновской области. – Известия Самарского науч. центра РАН. 21(2): 127–130. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2019/2019_2_127_130.pdf
24. *Калинина Е.В., Кнорре А.А., Фонти М.В., Ваганов Е.А.* 2019. Сезонное формирование годичных колец лиственницы сибирской и сосны обыкновенной в зоне Южной тайги Средней Сибири. – Экология. 3: 182–188. https://doi.org/10.1134/S0367059719030065
25. *Тарасенко В.П., Родин С.А.* 2007. Ель обыкновенная. М. 216 с.
26. *Киселев В.Н., Матюшевская Е.В., Яротов А.Е., Митрахович П.А.* 2016. Дендроклиматические исследования для понимания экологических проблем в лесном хозяйстве Беларуси. – Природопользование. 29: 50–56. http://nature-nas.by/resources/journals/default/PRIRODA_29_2016.pdf

Specific Features of the Radial Growth of *Pinus sylvestris* and *Picea abies* (Pinaceae) in the Bryansk Region (Russia)

V. P. Ivanov[a], *, S. I. Marchenko[a], D. I. Nartov[a], L. P. Baluhta[a]

[a] *Bryansk State University of Engineering and Technology, Bryansk, Russia*

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

Abstract—The diameter growth features of *Pinus sylvestris* L. and *Picea abies* (L.) H. Karst (Pinaceae) were studied under similar transient from fresh boric to fresh suborph forest conditions on various geo-elements of the relief. The dependence of radial increment on average monthly temperatures, total volume of precipitation for the current and previous years, and the growth rate of the previous year was assessed. A significant correlation between the radial increment and species-specific radial increment indices, confirmed by the indexed chronologies was revealed. In particular years, the definite synchronous radial growth increase/decrease was observed, which is probably the effect of the weather and climatic factors. A significant impact of the previous year radial increment and average temperature in May of the current year on the radial growth was observed. Global temperature changes over the past decades can negatively affect the nature of the growth processes in species native to boreal climate. No significant effect of precipitation on the annual ring width of the studied species was found.

Keywords: Pinus sylvestris L., *Picea abies* (L.) N. Karst, dendrochronology, current radial growth, monthly air temperature

ACKNOWLEDGEMENTS

The studies were supported by the Russian Science Foundation grant No. 16-14-10224 "The mechanisms of drought tolerance in conifer plants".

REFERENCES

1. *Bitvinskas T.T.* 1974. [Dendroclimatic studies]. Leningrad. 172 p. (In Russian)
2. *Nikolaeva S.A., Savchuk D.A., Bocharov A.Yu.* 2015. Influence of different factors on tree growth of *Pinus sibirica* in the highlands of the Central Altai Mountains. – J. Siberian Federal University. Biology. 8(3): 299–318. https://doi.org/10.17516/1997-1389-2015-8-3-299-318 (In Russian)
3. *Charney N., Babst F., Poulter B., Record S., Trouet V., Enquist B., Evans M.* 2016. Observed forest sensitivity to climate implies large changes in 21st century North American forest growth. – Ecology Letters. 19(9): 1119–1128. https://doi.org/10.1111/ele.12650
4. *Matveev S.M.* 2014. Cyclicity in radial growth dynamics of natural and artificial Scots pine stands in pine woods of the central forest-steppe. – Lesnoi vestnik / Forestry Bulletin. 5: 110–115. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22399808 (In Russian)
5. *Foster J.R, Finley A.O., D'Amato A.W., Bradford J.B., Banerjee S.* 2016. Predicting tree biomass growth in the temperate-boreal ecotone: Is tree size, age, competition, or climate response most important? – Global Change Biology. 22(6): 2138–2151. https://doi.org/10.1111/gcb.13208
6. *Rollinson C.R, Kaye M.W., Canham C.D.* 2016. Interspecific variation in growth responses to climate and competition of five eastern tree species. – Ecology. 97(4): 1003–1011. https://doi.org/10.1890/15-1549.1
7. *Bolbotunov A.A., Degtyareva E.V.* 2019. [Features of the intra-annual wood formation in coniferous species of Belarus]. – In: [II International scientific conference "Protection of the forest ecosystems: challenges and solutions]. Kirov. P. 27–32. (In Russian)
8. *Kirdyanov A.V.* 2017 [The radial growth of the conifers in forest tundra and northern taiga of the Central Siberia. The effects of the environmental factors: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. Krasnoyarsk. 38 p. http://elib.sfu-kras.ru/handle/2311/68401 (In Russian)
9. *Babushkina E.A., Belokopytova L.V., Kostyakova T.V., Kokova V.I.* 2018. Earlywood and latewood features of *Pinus sylvestris* in semiarid natural zones of South Siberia. – Russ. J. Ecol. 49(3): 209–217. https://doi.org/10.1134/S1067413618030013
10. *Fakhrutdinova V.V., Benkova V.E., Shashkin A.V.* 2017. Climatic signals in tree ring anatomical structure of *Larix gmelinii* growing under contrasting hydrothermal conditions within the forest-tundra ecotone. – Biology Bulletin. 44(6): 63–642. https://doi.org/10.1134/S1062359017050089
11. *Pinaevskaya E.A.* 2018. The influence of climatic parameters on the formation of radial growth of pine on the northern border of the range of the European North of Russia. – The Bulletin of KrasGAU. 2 (137): 208–214.

http://www.kgau.ru/vestnik/2018_2/content/31.pdf (In Russian)

12. *Fonti M.V., Fakhrutdinova V.V., Kalinina E.V., Tychkov I.I., Popkova M.I., Shishov V.V., Nikolaev A.N.* 2018. Long-term variability of anatomical features of annual rings of coniferous species in the permafrost zone in Central Siberia. – Russian J. Foreat Science. 6: 403–416. https://doi.org/10.1134/S0024114818050030 (In Russian)
13. *Urazgil'din R.V., Polyakova G.R., Amineva K.Z., Galiakhmetov R.D., Kulagin A.Yu.* 2018. Pine, spruce and larch stem wood increment in industrial pollution conditions. – Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series. 123(2): 45–61. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=32866522 (In Russian)
14. *Andreev D.N., Khotyanovskaya Yu.V.* 2016. Analysis of changes in radial increment of Siberian spruce (*Picea obovata*) and Siberian fir (*Abies sibirica*) in the nature reserve "Visherskiy". – Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 18(2): 30–34. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2016/2016_2_30_34.pdf (In Russian)
15. *Demina A.V., Kostyakova T.V., Kropacheva Yu.A.* 2016. [Differences in the influence of air and soil temperatures on the annual tree rings width in different coniferous species growing in the forest–steppe zone of the southern Siberia]. – Innovatsionnaya nauka. 3–4: 43–46. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25684242 (In Russian)
16. *Porshneva U.V.* 2017. A comparative analysis of the dynamics of atmospheric precipitation and solar activity from the radial growth of junipers. – In: [Papanin scientific conference]. Arkhangelsk. p. 352–356. https://narfu.ru/university/library/books/3229.pdf (In Russian)
17. *Rogozin M.V., Razin G.S.* 2015. [The development of forest stands. Models, laws, hypotheses]. Permian. 277 p. (In Russian)
18. *Demakov Yu.P., Andreev N.V.* 2014. [Patterns of radial tree increment in lakeside pine forest of the National park 'Mari Chodra']. – Ekopotentsial. 3(7): 48–58. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22006156 (In Russian)
19. *Khamidullina G.G., Iskhakov F.F., Kulagin A.A., Zaitsev G.A., Davydychev A.N.* 2014. Dependence of Scots pine radial increment (*Pinus sylvestris* L.) on topoecological growth conditions. – Izvestiya Orenburg State Agrarian University. 1(45): 12–14. https://orensau.ru/ru/prochiedokumenty/doc_download/3139—45 (In Russian)
20. *Eregina S.V.* 2016. [The influence of geophysical environmental factors on the radial growth of conifers]. – Bulletin of Scientific Conferences. 6–2(10): 31–35. https://ukonf.com/doc/cn.2016.06.02.pdf (In Russian)
21. *Khutornoi O.V., Zhuk E.A., Bocharov A.Yu.* 2018. Radial growth of Eurasian species of 5-needle pines in the clone archive in the south of Tomsk Oblast. – J. Siberian Federal University. Biology. 11(3): 260–274. https://doi.org/10.17516/1997-1389-0070 (In Russian)
22. *Marchenko S.I.* 2008. [Measurement techniques using computer]. Bryansk. 20 p. (In Russian)
23. *Iskandirov P.Yu., Tishin D.V., Chizhikova N.A.* 2019. Dendroclimatic potential of the Scots pine of the Volga Upland of the Ulyanovsk Region. – Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. 21(2): 127–130. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2019/2019_2_127_130.pdf (In Russian)
24. *Kalinina E.V., Knorre A.A., Fonti M.V., Vaganov E.A.* 2019. Seasonal formation of tree rings in Siberian larch and Scots pine in the southern taiga of Central Siberia. – Russ. J. Ecol. 50(3): 227–233. https://doi.org/10.1134/S1067413619030068
25. *Tarasenko V.P., Rodin S.A.* 2007. [Norway spruce]. Moscow. 216 p. (In Russian)
26. *Kiselev V.N., Matyushevskaya E.V., Yarotov A.E., Mitrakhovich P.A.* 2016. Dendroclimatic research for environmental problems understanding in Belarussian forestry. – Prirodopol'zovanie. 29: 50–56. http://nature-nas.by/resources/journals/default/PRIRODA_29_2016.pdf (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 49–57

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КУЛЬТУРЫ *MISCANTHUS SACCHARIFLORUS* (POACEAE) В УСЛОВИЯХ НОВОСИБИРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2021 г. С. Ю. Капустянчик[1, *], В. В. Будаева[2], Ю. А. Гисматулина[2]

[1]Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал "Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук", р.п. Краснообск, Россия

[2]Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем химико-энергетических технологий Сибирского отделения Российской академии наук, г. Бийск, Россия

**e-mail: kapustyanchik@bionet.nsc.ru*

Поступила в редакцию 19.03.2020 г.
После доработки 31.08.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Приведены результаты исследования культуры мискантуса сахароцветного *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. в условиях лесостепи Приобья (Новосибирская обл.). Дано морфологическое описание растений, выявлены фазы развития и сроки их наступления. Трехлетние наблюдения за плантацией *M. sacchariflorus* показали, что при отсутствии семенного размножения, растения способны к активному освоению свободного пространства с помощью корневищ. Определены густота стеблей, морфометрические показатели (длина генеративного побега, облиственность, число соцветий), дана оценка продуктивности надземной и подземной фитомассы. Установлено, что с увеличением густоты стеблей снижается длина генеративного побега, но повышается продуктивность надземной фитомассы (на третий год до 15.9 т/га). Корни и корневища имели существенный прирост за три года вегетации (13.7 т/га), что свидетельствует о высоком потенциале вегетативного размножения культуры. Определение групповых показателей состава фитомассы *M. sacchariflorus* показало высокое содержание целлюлозы (53%) и низкое содержание жировосковой фракции (2%), что свидетельствует о ценности сырья как источника целлюлозы и продуктов ее переработки.

Ключевые слова: Miscanthus sacchariflorus (Maxim.) Hack., культивирование, морфология, фазы развития, продуктивность фитомассы, групповые показатели состава сырья, лесостепная зона, Новосибирская область

DOI: 10.31857/S0033994621010064

В последнее время большое внимание уделяется биоэнергетическим культурам, среди которых многолетние травы занимают особое место в связи с высокой продуктивностью фитомассы и возможностью многолетнего использования плантаций. К одному из самых перспективных источников сырья для промышленного производства относят род многолетних злаков мискантус *Miscanthus*, надземная фитомасса которого относится к нетрадиционным возобновляемым источникам энергии, не требующим значительных капитальных вложений в создание плантации и оборудование для переработки.

Род *Miscanthus*, входящий в подсемейство Просовые Panicoideae, семейства Злаки Poaceae, имеет высокую продуктивность лигноцеллюлозной фитомассы и используется для производства целлюлозы, биотоплива и новых композитных материалов [1–4].

В мире (Европа, США) имеется достаточно большой опыт выращивания мискантуса. С точки зрения агрономической ценности, *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. был охарактеризован иностранными исследователями как многолетнее растение с высокой эффективностью фотосинтеза, способное произрастать на одном месте до 20 лет и формировать фитомассу, содержащую большое количеством целлюлозы [5, 6]. В Европе и Северной Америке данную культуру использовали как садовое растение, в Азии – как источник соломы и корма для животных. В настоящее время считается, что *M. sacchariflorus* эффективен как биоэнергетическая культура вследствие высокой урожайности и особенностей химического состава фитомассы [7]. В СССР данная культура не выращивалась в связи с отсутствием проблемы дефицита сырья. На сегодняшний день, в России назрела необходимость в качественном недревес-

ном сырье. В последнее время наблюдается повышенный интерес к мискантусу, ведутся работы, как за рубежом, так и в России, по созданию новых адаптированных к разным условиям произрастания генотипов и отбор растений по засухоустойчивости, морозоустойчивости, урожайности, химическому составу фитомассы [8–11].

Виды *Miscanthus*, используемые в качестве технических и биоэнергетических культур, в основном размножаются вегетативно, используются генотипы природного происхождения или гибриды F1.

Одним из наиболее продуктивных таксонов является стерильный триплоид *M. giganteus*. Однако на территории Новосибирской обл. его выращивание, в отличие от *M. sacchariflorus*, невозможно из-за вымерзания корневищ растений.

На сегодняшний день существует необходимость в создании новых широко адаптированных сортов, подходящих для ряда регионов, значительно отличающихся по климатическим показателям, а также выращиваемых на неплодородных землях. Работы в этом направлении ведутся зарубежными исследователями [12–14].

Биологические особенности мискантуса в континентальном климате остаются малоизученными. В связи с этим, цель исследования заключалась в предварительной оценке морфологических признаков, фенологии, продуктивности и групповых показателей состава *Miscanthus sacchariflorus*, культивируемого в условиях Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала для исследования морфологических особенностей *Miscanthus sacchariflorus* в культуре в условиях лесостепи Приобья (Новосибирская обл.) осуществлялся на научно-экспериментальной базе Сибирского НИИ растениеводства и селекции (СибНИИРС) – филиала Федерального исследовательского центра Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук (ИЦиГ СО РАН). Географические координаты: 54°53′13.5″ N, 82°59′36.7″ E. Закладка плантации была проведена в 2015 г. Исследования проводились в 2015–2017 гг. Площадь делянок 21 м^2, повторность опыта – 4-х кратная. Для оценки фенологии мискантуса использовалась шкала морфологического развития многолетних трав [15]. Фенологические особенности развития культуры изучали в течение трех вегетационных периодов. Для оценки динамики роста растений определяли накопление сухой фитомассы надземной и подземной части растений. Надземные части растений изучали на площадках 0.25 м^2 в 4-х кратной повторности в течение периода вегетации культуры и оценивали следующие параметры: густота стеблей, длина генеративного побега, облиственность, число узлов на главном стебле, число соцветий, продуктивность. Подземную фитомассу учитывали методом монолитов. Отбор проб осуществляли буровым методом в 5-кратной повторности в период отмирания надземной фитомассы [16]. Для оценки развития корневых систем стальным буром с круглым сечением размером 10.5 × 15 см и объемом 1298.85 см^3 отбирался почвенный слой с корневищами и корнями. Корни и корневища мискантуса выделяли путем промывания почвы водой на сите с диаметром ячеек 0.25 мм. Использовали сита для определения структурного состава почв по методу Н.И. Саввинова. После отмывки и обсушивания корней и корневищ определяли их массу в воздушно-сухом состоянии.

Исследование химического состава сырья основывалось на отборе средних проб с применением стандартных методик анализа растительного сырья [17]. В пересчете на абсолютно сухое сырье (а. с. с.) определяли массовую долю целлюлозы методом Кюршнера, массовую долю кислотонерастворимого лигнина, массовую долю пентозанов, массовую долю жировосковой фракции, зольность.

Планирование эксперимента, наблюдения и оценка результатов опыта выполнены согласно методическим рекомендациям Б.А. Доспехова [18]. Экспериментальные данные подвергнуты стандартной статистической обработке. Результаты представлены в виде средних с доверительными интервалами при уровне значимости $p = 0.05$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологические и ботанические особенности

По типу развития *Miscanthus sacchariflorus* относится к многолетним злакам с замедленным темпом развития. Вид является малотребовательным к почвенным условиям, но лучше произрастает на суглинистых и супесчаных почвах: серых лесных, подзолистых, дерново-подзолистых. Мискантус не отзывается на внесение минеральных удобрений, отличается солеустойчивостью.

В первый год жизни *M. sacchariflorus* формируются одностебельные растения с дальнейшим кущением, степень которого зависит от таких факторов, как условия увлажнения, температура, плодородие почвы. *M. sacchariflorus* относится к длиннокорневищным многолетним травам высотой до 2.0–2.5 м с двумя типами побегов: удлиненными вегетативными с развитыми стеблями без соцветия и генеративными, несущими соцветия. Стебель прямостоячий, устойчивый к полеганию, жесткий. Листья длиной до 0.6 м имеют узкую ланцетно-линейную форму. Абаксиальная поверхность листовой пластины голая неопушен-



Рис. 1. Листовая пластина *M. sacchariflorus* (*a*), соцветие (*b*), корневища (*c*).
Fig. 1. Leaf blade of *M. sacchariflorus* (*a*); panicle (*b*); rhizomes (*c*).

ная, адаксиальная – опушенная, имеет беловатую центральную жилку (рис. 1*a*). Соцветие *M. sacchariflorus* представляет собой веерообразную метелку бледно-фиолетового цвета в начале цветения и бело-серого цвета в конце, длиной до 25 см (рис. 1*b*), имеет короткую ось и длинные веточки.

Корневая система *M. sacchariflorus* мочковатая с множеством придаточных корней и корневищем (рис. 1*c*). Подземные побеги располагаются на глубине 5–20 см от поверхности почвы, что объясняет высокую зимостойкость растения. Корни размещаются в слое почвы от нескольких сантиметров до 1.5 м. Корневища имеют толщину 4–7 мм, округлую или сплюснутую форму. На поверхности корневищ наблюдаются редуцированные листья в виде бесцветных или бурых чешуй, в пазухах которых развиваются боковые почки. При высадке растений отрезками корневищ развиваются новые подземные побеги с придаточными корнями. По мере роста корневища, расстояние между пазушными почками увеличивается до 30–35 мм, вследствие чего появляющиеся надземные побеги не скучены. Вокруг них формируются новые побеги. Это обеспечивает способность растений к быстрому заселению большой площади, при условии отсутствия конкуренции.

Фенологические особенности

M. sacchariflorus введен в культуру из дикорастущих популяций, в которых у растений определение фаз развития является достаточно сложным [19]. В годы исследований *Miscanthus* проходил полный цикл развития – от весеннего отрастания до генеративной стадии, выметывал соцветия, в которых не успевали образоваться

Таблица 1. Даты наступления фенологических фаз у *Miscanthus sacchariflorus*
Table 1. Dates of *Miscanthus sacchariflorus* phenological stages

Фаза развития Development phase	Год опыта Year of observation		
	2015	2016	2017
Посадка Planting	14.05.2015	–	–
Всходы (весеннее отрастание) Seedlings (spring regrowth)	8.06.2015	24.05.2016	24.05.2017
Начало роста междоузлий Beginning of internode elongation	–	02.06.2016	6.06.2017
Кущение Tillering	14.07.2015	–	–
Флаговый лист Flag leaf	25.08.2015	14.07.2016	15.07.2017
Цветение Flowering	18.09.2015	23.08.2016	31.08.2017
Осеннее отмирание Autumn senescence	14.10.2015	30.09.2016	6.10.2017
Продолжительность вегетационного периода, сутки Duration of the growing season, days	129	130	136

семена в связи с недостаточной продолжительностью вегетационного периода. При анализе видимых морфологических изменений отдельных органов растений были выделены фазы вегетации, которые представлены в табл. 1. Продолжительность периода вегетации варьировала в зависимости от погодных условий и составила от 129 дней в 2015 г. до 136 дней в 2017 г. Посадку многолетней плантации осуществляли 14 мая 2015 г. Первые единичные всходы появились через 20 дней, а массовые – через 26 дней. Наступление фазы кущения отмечено через два месяца после посадки растений. Причем, в последующие вегетационные периоды эта фаза отмечалась у незначительного количества растений. К фазе выхода флагового листа, при наличии достаточного пространства, было отмечено появление новых побегов, что свидетельствует о разрастании корневищ (рис. 2). Особенностью 2016 г. было массовое ветвление стеблей (появление боковых ветвей на главном генеративном побеге). Такое явление наблюдалось в условиях достаточного питания растений и при относительно невысокой густоте стеблей. Цветение культуры в год посадки проходило во второй декаде сентября, в последующие годы фаза цветения отмечалась в третьей декаде августа.



Рис. 2. Появление новых побегов *M. sacchariflorus*.
Fig. 2. Emergence of new *M. sacchariflorus* shoots.

Таким образом, фенологические особенности *M. sacchariflorus* на территории Новосибирской обл. следующие: отрастание побегов начинается поздней весной (конец мая), далее происходит нарастание фитомассы, цветение наступает в конце августа и к концу сентября происходит высыхание и отмирание надземных частей растений. Трехлетние наблюдения за разрастающейся плантацией *M. sacchariflorus* показали, что происходит активное освоение свободного пространства подземными и надземными органами растений с образованием дополнительных боковых побегов, размножение осуществляется исключительно вегетативным способом.

Таблица 2. Густота и морфометрические параметры растений в культуре *Miscanthus sacchariflorus*
Table 2. Density and morphometric parameters of *Miscanthus sacchariflorus* in plantings

Год Year	Густота стеблестоя, шт./м^2 Culm density, pcs/м^2		Длина генеративного побега, см The length of the generative shoot, cm		Облиственность, % Leaf coverage, %		Число узлов на главном стебле Number of nodes in the main stem		Число соцветий Number of inflorescences	
	min–max	$\bar{X} \pm s_x$	min–max	$\bar{X} \pm s_x$	min–max	$\bar{X} \pm s_x$	min–max	$\bar{X} \pm s_x$	min–max	$\bar{X} \pm s_x$
2015	58–89	78 ± 15.5	110–151	127 ± 18.8	39–42	47 ± 6.0	7–9	8 ± 0.9	3–6	5 ± 1.4
2016	100–232	150 ± 61.3	212–248	232 ± 18.9	42–47	45 ± 2.0	8–12	10 ± 1.8	18–30	25 ± 5.7
2017	140–240	174 ± 48.2	198–227	224 ± 15.1	41–49	46 ± 2.5	9–11	10 ± 1.0	11–18	14 ± 3.4

Примечание: min–max – максимальное и минимальное значение параметра; $\bar{X} \pm s_x$ –средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0.05$.
Note: min–max – maximum and minimum parameter value; $\bar{X} \pm s_x$ – mean values and confidence intervals at $p = 0.05$.

Таблица 3. Продуктивность надземной и подземной фитомассы *Miscanthus sacchariflorus*
Table 3. Productivity of *Miscanthus sacchariflorus* above- and belowground biomass

Год опыта Year of the experiment	Надземная фитомасса, т/га (абс. сух. вещ.) Aboveground biomass,t/ha (absolutely dry matter)	Подземная фитомасса, т/га (абс. сух. вещ.) Underground biomass, t/ha (absolutely dry matter)
2015	0.8 ± 0.2*	4.5 ± 1.3
2016	12.6 ± 2.9	9.6 ± 3.5
2017	15.9 ± 1.2	13.7 ± 1.6

Примечание: * – средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0.05$.
Note: * – mean values and confidence intervals at $p = 0.05$.

Характеристика роста надземных побегов M. sacchariflorus

При посадке в 2015 г. корневищами (влажность посадочного материала 40%) *M. sacchariflorus* успешно сформировал надземные побеги, их число на раннем этапе развития составило 13 шт./м^2. Это было обусловлено, прежде всего, достаточной площадью питания, оптимально сложившимися гидротермическими и благоприятными почвенными условиями. В фазу кущения число надземных побегов увеличилось до 35 шт./м^2, их высота составила в среднем 51.4 см. К фазе цветения плотность надземных побегов составила в среднем 78 ± 15 экз./м^2, число соцветий – 5 ± 1 шт./м^2 (табл. 2). На второй год после закладки плантации, число надземных побегов значительно возросло и составило 200 ± 7 экз./м^2 в начале периода вегетации. К фазе цветения их число уменьшилось до 150 ± 61 экз./м^2 при высоте 232 ± 18.9 см. Число соцветий по сравнению с первым годом вегетации увеличилось до 25 ± 6 шт./м^2. При этом число узлов на главном стебле (10) не менялось в 2016–2017 гг.

К третьему году жизни густота стеблей в начале вегетации составила 271 ± 42 шт./м^2, к фазе цветения значение показателя уменьшилось до 192 ± 45 шт./м^2, при этом высота растений и количество соцветий заметно снизились по сравнению с 2016 г. и составили 210 ± 1.3 см и 14 ± 3 шт./м^2 соответственно. Это не отразилось на общей продуктивности, которая в 2017 г. имела максимальное значение по сравнению с предыдущими годами и составила 15.9 ± 1.2 т/га (табл. 3). Трехлетние наблюдения за развитием *M. sacchariflorus* показывают, что с увеличением густоты стеблей снижается высота генеративного побега, но повышается продуктивность надземной фитомассы.

Характеристика роста подземных органов Miscanthus sacchariflorus

Наблюдения за растениями в год посадки (2015 г.) показали, что рост подземных органов начинался в период кущения растений. К окончанию фазы цветения корневища образовывали боковые побеги и новые метамеры. В течение трех вегетационных сезонов (2015–2017 гг.) происходило нарастание фитомассы корней и корневищ (табл. 3). Так, в 2015 г. к концу вегетационного периода продуктивность подземной фитомассы составила 4.5 т/га воздушно-сухой массы при норме посадке 1.4 т/га. В процессе роста корневищ к концу третьего года вегетации (2017 г.) продуктивность подземной

Таблица 4. Групповые показатели состава надземной фитомассы *Miscanthus sacchariflorus* (в пересчете на абсолютно сухое сырье)
Table 4. The component composition of the aboveground biomass of *Miscanthus sacchariflorus* (on absolutely dry weight basis)

Растительный материал Plant material	Целлюлоза по Кюршнеру, % Kürschner cellulose, %	Лигнин, % Lignin, %	Пентозаны, % Pentosans, %	Зола, % Ash, %	Жиро-восковая фракция, % Fatty wax fraction, %
Фитомасса *Miscanthus* второго года вегетации *Misanthus* biomass of the second year of vegetation	53 ± 1*	24.1 ± 0.5	23.1 ± 0.5	3.90 ± 0.05	2.5 ± 0.5
Фитомасса *Miscanthus* третьего года вегетации *Misanthus* biomass of the third year of vegetation	53 ± 1	24.5 ± 0.5	22.0 ± 0.5	4.15 ± 0.05	2.1 ± 0.5

Примечание: * – средние арифметические значения и доверительные интервалы при $p = 0.05$.
Note: * – mean values and confidence intervals at $p = 0.05$.

фитомассы составила 13.7 т/га и приблизилась по величине к надземной фитомассе (15.9 т/га). Исследование показало, что корни и корневища имели существенный прирост за три года вегетации, что свидетельствует о высоком потенциале вегетативного размножения культуры и обеспечивает устойчивость формируемого растениями агроценоза.

Групповые показатели состава

Целлюлоза и лигнин являются основными компонентами лигноцеллюлозного сырья *Miscanthus*. Целлюлоза является основным ресурсом для производства большинства биоматериалов и биотоплива. Лигнин содержит трехмерный полимер на основе фенилпропила, который обеспечивает жесткость структуры и предотвращает набухание лигноцеллюлозы.

Результаты исследования групповых показателей состава надземной фитомассы *M. sacchariflorus* (табл. 4) свидетельствуют о высоком содержании целлюлозы (53%) и низком содержании жировосковой фракции (2%). Лигнин составляет 24.5% при зольности 4.15%. Эти свойства определяют целесообразность использования сырья *M. sacchariflorus* в перерабатывающей промышленности с целью оптимизации стратегий развития биоэнергетики на основе новых видов биотоплива [2]. Следует отметить, что по сравнению с древесиной *M. sacchariflorus* является более дешевым сырьем с высоким экономическим потенциалом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. в культуре на территории Новосибирской обл. позволило охарактеризовать фазы развития вида (всходы, начало роста междоузлий, кущение, флаговый лист, цветение и отмирание) и сроки их наступления в условиях района исследований, установить морфометрические параметры генеративных растений, продуктивность фитомассы надземных и подземных органов и ее изменение в течение 3-х летнего периода с 2015 по 2017 гг. В процессе формирования агроценоза происходило активное освоение свободного пространства подземными и надземными органами растений на основе вегетативного размножения.

В результате наблюдений за развитием *M. sacchariflorus* было установлено, что с увеличением густоты стеблей снижается высота генеративного побега, но повышается продуктивность надземной фитомассы. Данные по приросту подземной фитомассы показали, что корневища составляют существенную ее часть, что способствует побегообразованию, обеспечивает высокий потенциал вегетативного размножения культуры и устойчивость фитоценоза в целом.

Результаты определения групповых показателей состава фитомассы свидетельствуют о высоком содержании целлюлозы (53%) и низком содержании жировосковой фракции (2%), лигнин составляет 24.5% при зольности 4.15%, что подтверждает ценность *M. sacchariflorus* как перспективной технической культуры – источника целлюлозы и продуктов ее переработки.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 0324-2019-0039-С-01) “Генетическая платформа для решения задач селекции растений: фундаментальные исследования и прикладные разработки”. Химический анализ образцов и описание выполнены по проекту “Фундаментальные технологические основы биорефайнинга возобновляемого недревесного сырья” в рамках Государственной программы с регистрационным номером темы АААА-А17-117011910006-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Anzoua K.G., Yamada T., Henry R.J.* 2011. *Miscanthus.* – In: Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources (ed. Kole C). Berlin, Heidelberg. P. 157–164. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21102-7
2. *Brosse N., Dufour A., Meng X., Sun Q., Ragauskas A.* 2012. *Miscanthus*: a fast– growing crop for biofuels and chemicals production. – Biofuel. Bioprod. Biorefin. 6(5): 580–598. https://doi.org/10.1002/bbb.1353
3. *Lewandowski I., Clifton-Brown J., Trindade L.M., van der Linden G.C., Schwarz K.-U., Müller-Sämann K. et al.* 2016. Progress on optimizing *Miscanthus* biomass production for the European bioeconomy: results of the EU FP7 project OPTIMISC. – Front. Plant Sci. 7: 1620. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01620
4. *Boix E., Georgi F., Navard P.* 2016. Influence of alkali and Si-based treatments on the physical and chemical characteristics of *Miscanthus* stem fragments. – Ind. Crops Prod. 91: 6–14. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.06.030
5. *Kiesel A., Nunn C., Iqbal Y., van der Weijde T., Wagner M., Özgüven M., Tarakanov I., Kalinina O., Trindade L.M., Clifton-Brown J., Lewandowski I.* 2017. Site-Specific Management of Miscanthus Genotypes for Combustion and Anaerobic Digestion: A Comparison of Energy Yields. – Front. Plant Sci. 8: 347. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00347
6. *Heaton E.A., Dohlmeman F.G., Long S.P.* 2008. Meeting US biofuels goals with less land: the potential of Miscanthus. – Glob. Change Biol. 14(9): 2000–2014. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01662.x
7. *Шумный В.К., Вепрев С.Г., Нечипоренко Н.Н., Горячковская Т.Н., Слынько Н.М., Колчанов Н.А., Пельтек С.Е.* 2010. Новая форма мискантуса китайского (веерника китайского *Miscanthus sinensis* Anders.) как перспективный источник целлюлозосодержащего сырья. – Вавиловский журнал генетики и селекции. 14(1): 122–126. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16653338&
8. *Jones M.B., Finnan J., Hodkinson T.R.* 2015. Morphological and physiological traits for higher biomass production in perennial rhizomatous grasses grown on marginal land. – GCB Bioenergy. 7(2): 375–385. https://doi.org/10.1111/gcbb.12203
9. *Будаева В.В., Севастьянова Ю.В., Гисматулина Ю.А., Золотухин В.Н., Денисова М.Н., Павлов И.Н., Сакович Г.В.* 2015. Особенности бумагообразующих свойств целлюлозы мискантуса. – Ползуновский вестник. 1(4): 78–82. http://elib.altstu.ru/journals/Files/pv2015_04_1/pdf/078budaeva.pdf
10. *Капустянчик С.Ю.* 2017. Особенности развития и формирования биомассы мискантуса в лесостепи Новосибирского Приобья. – Достижения науки и техники АПК. 31(12): 28–31. http://agroapk.ru/year-2017/119-archive/12-2017/2353-2017-12-07-ru
11. *Дорогина О.В., Васильева О.Ю., Нуждина Н.С., Буглова Л.В., Гисматулина Ю.А., Жмудь Е.В., Зуева Г.А., Комина О.В. Цыбченко Е.А.* 2018. Ресурсный потенциал некоторых видов рода *Miscanthus* Anderss. в условиях континентального климата лесостепи Западной Сибири – Вавиловский журнал генетики и селекции. 22(5): 553–559. https://doi.org/10.18699/VJ18.394
12. *Shastri Y., Hansen A.C., Rodriguez L.F., Ting K.C.* 2014. Engineering and science of biomass feedstock production and provision. New York. 263 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-8014-4
13. *Donnelly A., Styles D., Fitzgerald J., Finnan J.* 2011. A proposed framework for determining the environmental impact of replacing agricultural grassland with *Miscanthus* in Ireland. – GCB Bioenergy. 3(3): 247–263. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2010.01086.x
14. *Gopalakrishnan G., Cristina Negri M., Snyder S.W.* 2011. A novel framework to classify marginal land for sustainable biomass feedstock production. – J. Environ. Qual. 40(5): 1593–1600. https://doi.org/10.2134/jeq2010.0539
15. *Мустафаев Б.А.* 2007. Практикум по основам луговодства: учебно-методическое пособие по проведению лабораторно-практических занятий. Павлодар. 240 с.
16. *Рожков В.А., Кузнецова И.В., Рахматуллоев Х.Р.* Методы изучения корневых систем растений в поле и лаборатории: учеб.-метод. пособие. М. 2008. 51 с.
17. *Оболенская А.В., Ельницкая З.П., Леонович А.А.* 1991. Лабораторные работы по химии древесины и целлюлозы. М. 320 с.
18. *Доспехов Б.А.* 1985. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М. 351 с.
19. *Tejera M.D., Heaton E.A.* 2017. Description and codification of *Miscanthus* × *giganteus* growth stages for phenological assessment. – Front. Plant Sci. 8: 1726. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01726

Biological Characteristics of Cultivated *Miscanthus sacchariflorus* (Poaceae) in the Novosibirsk Region

S. Yu. Kapustyanchik[a, *], V. V. Budaeva[b], Yu. A. Gismatulina[b]

[a] *Siberian Research Institute for Plant Cultivation and Breeding, Branch of Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch RAS, Krasnoobsk, Russia*

[b] *Institute for Problems of Chemical and Energetic Technologies, Siberian Branch RAS (IPCET SB RAS), Biysk, Russia*

**e-mail: kapustyanchik@bionet.nsc.ru*

Abstract—The paper presents three-year data on the development and yield of *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Hack. in the Ob forest-steppe (Novosibirsk region). Species morphological description and studies of the raw materials chemical composition were performed. Three-year observations of the *Miscanthus* plantation have shown that plants efficiently colonize available space by above– and belowground organs, forming additional lateral shoots and reproducing exclusively by vegetative means. Morphometric indices for the flowering and dying-off stages were defined (stem density, shoot length, foliage, yield of dry aboveground and underground biomass). It has been established that with the increase in stem density the length of generative shoot decreased, while the aboveground biomass production increased (up to 15.9 t/ha on the third year). Rhizomes comprised the major part of the belowground biomass and had a significant increase reaching 13.7 t/ha over three years of vegetation. Biomass chemical composition study showed high content of cellulose (53%) and low – of fatty wax fraction (2%). This confirms value of *Miscanthus* as a source of quality cellulose and its chemical and biotechnological derivatives.

Keywords: Miscanthus, phenotypic features, morphology, chemical composition

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the State research assignment № 0324-2019-0039-C-01 "Genetic foundations for solving plant breeding problems: basic research and applied solutions". Description and chemical analyses of the samples were carried out under the project "Fundamental technological bases for biorefining of renewable non-wood raw materials" (State research registration number AAAA-A17-117011910006-5).

REFERENCES

1. *Anzoua K.G., Yamada T., Henry R.J.* 2011. *Miscanthus*. – In: Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources (ed. Kole C). Berlin, Heidelberg. P. 157–164. https://doi.org/10.1007/978-3-642-21102-7
2. *Brosse N., Dufour A., Meng X., Sun Q., Ragauskas A.* 2012. *Miscanthus*: a fast- growing crop for biofuels and chemicals production. – Biofuel. Bioprod. Biorefin. 6(5): 580–598. https://doi.org/10.1002/bbb.1353
3. *Lewandowski I., Clifton-Brown J., Trindade L.M., van der Linden G.C., Schwarz K.-U., Müller-Sämann K. et al.* 2016. Progress on optimizing *Miscanthus* biomass production for the European bioeconomy: results of the EU FP7 project OPTIMISC. – Front. Plant Sci. 7: 1620. https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01620
4. *Boix E., Georgi F., Navard P.* 2016. Influence of alkali and Si-based treatments on the physical and chemical characteristics of *Miscanthus* stem fragments. – Ind. Crops Prod. 91: 6–14. https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2016.06.030
5. *Kiesel A., Nunn C., Iqbal Y., van der Weijde T., Wagner M., Özgüven M., Tarakanov I., Kalinina O., Trindade L.M., Clifton-Brown J., Lewandowski I.* 2017. Site-Specific Management of Miscanthus Genotypes for Combustion and Anaerobic Digestion: A Comparison of Energy Yields. – Front. Plant Sci. 8: 347. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00347
6. *Heaton E.A., Dohlmeman F.G., Long S.P.* 2008. Meeting US biofuels goals with less land: the potential of Miscanthus. – Glob. Change Biol. 14(9): 2000–2014. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01662.x
7. *Shumny V.K., Veprev S.G., Nechiporenko N.N., Goryachkovskaya T.N., Slynko N.M., Kolchanov N.A., Peltek S.E.* 2010. A new variety of Chinese silver grass (*Miscanthus sinensis* Anders.) is a promising source of cellulosic material. – Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 14 (1): 122–126. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16653338& (In Russian)
8. *Jones M.B., Finnan J., Hodkinson T.R.* 2015. Morphological and physiological traits for higher biomass production in perennial rhizomatous grasses grown on marginal land. – GCB Bioenergy. 7(2): 375–385. https://doi.org/10.1111/gcbb.12203

9. *Budaeva V.V., Sevastyanova Yu.V., Gismatulina Yu.A., Zolotukhin V.N., Denisova M.N., Pavlov I.N., Sakovich G.V.* 2015. [Features of the papermaking properties of *Miscanthus* cellulose]. – Polzunovsky vestnik. 1(4): 78–82. http://elib.altstu.ru/journals/Files/pv2015_04_1/pdf/078budaeva.pdf (In Russian)
10. *Kapustyanchik S.Yu.* 2017. Peculiarities of development and biomass formation of *Miscanthus* in the forest-steppe of Novosibirsk Ob region. – Achievements of Science and Technology of AIC. 31(12): 28–31. http://agroapk.ru/year-2017-en/118-archive-en/12-2017-en/2376-2017-12-07-en (In Russian)
11. *Dorogina O.V., Vasilieva O.Yu., Nuzhdina N.S., Buglova L., V., Gismatulina Yu.A., Zhmud E.V., Zueva G.A., Komina O.V. Tsybchenko E.A.* 2018. Resource potential of some species of the genus *Miscanthus* Anderss. under conditions of continental climate of Western Siberian forest-steppe. – Vavilov J. Genetics and Breeding. 22(5): 553–559. https://doi.org/10.18699/VJ18.394
12. *Shastri Y., Hansen A.C., Rodriguez L.F., Ting K.C.* 2014. Engineering and science of biomass feedstock production and provision. New York. 263 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-8014-4
13. *Donnelly A., Styles D., Fitzgerald J., Finnan J.* 2011. A proposed framework for determining the environmental impact of replacing agricultural grassland with *Miscanthus* in Ireland. – GCB Bioenergy. 3(3): 247–263. https://doi.org/10.1111/j.1757-1707.2010.01086.x
14. *Gopalakrishnan G., Cristina Negri M., Snyder S.W.* 2011. A novel framework to classify marginal land for sustainable biomass feedstock production. – J. Environ. Qual. 40(5): 1593–1600. https://doi.org/10.2134/jeq2010.0539
15. *Mustafaev B.A.* 2007. [Practical course on the basics of meadow farming: training manual for laboratory practicum]. Pavlodar. 240 p. (In Russian)
16. *Rozhkov V.A., Kuznetsova I.V., Rakhmatulloev Kh.R.* [Methods for studying plant root systems in field and laboratory]. Moscow. 2008. 51 p. (In Russian)
17. *Obolenskaya A.V., Elnitskaya Z.P., Leonovich A.A.* 1991. [Laboratory manual on wood and cellulose chemistry]. Moscow. 320 p. (In Russian)
18. *Dospekhov B.A.* 1985. Methods of field experiments: (with fundamentals of statistical processing of research results). Moscow. 351 p. (In Russian)
19. *Tejera M.D., Heaton E.A.* 2017. Description and codification of *Miscanthus* × *giganteus* growth stages for phenological assessment. – Front. Plant Sci. 8: 1726. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01726

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 58–67

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *DACTYLORHIZA INCARNATA* (ORCHIDACEAE) В ЛУГОВЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

© 2021 г. В. А. Чадаева[1], *, Г. А. Кярова[1]

[1]*Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН, г. Нальчик, Россия*

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

Поступила в редакцию 13.05.2020 г.
После доработки 13.08.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

В 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарской Республики изучены изменчивость морфологических признаков особей, возрастная структура и жизненность 14 ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó. Исследования проведены в луговых фитоценозах при разном режиме антропогенной нагрузки (рекреация, выпас скота). Для вида характерна высокая пластичность (I_p = 41–87%) и изменчивость ($CV_{\bar{x}\,ср}$ = 21.4–65.1%) морфологических признаков при изменении условий произрастания. В составе ненарушенных сильно увлажненных лугов наблюдается интенсификация ростовых процессов особей с максимальным повышением жизненности ценопопуляций (*IVC* = 1.18–1.23). Возрастает доля генеративных особей в возрастных спектрах (42.3–57.5%), отмечено эффективное возобновление ценопопуляций. Усиление антропогенного воздействия (рекреация, выпас скота) приводит к снижению жизненности ценопопуляций (*IVC* = 0.82–1.12) и доли генеративных растений (8.8–29.1%), накоплению в возрастных спектрах виргинильных особей (34.2–42.7%). При этом на щебнистых субстратах с низким проективным покрытием травостоя (70–80%) высока интенсивность возобновления ценопопуляций, плотность особей в которых достигает 45.1–58.2 особ./м^2.

Ключевые слова: Dactylorhiza incarnata, ценопопуляция, возрастная структура, изменчивость признаков, виталитет, стратегия жизни

DOI: 10.31857/S0033994621010040

Изучение эколого-биологических особенностей растений позволяет определить наиболее оптимальные условия для их произрастания, установить ограничивающие факторы, выявить адаптационные механизмы и стратегии жизни видов в природе. Это важный аспект сохранения биологического разнообразия и рационального использования растительных ресурсов, особенно актуальный для редких и охраняемых видов. В то же время, оценка состояния популяций редких видов растений может служить инструментом биоиндикации степени нарушенности конкретных фитоценозов.

Среди редких видов флоры многих регионов мира – представители семейства Orchidaceae Juss., имеющие большое хозяйственное значение как лекарственные, декоративные растения, подверженные высокой антропогенной нагрузке (сбор на букеты, в качестве лекарственного сырья, нарушение местообитаний и т.д.) [1]. Редкость видов семейства Orchidaceae обусловлена также особенностями их биологии и экологии: редукцией зародышевых структур, наличием мелких семян, высокой специализацией опыления, необходимостью симбиоза с почвенными грибами и т.д. [2].

Наиболее полной сводкой по флоре орхидных Кабардино-Балкарской Республики (Кабардино-Балкарии, КБР) до сих пор остается работа С.Х. Шхагапсоева “Орхидные Кабардино-Балкарии” [3], в которой автор приводит 32 вида из родов *Orchis* L., *Neottia* Guett., *Listera* R.Br., *Goodyera* R.Br., *Epipactis* Zinn, *Cephalanthera* Rich., *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski, *Platanthera* Rich., *Gymnadenia* R.Br., *Anacamptis* Rich. и др. При этом данные об эколого-биологических особенностях орхидных, в том числе структуре и функционировании природных популяций, для территории региона практически отсутствуют.

В новое издание Красной книги Кабардино-Балкарии внесены 22 вида семейства Orchidaceae [4], одним из которых является пальчатокоренник мясо-красный *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó – травянистый многолетник, представитель тубероидных орхидных с пальчатораздельными тубероидами [5]. Общий ареал вида охватывает Европу,

Таблица 1. Характеристика фитоценозов с произрастанием *Dactylorhiza incarnate*
Table 1. Characteristics of plant communities with *Dactylorhiza incarnata*

ЦП CP	Координаты: с.ш., в.д. Coordinates: N, E	Фитоценозы, нарушение Plant communities, disturbance	Высота над ур. моря, м Elevation a.s.l., m	Проективное покрытие травостоя, % Total plant projective cover, %	Высота травостоя, см Herbage height, cm
1	43.446930, 42.549786	Вытаптываемый каменистый луг Trampled skeletal meadow	2200	70	10
2	43.595298, 42.577541	Ненарушенный субальпийский луг Undisturbed subalpine meadow	2300	100	30
3	43.261428, 42.515807	»	2100	95	30
4	43.246904, 42.578983	»	2100	95	30
5	43.247048, 42.630219	»	1850	90	20
6	43.241396, 42.518332	Вытаптываемый субальпийский луг Trampled subalpine meadow	2200	80	10
7	43.259985, 42.514750	»	2100	70	5
8	43.233677, 42.501335	Ненарушенный субальпийский луг Undisturbed subalpine meadow	2550	95	20
9	43.457300, 42.994127	»	1450	95	25
10	43.10048, 43.55476	Выпасаемый субальпийский луг Grazing subalpine meadow	1900	90	7
11	43.118032, 43.486726	Ненарушенный субальпийский луг Undisturbed subalpine meadow	1700	100	30
12	43.118032, 43.486726	»	1700	95	30
13	43.75319, 42.74607	Выпасаемый субальпийский луг Grazing subalpine meadow	1800	90	15
14	43.09537, 43.52536	Ненарушенный субальпийский луг Undisturbed subalpine meadow	1950	95	30

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1–14).
Note. CP – cenopopulations (1–14).

Средиземноморье, Иран, Монголию, Китай [6]. В регионе встречается на сильно увлажненных и заболоченных лугах, по берегам рек на высоте 800–2300 м над ур. моря [7]. Местообитания *D. incarnata* в КБР нередко подвержены высокой антропогенной нагрузке в форме выпаса скота и вытаптывания при рекреации, сбора на букеты. Реже стеблекорневые тубероиды растений заготавливают в качестве лекарственного сырья. Соответственно, общими рекомендациями по охране данного вида на территории республики являются: организация особо охраняемых природных территорий (ООПТ), запрет сбора клубней, интродукция и мониторинг состояния популяций [4]. Отдельные аспекты мониторинга ценопопуляций *D. incarnata* рассматриваются в рамках настоящей работы.

Цель исследования – изучить изменчивость морфологических признаков особей, возрастную структуру и жизненность ценопопуляций *D. incarnata* при произрастании в различных по степени антропогенной нагрузки условиях среднегорий и высокогорий Центрального Кавказа (в границах Кабардино-Балкарской Республики).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В период 2015–2019 гг. на территории Кабардино-Балкарии изучены биометрические параметры растений, численность, плотность, возрастная структура и жизненность 14 ценопопуляций (ЦП) *D. incarnata* в естественных местообитаниях на высоте 1450–2550 м над ур. моря (табл. 1). Большая часть исследованных ЦП приурочены к луговым фитоценозам на пологих склонах крутизной 5°–20° с умеренным увлажнением (ЦП 1 – уроч. Джилы-Су, ЦП 2 – верховья р. Малка, ЦП 5 – окр. с. Тегенекли, ЦП 6 и 8 – восточный и южный склоны

г. Чегет, ЦП 10, 14 – верховья Суканского ущелья, ЦП 12 – окр. с. Верхняя Балкария, ЦП 13 – Зольские пастбища). Ряд ЦП изучены в составе сильно увлажненных лугов, расположенных по берегам ручьев (ЦП 3 и 7 – окр. с. Терскол, ЦП 4 – окр. с. Байдаево, ЦП 9 – окр. оз. Гижгит, ЦП 11 – Тызыльское ущелье).

Фитоценозы в пределах мест произрастания *D. incarnata* различаются по степени антропогенной нагрузки: вытаптываемые туристами участки луговой растительности по обочинам троп и дорог (ЦП 1, 6, 7), интенсивно используемые пастбища (ЦП 10, 13), ненарушенные субальпийские луга (ЦП 2–5, 8, 9, 11, 12, 14). Так, например, в 2017 г. на момент проведения исследований в уроч. Джилы-Су (ЦП 1) на площади 200 га в летний период ежедневно находилось до 2000 человек, что определяет высокую рекреационную нагрузку на растительный покров (вытаптывание почвы туристами вдоль троп и при установке палаточных лагерей, сбор растений на букеты и т.п.). Склоны г. Чегет (ЦП 6) и Терскольского ущелья (ЦП 7), расположенных на территории национального парка "Приэльбрусье", также традиционно являются местами массового посещения любителями активного летнего отдыха. Всего территорию национального парка, со слов егерей и сотрудников, ежегодно в летний период посещают десятки тысяч человек. При этом интенсивному антропогенному воздействию в основном подвергаются участки растительности, непосредственно примыкающие к горным тропам и дорогам. ЦП 10 в верховьях Суканского ущелья была исследована в июле 2018 г. на территории, через которую после весенне-летнего стравливания растительности фермеры дважды в день осуществляли прогон 1200 овец на более удаленные пастбищные угодья. Пастбищная нагрузка на данном участке составляла 50–60 голов/га мелкорогатого скота. Высокогорные Зольские пастбища (ЦП 13) также традиционно используются для осуществления отгонного животноводства. Поголовье ежегодно выпасаемого скота здесь составляет 130 тыс. голов (из них 81 тыс. овец и коз) при общей площади пастбищных угодий 129.6 тыс. га [8].

В качестве счетной единицы рассматривали морфологическую особь – побег генеративного или вегетативного происхождения. Возрастные состояния растений выделены на основании комплекса качественных и количественных морфологических признаков надземных органов (исследования проведены без выкапывания особей) согласно методике Т.А. Работнова [9] и А.А. Уранова [10]. Онтогенетический спектр ЦП, численность и плотность растений изучали методом учетных площадок (20 квадратов размером 1 м^2 для каждой ЦП), которые в границах ЦП размещали таким образом, чтобы охватить участки как с высокой, так и с низкой численностью особей. Возрастную структуру ЦП анализировали по критерию "Δ–ω" Л.А. Животовского [11] и с использованием индекса восстановления I_B (1) [12].

$$I_{\text{в}} = \frac{\sum_{\frac{i-3}{8}}^{5} n_i}{\sum_{i-6} n_i}, \quad (1)$$

где I_B – индекс восстановления, n_i – число особей i-го возрастного состояния.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Балл состояния, i
pl	*j*	*im*	*v*	*g*1	*g*2	*g*3	*s*	*ss*	*sc*	Возрастное состояние

Оценка жизненности (виталитета) ЦП проведена с вычислением показателя *IVC* путем взвешивания средних значений каждого из исследуемых морфологических параметров растений в каждой ЦП по среднему значению параметра для всей выборки (2) [13].

$$IVC = \frac{\sum_{i-1}^{N} \frac{X_i}{\overline{X}_i}}{N}, \quad (2)$$

где *IVC* – индекс виталитета ценопопуляций, X_i – среднее значение i-го признака в ценопопуляции, $\overline{X}_i$ – среднее значение i-го признака для всех ценопопуляций, N – число признаков.

При определении изменчивости признаков растений и виталитета ЦП анализировали 11 морфологических параметров 30 зрелых генеративных особей в каждой ЦП. В их числе: высота побега и диаметр его основания, см; длина и ширина нижнего и верхнего листьев, см; диаметр цветоноса, см; высота и диаметр соцветия, см; число цветков в соцветии и число листьев на побеге, шт. В качестве показателей изменчивости и пластичности признаков особей использовали фитоценотическую пластичность ($I_{\text{р}}$) (3) и индивидуальную (внутрипопуляционную) изменчивость $CV_{\text{ср}}$, % (4), а также внутривидовую (межпопуляционную) изменчивость $CV_{\bar{x}\,\text{ср}}$, %, вычисляемую по среднему значению признака в ряду ценопопуляций [14, 15]. Уровни варьирования параметров приняты по Г.Н. Зайцеву [16]: $CV >$ > 20% – высокий; $CV <$ 10% – низкий; $CV =$ 11–20% – средний.

$$I_p = \frac{A - B}{A}, \quad (3)$$

где I_p – показатель фитоценотической пластичности, A и B – максимальное и минимальное среднее значение признака соответственно.

Таблица 2. Фитоценотическая пластичность морфологических признаков *Dactylorhiza incarnate*
Table 2. Phytocenotic plasticity of *Dactylorhiza incarnata* morphological characters

ЦП CP	Средние значения морфологических признаков, см Average values of morphological characters, cm										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	18.6 ± 2.2	0.45 ± 0.03	8 ± 0.9	1.8 ± 0.4	5.9 ± 0.3	1.3 ± 0.1	4.9 ± 0.7	2.7 ± 0.1	0.33 ± 0.02	4.1 ± 0.6	13.2 ± 8.4
2	34 ± 3.9	0.50 ± 0.04	16.2 ± 1.8	2.3 ± 0.4	6 ± 0.4	1.8 ± 0.4	5.7 ± 0.6	3.4 ± 0.2	0.34 ± 0.03	5.5 ± 0.5	14 ± 5.4
3	63.4 ± 5.8	0.98 ± 0.05	33.8 ± 3.3	4.3 ± 0.5	11.9 ± 0.6	3.4 ± 0.5	11.8 ± 0.9	6.1 ± 0.3	0.54 ± 0.03	6.2 ± 0.3	27.1 ± 9.3
4	56.3 ± 4.2	0.81 ± 0.04	23.6 ± 3.1	3.4 ± 0.4	9.8 ± 0.4	2.7 ± 0.5	9.5 ± 0.7	4.5 ± 0.2	0.50 ± 0.08	5.9 ± 0.8	23.4 ± 5.7
5	36.3 ± 3.9	0.51 ± 0.06	17.7 ± 2.4	2.4 ± 0.3	6.2 ± 0.3	1.8 ± 0.2	6.5 ± 0.5	3.8 ± 0.1	0.37 ± 0.03	5.7 ± 0.7	17.1 ± 6.8
6	16.2 ± 2.1	0.38 ± 0.02	5.9 ± 0.5	1.6 ± 0.2	3.8 ± 0.2	1.1 ± 0.1	3.7 ± 0.5	2.2 ± 0.1	0.29 ± 0.02	4.2 ± 0.3	11.4 ± 5.1
7	14.4 ± 2.4	0.35 ± 0.02	4.7 ± 0.7	1.6 ± 0.2	3.6 ± 0.6	1 ± 0.1	3.5 ± 0.5	2 ± 0.2	0.27 ± 0.03	4.2 ± 0.4	9.7 ± 3.8
8	35.2 ± 3.3	0.49 ± 0.04	15.5 ± 1.9	2.3 ± 0.4	5.9 ± 0.4	1.8 ± 0.1	6.3 ± 0.6	3.6 ± 0.1	0.35 ± 0.05	5.7 ± 0.6	15 ± 4.6
9	51.5 ± 5.9	0.69 ± 0.06	19.3 ± 2.4	3.1 ± 0.5	7.8 ± 0.7	2.3 ± 0.2	8.6 ± 0.8	4.2 ± 0.3	0.44 ± 0.04	6.1 ± 0.6	20.3 ± 6.8
10	12.1 ± 2.6	0.32 ± 0.02	4.5 ± 0.5	1.4 ± 0.1	3.5 ± 0.4	0.9 ± 0.1	3.3 ± 0.4	2 ± 0.3	0.27 ± 0.02	4.1 ± 0.3	8.6 ± 3.7
11	63 ± 6.7	0.97 ± 0.07	33.2 ± 3.7	4.1 ± 0.1	11.2 ± 0.9	3.3 ± 0.5	11.1 ± 1.2	5.5 ± 0.8	0.49 ± 0.04	5.8 ± 0.5	22.5 ± 6.7
12	33.2 ± 3.5	0.48 ± 0.05	13.5 ± 1.2	2.2 ± 0.2	5.6 ± 0.4	1.6 ± 0.3	6.2 ± 0.7	3.5 ± 0.6	0.33 ± 0.08	5.5 ± 0.6	13.1 ± 5.2
13	15 ± 1.4	0.43 ± 0.04	5.6 ± 0.4	1.6 ± 0.3	3.8 ± 0.4	1 ± 0.1	4.2 ± 0.4	2.7 ± 0.2	0.30 ± 0.03	4.3 ± 0.7	11.5 ± 3.4
14	33.1 ± 4.2	0.47 ± 0.04	13 ± 1.1	2.1 ± 0.2	5.6 ± 0.6	1.6 ± 0.1	6 ± 0.5	3.3 ± 0.2	0.33 ± 0.04	5.6 ± 0.6	13.2 ± 4.8
I_p	0.81	0.67	0.87	0.68	0.7	0.72	0.72	0.68	0.50	0.41	0.68

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1–14); I–XI – порядковый номер признака: высота побега и диаметр его основания (I и II, см), длина и ширина нижнего (III и IV, см) и верхнего (V и VI, см) листьев, высота и диаметр соцветия (VII и VIII, см), диаметр цветоноса (IX, см), число листьев (X, шт.), число цветков в соцветии (XI, шт.); *Ip* – показатель фитоценотической пластичности признака.
Note. CP – coenopopulations (1–14); I–XI – character's ordinal number: shoot height and base diameter (I and II, cm), length and width of the lower (III and IV, cm) and the upper (V and VI, cm) leaves, inflorescence height and diameter (VII and VIII, cm), peduncle diameter (IX, cm), number of leaves (X), number of flowers in the inflorescence (XI); *Ip* – phytocoenotic plasticity index.

$$CV_{\text{ср}} = \frac{\sum_{1}^{n} CV}{n}, \quad (4)$$

где $CV_{\text{ср}}$ – индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость признака, CV – изменчивость признака в пределах конкретной ЦП, n – число ЦП.

Первичный материал обработан с использованием пакетов программ Statistica 10 (однофакторный дисперсионный анализ ANOVA), EXCEL.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

D. incarnata – морфологически изменчивый вид, для которого характерна широкая вариабельность окраски цветков и прицветников, формы и пигментации листьев [1, 17]. В условиях Центрального Кавказа вид обладает высокой фитоценотической пластичностью признаков (I_p = = 41–87%, в среднем 68%), отражающей изменение средних значений морфологических параметров в разных условиях произрастания и являющейся важным показателем адаптивности растений (табл. 2). Наиболее пластичными признаками являются высота побега и длина нижнего листа со значениями I_p более 80%, наименее пластичны диаметр цветоноса и число листьев на побеге.

Индивидуальная (внутрипопуляционная) изменчивость большинства биометрических признаков *D. incarnata*, характеризующая морфологическую гетерогенность ЦП, имеет средний уровень варьирования ($CV_{\text{ср}}$ = 11–20%) (табл. 3). Межпопуляционная изменчивость вида, характеризующая габитуальные различия растений разных ЦП, отличается высокими показателями ($CV_{\bar{x}\,\text{ср}}$ = 21.4–65.1%). При этом наименее вариабельными являются диаметр цветоноса и число листьев на побеге.

Параметры внутрипопуляционного варьирования всех признаков ниже показателей межпопуляционной изменчивости ($CV_{\text{ср}} < CV_{\bar{x}\,\text{ср}}$), что свидетельствует об их высокой вариабельности в разных условиях произрастания. Учитывая это, морфологические параметры *D. incarnate* целесообразно рассматривать в качестве индикаторов при оценке соответствия условий среды эколого-биологическим требованиям вида, отражением которого является максимально возможное развитие габитуса растений.

На эколого-ценотическом градиенте, характеризующем степень благоприятствования условий среды росту и развитию растений, формируется следующий ряд ЦП: ЦП3 (*IVC* = 1.23)–ЦП 11 (1.22)–ЦП 4 (1.20)–ЦП 9 (1.18)–ЦП 5 (1.12)–ЦП 8 (1.10)–ЦП 2 (1.07)–ЦП 12 (1.06)–ЦП 14(1.05)–ЦП 11(0.88)–ЦП 6(0.86)–ЦП 13(0.84)–ЦП 7(0.83)–ЦП 10 (0.82). Наиболее приближенные к оптимальным для роста и развития *D. incarnata* условия (*IVC* = 1.18–1.23) складываются в ЦП 3, 4, 9, 11, расположенных в ненарушенных луговых фитоценозах по берегам ручьев, что, вероятно, обусловлено благоприятным водным режимом и от-

Таблица 3. Коэффициенты изменчивости морфологических признаков *Dactylorhiza incarnate*
Table 3. Variation coefficients of *Dactylorhiza incarnata* morphological characters

ЦП CP	Коэффициенты изменчивости морфологических признаков *CV*, % Variation coefficients of morphological characters *CV*, %										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
1	9.42	13.9	21.8	15.4	22.2	17.5	12.9	11.7	14.6	17.4	24.5
2	10.1	6.4	12.4	9.7	10	9.6	9.7	6.1	6.3	9.2	22.7
3	12.2	14.1	17.9	12.3	14.3	21.9	14.1	14.8	19.9	12.9	20.4
4	13.4	16.2	24.4	16.6	17.5	28.7	16.6	13.6	15.3	11.4	30.7
5	11.7	11.7	16.3	14	13.5	11.6	18.3	11.9	11.2	14.4	25.8
6	19.5	16.5	28	19.7	17	14.1	15	24.6	9.7	17.9	27.2
7	22.9	18.2	36.4	24.5	16.2	16.1	16.4	27	10.4	21.6	20.7
8	11.7	11.7	16.5	14.4	14	11.6	18.2	14.3	11.1	13.9	24
9	16	18.2	25.6	18.5	21.6	25	18.3	14.5	18.1	13.2	32.3
10	29.1	18.3	38.6	29.3	17.7	17.8	24.9	28.4	12.6	24	21.2
11	11.3	12.3	16.4	12.9	16.7	22.2	12.9	18.6	20.2	12.9	24
12	12.2	9.9	17.7	15.7	14.9	11.4	17.1	13.3	10.1	13.1	21.4
13	20.4	13.5	31.8	19.5	26.7	27.1	17	11.8	9.4	19.1	14.5
14	10.3	9.4	14.4	15.7	14.3	10.6	16.9	14	8.4	15.2	14.4
$CV_{ср}$, %	15	13.6	22.7	17	16.9	17.5	16.3	16	12.7	15.5	23.1
$CV_{\bar{x}\,ср}$, %	53	40.6	65.1	40.5	44.7	48.3	44.2	37.6	27.6	21.4	43

Примечание. ЦП – ценопопуляции (1–14); I–XI – порядковый номер признака (см. табл. 2); $CV_{ср}$, % – внутрипопуляционная (индивидуальная) изменчивость признака; $CV_{\bar{x}\,ср}$, % – межпопуляционная (внутривидовая) изменчивость признака.
Note. CP – cenopopulations (1–14); I–XI – ordinal number of characters (tabl. 2); $CV_{ср}$, % – individual variation of characters; $CV_{\bar{x}\,ср}$, % – interpopulation variation of the characters.

сутствием выраженной антропогенной нагрузки на растительный покров. Достаточно благоприятные для реализации ростовых потенций растений условия (*IVC* = 1.05–1.12) отмечены также при произрастании на склонах гор в составе субальпийских и остепненных субальпийских лугов с низким уровнем антропогенной нагрузки (ЦП 2, 5, 8, 12, 14). Перевыпас скота, вытаптывание при рекреации, сопровождающиеся переуплотнением почвы и механическими повреждениями растений, приводят к угнетению их роста и развития в ЦП 1, 6, 7, 10, 13 (*IVC* = 0.82–0.88).

Данный вывод подтвердили результаты однофакторного дисперсионного анализа, показавшие, что средние значения всех анализируемых морфологических параметров растений достоверно отличаются в ЦП трех независимых групп (ЦП 3, 4, 9, 11; ЦП 2, 5, 8, 12, 14; ЦП 1, 6, 7, 10, 13) (табл. 4).

Согласно результатам попарного апостериорного сравнения средних значений морфологических признаков между тремя группами ценопопуляций по критерию Фишера (Fisher LSD), все три группы достоверно отличаются друг от друга ($p < 0.05$) (табл. 5).

В большом жизненном цикле *D. incarnata* изучены шесть возрастных состояний: ювенильные (*j*), имматурные (*im*), виргинильные (*v*), молодые, зрелые и старые генеративные (g_1, g_2, g_3) растения. Морфологию и численность проростков с преимущественно подземным образом жизни не изучали, особи постгенеративного онтогенетического периода в исследованных ЦП не выявлены.

Ювенильные растения характеризуются общей простотой строения. Развивают два прикорневых ассимилирующих разноразмерных листа, длина и ширина меньшего из которых составляет 0.3–3.2 и 0.1–0.4 см соответственно, более крупного – 1.5–5.6 и 0.2–0.5 см. Имматурные особи формируют один–два килеватых узколанцетных листа длиной 4.1–11.4 см, шириной 0.5–0.6 см. Виргинильные растения характеризуются значительным накоплением вегетативной массы, образуют два–три крупных жестких килеватых листа, отличающихся значительной длиной – 7.6–19.3 см при ширине 1.3–4.6 см. На данной стадии изредка образуются компактные моноцентрические клоны из двух одновозрастных растений или из материнской виргинильной и дочерней имматурной особей. Молодые генеративные растения – относительно низкорослые немногответковые (обычно до 15–20 шт. в соцветии), с 3–6 некрупными широколанцетными листьями и бороздчатым цветоносом. Наиболее мощные зрелые генеративные растения отличаются максимальным развитием вегетативных и генеративных органов.

Таблица 4. Результаты однофакторного дисперсионного анализа морфологических признаков *Dactylorhiza incarnata* трех независимых групп ценопопуляций
Table 4. Results of one-way variation analysis of *Dactylorhiza incarnata* morphological characters for three independent coenopopulations

Параметр Morphological characters	*F*	*p*
Высота побега, см/Height of the shoot, cm	**179.39**	**0.000**
Диаметр основания побега, см/Diameter of shoot base, cm	**42.22**	**0.000**
Длина нижнего листа, см/Length of the lower leaves, cm	**32.40**	**0.000**
Ширина нижнего листа, см/Width of the lower leaves, cm	**48.13**	**0.000**
Длина верхнего листа, см/Length of the upper leaves, cm	**32.46**	**0.000**
Ширина верхнего листа, см/Width of the upper leaves, cm	**40.83**	**0.000**
Высота соцветия, см/Height of the inflorescence, cm	**58.92**	**0.000**
Диаметр соцветия, см/Diameter of the inflorescence, cm	**30.72**	**0.000**
Диаметр цветоноса, см/Diameter of the peduncle, cm	**59.44**	**0.000**
Число листьев, шт. /Number of leaves, pcs	**284.72**	**0.000**
Число цветков в соцветии, шт. /Number of flowers, pcs	**40.62**	**0.000**

Примечание. *F* – критерий Фишера, *p* – вероятность нулевой гипотезы. Выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости $p < 0.05$.
Note. *F* – Fisher criterion, *p* – probability of null hypothesis. Values reliable at significance level $p < 0.05$ are given in bold.

Таблица 5. Результаты расчета критерия Фишера (Fisher LSD) при попарном апостериорном сравнении трех групп ценопопуляций
Table 5. Results of Fisher LSD pairwise post hoc comparison of the three groups of coenopopulations

Группы ценопопуляций Groups of cenopopulations	1 *M* = 58.6	2 *M* = 34.4	3 *M* = 15.3
1	–	**0.000000**	**0.000000**
2	**0.000000**	–	**0.000002**
3	**0.000000**	**0.000002**	–

Примечание. *M* – значения среднего статистического по группам; в таблице представлены полученные при попарных сравнениях уровни статистической значимости; выделенные полужирным значения достоверны при уровне значимости $p < 0.05$.
Note. *M* – average values for groups; the table shows the levels of statistical significance obtained in pairwise comparisons; values reliable at significance level $p < 0.05$ are given in bold.

Они имеют 3–8 узколанцетных листьев, нижние из которых в отдельных случаях достигают длины 40 см и ширины 5–5.5 см и до 30–40 шт. цветков в длинном, до 14–15 см, соцветии. Довольно редкие случаи вегетативного размножения на данной стадии выражаются в образовании дочернего растения того же возрастного состояния или омоложенной виргинильной особи. Параметры надземных вегетативных и генеративных органов старых генеративных растений характеризуются несколько меньшими значениями. Это относительно низкорослые, коренастые, немногоцветковые особи, отличительным признаком которых нередко является наличие остатков старых цветоносов.

Таким образом, для *D. incarnata* на Центральном Кавказе характерен смешанный способ размножения, однако низкая интенсивность вегетативного размножения, свойственная и для других видов тубероидных орхидных [2], обусловливает его незначительный вклад в возобновление ЦП.

Базовый возрастной спектр *D. incarnata*, позволяющий выделить общие закономерности, повторяющиеся в возрастной структуре отдельных ЦП, и отражающий особенности биологии вида, нормальный со слабым пиком на генеративной группе (39.1%), пониженной долей ювенильных растений (10.4%) и практически равным участием имматурных и виргинильных особей (24.9 и 25.6%). Соответственно, несмотря на различия в условиях произрастания, для *D. incarnata* в целом характерно эффективное возобновление ЦП.

В то же время, особенности возрастной структуры отдельных ЦП вида в значительной степени определяются степенью и характером антропогенной нагрузки, уровнем межвидовой конкуренции в фитоценозе, косвенным показателем которого является общее проективное покрытие травостоя. Так, при произрастании вида на ненарушенных лугах с высоким общим проективным покрытием (90–100%) в возрастных спектрах ЦП

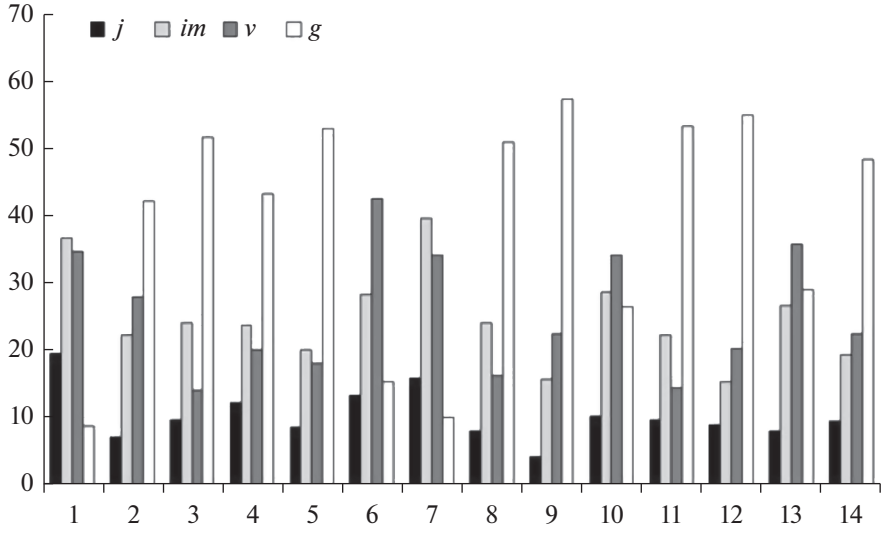


Рис. 1. Возрастные спектры ценопопуляций *Dactylorhiza incarnata*. *j* – ювенильные, *im* – имматурные, *v* – виргинильные, *g* – генеративные растения.
По горизонтали – номера ценопопуляций (1–14); *по вертикали* – доля возрастной группы в спектре, %.
Fig. 1. Ontogenetic spectra of *Dactylorhiza incarnata* cenopopulations. *j* – juvenile, *im* – immature, *v* – virginal, *g* – generative individuals.
X-axis – cenopopulations numbers (1–14); *y-axis* – % of individuals in the spectrum.

2–5, 8, 9, 11, 12, 14 отмечено максимальное увеличение доли растений генеративного периода (42.3–57.5%) (рис. 1). Данные ЦП по критерию "Δ–ω" относятся к типу зреющих и зрелых (табл. 6). Это обусловлено, вероятно, угнетением молодых особей *D. incarnata* более конкурентоспособными растениями сопутствующих видов с сокращением процента их представленности в возрастных спектрах. Так, для ЦП 2–5, 8, 9, 11, 12, 14 отмечены наименьшие значения индекса восстановле-

Таблица 6. Плотность особей и демографические показатели ценопопуляций *Dactylorhiza incarnate*
Table 6. Demographic indicators of *Dactylorhiza incarnata* cenopopulations

ЦП CP	*S*, м^2 *S*, m^2	*N*, шт. *N*, ind.	*M*, особ./м^2 *M*, ind./m^2	$I_в$	Доля генеративных особей, % Percentage of generative individuals, %			Δ	ω	Тип ЦП Type of CP
					g_1	g_2	g_3			
1	460	26772	58.20	34.16	46.4	42.7	10.9	0.18	0.44	Молодая/Young
2	900	9378	10.42	6.21	32.4	59.5	8.1	0.32	0.62	Зреющая/Maturing
3	300	5259	17.53	4.19	32	53.2	14.8	0.41	0.74	Зрелая/Mature
4	150	3018	20.12	6.12	34.8	55.3	9.9	0.34	0.64	Зреющая/Maturing
5	400	6268	15.67	4.13	25.5	62.3	12.2	0.44	0.77	Зрелая/Mature
6	640	28896	45.15	24.73	42.4	48.9	8.7	0.24	0.48	Молодая/Young
7	160	9030	56.44	32.81	52.1	40.7	7.2	0.21	0.45	Молодая/Young
8	640	10380	16.22	4.22	33.1	50.7	16.2	0.40	0.74	Зрелая/Mature
9	900	11232	12.48	3.72	29.3	57.2	13.5	0.52	0.81	Зрелая/Mature
10	600	9618	16.03	12.05	50.1	44.1	5.8	0.27	0.50	Молодая/Young
11	460	7875	17.12	4.08	35.2	46.4	18.4	0.45	0.77	Зрелая/Mature
12	800	12520	15.65	3.84	36.7	50.8	12.5	0.49	0.79	Зрелая/Mature
13	900	10935	12.15	10.72	40.2	54.2	5.6	0.29	0.52	Молодая/Young
14	1200	17064	14.22	4.47	40.1	48.5	11.4	0.37	0.72	Зрелая/Mature

Примечание. *S*, *N*, *M* – площадь участка, общая численность особей, плотность особей в составе ценопопуляций; $I_в$ – индекс восстановления; g_1 – молодые генеративные, g_2 – зрелые генеративные, g_3 – старые генеративные особи; Δ и ω – индексы возрастности и эффективности.
Note. *S*, *N*, *M* – plot area, total number of individuals, density of individuals in cenopopulations; $I_в$ – renewal index; g_1 – young generative, g_2 – mature generative, g_3 – old generative individuals; Δ and ω – indices of age and efficiency.

ния $I_в$ (3.7–6.2), характеризующего эффективность возобновления. Плотность особей в ЦП не превышает 10.4–20.1 особ./м^2.

При интенсивном выпасе скота (ЦП 10, 13) доля генеративных растений снижается до 26.6–29.1% при выраженном накоплении в возрастных спектрах виргинильных особей (34.3–35.9%). Это может быть обусловлено низкими темпами развития молодых растений на ресурсо- и энергозатратном этапе формирования генеративных органов при произрастании в неблагоприятных условиях. Соответственно, несмотря на возрастание в ЦП 10, 13 индекса восстановления $I_в$, плотность особей остается относительно низкой.

Максимальная плотность растений отмечена в ЦП 1, 6, 7 (45.1–58.2 особ./м^2) в луговых фитоценозах на щебнистых склонах, подверженных высокой рекреационной нагрузке и перевыпасу скота. При сниженном общем проективном покрытии травостоя (70–80%) эффективное, несмотря на антропогенную нагрузку, возобновление вида и высокая приживаемость молодых растений обусловливают максимальное возрастание в онтогенетических спектрах доли ювенильных (13.4–19.6%) и имматурных (28.5–39.7%) растений, что в свою очередь приводит к повышению индекса восстановления (24.73–34.16); ценопопуляции относятся к типу молодых. Доля особей генеративного периода в спектрах, напротив, не превышает 8.8–15.4%, что может быть связано с низкими темпами развития виргинильных растений (34.2–42.7%).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно результатам изучения *Dactylorhiza incarnata* на территории Кабардино-Балкарской Республики для этого вида в целом характерна высокая пластичность и изменчивость морфологических признаков при изменении условий произрастания. При этом наиболее благоприятные для реализации потенций роста и развития вида условия складываются в ненарушенных высоко увлажненных луговых фитоценозах. Усиление антропогенного воздействия (рекреация, выпас скота) приводит к снижению жизненности ценопопуляций.

Онтогенетически обусловленным процессом, влияющим на возрастной спектр и плотность особей в ценопопуляциях *D. incarnata*, является низкая интенсивность вегетативного размножения, а в роли основных внешних факторов выступают степень антропогенной нагрузки, наличие фитоценотических конкурентов, характер субстрата (плотность, состав, влажность). При стрессовом характере воздействия внешних факторов для вида отмечены задержка в развитии особей на виргинильной стадии, снижение доли генеративных растений в возрастных спектрах, но эффективное возобновление ценопопуляций.

Таким образом, при произрастании в условиях Центрального Кавказа *D. incarnata* проявляет признаки SR-стратегии жизни: интенсификация процессов роста, стабильное возобновление и успешное развитие при высоком уровне межвидовой конкуренции с сохранением подчиненного положения в фитоценозе (фитоценотическая патиентность); подавление ростовых процессов и обеспечение репродукции при высоком антропогенном воздействии (экологическая патиентность); интенсивное возобновление ценопопуляций, способность захватывать незанятые территории в условиях пониженного уровня межвидовой конкуренции (эксплерентность).

Несмотря на реализацию в условиях антропогенной нагрузки эксплерентной компоненты стратегии жизни вида, приводящей к увеличению численности и плотности растений, наиболее оптимальными для произрастания *D. incarnata* следует считать ненарушенные увлажненные луговые фитоценозы, для которых отмечены максимальные показатели развития габитуса растений, высокая доля генеративных растений в возрастных спектрах и стабильное возобновление ценопопуляций. Соответственно, эффективной мерой по охране данного вида в природе является ограничение антропогенной нагрузки, в частности, создание ООПТ в границах произрастания вида, а также существенное усиление контроля над соблюдением природоохранного режима в границах национального парка “Приэльбрусье”.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены в рамках государственного задания № 075-00347-19-00 по теме “Закономерности пространственно-временной динамики луговых и лесных экосистем в условиях горных территорий (российский Западный и Центральный Кавказ)”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Стецук Н.П.* 2006. Основные механизмы устойчивости ценопопуляций некоторых видов орхидных Южного Приуралья. – Вестник Оренбургского государственного университета. 4 (Приложение “Биоразнообразие и биоресурсы”): 93–96. http://vestnik.osu.ru/2006_4_1/28.pdf

2. *Перебора Е.А.* 2008. Особенности развития некоторых тубероидных орхидных в условиях Северо-Западного Кавказа. – Экологический вестник Северного Кавказа. 4(2): 106–124. http://ecokavkaz.ru/media/docs/2008/2/2008-2-9.pdf

3. *Шхагапсоев С.Х.* 1998. Орхидные Кабардино-Балкарии. – В сб.: Охрана и культивирование орхидей. Краснодар. С. 12–14.
4. *Красная* книга Кабардино-Балкарской Республики. 2018. Нальчик. 496 с.
5. *Перебора Е.А.* 2003. Типы побегов и жизненные формы орхидных Северо-Западного Кавказа. – Бюллетень Ботанического сада им. И.С. Косенко. 21: 118–180.
6. *Конспект* флоры Кавказа. 2006. Т. 2. СПб. 467 с. https://www.binran.ru/resursy/informatsionnyye-resursy/tekuschie-proekty/caucasian-flora/
7. *Шхагапсоев С.Х.* 2015. Растительный покров Кабардино-Балкарии. Нальчик. 350 с.
8. *Гукежев В.М., Бербекова Н.В., Габаев М.С., Батырова О.А.* 2017. Горные пастбища КБР – реальный источник производства органической мясной продукции. – Вестник экспертного совета. 1(8): 37–41. https://ski.ranepa.ru/about/files/journal_vestnik/VESTNIK_No18_2017.pdf
9. *Работнов Т.А.* 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. – Труды БИН АН СССР. Серия Геоботаника. 6: 7–204.
10. *Уранов А.А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. – Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 2: 7–34.
11. *Животовский Л.А.* 2001. Онтогенетические состояния, эффективная плотность и классификация популяций. – Экология. 1: 3–7.
12. *Жукова Л.А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.
13. *Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М.* 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений. – В сб.: Методы популяционной биологии: Мат. VII Всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар. С. 113–120.
14. *Злобин Ю.А.* 1989. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений. – Ботанический журнал. 74(6): 769–781.
15. *Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В.* 2005. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. – В сб.: Популяции в пространстве и времени: Мат. VIII Всероссийского популяционного семинара. Нижний Новгород. С. 85–98.
16. *Зайцев Г.Н.* 1990. Математика в экспериментальной биологии. М. 296.
17. *Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г.* 2004. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург. 124 с.

Ecological and Biological Characteristics of *Dactylorhiza incarnata* (Orchidaceae) in the Meadow Phytocenoses of the Central Caucasus

V. A. Chadaeva[a], *, G. A. Kyarova[a]

[a] *Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, RAS, Nalchik, Russia*

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

Abstract—We studied variation of morphological characters, ontogenetic structure and vitality of 14 cenopopulations of *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó within the Kabardino-Balkar Republic in 2015–2019. The studies were conducted in the meadow plant communities under different conditions of anthropogenic load (recreation and grazing). The species demonstrates high phytocenotic plasticity of morphological characters (I_p = 41–87%) and high variation of morphological characters ($CV_{\bar{x}\,\text{ср}}$ = 21.42–65.11%) under changing growth conditions. The growth enhancement in the individuals and the maximum increase of the cenopopulation vitality (*IVC* = 1.18–1.23) is observed in undisturbed wet meadows. The increase in proportion of generative individuals in ontogenetic spectra (42.3–57.5%), and the effective reproduction of cenopopulations is registered. Under the growing human-induced stress (recreation and grazing) the vitality of cenopopulations (*IVC* = 0.82–1.12) and proportion of generative individuals (8.8–29.1%) decreased, and the proportion of virginal individuals increased (34.2–42.7%). Herewith, on skelatal soils with low herbage projective cover (70–80%), high renewal is observed in coenopopulations with the individual density of 45.1–58.2 ind./m^2.

Keywords: Dactylorhiza incarnata, cenopopulation, ontogenetic structure, variation of characters, vitality, life strategy

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the state research project 075-00347-19-00 "Features of the meadow and forest ecosystems spatiotemporal dynamics under mountainous conditions (the Western and Central Caucasus of Russia)" of the Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories RAS.

REFERENCES

1. *Stetsuk N.P.* 2006. [General mechanisms of coenopopulation sustainability in some orchidaceous species of the Southern Urals]. – Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. 4 (Suppl. "Natural Sciences"): 93–96. (In Russian) http://vestnik.osu.ru/2006_4_1/28.pdf
2. *Perebora E.A.* 2008. Ecological peculiarities of some tuberous orchids development under the conditions of the Nortern-Western Caucasus. – Ekologicheskiy vestnik Severnogo Kavkaza. 4(2): 106–124. (In Russian) http://ecokavkaz.ru/media/docs/2008/2/2008-2-9.pdf
3. *Shkhagapsoev S.Kh.* 1998. [Orchids of Kabardino-Balkaria]. – In: [Protection and cultivation of orchids]. Krasnodar. P. 12–14. (In Russian)
4. [*Red* Data Book of the Kabardino-Balkarian Republic]. 2018. Nalchik. 496 p. (In Russian)
5. *Perebora E.A.* 2003. [Shoots types and life forms of orchids in the Northwestern Caucasus]. – Byulleten Botanicheskogo sada im. I.S. Kosenko. 21: 118–180. (In Russian)
6. *Caucasian* flora conspectus. 2006. Vol. 2. St. Petersburg. 467 p. (In Russian) https://www.binran.ru/resursy/informatsionnyye-resursy/tekuschie-proekty/caucasian-flora/
7. *Shkhagapsoev S.Kh.* 2015. [Vegetation of Kabardino-Balkaria]. Nalchik. 350 p. (In Russian)
8. *Gukezhev V.M., Berbekova N.V., Gabaev M.S., Batyrova O.A.* 2017. Mountain pastures of the CBD – the real source of the production of organic meat droducts. – Vestnik ekspertnogo soveta. 1(8): 37–41. (In Russian) https://ski.ranepa.ru/about/files/journal_vestnik/VESTNIK_No18_2017.pdf
9. *Rabotnov T.A.* 1950. [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. – Trudy BIN AN SSSR. Seriya Geobotanika. 6: 7–204. (In Russian)
10. *Uranov A.A.* 1975. The age spectrum of coenopopulations as a function of time and energy wave processes. – Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34. (In Russian)
11. *Zhivotovskiy L.A.* 2001. Ontogenetic states, effective density and classification of populations. – Ekologiya. 1: 3–7. (In Russian)
12. *Zhukova L.A.* 1995. [Population life of meadow plants]. Yoshkar-Ola. 224 p. (In Russian)
13. *Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M.* 2004. [Adaptive morphogenesis and eco-cenotic survival strategies of herbaceous plants]. In: [Methods of population biology. Review of the proceedings of VII All-Russian Population Seminar]. Syktyvkar. P. 113–120. (In Russian)
14. *Zlobin Y.A.* 1989. Theory and practice of the vitality pattern estimation in plants cenopopulaitions. – Botanicheskiy zhurnal. 74(6): 769–781. (In Russian)
15. *Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V.* 2005. [Vital strategy of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. cenopopulations in the Bashkir State Reserve]. In: [Methods of population biology. Proceedings of VIII All-Russian Population Seminar]. Nizhniy Novgorod. P. 85–98. (In Russian)
16. *Zaytsev G.N.* 1974. [Population life of meadow plants]. Moscow. 296 p. (In Russian)
17. *Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G.* 2004. [Orchids of the Urals: taxonomy, biology, conservation]. Ekaterinburg. 124 p. (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 68–82

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ И ЗАПАСЫ СЫРЬЯ *TRIFOLIUM PRATENSE* (FABACEAE) В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ НА ТЕРРИТОРИИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

© 2021 г. Н. Б. Прохоренко[1, *], Л. Р. Кадырова[1], Г. В. Демина[1], О. А. Тимофеева[1]

[1]*Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия*

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

Поступила в редакцию 19.02.2020 г.
После доработки 21.08.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Исследованы 8 ценопопуляций *Trifolium pratense* L. из разных местообитаний на территории Республики Татарстан. В работе приводятся результаты анализа связи морфоструктурных параметров растений, потенциальной и реальной семенной продуктивности и запасов фитомассы с величиной экологических факторов. Установлено, что в пределах Республики Татарстан на свежих со средним содержанием минерального азота почвах (юго-запад подтаежной подзоны и юг широколиственной подзоны) ценопопуляции *T. pratense* имеют сравнительно низкую плотность и преимущественно состоят из генеративных растений высокого морфологического статуса. В условиях сухих периодически свежих с низким содержанием азота почв (отмеченных в центре широколиственной подзоны и на западе лесостепной подзоны) формируются ценопопуляции *T. pratense* высокой плотности, состоящие из генеративных и молодых вегетативных растений, причем генеративные растения имеют средний морфологический статус. В ценопопуляциях *T. pratense* высокой плотности выявлена наибольшая урожайность воздушно-сухой надземной фитомассы (около 413–432 кг/га), что позволяет рекомендовать их для заготовки растительного сырья.

Ключевые слова: Trifolium pratense L., плотность ценопопуляций, морфологические параметры, фитомасса, семенная продуктивность, экологические факторы, Республика Татарстан

DOI: 10.31857/S0033994621010106

Клевер луговой *Trifolium pratense* L. – многолетний летнезеленый или летне-зимнезеленый травянистый стержнекорневой с многоглавым каудексом симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим или приподнимающимся побегом [1, 2]. *T. pratense* имеет Евро-Западно-Азиатский ареал, в пределах которого широко распространен в составе луговых и опушечных сообществ, а также по сорным местам и у дорог [1, 3]. Данный вид – ценное кормовое и пищевое, медоносное, красильное и лекарственное растение, используемое в народной медицине. В его надземных органах накапливаются тритерпеноиды, каротиноиды, кумарины, антоцианы, высшие жирные кислоты (пальмитиновая, олеиновая, стеариновая и др.) и их производные, бензол, фенолы, фенолкарбоновые кислоты и их производные, флавоноиды и изофлавоноиды (всего 96 соединений), а также некоторые другие вещества [4–6]. Экспериментально показано, что флавоноиды, накапливающиеся в траве *T. pratense*, оказывают антиаритмическое и антигипертензивное действие [5], изофлавоны замедляют процесс старения кожи, т.к. стимулируют активность остеобластов, оказывают положительное влияние на уровень холестерина [4]. Кроме того, экстракт *T. pratense* при клинических испытаниях обнаруживает эстрогенную и антиоксидантную активность [7, 8], что доказывает его эффективность при лечении симптомов менопаузы. Как показывают исследования, благодаря фитохимическому составу водные и этилацетатные экстракты листьев *T. pratense* эффективно защищают ткани от окислительного стресса, поэтому данный вид можно рассматривать как важный источник биоактивных природных соединений и использовать в качестве пищевой добавки или лечебного средства [9].

В разных местообитаниях виды растений имеют специфическую структуру популяций, семенную продуктивность и интенсивность роста, что отражает определенную степень пластичности вида [10]. При характеристике ресурсов дикорастущих лекарственных растений какого-либо региона важным аспектом исследований выступает анализ структуры их ценопопуляций и урожайности в различных эколого-ценотических усло-

виях [11–13]. Это позволяет выявить растительные сообщества, в составе которых ценопопуляции лекарственных растений можно рекомендовать для сбора лекарственного сырья, а также получения семенной продукции, необходимой для возделывания или реинтродукции.

Республика Татарстан (РТ) охватывает четыре ландшафтные подзоны: южно-таежную и подтаежную подзоны в составе бореальной ландшафтной зоны, широколиственную и лесостепную подзону в составе суббореальной северной семигумидной ландшафтной зоны [14]. При этом в пределах РТ площадь лесостепной подзоны наибольшая и составляет около 35 000 км^2, подтаежной и широколиственной – около 14000 км^2 каждая, южнотаежной – 5000 км^2. В связи с разнообразием ландшафтных подзон на территории РТ актуальны исследования структурного и экологического разнообразия природных ценопопуляций хозяйственно значимых растений, а также механизмов их адаптаций к среде обитания. *T. pratense* широко распространен в составе различных ландшафтов в фитоценозах открытого и полуоткрытого типа и имеет перспективы использования в качестве лекарственного растительного сырья.

Задачи настоящего исследования – выявить экологические характеристики местообитаний *T. pratense*, плотность и структуру его ценопопуляций, семенную продуктивность, а также запасы фитомассы на территории РТ с целью определения наиболее оптимальных условий для формирования высоко продуктивных ценопопуляций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в вегетационные периоды 2018–2019 гг. на территории 5 административных р-нов РТ: Высокогорского, Зеленодольского, Лаишевского, Тетюшского и Спасского. В различных природно-климатических условиях на западе РТ в радиусе около 150 км были исследованы 8 ценопопуляций (ЦП) *Trifolium pratense* (рис. 1). ЦП 1 (Высокогорский р-н) располагается в южно-таежной ландшафтной подзоне, ЦП 2 и 3 (Зеленодольский р-н) – в подтаежной подзоне, ЦП 4 и 5 (Лаишевский р-н), ЦП 6 (Тетюшский р-н) и 7 (Камско-Устьинский р-н) – в широколиственной подзоне. При этом ЦП 6 (Тетюшский р-н) находится на границе с подзоной лесостепи, а ЦП 8 (Спасский р-н) располагается на территории лесостепной подзоны. В каждом из сообществ с участием *T. pratense* закладывалось 5 площадок размером 1 × 1 м^2, на которых выкапывались все растения *T. pratense* для гербаризации и дальнейшего морфометрического анализа. Геоботанические описания растительных сообществ проводились на площади 200–500 м^2 в соответствии с методическими рекомендациями [16].

Оценку условиям местообитания *T. pratense* проводили индикаторными методами по 6 прямодействующим факторам среды с использованием 6 оптимумных экологических шкал Г. Элленберга: освещенность (*L*), температурный режим (*T*), континентальность климата (*K*), влажность почвы (*F*), кислотность почвы (*R*), богатство почвы азотом (*N*) [17, 18]. Значения экологических факторов для местообитания каждой ЦП рассчитывали в программе EcoScaleWin по видовому составу сообществ и обилию видов в них [19, 20].

В процессе морфологического исследования у высушенных генеративных растений определялись следующие параметры: количество генеративных побегов на растении (*NG*), их высота (*H*), общее число соцветий (*NF*), воздушно-сухая фитомасса надземных побегов (*W*), фитомасса репродуктивных органов (*WG*), фитомасса листьев (*WL*), репродуктивное усилие ($RE = WG/W$) и фотосинтетическое усилие ($LWR = WL/W$). Коэффициент продуктивности в разных эколого-ценотических условиях рассчитывали как соотношение между количеством выполненных семян и заложившихся семязачатков, исходя из значений потенциальной и реальной семенной продуктивности соцветия (ПСП и РСП) [21].

При оценке онтогенетического состояния растений учитывали разработки Н.П. Крылова и Т.А. Работнова [22]. Плотность ЦП определяли на метровых площадках, встречаемость – на 10 м трансектах в пределах обследованной площади сообщества. Урожайность в разных местообитаниях определяли путем суммирования воздушно-сухой надземной фитомассы генеративных растений, собранных с 5-метровых площадок.

Все морфометрические данные и значения плотности обработаны статистически в программе Excel с определением среднего и его ошибки, стандартного отклонения и коэффициента вариации. Достоверность различий между средними значениями оценивали с помощью критерия Стьюдента при 5% уровне значимости. Объем выборок исследуемых ЦП составил от 12 до 43 растений. Для всех рассматриваемых факторов среды, морфометрических и популяционных параметров рассчитаны коэффициенты корреляции (R) с использованием пакета программ статистического и биометрико-генетического анализа в растениеводстве и селекции AGROS.

Латинские названия растений в работе приводятся в соответствии с международной базой данных The Plant List [23].

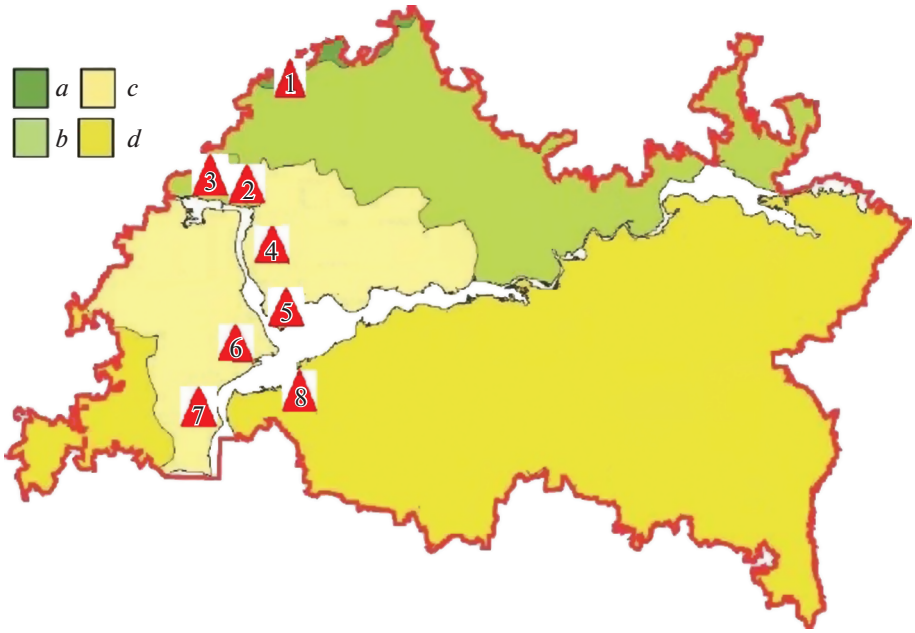


Рис. 1. Расположение исследованных ЦП (1–8) в разных ландшафтных подзонах Республики Татарстан. Карта ландшафтного районирования [15]: *a* – южно-таежная ландшафтная подзона, *b* – подтаежная ландшафтная подзона, *c* – широколиственная ландшафтная подзона, *d* – лесостепная ландшафтная подзона.
Fig. 1. The location of the studied coenopopulations (1–8) in different landscape subzones of the Republic of Tatarstan. Map of landscape zoning [15]: *a* – south taiga landscape subzone, *b* – coniferous-deciduous landscape subzone, *c* – broadleaf landscape subzone, *d* – forest-steppe landscape subzone.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно геоботаническим описаниям, исследуемые ЦП *Trifolium pratense* входят в состав опушечных сообществ (ЦП 1–3), вторичных вейниково-разнотравных (ЦП 4, 5), овсяницево-разнотравных (ЦП 6, 7) и остепненных овсянициево-разнотравных (ЦП 8) лугов (табл. 1). В данных фитоценозах частное проективное покрытие *T. pratense* варьирует в пределах 15–35%. В соответствии с почвенным районированием территории РТ [14] ЦП 1–3 распространены на дерново-подзолистых почвах, ЦП 4–7 – на темно-серых лесных и серых лесных почвах, ЦП 8 – на светло-серых лесных почвах.

Согласно расчету значений экологических факторов на основе шкал Г. Элленберга для местообитаний исследованных ЦП *T. pratense* характерны следующие параметры: освещенность 50% и более от полной (L = 7.03–7.74), климат умеренно теплый (T = 5.65–6.09) от субокеанического до слабо субконтинентального (K = 4.03–4.77), почвы от сухих периодически свежих до свежих (F = = 3.78–4.87), нейтральные или слабокислые (R = = 6.01–7.36), бедные или со средним содержанием минерального азота (N = 3.28–5.45) (табл. 2).

Наиболее сухие почвы характеризуются сравнительно низким содержанием минерального азота, между этими параметрами отмечена высокая положительная корреляция (R = 0.93). В фитоценозах с участием *T. pratense* наибольшее варьирование характерно для параметров почвы. Анализ значений экологических факторов показал, что наименьшее увлажнение почв (сухие периодически свежие) и низкое содержание в них азота отмечено в местообитаниях ЦП 4, 5 (Calamagrostetum varioherbosum, широколиственная подзона) и ЦП 8 (Valesiaca festucetum varioherbosum, лесостепная подзона). Свежие почвы со средним содержанием азота и преимущественно слабокислой реакцией выявлены в местообитаниях ЦП 1 (опушка сообщества Querco-Tilietum nemoroherbosum, южнотаежная подзона), ЦП 2, 3 (опушка сообщества Querco-Tilietum nemoroherbosum, подтаежная подзона), а также ЦП 6, 7 (Festucetum varioherbosum, широколиственная подзона).

Согласно полученным данным, у генеративных растений *T. pratense* в среднем формируется 3–7 генеративных побегов, средняя высота которых в разных районах РТ варьирует от 29 (ЦП 6) до 48 см (ЦП 2) (табл. 3, 4). При этом в разных условиях произрастания на одном растении может формироваться в среднем от 3 (ЦП 8) до 17 (ЦП 3) соцветий. Средние значения общей надземной фитомассы генеративных растений варьирует от 2.4 (ЦП 5) до 8.5 г (ЦП 3). Доля листьев в составе общей фитомассы растения (*LWR*) составляет в среднем от 0.22 до 0.36, в то время как репродуктивное усилие (*RE*) находится в пределах 0.18–0.29.

Таблица 1. Особенности исследованных фитоценозов в разных ландшафтных районах на территории Республики Татарстан
Table 1. Features of the studied phytocoenoses from different landscape subzones of the Republic of Tatarstan

Ландщафтная подзона/ЦП Landscape subzones / Coenopopulation (CP)	Ассоциация Association	Проективное покрытие, %/ количество видов Projective cover, %/ Number of species	Доминирующие виды (проективное покрытие > 12%) Dominant species (projective cover > 12%)
Южнотаежная/ЦП 1 South taiga/CP 1 56°24′54″ с.ш./N 49°11′05″ в.д /E	Опушка Querco-Tilietum nemoroherbosum (восточная экспозиция) Querco-Tilietum nemoroherbosum edge (eastern exposure)	85/36	*Pimpinella saxifraga* L. (50%), *Melilotus officinalis* (L.) Pall. (50%); *Bromus inermis* Leyss., *Centaurea jacea* L., *Cichorium intybus* L., *Clinopodium vulgare* L., *Fragaria vesca* L., *Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F.H. Wigg., *Trifolium hybridum* L., *Trifolium pratense* L. (15%), *Trifolium repens* L.
Подтаежная/ЦП 2 Coniferous-deciduous/CP 2 55°83′68″ с.ш./N 48°78′53″ в.д./E	Опушка Querco-Tilietum nemoroherbosum (южная экспозиция) Querco-Tilietum nemoroherbosum edge (southern exposure)	90/49	*Dactylis glomerata* L. (55%), *Festuca pratensis* Huds. (45%) *Berteroa incana* (L.) DC., *Campanula patula* L., *Dianthus deltoides* L., *Galium mollugo* L., *Lathyrus pratensis* L., *Plantago major* L, *Stellaria graminea* L., *Trifolium hybridum* L., *Trifolium pratense* L. (15%), *Trifolium repens* L.
Подтаежная/ЦП 3 Coniferous-deciduous /CP 3 55°84′34″ с.ш./N 48°73′90″ в.д./E	Опушка Querco-Tilietum nemoroherbosum (южная экспозиция) Querco-Tilietum nemoroherbosum edge (southern exposure)	85/53	*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth (40%), *Trifolium pratense* L. (25%), *Achillea millefolium* L., *Cichorium intybus* L., *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* Huds., *Leontodon autumnalis* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Medicago sativa* L., *Plantago major* L., *Silene viscaria* (L.) Borkh., *Taraxacum officinale* (L.) Webb ex F.H. Wigg., *Trifolium medium* L., *Trifolium repens* L., *Vicia sepium* L.
Широколиственная/ЦП 4 Broadleaf/CP 4 55°53′60″ с.ш./N 49°13′77″ в.д./E	Calamagrostetum varioherbosum	90/36	*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth (70%), *Trifolium pratense* L. (25%), *Centaurea scabiosa* L., *Convolvulus arvensis* L., *Equisetum arvense* L., *Eryngium planum* L., *Leontodon hispidus* L., *Pimpinella saxifraga* L., *Poa angustifolia* L., *Jacobaea vulgaris* Gaertn.

Таблица 1. Окончание

Ландщафтная подзона/ЦП Landscape subzones / Coenopopulation (CP)	Ассоциация Association	Проективное покрытие, %/ количество видов Projective cover, %/ Number of species	Доминирующие виды (проективное покрытие > 12%) Dominant species (projective cover > 12%)
Широколиственная/ЦП 5 Broadleaf/CP 5 55°28′99″ с.ш./N 49°37′23″ в.д./E	Calamagrostetum varioherbosum	65/35	*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth (35%), *Trifolium pratense* L. (25%), *Dianthus fischeri* Spreng., *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin, *Fragaria viridis* Weston, *Hypericum perforatum* L., *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam. (50%), *Pimpinella saxifraga* L., *Prunella vulgaris* L.
Широколиственная/ЦП 6 Broadleaf/CP 6 55°16′50″ с.ш./N 48°96′07″ в.д./E	Festucetum varioherbosum	70/27	*Festuca pratensis* Huds. (50%), *Trifolium pratense* L. (30%), *Astragalus cicer* L., *Carduus crispus* Guirão ex Nyman, *Fragaria viridis* Weston, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lavatera thuringiaca* L., *Lotus corniculatus* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla argentea* L., *Trifolium repens* L.
Широколиственная/ЦП 7 Broadleaf /CP 7 54°92′15″ с.ш./N 48°81′85″ в.д./E	Festucetum varioherbosum	60/20	*Festuca pratensis* Huds. (45%), *Trifolium pratense* L. (35%), *Achillea millefolium* L., *Medicago sativa* L., *Melilotus officinalis* (L.) Pall., *Phleum pratense* L., *Rumex confertus* Willd., *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip., *Trifolium repens* L.
Лесостепная/ЦП 8 Forest-steppe/CP 8 54°97′86″ с.ш./N 49°04′93″ в.д./E	Valesiaca festucetum varioherbosum	90/26	*Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin (45%), *Trifolium pratense* L. (35%), *Achillea millefolium* L., *Artemisia campestris* L., *Astragalus cicer* L., *Cichorium intybus* L., *Medicago falcata* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago media* L., *Poa angustifolia* L., *Scabiosa ochroleuca* L.

Таблица 2. Характеристика местообитаний *Trifolium pratense* в Республике Татарстан по экологическим шкалам Г. Элленберга
Table 2. Characteristics of *Trifolium pratense* habitats in the Republic of Tatarstan according to Ellenberg ecological indicator values

Ландщафтная подзона/ЦП Landscape subzones/ Coenopopulation (CP)	Значения экологических факторов (баллы) Values of ecological indicators (points)					
	L	*T*	*K*	*F*	*R*	*N*
Южнотаежная/ЦП 1 South taiga/CP 1	7.46	5.92	4.51	4.41	7.36	4.75
Подтаежная/ЦП 2 Coniferous-deciduous/CP 2	7.03	5.65	4.03	4.87	6.01	5.22
Подтаежная/ЦП 3 Coniferous -deciduous/CP 3	7.2	5.72	4.28	4.76	6.31	5.06
Широколиственная/ЦП 4 Broadleaf/CP 4	7.37	5.76	4.3	3.78	7.04	3.36
Широколиственная/ЦП 5 Broadleaf/CP 5	7.28	5.95	4.2	3.93	6.85	3.5
Широколиственная/ЦП 6 Broadleaf/CP 6	7.42	5.98	4.21	4.3	7.1	4.46
Широколиственная/ЦП 7 Broadleaf subzone/CP 7	7.74	5.94	4.67	4.57	7.1	5.45
Лесостепная/ЦП 8 Forest-steppe/CP 8	7.44	6.09	4.77	3.99	7.17	3.28

Примечание: *L* – освещенность, *T* – температурный режим, *K* – континентальность климата, *F* – влажность почвы, *R* – кислотность почвы, *N* – богатство почвы азотом.
Note: *L* – light availability, *T* – temperature condition, *K* – climatic continentality, *F* – soil moisture, *R* – soil acidity, *N* – soil richness with nitrogen.

Согласно значениям коэффициента вариации, в наименьшей степени варьирует высота растения (V = 20–40%). Вариабельность остальных параметров выше 40%. Пределы изменчивости числа генеративных побегов (*NG*) в большинстве случаев составляют 40–70%, числа соцветий (*NF*) и общей фитомассы (*W*) – 53–98%, массы листьев (*WL*) и массы соцветий (*WG*) – 65–99%.

Генеративные растения *T. pratense* на свежих почвах со средним содержанием минерального азота в ЦП 2, 3 (подтаежная подзона) и ЦП 6 (юг широколиственной подзоны) отличаются более высоким морфологическим статусом. Так, в ЦП 2, 3, 6 по сравнению с ЦП 4, 5 достоверно выше количество побегов у растений (в 2.5–3.5 раза) и общая надземная фитомасса (в 1.8–4 раза). В ЦП 3 число соцветий (головок) в 1.7–5.7 раз превышает соответствующее значение в ЦП 4, 5, 8. ЦП 4, 5, 8, распространенные в условиях наименьшего увлажнения и минерального богатства почв оказались наименее продуктивными (табл. 4).

Общая надземная фитомасса растения имеет закономерную положительную корреляцию с числом генеративных побегов (R = 0.97; $p < 0.05$), массой репродуктивных органов (R = 0.84; $p < 0.05$) и массой листьев (R = 0.99; $p < 0.05$). Сравнение изменчивости значений влажности (*F*) и богатства (*N*) почвы по шкалам Г. Элленберга с показателем общей надземной фитомассы растений *T. pratense* в разных ЦП показало, что уменьшение влажности и обеспеченности почвы минеральным азотом приводит к снижению их фитомассы в ЦП 4, 5, 8 (рис. 2). Это подтверждается и выявленной положительной корреляцией между общей фитомассой и балльной оценкой влажности почвы (R = 0.86; $p < 0.05$). Сходная закономерность выявлена в отношении связи количества генеративных побегов на растении и массы репродуктивных органов с уровнем влажности почвы (соответственно R = 0.78 и 0.86; $p < 0.05$).

Встречаемость *T. pratense* в изученных сообществах составляет 100%, плотность ЦП варьирует от 3 до 17.2 экз./м^2 в зависимости от экологических условий (табл. 5). Общая надземная фитомасса растения, масса листьев, число генеративных побегов и масса репродуктивных органов имеют тесную отрицательную корреляцию с плотностью ЦП (R = –|0.85–0.89|; $p < 0.05$). В ЦП 4, 5 отмечается наибольшая плотность (16.6–17.2 экз./м^2), в 2–5 раз превышающая плотность других ЦП. Самая низкая плотность *T. pratense* (3–3.8 экз./м^2) выявлена в ЦП 2, 3 и ЦП 6. Для растений в ЦП 2, 3, 6 характерны наибольшие значения общей надземной фитомассы, массы листьев, числа побегов и наименьшая плотность.

Таблица 3. Параметры генеративных растений *Trifolium pratense* в южно-таежной и подтаежной подзонах Республики Татарстан
Table 3. Parameters of *Trifolium pratense* generative plants in south taiga and mixed coniferous-deciduous subzones of the Republic of Tatarstan

Параметры Parameters	ЦП 1 CP 1		ЦП 2 CP 2		ЦП 3 CP 3	
	X mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %
H, см *H*, cm	34.3 ± 1.2	20.3	48.1 ± 5.8	28.9	39.7 ± 3.4	19.7
NG, шт. *NG*, pcs.	3.8 ± 0.5	73.2	5.7 ± 0.6*	38.6	8.6 ± 0.3**	68.7
NF, шт. *NF*, pcs.	11.0 ± 1.8	86.5	11.1 ± 0.5	23.8	16.7 ± 0.2**	53.5
W, г *W*, g	3.6 ± 0.5	81.6	6.0 ± 0.7*	64.9	8.5 ± 0.3***	33.3
WL, г *WL*, g	1.0 ± 0.2	86.6	1.3 ± 0.03	84.3	1.9 ± 0.1***	75.1
WG, г *WG*, g	0.7 ± 0.1	94.02	0.9 ± 0.02	50.3	1.9 ± 0.04***	63.9
LWR	0.3 ± 0.01	30.7	0.2 ± 0.1	20.8	0.2 ± 0.1	32.1
RE	0.2 ± 0.02	52.7	0.2 ± 0.1	42.1	0.2 ± 0.1	23.9
n (объем выборки) *n* (sample size)	32		12		14	

Примечание. *H* – высота; *NG* – количество генеративных побегов на растении; *NF* – общее число соцветий, *W* – общая надземная фитомасса одного растения; *WG* – фитомасса репродуктивных органов; *WL* – фитомасса листьев; *RE* (*WG*/*W*) – репродуктивное усилие; *LWR* (*WL*/*W*) – фотосинтетическое усилие.
* – величина достоверно отличается от соответствующей величины ЦП 1.
** – величина достоверно отличается от соответствующих величин ЦП 1 и 2.
*** – величина достоверно отличается от соответствующих величин ЦП 1, 2 и 4–8 (табл. 4).
Note. *H* – shoot height; *NG* – number of generative shoots per plant; *NF* – total number of inflorescences per plant; *W* – aboveground phytomass of an individual plant; *WG* – inflorescence mass; *WL* – leaf mass; *RE* (*WG*/*W*) – reproductive effort; *LWR* (*WL*/*W*) – photosynthetic effort.
* – the value significantly differs from the corresponding value of the CP 1.
** – the value significantly differs from the corresponding values of CP 1 and 2.
*** – the value significantly differs from the corresponding values of CP 1, 2, and 4–8 (table 4).

Проведенный анализ соотношения оценок экологических факторов (*F* и *N*) и плотности ЦП показал, что с уменьшением влажности и количества минерального азота в почве достоверно увеличивается плотность ЦП *T. pratense* (рис. 3). Это подтверждают значения коэффициентов корреляции между плотностью ЦП и влажностью почвы ($R = -0.87$; $p < 0.05$) и между плотностью и богатством почвы ($R = -0.79$; $p < 0.05$). Наиболее высокая плотность характерна для ЦП 4 и 5, распространенных на сухих периодически свежих почвах с низким содержанием минерального азота.

Разная плотность может быть связана с особенностями самоподдержания ЦП семенным путем. По замечанию Л.А. Жуковой [24] для ЦП стержнекорневых олиго- и поликарпиков характерно резкое варьирование количества генеративных и вегетативных растений, при этом доля генеративных растений может колебаться от 1 до 78%, доля ювенильных растений и их приживаемость составляет от 0 до 20%. По нашим данным в ЦП 4, 5 отмечается значительное участие (около 50%) растений прегенеративного периода, в то же время ЦП 2, 3, 6, 7 состоят только из генеративных растений (рис. 4). Отсутствие молодых вегетативных растений в этих ЦП может быть связано с быстрыми темпами прохождения прегенеративных стадий в условиях повышенной влажности и

Таблица 4. Параметры генеративных растений *Trifolium pratense* в широколиственной и лесостепной подзонах Республики Татарстан
Table 4. Parameters of *Trifolium pratense* generative plants in broadleaf and forest-steppe subzones of the Republic of Tatarstan

Параметры Parameters	ЦП 4 CP 4		ЦП 5 CP 5		ЦП 6 CP 6		ЦП 7 CP 7		ЦП 8 CP 8	
	X mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %	*X* mean	*V*, % coefficient of variation, %
H, см *H*, cm	32.5 ± 2.0	39.9	38.1 ± 1.5	25.9	28.9 ± 0.7	28.4	32.3 ± 1.1	24.1	29.9 ± 0.9	34.5
NG, шт. *NG*, pcs.	2.5 ± 0.4	85.3	2.5 ± 0.2	57.9	7.0 ± 0.9*	58.8	3.5 ± 0.4	44.8	3.3 ± 0.3	63.2
NF, шт. *NF*, pcs.	6.8 ± 1.1	96.2	8.9 ± 1.3	94.1	14.2 ± 1.9	57.6	10.1 ± 1.7	63.8	2.9 ± 0.2**	74.7
W, г *W*, g	2.6 ± 0.4	98.1	2.4 ± 0.3	77.9	5.3 ± 0.9	72.6	3.4 ± 0.5	53.2	3.2 ± 0.5	93.0
WL, г *WL*, g	0.4 ± 0.04	64.5	0.4 ± 0.1	76.9	1.2 ± 0.3	93.7	0.7 ± 0.1	32.8	0.7 ± 0.1	97.7
WG, г *WG*, g	0.6 ± 0.1	94.4	0.4 ± 0.1	87.2	0.8 ± 0.1	68.7	1.1 ± 0.21	75.6	0.7 ± 0.1	98.7
LWR	0.4 ± 0.1	95.9	0.2 ± 0.02	54.5	0.2 ± 0.01	30.2	0.3 ± 0.04	65.2	0.2 ± 0.01	42.4
RE	0.2 ± 0.02	50.01	0.2 ± 0.02	78.9	0.2 ± 0.1	68.7	0.3 ± 0.2	75.6	0.2 ± 0.01	38.6
n (объем выборки) *n* (sample size)	37		43		15		18		38	

Примечание. *H* – высота; *NG* – количество генеративных побегов на растении; *NF* – общее число соцветий, *W* – надземная фитомасса одного растения; *WG* – фитомасса репродуктивных органов; *WL* – фитомасса листьев; *RE* (*WG*/*W*) – репродуктивное усилие; *LWR* (*WL*/*W*) – фотосинтетическое усилие.
* – величина достоверно отличается от соответствующих величин ЦП 4, 5, 7 и 8.
** – величина достоверно отличается от соответствующих величин ЦП 1–3 (табл. 3) и 4–7.
Note. *H* – shoot height; *NG* – number of generative shoots per plant; *NF* – total number of inflorescences per plant; *W* – aboveground phytomass of an individual plant; *WG* – inflorescence mass; *WL* – leaf mass; *RE* (*WG*/*W*) – reproductive effort; *LWR* (*WL*/*W*) – photosynthetic effort.
* – the value significantly differs from the corresponding values of CP 4, 5, 7 and 8.
** – the value significantly differs from the corresponding values of CP 1–3 (tab. 3) и 4–7.

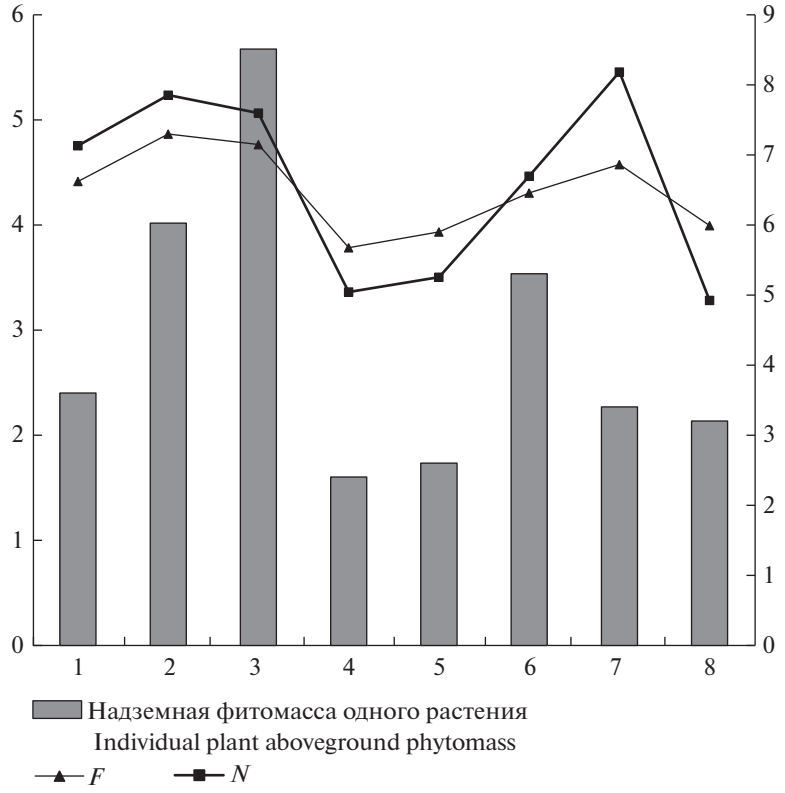


Рис. 2. Соотношение показателей влажности, богатства почвы и надземной фитомассы одного растения в ЦП *Trifolium pratense* на территории Республики Татарстан.
F – влажность почвы, *N* – богатство почвы минеральным азотом.
По горизонтали – ценопопуляции; *по вертикали (левая шкала)* – балльная оценка факторов среды по шкалам Г. Элленберга; *по вертикали (правая шкала)* – надземная фитомасса одного растения, г.
Fig. 2. Correlation of moisture, soil richness and *Trifolium pratense* individual plant aboveground phytomass in coenopopulations in the Republic of Tatarstan.
F – soil moisture, *N* – soil richness with mineral nitrogen.
X-axis – coenopopulations; *y-axis* (*left scale*) – values of environmental factors according to Ellenberg's ecological indicators; *y-axis* (*right scale*) – aboveground phytomass of an individual plant, g.

Таблица 5. Плотность ценопопуляций *Trifolium pratense* на территории Республики Татарстан
Table 5. Density of *Trifolium pratense* coenopopulations in the Republic of Tatarstan

Ландшафтная подзона/ЦП Landscape subzone/Coenopopulation (CP)	Плотность, экз./м^2 Density, ind./m^2
Южнотаежная/ЦП 1 South taiga/CP 1	9.5 ± 4.7
Подтаежная/ЦП 2 Coniferous-deciduous/CP 2	3.0 ± 0.4
Подтаежная/ЦП 3 Coniferous-deciduous/CP 3	3.5 ± 0.3
Широколиственная/ЦП 4 Broadleaf/CP 4	17.2 ± 9.7
Широколиственная/ЦП 5 Broadleaf subzone/CP 5	16.8 ± 4.2
Широколиственная/ЦП 6 Broadleaf/CP 6	4.5 ± 0.9
Широколиственная/ЦП 7 Broadleaf/CP 7	5.0 ± 0.6
Лесостепная/ЦП 8 Forest-steppe/CP 8	8.8 ± 1.8

Примечание: встречаемость *Trifolium pratense* в изученных сообществах составляет 100%.
Note: occurrence of *Trifolium pratense* in the studied communities is 100%.

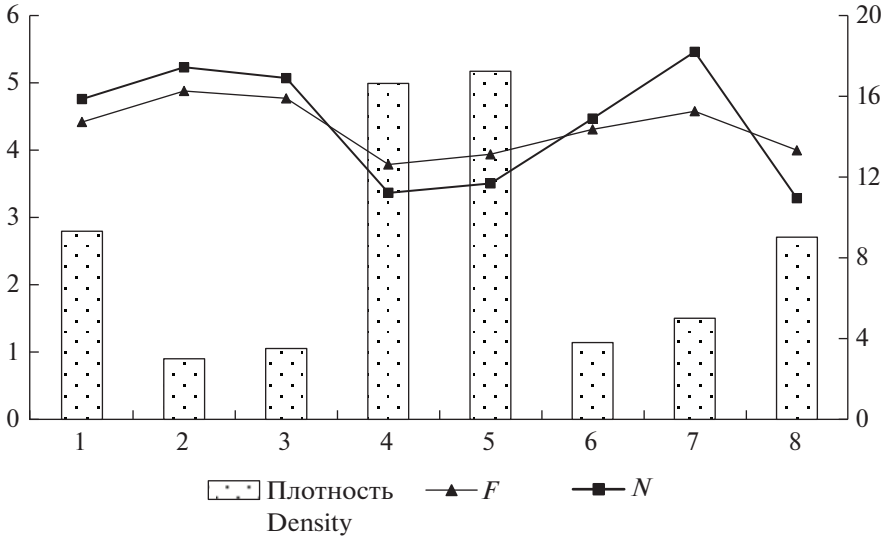


Рис. 3. Соотношение показателей влажности, богатства почвы и плотности ЦП *Trifolium pratense* на территории Республики Татарстан.
F – влажность почвы, *N* – богатство почвы минеральным азотом. *По горизонтали* – ценопопуляции, *по вертикали слева* – балльная оценка факторов среды по шкалам Г. Элленберга, *по вертикали справа* – плотность ценопопуляций, экз./м^2.
Fig. 3. Correlation of moisture, soil richness and density of *Trifolium pratense* coenopopulations in the Republic of Tatarstan.
F – soil moisture, *N* – soil richness with mineral nitrogen. *X-axis* – coenopopulations; *y-axis* (*left scale*) – values of environmental factors according to Ellenberg's ecological indicators; *y-axis* (*right scale*) – density of coenopopulations, inds./m^2.

богатства почвы. В работе Н.П. Крылова и Т.А. Работнова [22] отмечается, что благоприятные условия увлажнения, богатства почвы доступными для растений элементами, а также раннее скашивание сокращают продолжительность пребывания особей *T. pratense* в ювенильном и в виргинильном состояниях, при этом в благоприятных условиях *T. pratense* моно- или дикарпичное растение, в малоблагоприятных – поликарпик.

Выборочное изучение репродуктивных особенностей *T. pratense* (ЦП 1, 4) показало, что коэффициент семенной продуктивности, как соотношение числа выполненных семян и заложившихся семязачатков, находится в пределах 12–40% и его значения сопоставимы с литературными данными. Например, в горных районах Осетии этот показатель у дикорастущего *T. pratense* составляет 25–45% [25]. В ЦП 1 в одном соцветии образуется от 1 до 39 семян, из-за части невыполненных семян реальная семенная продуктивность соцветия в среднем составила 6 семян (табл. 6). Коэффициент продуктивности в этих условиях низкий, около 12%. В соцветиях растений ЦП 4 по сравнению с ЦП 1 формируется в 1.4 раза больше цветков и в 3.7 раз больше семян, при этом коэффициент семенной продуктивности составляет около 40%. Следовательно, значительное участие молодых растений прегенеративного периода и высокая плотность в ЦП 4 объясняется высокой семенной продуктивностью.

По нашим данным, в изученных ценопопуляциях различных ландшафтных подзон на территории РТ запасы сухой надземной фитомассы *T. pratense* варьируют от 170 до 432 кг/га (табл. 7).

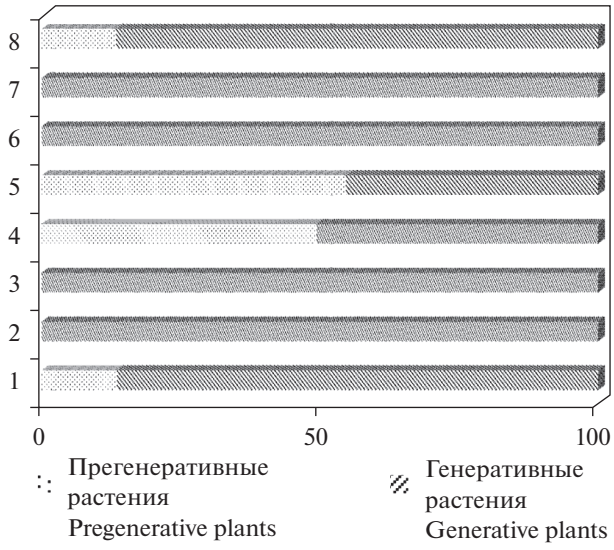


Рис. 4. Соотношение прегенеративных и генеративных растений в ценопопуляциях *Trifolium pratense*.
По горизонтали – доля участия, %; *по вертикали* – ценопопуляции.
Fig. 4. The ratio of pregenerative and generative plants in the *Trifolium pratense* coenopopulations.
X-axis – share of pregenerative and generative plants, %; *y-axis* –coenopopulation.

Таблица 6. Показатели репродукции в изученных ценопопуляциях *Trifolium pratense* на территории Республики Татарстан
Table 6. *Trifolium pratense* reproduction parameters in the studied coenopopulations from the Republic of Tatarstan

Ландшафтная подзона/ЦП Landscape subzone/ Coenopopulation (CP)	Число цветков в соцветии Number of flowers in inflorescence		Число семян в соцветии Number of seeds in inflorescence		Число выполненных семян в соцветии, экз. Number of filled seeds per inflorescence, pcs	Коэффициент продуктивности, % Coefficient of seed productivity,%
	M	*D*	*M*	*D*		
Южнотаежная/ЦП 1 South taiga/CP 1	51.4	10–104	8.9	1–39	6.0	12
Широколиственна/ЦП 4 Broadleaf/CP 4	69.4	47–107	33.0	7–92	26.2	38

Примечание: *M* – среднее значение, *D* – диапазон значений.
Note: *M* – mean value, *D* – range of values.

Таблица 7. Запас растительного сырья *Trifolium pratense* в различных ландшафтных подзонах на территории Республики Татарстан
Table 7. Stock of *Trifolium pratens* aboveground phytomass of in different landscape subzones of the Republic of Tatarstan

Ландщафтная подзона / ЦП Landscape subzones / Coenopopulation (CP)	Надземная фитомасса, воздушно-сухой вес Aboveground phytomass, air-dry weight	
	г/м^2 g/m^2	кг/га kg/ha
Южнотаежная/ЦП 1 South taiga/CP 1	33.8	338
Подтаежная/ЦП 2 Coniferous-deciduous/CP 2	18.6	186
Подтаежная/ЦП 3 Coniferous-deciduous/CP 3	29.8	298
Широколиственная/ЦП 4 Broadleaf/CP 4	43.2	432
Широколиственная/ЦП 5 Broadleaf/CP 5	41.3	413
Широколиственная/ЦП 6 Broadleaf/CP 6	20.1	201
Широколиственная/ЦП 7 Broadleaf/CP 7	17.0	170
Лесостепная/ЦП 8 Forest-steppe/CP 8	28.8	288

На территории Удмуртии (подзона южной тайги) при культивировании *T. pratense* многолетняя среднесортовая урожайность составляет 145–157 кг/га и может варьировать от погодных условий и количества укосов от 40 до 282 кг/га [26]. В то же время, в горах Кабардино-Балкарии в составе горных послелесных лугов на выщелочных черноземах урожайность надземной фитомассы *T. pratense* составляет 2.4–3.5 т/га [27], это в 6–8 раз выше по сравнению с РТ.

Расчеты показали, что сравнительно низкая урожайность надземной фитомассы (170–201 кг/га) *T. pratense* характерна для ЦП 2, 3, 6 и 7, формирующихся на свежих почвах со средним содержанием минерального азота. Это связано с низкой плотностью и наличием в ЦП только генеративных растений высокого морфологического статуса. Наибольшая урожайность надземной фитомассы *T. pratense* (413–432 кг/га) выявлена в ЦП 4, 5 в условиях сухих периодически свежих и бедных

почв, для которых характерны растения среднего морфологического статуса, высокая плотность, участие в составе как генеративных, так и молодых вегетативных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Республики Татарстан частное проективное покрытие *Trifolium pratense* в составе опушечных сообществ (южно-таежная и подтаежная подзоны), вторичных вейниково-разнотравных и овсяницево-разнотравных лугов (широколиственная подзона), а также остепненных овсяницево-разнотравных лугов (лесостепная подзона) варьирует в пределах 15–35%. Условия местообитания ЦП *T. pratense* различаются преимущественно по параметрам почв. В соответствии с экологическими шкалами Г. Элленберга, почвы изученных сообществ по увлажнению составляют ряд от сухих периодически свежих до свежих (F = 3.78–4.87), по содержанию азота – от бедных до средних (N = 3.36–5.45), по кислотности – от нейтральных до слабокислых (R = = 6.01–7.36).

Исследования показали наличие достаточно тесной положительной связи между величиной общей фитомассы растений, числом генеративных побегов, массой репродуктивных органов *T. pratense* и влажностью почвы (R = 0.78–0.86), а также наличие отрицательной связи между плотностью ЦП и уровнем влажности и богатства почвы азотом (R = –0.87 и –0.79).

В сообществах на свежих почвах со средним содержанием азота почв в пределах РТ ЦП *T. pratense* имеют низкую плотность (3–5 экз./м^2), в их составе преобладают генеративные растения высокого морфологического статуса, у которых число генеративных побегов выше в 2.5–3.5 раза, число соцветий – в 1.7–5.7 раз, надземная фитомасса – в 1.8–4 раза, чем у растений других исследованных ЦП.

На наиболее сухих и бедных минеральным азотом почвах в пределах РТ ЦП *T. pratense* образованы растениями низкого морфологического статуса. Однако, в этих условиях ЦП отличаются значительной плотностью (16.6–17.2 экз./м^2) и большой долей участия растений прегенеративного периода (около 50%). Наличие молодых вегетативных растений объясняется высоким коэффициентом семенной продуктивности, значения которого составляют около 40%. По нашим данным для ЦП высокой плотности характерна наибольшая урожайность воздушно-сухой надземной фитомассы (413–432 кг/га). Территории с такими экологическими характеристиками в условиях РТ можно рекомендовать для заготовки сырья *T. pratense*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Республики Татарстан в рамках научного проекта № 18-44-160015.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П.* 2000. Сосудистые растения Татарстана. Казань. 496 с.
2. *Безделев А.Б., Безделева Т.А.* 2006. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток. 295с.
3. *Бобров Е.Г.* 1987. Клевер *Trifolium* L. – В кн.: Флора Европейской части СССР. Л. Т. 6. С. 195–208.
4. *Растительные* ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. 2010. Т.3. Семейства Fabaceae – Apiaceae. СПб.; М. 601с.
5. *Дренин А.А., Ботиров Э.Х.* 2017. Флавоноиды и изофлаваноиды растений рода *Trifolium* L. Структурное разнообразие и биологическая активность. – Химия растительного сырья. 3: 39–53. https://doi.org/10.14258/jcprm.2017031646
6. *Зайцева Н.В., Погуляева И.А.* 2017. Эколого-биохимические особенности растений рода *Trifolium* L., произрастающих в Южной Якутии (на примере г. Нерюнги). – Известия Самарского НЦ РАН. 19 (2): 441–447. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_441_447.pdf
7. *Booth N.L., Overk C.R., Yao P., Burdette J.E., Nikolic D., Chen S.-N., Bolton J.L., Breemen R.B. van, Pauli G.F., Farnsworth N.R.* 2006. The chemical and biologic profile of a red clover (*Trifolium pratense* L.). Phase II clinical extract – J. Altern. Complement. Med. 12(3): 133–139. https://doi.org/10.1089/acm.2006.12.133
8. *Sabudak T., Guler N.* 2009. *Trifolium* L. – a review on its phytochemical and pharmacological profile – Phytother. Res. 23(3): 439–446. https://doi.org/10.1002/ptr.2709
9. *Kaurinovic B., Popovic M., Vlaisavljevic S., Schwartsova H., Vojinovic-Miloradov M.* 2012. Antioxidant Profile of *Trifolium pratense* L. – Molecules. 17(9): 11156–11172. https://doi.org/10.3390/molecules170911156
10. *Злобин Ю.А.* 1989. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань. 145 с.

11. *Созинов О.В., Кузьмичева Н.А.* 2003. Ценопопуляции *Ledum palustre* L. и их сырьевая характеристика в условиях Средненеманской низины (Республика Беларусь). – Растительные ресурсы. 39(3): 55–62. https://elibrary.ru/item.asp?id=17080755

12. *Созинов О.В.* 2015. Морфологические и ресурсные характеристики *Calluna vulgaris* (Ericaceae) в нарушенных фитоценозах северо-запада Республики Беларусь. – Растительные ресурсы. 51(4): 473–490. https://elibrary.ru/item.asp?id=24347081

13. *Созинов О.В., Кузьмичева Н.А.* 2016. Ресурсно-фитохимическая изменчивость и биоэкологическая характеристика *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в сосняке мшистом на орографическом градиенте (Республика Беларусь). – Растительные ресурсы. 52 (2): 202–214. https://elibrary.ru/item.asp?id=25818688

14. *Ландшафты Республики Татарстан*. Региональный ландшафтно-экологический анализ. 2007. Казань. 411с.

15. *Ермолаев О.П., Игонин М.Е.* 2006. Ландшафтное районирование и картографирование региона Среднего Поволжья. – Георесурсы. 2(19): 20–23. https://geors.ru/media/pdf/06_Ermolaev.pdf

16. *Голуб В.Б.* 2011. Использование геоботанических описаний в качестве коллекции образцов для классификации растительности. – Растительность России. 17(18): 70–83. https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.70

17. *Ellenberg H., Weber H.E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D.* 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scr. Geobot. 18: 1–248.

18. *Schaffers A.P., Sýkora K.V.* 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. – Journal of Vegetation Science. 11(2): 225–244. https://doi.org/10.2307/3236802

19. *Зубкова Е.В., Ханина Л.Г., Грохлина Т.И., Дорогова Ю.А.* 2008. Компьютерная обработка геоботанических описаний по экологическим шкалам с помощью программы EcoscaleWin: учеб. пособие. Йошкар-Ола. 96 с.

20. *Экологические* шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений. 2010. Йошкар-Ола. 368с.

21. *Левина Р.Е.* 1981. Репродуктивная биология семенных растений. М. 96 с.

22. *Крылов Н.П., Работнов Т.А.* 1975. Клевер луговой – В сб.: Биологическая флора Московской области. 2. М. С. 89–101.

23. *The Plant List*. 2013. http://www.theplantlist.org

24. *Жукова Л.А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола. 224 с.

25. *Бекузарова С.А., Комжа А.Л., Соколова Л.Б.* 2016. Репродуктивные особенности дикорастущих видов клевера горных фитоценозов. – Бюллетень ГНБС. 120: 49–54.

26. *Касаткина Н.И., Нелюбина Ж.С.* 2016. Продуктивность сортов клевера лугового в условиях Среднего Предуралья. – Аграрная наука Евро-Северо-Востока. 5(54): 31–36. https://www.agronauka-sv.ru/jour/article/view/66/66

27. *Фисун М.Н., Тамахина А.Я., Гадиева А.А.* 2011. Оценка ресурсов *Galega orientalis, Trifolium pratense* и *Lotus corniculatus* (Fabaceae) в фитоценозах горной зоны Кабардино-Балкарии. – Раст. ресурсы. 47(3): 1–8. https://elibrary.ru/item.asp?id=16521924

Trifolium pratense (Fabaceae) Coenopopulation Characteristics and Resources under Different Environmental Conditions in the Republic of Tatarstan

N. B. Prokhorenko[a], *, L. R. Kadyrova[a], G. V. Demina[a], O. A. Timofeeva[a]

[a]Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russia

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

Abstract—Eight *Trifolium pratense* L. coenopopulations from different subzones of the Republic of Tatarstan were studied. A comparative analysis of the effect of environmental factors on plants morphological parameters, potential and real seed productivity and stock of phytomass was carried out. It has been established that coenopopulations of relatively low density (3–5 ind./m^2) with predominantly generative plants of high morphological status in the composition are formed on slightly moist soils with average mineral nitrogen content in the south-west sub-taiga and southern broadleaf forest subzones of Tatarstan. The coenopopulations of high density (16.8–17.2 pieces/m^2) with generative plants of medium morphological status and young vegetative plants (each about 50% of the composition) are found on dry periodically slightly moist soils with low nitrogen content in the central part of the broadleaf subzone. The presence of young vegetative plants in such coenopopulations is associated with high coefficient of real seed productivity (about 40%). The highest aboveground dry phytomass productivity (413–432 kg/ha) was observed in high density coenopopulations, with

both generative and vegetative plants of medium morphological status. *T. pratense* cenopopulations growing in the central part of the broadleaf subzone of the Republic of Tatarstan are recommended for wild harvesting of raw medicinal plant materials and high-quality seeds.

Keywords: Trifolium pratense, Ellenberg indicator values, density of coenopopulations, seed productivity, phytomass productivity

ACKNOWLEDGEMENTS

This research was financially supported by the Russian Foundation for Basic Research and the Government of the Republic of Tatarstan in the framework of scientific project No. 18-44-160015.

REFERENCES

1. *Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikov A.P.* 2000. [Vascular plants of Tatarstan]. Kazan. 496 p. (In Russian)
2. *Bezdelev A.B., Bezdeleva T.A.* 2006. [Life forms of seed plants in the Russian Far East]. Vladivostok. 295 p. (In Russian)
3. *Bobrov E.G.* 1987. [Clover *Trifolium* L.]. – In: [Flora of the European part of the USSR] Leningrad. Vol. 6. P. 195–208. (In Russian)
4. [*Plant* resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Family Fabaceae – Apiaceae]. 2010. Vol. 3. St. Petersburg; Moscow. 601 p. (In Russian)
5. *Drenin A.A., Botirov E.Kh.* 2017. Flavonoids and isoflavones of plants of the genus *Trifolium L.* Structural diversity and biological activity. – Khimiya rastitel'nogo syr'ya. 3: 39–53. https://doi.org/10.14258/jcprm.2017031646 (In Russian)
6. *Zaitseva N.V., Pogulyaeva I.A.* 2017. Ecological and biochemical features of genus *Trifolium* L. plants, growing in South Yakutia (on the example of Neryungri city)]. – Izvestiya Samarskogo NTs RAN. T. 19. № 2(3): 441–447. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_441_447.pdf (In Russian)
7. *Booth N.L., Overk C.R., Yao P., Burdette J.E., Nikolic D., Chen S.-N., Bolton J.L., Breemen R.B. van, Pauli G.F., Farnsworth N.R.* 2006. The chemical and biologic profile of a red clover (*Trifolium pratense* L.). Phase II clinical extract – J. Altern. Complement. Med. 12(3): 133–139. https://doi.org/10.1089/acm.2006.12.133
8. *Sabudak T., Guler N.* 2009. *Trifolium* L. – a review on its phytochemical and pharmacological profile – Phytother. Res. 23(3): 439–446. https://doi.org/10.1002/ptr.2709
9. *Kaurinovic B., Popovic M., Vlaisavljevic S., Schwartsova H., Vojinovic-Miloradov M.* 2012. Antioxidant Profile of *Trifolium pratense* L. – Molecules. 17(9): 11156–11172. https://doi.org/10.3390/molecules170911156
10. *Zlobin Yu.A.* 1989. [Principles and methods for the study of coenotic plant populations]. Kazan. 145 p. (In Russian)
11. *Sozinov O.V., Kuzmicheva N.A.* 2003. Cenopopulations of *Ledum palustre* L. and their plant material characteristics under conditions of Srednenemanskaja Lowland (Republic of Belarus). – Rastitelnye Resursy. 39(3): 55–62. https://elibrary.ru/item.asp?id=17080755 (In Russian)
12. *Sozinov O.V.* 2015. Morphological and resource characteristics of *Calluna vulgaris* (Ericaceae) in disturbed phytocoenosis in the north-west of Belarus. – Rastitelnye Resursy. 51(4): 473–490. https://elibrary.ru/item.asp?id=24347081 (In Russian)
13. *Sozinov O.V., Kuz'micheva N.A.* 2016. Resource and phytochemical variability and ecological characteristic of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) in mossy pine forest on an orographical gradient (Republic of Belarus)]. – Rastitelnye Resursy. 52(2): 202–214. https://elibrary.ru/item.asp?id=25818688 (In Russian)
14. [*Landscapes* of the Republic of Tatarstan. Regional landscape and environmental analysis]. 2007. Kazan. 411 p. (In Russian)
15. *Ermolaev O.P., Igonin M.E.* 2006. [Landscape zoning and mapping of the Middle Volga region]. – Georesursy. 2(19): 20–23. https://geors.ru/media/pdf/06_Ermolaev.pdf (In Russian)
16. *Golub V.B.* 2011. Using vegetation relevés as a sample collection for classification of plant communities. – Vegetation of Russia. 17–18: 70–83. https://doi.org/10.31111/vegrus/2011.17-18.70 (In Russian)
17. *Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulißen D.* 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – Scr. Geobot. 18: 1–248.

18. *Schaffers A.P., Sýkora K.V.* 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. – J. Vegetation Science. 11 (2): 225–244. https://doi.org/10.2307/3236802
19. *Zubkova E.V., Khanina L.G. Grokhlina T.I., Dorogova Yu.A.* 2008. [Computer processing of vegetation relevés by ecological scales using the EcoscaleWin software]: ucheb. posobie. Ioshkar-Ola. 96 p. (In Russian)
20. [*Ecological* scales and methods for analyzing ecological diversity of plants]. 2010. Ioshkar-Ola. 368 p. (In Russian)
21. *Levina R.E.* 1981. [Reproductive Biology of Seed Plants]. Moscow. 96 p. (In Russian)
22. *Krylov N.P., Rabotnov T.A.* 1975. [Red clover]. – In: [Biological flora of Moscow Region]. 2: 89–101. (In Russian)
23. *The Plant* List. 2013. http://www.theplantlist.org
24. *Zhukova L.A.* 1995. [Population life of meadow plants]. Ioshkar-Ola. 224 p. (In Russian)
25. *Bekuzarova S.A., Komzha A.L., Sokolova L.B.* 2016. Reproductive characteristics of wild-growing *Trifolium* within mountain phytocenoses. – Byulletin SNBG. 120: 49–54. (In Russian)
26. *Kasatkina N.I., Nelyubina Zh.S.* 2016. Productivity of red clover varieties in conditions of the Middle Urals]. – Agrarnaya nauka Evro-Severo-Vostoka. 5(54): 31–36. (In Russian) https://www.agronauka-sv.ru/jour/article/view/66/66
27. *Fisun M.N., Tamakhina A.Ya., Gadieva A.A.* 2011. The estimation of herb resources of *Galega orientalis*, *Trifolium pratense* and *Lotus corniculatus* (Fabaceae) in the phytocoenoses of Kabardino-Balkaria mountain areas. – Rastitelnye Resursy. 47(3): 1–8. (In Russian) https://elibrary.ru/item.asp?id=16521924

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 83–88

ИНТРОДУКЦИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ИНТРОДУКЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ *CARYA OVATA* (JUGLANDACEAE) В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

© 2021 г. Г. А. Фирсов[1], *, О. А. Гаврилова[1]

[1]*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург, Россия*

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

Поступила в редакцию 30.04.2020 г.
После доработки 07.07.2020 г.
Принята к публикации 16.09.2020 г.

В Ботаническом саду Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге *Carya ovata* (Mill.) K. Koch известна с 1887 г., в современной коллекции с 1947 г. Исследование 2018–2019 гг. показало высокое качество пыльцевых зерен. Первое плодоношение отмечено в 2011 г. в возрасте 65 лет. Семенное потомство получено в 2019 г., грунтовая всхожесть семян 29%. Гикори образует хорошо развитое необмерзающее одноствольное дерево с густой кроной и крупными листьями. Сроки прохождения фенофаз сезонного развития соответствуют местному календарю природы, заморозками не повреждается. Этот вид является одним из лучших представителей орехоплодных деревьев Северной Америки, его можно рекомендовать для озеленения г. Санкт-Петербурга.

Ключевые слова: Carya ovata, интродукционный потенциал, состояние, жизнеспособность пыльцы, всхожесть семян, фенология, г. Санкт-Петербург

DOI: 10.31857/S0033994620040032

Род *Carya* Nutt. включает около 18 видов из Северной Америки и Восточной Азии. Гикори – однодомные листопадные деревья, редко кустарники. Как и многие другие североамериканские виды деревьев, для полной реализации потенциала роста и развития гикори требуют жаркого влажного лета. Пять китайских видов происходят из районов, располагающихся в нижних высотных поясах, и больше пригодны для южных широт. А адаптационные возможности вида карии из Мексики в европейской культуре вообще не изучены [1].

Кария овальная *C. ovata* (Mill.) K. Koch (Juglandaceae) происходит из восточных штатов США и считается у себя на родине (наряду с пеканом) одним из лучших плодовых деревьев [2, 3]. Этот вид имеет большое экономическое значение, дает крупные, тонкокорые плоды со сладким ароматным ядром [3–5]. В русскоязычной литературе она известна как кария овальная, или белая, ее еще называют косматой, или северо-каролинской. В природе это теневыносливое дерево до 45 м высотой с диаметром ствола до 1.5 м. Вид распространен на большей части Востока Северной Америки от Квебека в Канаде до Мексики на юге [6]. Поднимается до высоты 600 м над уровнем моря [5], хорошо себя чувствует в предгорьях, на низменностях и в долинах рек. Это редкий представитель дубово-кариевых твердолиственных лесов. Ее орехи в осеннее время являлись основным продуктом питания у многих племен американских индейцев [5]. Европейские переселенцы быстро узнали от индейцев об использовании орехов. Дерево легко отличить в природе, что помогает при сборе плодов. Орехи имеют толстые мясистые оболочки [7], которые при созревании обычно усыхают и растрескиваются [6]. В США выведены отборные формы гикори по качеству плодов [3].

Древесина *C. ovata* с ядром, светло-коричневая, очень тяжелая, мелковолокнистая, плотная, эластичная, прочная. Как и древесина других видов карий, является высококачественным топливом [5]. У себя на родине шла на изготовление различных инструментов, корзин и повозок.

Вид имеет крупные, опушенные темно-коричневые почки, непарноперистые листья с 5-ю крупными листочками до 18 см длиной и 6 см шириной, красновато-коричневые молодые побеги и угловатые орехи. Дает пневую поросль и корневые отпрыски. В культуру введен с 1629 г. [8]. Всхожесть семян сохраняется до одного года [9]. Осенью дерево декоративно яркой желтой окраской листьев. Качество пыльцы карии овальной ранее не изучали.

В Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН *C. ovata* испытывалась короткое время в 1887–

1889 гг. [10], очевидно, быстро вымерзла. Затем повторно получена семенами из Батуми (Грузия), посев и всходы относятся к 1947 г. Изученный экземпляр растет на участке 17, в регулярной части парка. Зимостойка, устойчива в культуре и хорошо выносит условия городской среды. Недостатком является трудность размножения, до недавнего времени размножить ее не удавалось.

Цель настоящей работы состояла в определении потенциала вида для выращивания *Carya ovata* в условиях г. Санкт-Петербурга.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужил экземпляр растения *C. ovata* (Mill.) K. Koch, произрастающий в парке-дендрарии Ботанического сада Петра Великого БИН РАН. Фенологические наблюдения проводились по методике Н.Е. Булыгина [11]. Зимостойкость оценивалась по шкале П.И. Лапина [12]. Посев свежесобранных семян был произведен на гряду питомника под зиму, в обычную садовую почву на глубину около 5 см. Весной следующего года оценивали всхожесть семян (%) и размеры сеянцев первого года жизни.

В 2018–2019 гг. в период цветения с изучаемого экземпляра была собрана пыльца для определения ее качества и морфологических особенностей. Фертильность пыльцевых зерен изучали с помощью традиционного ацетокарминового метода, для определения процентного содержания фертильных зерен подсчет их числа производился не менее чем в 10 полях зрения [13]. Для палиноморфологических описаний и измерений зерна обрабатывали по стандартному ацетолизному методу [14], изучали с помощью светооптического микроскопа (СМ) Микмед-6 при увеличениях 20 × 10 и 40 × 10 и 100 × 10 в лаборатории палинологии БИН РАН. Исследования на конфокальном лазерном сканирующем LSM-780 (КЛСМ) и сканирующем электронном микроскопах JEOL JSM-6390 (СЭМ) проводили в Центре Коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” БИН РАН.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пыльцевые зерна у образца карии сплющенные, гетерополярные, 3-поровые, в очертании с полюса округлые или округло-треугольные, с экватора овальные, полярная ось 19–20 мкм, экваториальный диаметр 37–43 мкм (рис. 1). Апертуры простые – поры. Три поры расположены на одной полусфере в районе экватора на равном расстоянии друг от друга и чуть сдвинуты в сторону одного из полюсов. Округлые поры без ободка немного погруженные, 3–4 мкм в диаметре. Экзина толщиной 1.5–2.4 мкм, КЛСМ показывает более или менее равномерную по толщине спородерму с мощным толстым тектумом и очень тонкими инфратектумом с подстилающим слоем (рис. 1: 4). В СЭМ наблюдается микрошипиковатая поверхность (рис 1: 3). Пыльцевые зерна указанного образца характеризуются однотипностью и одноразмерностью, отклоняющихся или мелких форм, нераспавшихся тетрад не было обнаружено. Морфологически неправильные зерна часто свидетельствуют о низком качестве пыльцы [15]. В течение двух лет у карии выявлялась очень высокая фертильность пыльцевых зерен 98.5–98.7% (рис. 1: 1–2), что подтверждает нормальное состояние мужской генеративной сферы и возможности семенного размножения.

Морфология пыльцы рода, как и всего семейства ореховых, активно изучалась в середине XX в. на светооптическом уровне [16–19] поскольку их ископаемые остатки широко встречаются в третичных отложениях. *Carya* вместе с *Juglans* L. и *Pterocarya* Kunth. участвовали в формировании обширных листопадных лесов северной умеренной зоны вплоть до среднего плейстоцена, такое обширное распространение позволило им быть хорошим индикатором климатов прошлого. В Европе в настоящее время представители рода *Carya* естественно не произрастают, только культивируются, хотя в ископаемом состоянии часто обнаруживаются. Пыльцевые зерна гикори в основном среднего размера, трехпоровые, гетерополярные, хорошо отличаются как от пыльцы других ореховых, так и от остальных покрытосеменных. Однако внутри рода виды слабо различимы, только размерами и, по имеющимся данным [16], у некоторых видов обнаружены 4–5 поровые зерна. Размер пыльцевых зерен важен для ботанической идентификации в условиях ограниченной (палео)экологической информации. Некоторые авторы [17] считали, что плохие условия произрастания могут оказывать значительное влияние на размеры пыльцевых зерен. В ряде работ [16, 18, 19] представлены размеры пыльцевых зерен гикори из естественных условий произрастания. Колебания большего (экваториального) диаметра пыльцы *C. ovata* составляют 36.72–51.00 мкм [19], 43–52 мкм [17], 42.0–61.2 мкм [16]. Наши данные (экваториальный диаметр 37–43 мкм) соответствуют нижним границам указанных параметров. Таким образом, можно предположить, что, несмотря на очень высокие показатели фертильности пыльцы, условия произрастания в Санкт-Петербурге не являются оптимальными для мужской репродуктивной сферы.

Первое упоминание вида в коллекции Ботанического сада БИН РАН содержится в работе А.Г. Головача [20], именно этот экземпляр сохранился. К концу 1970-х гг. он достигал 1.95 м в высоту при диаметре ствола 2 см, зимостойкость соответство-

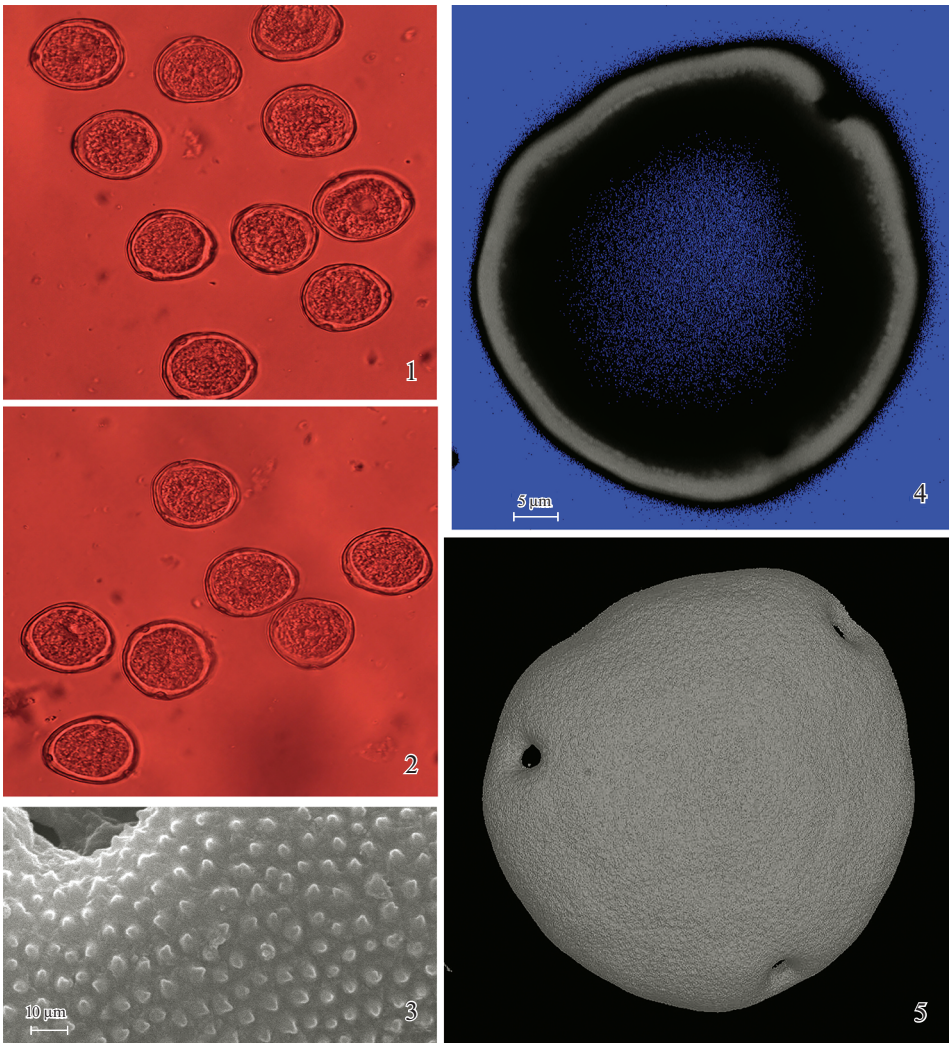


Рис. 1. Пыльцевые зерна *Carya ovata*.
1, 2 – фертильные пыльцевые зерна, окрашенные ацетокармином, в двух полях зрения (СМ), × 400; 3 – поверхность пыльцевого зерна (СЭМ), 4 – оптический срез через оболочку пыльцевого зерна (КЛСМ), 5 – общий вид с полюса реконструированного пыльцевого зерна (КЛСМ).
Масштабная линейка: 3 – 10 мкм; 4, 5 – 5 мкм.
Fig. 1. Pollen grains of *Carya ovata*.
1, 2 – fertile pollen grains stained with acetocarmine in two fields of vision (LM), × 400; 3 – pollen ornamentation (SEM); 4 – optical section through the sporoderm of the whole pollen grain (CLSM); 5 – polar view of the reconstructed pollen grain (CLSM).
Scale bar: 3 – 10 µm; 4, 5 – 5 µm.

вала 2 баллам по шкале автора (гибнут концы побегов), цветение и плодоношение отсутствовало.

При подготовке монографии “Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда” Н.Е. Булыгин с соавторами [21] отнесли карию овальную к незимостойким видам (IV группа зимостойкости), она встречалась в вегетативном состоянии, и только в дендрологических коллекциях. Г.А. Фирсовым с соавторами [22] отмечено успешное выращивание *Carya ovata* в Ботаническом саду Петра Великого на Аптекарском острове и хорошее ее состояние. Первое плодоношение этого вида здесь зафиксировано в 2011 г. в возрасте 65 лет – впервые в Санкт-Петербурге. За прошедшие 7 лет плодоношение было эпизодическим, слабым и нерегулярным, в средней и верхней части кроны. Свежесобранные семена урожая 2018 г. были посеяны 12 октября 2018 г. под зиму на гряду дендропитомника. Всходы появились весной 2019 г., всхожесть составила 29%. Высота сеянцев первого года жизни к осени 2019 г. достигала 2–3 см.

На основе наблюдений в другом интродукционном центре города – дендрарии Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета, Э.Л. Вольф [23] отнес этот вид карии к слабозимостойким и вымерзающим видам

(IV–V группа зимостойкости по его шкале), растение находилось в вегетативном состоянии. Затем, очевидно, вымерзло. Повторно сведения о карии появилась у Н.М. Андронова [24], был отмечен лишь год появления всходов (1954 г.). В более поздних публикациях по этой коллекции вид отсутствует.

В Ботаническом саду Петра Великого сроки прохождения фенофаз сезонного развития карии соответствуют местному календарю природы, цветет на первом феноэтапе “начала лета” (по Н.Е. Булыгину [25]), плоды созревают на феноэтапах “золотой осени”, заморозками не повреждается. В условиях потепления климата [26] уровень адаптированности этого вида в начале XXI в. не снизился. Побеги вызревают полностью и зимой не обмерзают. Уже на втором феноэтапе подсезона “разгара весны” при распускании почек растение становится декоративным благодаря своим красно-коричневатым почечным чешуям. Весной декоративность могут несколько снижать оставшиеся засохшие прошлогодние листья. Кария овальная очень привлекательна осенью, когда листья окрашиваются в яркие желтые тона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, наше исследование показало высокий потенциал для выращивания *Carya ovata* в г. Санкт-Петербурге. В Ботаническом саду Петра Великого этот вид образует хорошо развитое необмерзающее одноствольное дерево с густой кроной и крупными листьями. Устойчив к болезням и вредителям. Выявлено высокое качество пыльцевых зерен. Первое плодоношение отмечено в 2011 г. в возрасте 65 лет. Семенное потомство получено в 2019 г.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме “Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)”, № АААА-А18-118032890141-4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Grimshaw J., Bayton R.* 2009. New Trees: Recent Introductions to Cultivation. Royal Botanic Gardens, Kew. 976 p.
2. *Bean W.J.* 1976. Trees and Shrubs Hardy in the British Isles. Eighth Edition Revised. V. 1 (A-C). London. 845 p. https://www.beanstreesandshrubs.org
3. *Wyman D.* 1990. Trees for American Gardens. Third Edition. New York. 501 p.
4. *Hilllier J., Coombes A.* 2003. The Hillier Manual of Trees and Shrubs. England. 512 p.
5. *Элайс Т.С.* 2014. Североамериканские деревья. Определитель. Перевод с англ. Новосибирск. 959 с.
6. *Kozlowski G., Betrisey S., Song Y.* 2018. Wingnuts (*Pterocarya*) and walnut family. Relict trees: linking the past, present and future. Fribourg. 126 p.
7. *Stone D.E.* 1997. Juglandaceae. – In: Flora of North America. V. 3. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500320
8. *Rehder A.* 1949. Manual of Cultivated Trees and Shrubs Hardy in North America. New York. 996 p.
9. *Керн Э.Э.* 1934. Важнейшие иноземные древесные породы, пригодные для разведения в СССР. Ботанические, биологические, лесоводственные сведения о них, их лесохозяйственное значение и техническая пригодность. Л. 177 с.
10. *Связева О.А.* 2005. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (к истории введения в культуру). СПб. 384 с.
11. *Булыгин Н.Е.* 1979. Фенологические наблюдения над древесными растениями. Л. 97 с.
12. *Лапин П.И.* 1967. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции. – Бюлл. ГБС АН СССР. 65: 13–18.
13. *Паушева З.А.* 1988. Практикум по цитологии растений. М. 271 с.
14. *Erdtman G.* 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stokholm. 539 p.
15. *Гаврилова О.А., Тихонова О.А.* 2017. К репродуктивной биологии отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae. – Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции 178(4): 100–118. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-4-100-118
16. *Stachurska A.* 1961. Morphology of pollen grains of the Juglandaceae. – Monographiae Botanicae. 12: 121–143. https://pbsociety.org.pl/journals/index.php/mb/article/view/mb.1961.005/7137
17. *Stone D.E.* 1963. Pollen size in hickories (*Carya*). – Brittonia. 15(3): 208–214. https://link.springer.com/article/10.2307/2805161
18. *Куприянова Л.А.* 1965. Палинология сережкоцветных (Amentiferae). М.-Л. 215 с.
19. *Whitehead D.R.* 1965. Pollen morphology in the Juglandaceae, II: survey of the family. – Journal of the Arnold Arboretum. 46(4): 369–410. https://www.jstor.org/stable/43782676
20. *Головач А.Г.* 1980. Деревья, кустарники и лианы Ботанического сада БИН АН СССР. Л. 188 с.

21. *Булыгин Н.Е., Связева О.А., Фирсов Г.А.* 1991. Дендрологические фонды садов и парков Ленинграда. Ленинград. 66 с. Деп. в ВИНИТИ 28.06.91. № 2790-В91.
22. *Фирсов Г.А., Васильев Н.П., Федорова Н.Э.* 2015. Семейство Juglandaceae в коллекции Ботанического сада Петра Великого на Аптекарском острове. – Hortus Bot. 10:113–126. http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=2681
23. *Вольф Э.Л.* 1917. Наблюдения над морозостойкостью деревянистых растений. – Тр. бюро по прикл. ботан. 10(1): 1–146.
24. *Андронов Н.М.* 1962. Деревья и кустарники дендрологического сада Ленинградской лесотехнической академии им. С.М. Кирова. Л. 112 с.
25. *Булыгин Н.Е.* 1982. Биологические основы дендрофенологии. Л. 80 с.
26. *Фирсов Г.А.* 2014. Древесные растения ботанического сада Петра Великого (XVIII–XXI вв.) и климат Санкт-Петербурга. – Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН): тр. межд. науч. конф. СПб.: 208–215. https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_300-years/Proceedings_300-years_Firsov.pdf

Arboricultural Potential of *Carya ovata* (Juglandaceae) in Saint-Petersburg (Russia)

G. A. Firsov[a], *, O. A. Gavrilova[a]

[a]*Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia*

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

Abstract—*Carya ovata* (Mill.) K. Koch has been known at Peter the Great Botanic Garden of the Komarov Botanical Institute RAS since 1887, and in modern collection – since 1947. It has grown into a well-developed winter hardy tree with single trunk and rich dense crown with large leaves. The investigation of 2018–19 has shown the high quality of its pollen grains. The tree first fruited in 2011, at the age of 65. Seed offspring were obtained in 2019, with the field germination rate of 29%. In St. Petersburg *C. ovata*'s dates of phenological development stages corresponded to the local nature's calendar. The tree is not damaged by spring and autumn frosts. The species, being one of the best fruit trees of North America, may be recommended for city planting in St. Petersburg.

Keywords: shagbark hickory, *Carya*, state, arboricultural potential, pollen, Saint-Petersburg

ACKNOWLEDGMENTS

The work was carried out as part of the institutional research project "Collections of living plants of Peter the Great Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (history, modern state, prospects of development and usage), number AAAA-A18-118032890141-4.

REFERENCES

1. *Grimshaw J., Bayton R.* 2009. New Trees: Recent Introductions to Cultivation. Royal Botanic Gardens, Kew. 976 p.
2. *Bean W.J.* 1976. Trees and Shrubs Hardy in the British Isles. Eighth Edition Revised. Vol. 1 (A-C). London. 845 p. https://www.beanstreesandshrubs.org
3. *Wyman D.* 1990. Trees for American Gardens. Third Edition. New York. 501 p.
4. *Hilllier J., Coombes A.* 2003. The Hillier Manual of Trees and Shrubs. England. 512 p.
5. *Elais T.C.* 2014. [Field Guide to North American Trees]. Transl. from Engl. Novosibirsk. 959 p. (In Russian)
6. *Kozlowski G., Betrisey S., Song Y.* 2018. Wingnuts (*Pterocarya*) and walnut family. Relict trees: linking the past, present and future. Natural History Museum Fribourg, Switzerland. 126 p.
7. *Stone D.E.* 1997. Juglandaceae. – In: Flora of North America. Vol. 3. http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500320
8. *Rehder A.* 1949. Manual of Cultivated Trees and Shrubs Hardy in North America. New York. 996 p.
9. *Kern E.E.* 1934. [The most important foreign tree species suitable for cultivation in the USSR. Botanical, biological, silvicultural information on them, their forestry value and technical suitability]. Leningrad. 177 p. (In Russian)
10. *Svyazeva O.A.* 2005. [Trees, shrubs and lianas in the park of the Botanical Garden of V.L. Komarov Botanical Institute. (on the history of the introduction to culture).] St-Petersburg. 384 p. (In Russian)
11. *Bulygin N.E.* 1979. [Phenological observations of woody plants.] Leningrad. 97 p. (In Russian)
12. *Lapin P.I.* 1967. [Seasonal rhythm of development of woody plants and its importance for introduction.] – Byull. GBS AN SSSR. 65: 13–18. (In Russian)
13. *Pausheva Zh.A.* 1988. [Workshop on Plant Cytology]. Moscow. 271 p. (In Russian)

14. *Erdtman G.* 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stokholm. 539 p.
15. *Gavrilova O.A., Tikhonova O.A.* 2017. On reproductive biology of distant hybrids in the Grossulariaceae family. – Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 178(4):100–118. https://doi.org/10.30901/2227-8834-2017-4-100-118
16. *Stachurska A.* 1961. Morphology of pollen grains of the Juglandaceae. – Monographiae Botanicae. 12: 121–143. https://pbsociety.org.pl/journals/index.php/mb/article/view/mb.1961.005/7137
17. *Stone D.E.* 1963. Pollen size in hickories (*Carya*). – Brittonia. 15(3): 208–214. https://link.springer.com/article/10.2307/2805161
18. *Kupriyanova L.A.* 1965. The palynology of Amentiferae. Moscow-Leningrad. 215 p. (In Russian)
19. *Whitehead D.R.* 1965. Pollen morphology in the Juglandaceae, II: survey of the family. – Journal of the Arnold Arboretum. 46(4): 369–410. https://www.jstor.org/stable/43782676
20. *Golovach A.G.* 1980. [Trees, shrubs and vines of the Botanical Garden of the BIN of the USSR Academy of Sciences]. Leningrad. 188 p. (In Russian)
21. *Bulygin N.E., Svyazeva O.A., Firsov G.A.* Dendrological funds of the gardens and parks of Leningrad. Leningrad. 66 p. (In Russian)
22. *Firsov G.A., Vasiljev N.P., Fedorova N.E.* 2015. Family Juglandaceae in the collection of the Botanical Garden of Peter the Great on Aptekarsky Island. – Hortus Bot. 10:113–126. http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=2681 (In Russian)
23. *Volf E.L.* 1917. [Observations on the frost resistance of woody plants]. – Tr. Byuro po Prikl. Botan. 10(1): 1–146. (In Russian)
24. *Andronov N.M.* 1962. [Trees and shrubs of the arboretum of the Leningrad Forestry Academy named after S.M. Kirov. Leningrad]. 112 p. (In Russian)
25. *Bulygin N.E.* 1982. Biological bases of dendrophenology. Leningrad. 80 p. (In Russian)
26. *Firsov G.A.* 2014. Woody plants of Peter the Great Botanic Garden (XVIII–XXI centuries) and the climate of Saint-Petersburg. – In: [The botany: history, theory, practice (To the 300th anniversary of V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference]. St-Petersburg: 208–215. https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_300-years/Proceedings_300-years_Firsov.pdf (In Russian)

РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ, 2021, том 57, вып. 1, с. 89–95

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

СОДЕРЖАНИЕ ЦИКЛОСИВЕРСИОЗИДОВ В ОБРАЗЦАХ *ASTRAGALUS PTEROCEPHALUS* (FABACEAE) РАЗНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ (РЕСПУБЛИКА УЗБЕКИСТАН)

© 2021 г. М. А. Агзамова[1], Р. П. Закирова[1, *]

[1]*Институт химии растительных веществ им. акад. С.Ю. Юнусова АН РУз г. Ташкент, Республика Узбекистан*

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

Поступила в редакцию 04.05.2020 г.
После доработки 24.10.2020 г.
Принята к публикации 10.12.2020 г.

Исследовано содержание циклоартановых соединений *Astragalus pterocephalus* Bunge в зависимости от места произрастания, а также изучена их ростостимулирующая активность. Выявлено, что содержание веществ в корнях со стеблями зависит от места произрастания растения *A. pterocephalus*. Максимальный выход циклосиверсиозидов F и E оказался в образцах, собранных в Самаркандской и Сурхандарьинской обл. Республики Узбекистан. В этих же образцах содержится циклосиверсиозид C и только в растительном материале, собранном в Сурхандарьинской обл. обнаружен циклосиверсиозид A. Все исследуемые тритерпеновые гликозиды содержат в своем составе по два сахарных остатка. В циклосиверсиозидах A, C и E – два остатка ксилозы, в циклосиверсиозиде C имеется одна ацетатная группа в молекуле ксилопиранозного остатка при C-3 генина, а в циклосиверсиозиде A – два ацильных заместителя при той же ксилозе. Циклосиверсиозид F характерен двумя разными остатками сахаров, в виде ксилозы при C-3 и глюкозы при C-6. Исследована ростостимулирующая активность основных гликозидов данного вида – циклосиверсиозидов F и E. Сравнительное изучение ростостимулирующей активности показало, что при воздействии на семена однодольного растения пшеницы вещества не оказывали значительного действия, тогда как на культуре хлопчатника, представителя двудольных, активность была высокой, что говорит о специфичности их действия.

Ключевые слова: Astragalus pterocephalus Bunge, колоночная хроматография, циклосиверсиозиды E, F, C, A, ростостимулирующая активность

DOI: 10.31857/S0033994621010039

Одной из актуальных проблем современной фитофизиологии является изучение влияния биотических и абиотических факторов на синтез вторичных метаболитов. Эти факторы выступают в качестве экологических сигналов, обеспечивающих биохимическую адаптацию растений к существованию в биоценозах [1, 2]. Компонентный состав биологически активных низкомолекулярных соединений может быть специфичным на уровне различных таксономических групп (порядков, семейств, родов, видов), а также зависит от многих факторов – климатических условий региона, географического положения, состава и свойств почвы [3–5].

В Институте химии растительных веществ им. акад. С.Ю. Юнусова Академии наук Республики Узбекистан (ИХРВ АН РУз) в растениях рода *Astragalus* были впервые обнаружены циклоартановые гликозиды [6, 7]. Гликозиды циклоартанового ряда имеют в молекуле циклопропановое кольцо. В спектре ПМР в высоком поле наблюдают сигналы двух протонов в виде дублетов системы *AB* при δ 0.36 и 0.70, характерные циклопропановому кольцу и сигналы семи метильных групп, что позволяет отнести соединение к тритерпеноидам циклоартанового ряда. Сигналы четвертичных углеродных атомов при δ 19.99, 28.14 и метиленового углеродного атома при δ 31.00 в спектре ЯМР C^{13} также характерны для 9,19-трехчленного цикла циклоартановых гликозидов. В ИК-спектре при 3040 $см^{-1}$ наблюдается полоса поглощения, отнесенная к валентным колебаниям CH_2-группы циклопропанового кольца. Общим генином для всех соединений является циклосиверсигенин.

Тритерпеновые гликозиды ряда циклоартана обладают гипохолестеринемической, гипотензивной, кардиотонической активностями, ингибируют процессы окисления липидов, проявляют седативную и противовоспалительную активности [8–10].

Astragalus pterocephalus Bunge является источником ряда тритерпеноидов циклоартанового ряда. В растении обнаружены гликозиды – циклосиверсиозиды A, C, E и F [11, 12]. Этот вид растения распространен по всей территории Республики Узбекистан, в большей степени Кашкадарьинской и Сурхандарьинской областях, растет на щебнистых, каменистых и мелкоземистых склонах гор на высоте 1500–3000 м [13].

Целью настоящей работы было изучение содержания циклоартановых соединений в растениях *A. pterocephalus* в зависимости от места произрастания и их ростостимулирующей активности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Образцы растений собирали и заготавливали в июле месяце в фазу цветения. Экстракция растительного сырья (корни со стеблями) проводилась 96%-ным метиловым спиртом при комнатной температуре четырехкратно. При проведении каждой экстракции на 1 кг сырья использовали 4 л растворителя. Метанол, предварительно очищенный путем перегонки, заливали в емкость с измельченным сухим растительным сырьем, экстрагировали в течение трех суток путем мацерации и извлекали сумму экстрактивных веществ.

Колоночную хроматографию проводили на силикагеле марки КСК, размер зерен 50–100 мкм при элюировании системой растворителей хлороформ–метанол–вода (70 : 12 : 1), (70 : 23 : 4).

Чистоту полученных соединений определяли методом ТСХ на пластинках Silufol (Merck, Германия) в системах 1–3: система № 1 – хлороформ–метанол (20 : 1), система № 2 –хлороформ–метанол–вода (70 : 12 : 1), система № 3 – хлороформ–метанол–вода (70 : 23 : 4). Гликозиды на ТСХ обнаруживали опрыскиванием 20%-ным раствором фосфорновольфрамовой кислоты в этаноле с последующим нагреванием при температуре 100–110 °C в течение 5–7 мин. При проявлении наблюдали пятна коричневого цвета, присущие гликозидам циклоартанового ряда. Подвижной фазой также являлась система растворителей хлороформ–метанол–вода (70 : 12 : 1), (70 : 23 : 4).

Все выделенные соединения были идентифицированы на основании данных спектров ИК, ЯМР H^1 и C^{13}, а также непосредственным сравнением с истинными образцами. Спектры ЯМР H^1 снимали на приборе UNITY plus 400 (Varian) для растворов соединений в дейтеропиридине (δ, м.д., 0-ГМДС) и ЯМР C^{13} – на том же спектрометре при полном подавлении C-H взаимодействий, а также в условиях DEPT.

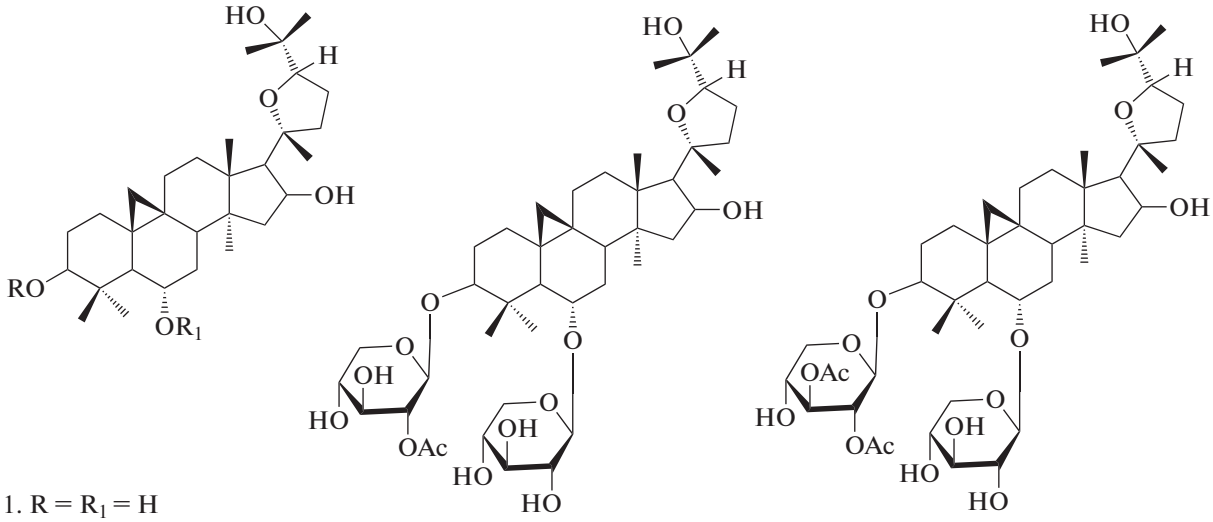
Для изучения ростостимулирующей активности циклосиверсиозидов F и E были использованы соединения, полученные ранее из растения *A. pterocephalus* [12]. Были приготовлены исходные растворы в концентрации 100 мкг/мл каждого гликозида в отдельности. Навеску веществ по 5 мг растворяли в нескольких каплях 96%-ного этилового спирта, слегка нагревая на водяной бане до полного их растворения, затем добавляли 5 мл дистиллированной воды, нагретой до 70 °C, после чего вливали 45 мл воды комнатной температуры. Для замачивания семян полученные растворы разводили до концентраций 1.0 и 0.1 мкг/мл.

Семена пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Татьяна и хлопчатника *Gossypium hirsutum* L. сорта Султан замачивали в растворах исследуемых гликозидов в течение 18 ч, после чего помещали в чашки Петри на двойной слой фильтровальной бумаги и инкубировали в термостате при температуре 25 °C [14]. На 5 сутки определяли среднюю длину корней и стеблей проростков. В качестве эталона использовался регулятор роста Учкун. Препарат представляет собой сумму биологически активных веществ (α-токоферол, полиизопреноидные спирты, фитостеролы и высшие алифатические спирты и др.) [15]. Полученные результаты исследований анализировали с использованием программного обеспечения OriginPro.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические и почвенные условия горных и предгорных зон в пределах Республики Узбекистан значительно отличаются. Экологические различия определяются наличием горных отрогов Тянь-Шаня и Памиро-Алая, различно ориентированных относительно влажных западных и холодных северных воздушных течений. Горные условия определяют своеобразие водного и теплового режимов. С высотой закономерно увеличивается солнечная радиация, уменьшается атмосферное давление, снижается температура воздуха, увеличивается количество осадков и, как следствие, уменьшается продолжительность вегетационного периода растений. Также с высотой изменяется структура и свойства почвы [16]. Известны различия по составу почв горных систем Западного Тянь-Шаня и Гиссара. В горах западного Тянь-Шаня материнские породы и почвы имеют более тонкодисперсный состав, отличаются выщелоченностью от водорастворимых солей, гипса и карбонатов и более высоким содержанием органического вещества, а также азота и других биогенных элементов [17].

Для проведения фитохимических исследований растения *A. pterocephalus* заготавливали в трех различных географических точках: в предгорных районах в бассейне р. Ангрен Ташкентской обл.; в районе перевала Тахтакарачи на высоте 1630 м над ур. моря между Самаркандской и Кашкадарьинской обл.; в окрестностях высокогорного п. Нилу, расположенного на высоте 1700 м над ур. моря между юго-западными отрогами Гиссарского хребта в



1. R = R_1 = H

Циклосиверсигенин

Cyclosiversigenin

2. R = R_1 = β-D-Xylp

Циклосиверсиозид E

Cyclosiversioside E

3. R = β-D-Xylp, R_1 = β-D-Glcp,

Циклосиверсиозид F

Cyclosiversioside F

4. Циклосиверсиозид C

Cyclosiversioside C

5. Циклосиверсиозид A

Cyclosiversioside A

Рис. 1. Структурные формулы гликозидов растения *A. pterocephalus*.
Fig. 1. Structural formulas of glycosides from *A. pterocephalus*.

Таблица 1. Содержание циклоартановых гликозидов в *A. pterocephalus* из различных областей Узбекистана, (%)
Table 1. Content of cycloartane glycosides in *A. pterocephalus* from different regions of Uzbekistan, (%)

Соединения Compounds	Ташкентская область, Июль, 2009 Tashkent region of Uzbekistan, July 2009	Самаркандская область, Июль, 2009 Samarkand region of Uzbekistan, July 2009	Сурхандарьинская обл., Июль, 2010 Surkhandarya region of Uzbekistan July 2010	Туркестанский хребет, Шахристан, Таджикистан май, 1983 Turkestan Range, Tadzhikistan, May 1983
	номера образцов растений sample number			
	1	2	3	4
Циклосиверсиозид F Cyclosiversioside F	0.009	1.35	1.45	0.93
Циклосиверсиозид E Cyclosiversioside E	0.003	0.84	0.95	0.23
Циклосиверсиозид C Cyclosiversioside C	–	0.015	0.09	–
Циклосиверсиозид A Cyclosiversioside A	–	–	0.0018	–

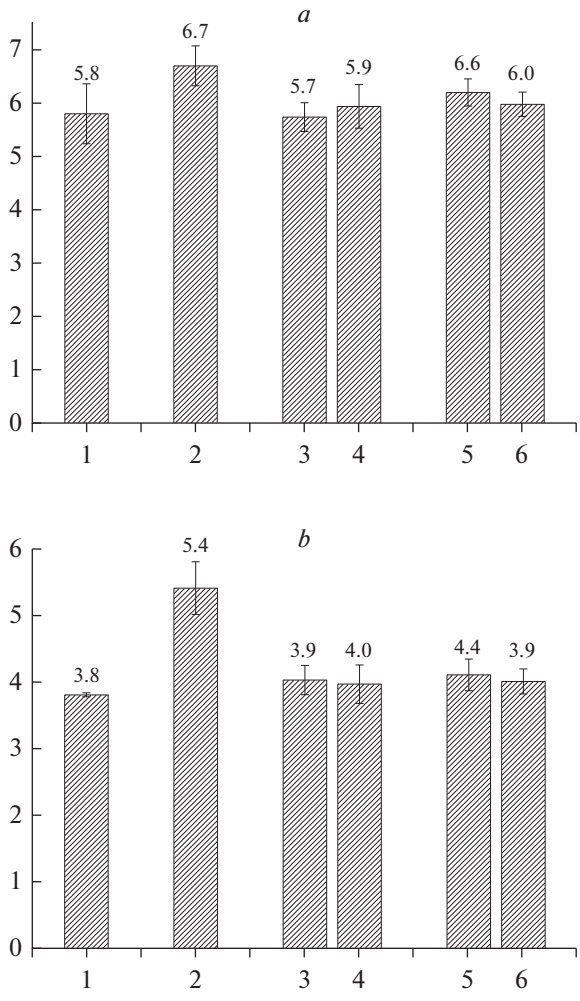


Рис. 2. Влияние обработки семян пшеницы циклоартановыми гликозидами на рост (*a*) корней, (*b*) колеоптилей. 1 – контрольный вариант (без обработки); 2 – Учкун 1 мкг/мл; 3 – циклосиверсиозид F 1 мкг/мл; 4 – циклосиверсиозид F 0.1 мкг/мл; 5 – циклосиверсиозид E 1 мкг/мл; 6 – циклосиверсиозид E 0.1 мкг/мл. *По горизонтали* – варианты опытов; *по вертикали* – длина, см.

Fig. 2. Effect of wheat seed treatment with cycloartan glycosides on (*a*) root growth, (*b*) coleoptile growth. 1 – control (no treatment); 2 – Uchkun 1 μ/ml; 3 – cyclosiversioside F 1 μ/ml; 4 – cyclosiversioside F 0.1 μ/ml; 5 – cyclosiversioside E 1 μ/ml; 6 – cyclosivercyoside E 0.1 μ/ml. *X-axis* – treatments; *y-axis* – length, cm.

Сурхандарьинской обл. Для сравнительного анализа использован материал, собранный в 1983 г. на горном перевале Шахристан Республики Таджикистан [11]. Перевал проходит на высоте 3378 м через Туркестанский хребет Гиссаро-Алайской системы.

Изучение компонентного состава растений *A. pterocephalus*, собранных в различных регионах показало, что основными гликозидами во всех образцах являются циклосиверсиозиды F и E. Максимальный выход этих веществ был в растениях, собранных в Сурхандарьинской области и составлял 1.45 и 0.95% соответственно (табл. 1). Следует отметить, что только в образцах **3** из Сурхандарьинской и **2** – из Самаркандской области, был обнаружен циклосиверсиозид C в количестве 0.09 и 0.015% соответственно. Циклосиверсиозид A (0.0018%) в небольших количествах найден только в образце **3** из Сурхандарьинской области [12]. В образце **2** растительного сырья, собранного в Самаркандской обл., содержание циклосиверсиозида F составляет 1.35%, на перевале Шахристан – 0.93%, и самое низкое – в растительном материале образца **1**, собранного в Ташкентской обл. (0.009%).

Выход циклосиверсиозида E во всех образцах был ниже по сравнению с циклосиверсиозидом F. В растительном сырье образца **3**, собранном в Сурхандарьинской обл., и образца **2** из Самаркандской обл. его содержание остается практически на одном уровне – 0.95 и 0.84% соответственно, а в Ташкентской обл. (образец **1**) – всего 0.003%. По ранее полученным данным, в растительном материале образца **4**, заготовленном в высокогорной зоне Туркестанского хребта (Таджикистан), содержание циклосиверсиозида E составляет 0.23%.

Таким образом, изучение химического состава растений *A. pterocephalus*, произрастающих в различных регионах, показало, что качественный состав основных гликозидов – циклосиверсиозидов E и F сохраняется. Высокий выход этих гликозидов наблюдается в растениях, произрастающих в Самаркандской и Сурхандарьинской областях.

Все исследуемые тритерпеновые гликозиды содержат в своем составе по два сахарных остатка. В циклосиверсиозидах A, C и E в виде двух остатков ксилозы. В циклосиверсиозиде C имеется одна ацетатная группа в молекуле кислопиранозного фрагмента при атоме C-3, а в циклосиверсиозиде A – два ацильных заместителя при той же ксилозе. Циклосиверсиозиде F содержит два разных остатка, в виде ксилозы при C-3 и глюкозы при C-6 (рис. 1).

Ранее нами была выявлена ростостимулирующая активность циклосиверсиозида F [18]. В настоящей работе проведено сравнительное изучение ростостимулирующей активности циклосиверсиозидов F и E на культурах пшеницы и хлопчатника. Было выявлено, что при воздействии на семена пшеницы гликозидов в концентрациях 1.0 и 0.1 мкг/мл существенного стимулирующего эффекта на рост проростков не наблюдалось (рис. 2). В опытах на культуре хлопчатника вещества проявили достаточно высокую активность. При обработке семян циклосиверсиозидом F в дозе 1.0 мкг/мл длина корней достигала 4.8 см и превышала контрольные значения (4.1 см) на 16.7% (рис. 3). Более активной оказалась кон-

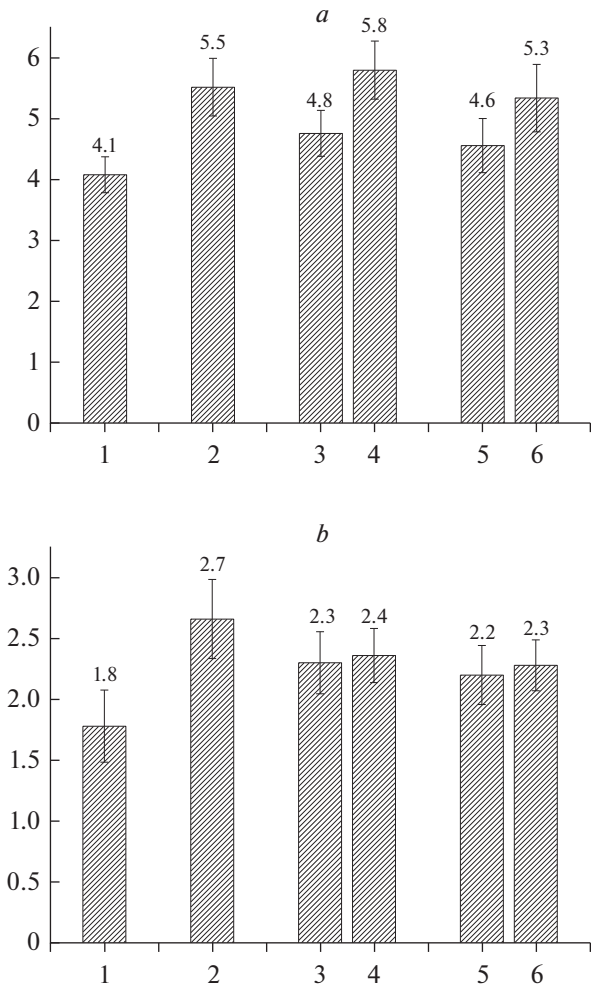


Рис. 3. Влияние обработки семян хлопчатника циклоартановыми гликозидами на рост (*a*) корней, (*b*) стеблей. 1 – контрольный вариант (без обработки); 2 – Учкун 1 мкг/мл; 3 – циклосиверсиозид F 1 мкг/мл; 4 – циклосиверсиозид F 0.1 мкг/мл; 5 – циклосиверсиозид E 1 мкг/мл; 6 – циклосиверсиозид E 0.1 мкг/мл. *По горизонтали* – варианты опытов; *по вертикали* – длина, см.

Fig. 3. Effect of cotton seed treatment with cycloartan glycosides on (*a*) root growth, (*b*) stem growth. 1 – control (no treatment); 2 – Uchkun 1 μ/ml; 3 – cyclosiversioside F 1 μ/ml; 4 – cyclosiversioside F 0.1 μ/ml; 5 – cyclosiversioside E 1 μ/ml; 6 – cyclosivercyoside E 0.1 μ/ml. *X-axis* – treatments; *y-axis* – length, cm.

центрация 0.1 мкг/мл: при воздействии на семена этой дозой наблюдался активный рост корней (5.8 см), превышающий значения контрольного варианта на 42.1% и эталонные (5.5 см) на 6.9%.

Обе исследуемые концентрации циклосиверсиозида E также проявили стимулирующее действие. При обработке семян циклосиверсиозидом E в концентрации 1.0 мкг/мл длина корней (4.6 см) превышала соответствующие контрольные значения на 11.8%. Активность дозы 0.1 мкг/мл была значительно выше, длина корней (5.3 см) превышала контрольные значения на 30.9%.

Установлено, что гликозиды в меньшей степени оказали воздействие на рост надземной части проростков и уступали препарату Учкун, который стимулировал рост стеблей на 49.4% (2.7 см). Следует также отметить, что активность двух исследуемых концентраций циклосиверсиозидов F и E была практически на одном уровне. При обработке циклосиверсиозидом F в концентрации 1.0 мкг/мл длина стеблей (2.3 см) превышала контрольные величины на 29.2%, в концентрации 0.1 мкг/л (2.4 см) – на 32.6% (рис. 3). Длина стеблей проростков, обработанных циклосиверсиозидом E в этих дозах, составляла 2.2 и 2.3 см и превышала контрольные значения на 23.6 и 28.1% соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований была выявлена зависимость содержания циклоартановых гликозидов в растительном сырье *A. pterocephalus* от места произрастания. Высокий выход основных гликозидов – циклосиверсиозидов F и E, обнаружен в растениях, собранных в Сурхандарьинской и Самаркандской областях. В этих же образцах содержится циклосиверсиозид C, и только в образце **3** (Сурхандарьинская область) обнаружен циклосиверсиозид A.

Сравнительное изучение ростостимулирующей активности циклоартановых гликозидов показало, что они не оказывали значительного действия на семена однодольного растения – пшеницы, тогда как активность воздействия на представителя двудольных – хлопчатник, была высокой, особенно в отношении корней, что говорит о специфичности их действия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственного фонда фундаментальных исследований Республики Узбекистан в рамках исследовательского гранта ВА-ФА-Ф7-009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Лукнер М.* 1979. Вторичный метаболизм у микроорганизмов, растений и животных. М. 237.
2. *Благовещенский А.В.* 1966. Биохимическая эволюция цветковых растений. М. 328 с.

3. *Поводыш М.Н.* 2006. Разнообразие иридоидов в семействе Lamiaceae и их биологическая активность. – Растительные ресурсы. 42(2): 131–149.
4. *Высочина Г.И.* 1999. Биохимические подходы в познании биоразнообразия растительного мира. – Сибирский экологический журн. (3): 207–211. https://www.sibran.ru/upload/iblock/f80/f80a6e3ff1ba0a2b6533e9af1002ff3c.PDF
5. *Кузьмина С.С.* 2002. О зависимости накопления флавоноидов в растениях Якутии от климатических факторов. – В сб.: Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья. Улан-Удэ. 87–90.
6. *Свечникова А.Н., Умарова Р.У., Горовиц М.Б., Абубакиров Н.К.* 1982. Тритерпеновые гликозиды *Astragalus* и их генины. IV. Циклосиверсиозид Е – новый дигликозид из *Astragalus sieversianus*. Химия природных соединений. 2: 204–208.
7. *Свечникова А.Н., Умарова Р.У., Горовиц М.Б., Абдуллаев Н.Д., Абубакиров Н.К.* 1982. Тритерпеновые гликозиды *Astragalus* и их генины. V. Строение циклосиверсиозида F. Химия природ, соедин. 2: 208–211.
8. *Хушбактова З.А., Агзамова М.А., Сыров В.Н., Мирсалихова Н.М., Умарова Ф.Т., Исаев М.И.* 1994. Влияние циклоартанов растений рода *Astragalus* и их синтетических аналогов на сократительную функцию миокарда и активность Na, K-АТФазы. – Химия природных соединений. 4: 510–514.
9. *Царук А.В., Хушбактова З.А., Сыров В.Н., Агзамова М.А., Касимова Г.М.* 2008. Фармакокоррекция нарушений липидного обмена у кроликов с атеросклерозом циклоартановым гликозидом – циклосиверсиозидом F. – Фармацевтический журнал. 1: 72–76.
10. *Царук А.В., Искендеров Д.А., Агзамова М.А., Хушбактова З.А., Сыров В.Н., Исаев М.И.* 2010. Выделение и изучение циклоартановых гликозидов циклоорбикозида G и циклосиверсиозида А на метаболические процессы в миокарде крыс.– Химико-фармацевтический журнал. 44(1): 12–15. http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/117
11. *Агзамова М.А., Исаев М.И., Горовиц М.Б., Абубакиров Н.К.* 1986. Тритерпеновые гликозиды *Astragalus* и их генины. XIX. Циклоартановые соединения и стерины из растений *Astragalus pamirensis* и *A. pterocephalus.* – Химия природных соединений. 1: 45–49.
12. *Агзамова М.А, Исаев И.М.* 2016. Компоненты растения *Astragalus pterocephalus.* – Химия природных соединений. 3: 433.
13. *Коровин Е.П., Введенский А.Н.* 1955. Флора Узбекской ССР, III. Ташкент. 684 с.
14. *Ракитин Ю.В., Рудник В.Е.* 1968. Первичная биологическая оценка химических соединений в качестве регуляторов роста растений и гербицидов. – В кн. Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М. С. 182–197.
15. *Khidirova N.K., Mamatkulova N.M., Kurbanova E.P., Ismailova K., Zakirova R.P., Khodjaniyazov Kh.U.* 2016. Influence of an Uchkun preparation to some agricultural crops which are grown under unfavorable conditions. – Int. J. Environ. Agric. Res. 2(1): 102–108. https://ijoear.com/issue-detail/issue-January-2016
16. *Генусов А.З.* 1983. Почвы и земельные ресурсы Средней Азии. Ташкент. 134 с.
17. *Горбунов Б.В., Кимберг Н.В., Конобеева Г.М., Морозова П.А.* 1972. Сравнительная характеристика почв Северного и Южного Узбекистана. Ташкент. 17 с.
18. *Закирова Р.П., Исаев И.М., Агзамова М.А.* 2019. Исследования ростстимулирующих свойств циклоартанового гликозида растения *Astragalus kuhitangi*. – XI Всероссийская научная конференция “Химия и технология растительных веществ”. Сыктывкар. С. 94. https://chemi.komisc.ru/content/news/157/HTRV-2019.pdf

Content and Bioactivity of Cycloartane Compounds in *Astragalus pterocephalus* (Fabaceae) from Different Locations of Uzbekistan

M. A. Agzamova[a], R. P. Zakirova[a, *]

[a] *Yunusov Institute of the Chemistry of Plant Substances, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, Tashkent, Republic of Uzbekistan*

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

Abstract—The content of cycloartane compounds in *Astragalus pterocephalus* Bunge in relation to the place of plant's origin, and their growth-promoting activity were studied. It was found that content of compounds in roots with stems depends on the place of origin. The maximum yield of cyclosiversiosides F and E was found in samples 2 and 3, collected in the Samarkand and Surkhandarya regions of the Republic of Uzbekistan. Same samples also contained cyclosiversioside C, while cyclosiversioside A was detected only in sample 3 (Surkhandarya region). Each of the studied triterpene glycosides contains two sugar residues. Cyclosiversiosides A, C, and E have two xylose residues, cyclosiversioside C has one acetate group in the xylopyranose residue at C-3 of the genin, and cyclosiversioside A has two acyl substituents within the same xylose. In cyclosiversioside F there are two different residues – xylose at C-3 and glucose at C-6. Studies on the growth-promoting activity of major glycosides of *A. pterocephalus*, cyclosiversiosides F and E, showed specific opposing

effect on monocotyledons and dicotyledons. In monocotyledons, namely wheat, no significant effect was observed, while in dicotyledons, namely cultivated cotton, cyclosiversiosides F and E exerted high growth-promoting activity.

Keywords: Astragalus pterocephalus Bge., column chromatography, cyclosiversiosides E, F, C, A, growth-promoting activity

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the research project ВА-ФА-Ф7-009 financed by the State Basic Research Foundation of the Republic of Uzbekistan.

REFERENCES

1. *Lukner M.M.* 1979. [Secondary metabolism in microorganisms, plants and animals.] Moscow. 237. (In Russian)
2. *Blagoveshenskii A.V.* 1966. [Biochemical evolution of flowering plants.] Moscow. 328 p. (In Russian)
3. *Povodish M.N.* 2006. Variety of Iridoids in the *Lamiaceae* family and their biological activity. – Plant Resources. 42(2): 131–149. (In Russian)
4. *Vysochina G.I.* 1999. Biochemical approaches to study of the biodiversity of plant world life. – Siberian Ecological J. 3: 207–211. https://www.sibran.ru/upload/iblock/f80/f80a6e3ff1ba0a2b6533e9af1002ff3c.PDF (In Russian)
5. *Kuzmina S.S.* 2002. [On the dependence of the accumulation of flavonoids in plants of Yakutia on climate factors.] – In: [Flora, vegetation and plant resources of Transbaikalia]. P. 87–90. (In Russian)
6. *Svechnikova A.N., Umarova R.U., Gorovits M.B., Abubakirov N.K.* 1982. Triterpene glycosides of *Astragalus* and their genins. IV. Cyclosieversioside E – A new diglycoside from *Astragalus sieversianus*. – Chem. Nat. Compd. 18(2): 186–189. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00577190
7. *Svechnikova A.N., Umarova R.U., Gorowits M.B., Abdullaev N.D., Abubakirov N.K.* 1982. Triterpene glycosides of *Astragalus* and their genins. V. Structure of cyclosieversioside F. – Chem. Nat. Compnd. 18(2): 190–192. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00577191
8. *Khushbaktova Z.A., Agzamova M.A., Syrov V.N., Radchenko N.V., Mirsalikhova N.M., Umarova F.T.* 1994. Influence of cycloartanes from plants of the genus *Astragalus* and their synthetic analogs on the contractive function of the myocardium and the activity of Na, K-ATPase. – Chem. Nat. Compd. 30(4): 469–473. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00630402
9. *Tsaruk A.V., Khushbaktova Z.A., Syrov V.N., Agzamova M.A., Kasimova G.M.* 2008. [Pharmacological correction of lipid metabolism disorders with cyclosartan glycoside – cyclosiversiacoside F in atherosclerotic rabbits]. – Pharmatsevtika Jurnali. (1): 72–78. (In Russian)
10. *Tsaruk A.V., Iskenderov D. A., Agzamova M.A., Khushbaktova Z.A., Syrov V.N., Isaev M.I.* 2010. Isolation and study of the influence of cycloartane glycosides cycloorbicoside G and cyclosiversioside A on metabolic processes in myocardium. – Khimiko-Farmatsevticheskii Zhurnal. 44(1): 12–15. http://chem.folium.ru/index.php/chem/article/view/117 (In Russian)
11. *Agzamova N.A., Isaev M.I., Gorovits M.B., Abubakirov N.K.* 1986. Triterpene glycosides of *Astragalus* and their genins. XIX. Cycloartane compounds and sterols from *Astragalus pterocephalus* and *A. pterocephalus*. – Chem. Nat. Compd. 22(1): 115–116. https://link.springer.com/article/10.1007/BF00574606
12. *Agzamova M.A., Isaev I.M.* 2016. Chemical components of *Astragalus pterocephalus*. – Chem. Nat. Compd. 52(3): 501–502. https://link.springer.com/article/10.1007/s10600-016-1687-3
13. *Korovin E.P., Vvedenskii A.V.* 1955. [Flora of the Uzbek SSR, 3]. Tashkent. 684 P. (In Russian)
14. *Rakitin Yu.V., Rudnik V.E.* 1968. [Initial biological assessment of chemical compounds as plant growth regulators and herbicides]. In: [Methods for determination of growth regulators and herbicides]. Moscow. P. 182–197. (In Russian)
15. *Khidirova N.K., Mamatkulova N.M., Kurbanova E.P., Ismailova K., Zakirova R.P., Khodjaniyazov Kh.U.* 2016. Influence of an Uchkun preparation to some agricultural crops which are grown under unfavorable conditions. – Int. J. Environ. Agric. Res. 2(1): 102–108. https://ijoear.com/issue-detail/issue-January-2016
16. *Genusov A.Z.* 1983. [Soils and land resources of Central Asia, Tashkent, "FAN" of the Uzbek SSR. (In Russian)
17. *Gorbunov B.V., Kimberg N.B., Konobeeva G.M., Morozova P.A.* 1972. Comparative characteristics of soils of northern and southern Uzbekistan. Tashkent. "FAN" Uzbek SSR. (In Russian)
18. *Zakirova R.P., Isaev M.I., Agzamova M.A.* Studies of the growth-promoting properties of cycloartane glycoside in *Astragalus kuhitangi*. – XI Russian Scientific Conference "Chemistry and Technology of Plant Substances". Syktyvkar, May 27–31. P.94. (In Russian) https://chemi.komisc.ru/content/news/157/HTRV-2019.pdf

ОБЪЯВЛЕНИЕ

О СОЗДАНИИ НОВОГО ЭЛЕКТРОННОГО АРХИВА НАУЧНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМАТИКЕ “ХИМИЯ, БИОЛОГИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ”

DOI: 10.31857/S003399462101009X

В целях поддержки продвижения научных журналов в 2020 г. Министерство науки и высшего образования РФ объявило конкурсы на создание семи электронных архивов выпусков журналов по математике, медицине, химии, общественным и ряду других наук.

Конкурсы объявлены в рамках федеральной целевой программы (ФЦП) “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технологического комплекса России на 2014–2020 годы”.

Институт физической химии и электрохимии им. А.Н. Фрумкина РАН выиграл конкурс по созданию архива по тематическому направлению “Химия, биология и физиология”. Основой данного архива станет коллекция выпусков ведущих журналов Российской академии наук за период с 2000 по 2008 год: “Доклады академии наук”, “Журнал физической химии”, “Физикохимия поверхности и защита материалов”, “Радиохимия”, “Электрохимия”, “Коллоидный журнал”, “Нефтехимия”, “Журнал прикладной химии”, “Высокомолекулярные соединения Серия А”, “Высокомолекулярные соединения Серия В”, “Высокомолекулярные соединения Серия С”.

Основными целями создания открытого электронного архива в соответствии с заданием Министерства являются: распространение научных знаний и создание научно-популярного, информационного издания, объясняющего общественную ценность научной деятельности; вовлечение российского общества в изучение текущих и прошлых достижений российской науки; раскрытие богатства и многообразия научной жизни России; в популярном, понятном виде создание коллекций докладов на научных конференциях, учебных курсах, лекциях российских и зарубежных ученых на проходящих в России научных мероприятиях; демонстрация научных комментариев к событиям и явлениям в природе и обществе.

Актуальность создания открытого электронного архива связана в растущей востребованностью библиографических баз данных о публикациях в научных журналах, серийных изданиях и книгах, материалов научных мероприятий. Однако существующие тематические ресурсы в конкретных предметных областях обычно содержат чрезвычайно ограниченный объем информации. Отсутствуют оцифрованные данные о большинстве научных публикаций на русском языке ведущих академических изданий, представляющих особую ценность для мировой науки.

В рамках данного проекта будет создан архив из скан-копий российских журналов и материалов научных мероприятий по тематическим направлениям в области химии, биологии и физиологии. Таким образом, на основе коллекции электронных версий ведущих научных журналов будут сформированы профильные ресурсы научного и научно-популярного характера в свободном доступе.

Работа по созданию архива должна быть завершена к концу 2020 года. Каталог архива будет размещен на сайте **PhysChemBio.ru**.