

СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, вып. 4, 2021

ОБЗОРЫ

- Вторичные метаболиты и фармакологические свойства *Agrimonia pilosa* (Rosaceae)
А. Л. Буданцев, Л. М. Беленовская 291
- Флавоноиды видов рода *Tilia* (Tiliaceae)
С. Э. Эфендиева, Э. Н. Новрузов 308

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Биология ресурсных видов

- Морфология и прорастание семян *Nepeta formosa* и *N. bucharica* (Lamiaceae)
Т. В. Елисафенко, А. Ю. Астащенко, Н. Ю. Курочкина 320
- Онтогенез *Alyssum lenense* (Brassicaceae) в Центральной Якутии
В. В. Семенова, Н. С. Данилова 333

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

- Воздействие загрязнения почв тяжелыми металлами на пространственное распределение биомассы напочвенного покрова и запаса лесной подстилки в сосновых лесах Кольского полуострова
И. В. Лянгузова, П. А. Примак, Ф. С. Салихова, Е. Н. Волкова, А. И. Беляева 340
- Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* (Poaceae) в условиях Северной Карелии
Г. Ф. Лайдинен, Н. М. Казнина, Ю. В. Батова, А. Ф. Титов 359

Компонентный состав ресурсных видов

- Микроэлементный состав кормовых растений оленьих пастбищ полуострова Ямал
Д. В. Московченко, Е. А. Романенко 370

Биологическая активность растений

- Antiallergic activity of *Matricaria discoidea* Herb (Asteraceae)
N. V. Lapava 382
-

Contents

Vol. 57, issue 4, 2021

REVIEW

Secondary Metabolites and Pharmacological Properties of *Agrimonia pilosa* (Rosaceae)

A. L. Budantsev, L. M. Belenovskaya 291

Distribution of Flavonoids in Species of the Genus *Tilia* (Tiliaceae)

S. E. Afandiyeva, E. N. Novruzov 308

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Biology of Resource Species

Seed Morphology and Germination of *Nepeta formosa* and *N. bucharica* (Lamiaceae)

T. V. Elisafenko, A. Yu. Astashenkov, N. Yu. Kurochkina 320

Ontogeny of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) in Central Yakutia

V. V. Semenova, N. S. Danilova 333

Anthropogenic Impact on Plant Resources

Effect of Heavy Metals Soil Contamination on Spatial Distribution of the Groundcover Biomass and Forest Litter Stock in Pine Forests of the Kola Peninsula

I. V. Lyanguzova, P. A. Primak, F. S. Salikhova, E. N. Volkova, A. I. Belyaeva 340

Effect of Industrial Heavy Metal Soil Contamination on *Phleum pratense* (Poaceae) in the Northern Karelia

G. F. Laidinen, N. M. Kaznina, Yu. V. Batova, A. F. Titov 359

Component Composition of Resource Species

Trace Elements in Forage Plants of Reindeer Pastures of the Yamal Peninsula

D. V. Moskovchenko, E. A. Romanenko 370

Biological Activity of Resource Species

Antiallergic Activity of *Matricaria discoidea* Herb (Asteraceae)

N. V. Lapava 382

ВТОРИЧНЫЕ МЕТАБОЛИТЫ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА *AGRIMONIA PILOSA* (ROSACEAE)

© 2021 г. А. Л. Буданцев¹, *, Л. М. Беленовская¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: abudantsev@mail.ru

Поступила в редакцию 05.03.2021 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята к публикации 12.09.2021 г.

В результате обобщения литературных источников показано, что как в подземной, так и в надземной частях *A. pilosa* синтезируются разнообразные фенольные соединения (простые фенолы, фенольные кислоты, флавоноиды, катехины, изокумарины и др.), терпеноиды и представители других групп вторичных метаболитов. Для новых соединений, выделенных из *A. pilosa*, приведены структурные формулы. Экстракты, их фракции, а также индивидуальные компоненты, в частности агримонOLID, агримонин, некоторые флавоноиды и тритерпеноиды обладают гипогликемическими, антиоксидантными, цитотоксическими и другими свойствами. Пилозаноли, экстракты и эфирное масло проявляют антибактериальную активность. Обзор составлен на основе публикаций, размещенных в библиометрических системах PubMed, Scopus, Web of Science, Google Scholar, Chemical Abstracts и в других сводках.

Ключевые слова: *Artemisia pilosa*, флавоноиды, катехины, изокумарины, терпеноиды, гипогликемические, антиоксидантные, цитотоксические свойства, антибактериальная, противовирусная активность

DOI: 10.31857/S0033994621040038

Род *Agrimonia* L. — репешок, репейничек — представляет собой многолетние травы с ползучими корневищами и непарно перисторассеченными листьями. Цветки обычно желтые, собраны в верхушечные колосовидные соцветия, 5-мерные, с многочисленными тычинками. Одним из характерных признаков этого рода является конусовидный гипантий, покрытый снаружи в верхней части крючковидными шипиками, напоминающими крючки репейника (отсюда, вероятно, и произошло русское название рода). К роду *Agrimonia* относятся от 10 до 17 видов, распространенных в умеренной зоне Евразии, в Африке (на севере, в горных тропических районах и на юге) и в Северной Америке [1, 2]. В России встречаются 7 видов репешка, среди которых *A. pilosa* Ledeb. (syn. *A. japonica* (Miq.) Koidz) — р. волосистый — распространен в европейской части, на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. За пределами России он встречается в Западной и Восточной Европе, в Средней и Восточной Азии. Произрастает *A. pilosa*, как и большинство других видов рода, в лесах, на суходольных лугах, лесных полянах и опушках, по краям дорог [3¹, 4², 5³].

В традиционных медицинах стран Восточной Азии *A. pilosa* издавна использовалась в качестве вяжущего, противопаразитарного, противовоспалительного и кровоостанавливающего средства, а также при заболеваниях кожи, печени и почек [6].

Химические исследования *A. pilosa* привели к обнаружению большого числа веществ, относящихся к разным классам природных соединений, среди которых довольно разнообразно представлены флавоноиды, изокумарины и тритерпеноиды. Для некоторых из них, наряду с экстрактами и их фракциями, установлены разные виды биологической активности. Компонентному составу и фармакологическим свойствам репешка волосистого посвящен предлагаемый обзор. Для его составления использованы публикации, размещенные в библиометрических системах PubMed, Scopus, Web of Science, Google Scholar, Chemical Abstracts и в других сводках.

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ *AGRIMONIA PILOSA*

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ

Простые фенолы и их производные

Большая часть из ранних химических исследований *A. pilosa* связана с изучением фенольных компонентов. Одним из первых новых соедине-

¹ Выдрин С.Н. 1988. *Agrimonia* L. — В кн.: Флора Сибири. Т. 8. Новосибирск. С. 121–122.

² Румянцев С.Д. 1996. Род Репешок — *Agrimonia* L. — В кн.: Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8. СПб. С. 224–227.

³ Камелин Р.В. 2010. Род Репейничек — *Agrimonia* L. — В кн.: Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб. С. 467–470.

Рис. 1. Новые фенольные соединения, выделенные из *Agrimonia pilosa*. *a* – агримофол; *b* – агримол А; *c* – агримол В; *d* – агримол С; *e* – агримол D; *f* – агримол E; *g* – агримол F; *h* – агримол G; *i* – агрипинол А; *j* – агрипинол В; *k* – агрипинол С; *l* – агримопилозид А; *m* – агримопилозид В.

Fig. 1. New phenolic compounds isolated from *Agrimonia pilosa*. *a* – agrimophol; *b* – agrimol A; *c* – agrimol B; *d* – agrimol C; *e* – agrimol D; *f* – agrimol E; *g* – agrimol F; *h* – agrimol G; *i* – agripinol A; *j* – agripinol B; *k* – agripinol C; *l* – agrimopiloside A; *m* – agrimopiloside B.

ний стал агримофол (рис. 1*a*), выделенный из надземной части. По своей структуре он является карбоциклическим эфиром флороглюцина [7]. Наряду с агримофолом, из стеблей и листьев был выделен ряд новых производных ацилфлороглюцина – агримолов А–Е (рис. 1*b–f*), различающихся алкильными радикалами в фенольном фрагменте [8–13]. К числу новых производных флороглюцина, обнаруженных в 1989 г. в *A. pilosa*, принадлежат агримолы F и G (рис. 1*g, h*) [11]. В этом же году были опубликованы сведения о содержании в корневище как известного димера флороглюцина – псевдоаспирина, так и нового компонента, названного (*R*)-(–)-агримолом В [10]. Другие димеры, новые производные ацилфлороглюцина – агрипинолы А–С (рис. 1*i–k*), а также известные компоненты – α -козин и 6-*O*- β -D-глюкопиранозид 1-бутаноил-3,5-диметилфлороглюцина были обнаружены в надземной части этого растения [14, 15]. Изучение структур агрипинолов позволило установить, что главным их различием является положение ацильной группы при фенольной части молекулы [15]. В 2017 г. были опубликованы результаты исследований надземной части *A. pilosa*, в которых приведены структуры новых фенольных гликозидов, производных резорцина, а именно, агримопилозидов А и В (рис. 1*l, m*) [16]. В составе эфирного масла из целого растения был обнаружен 4-пропениланисол [17].

Фенолкарбоновые и ароматические карбоновые кислоты и их производные

Разнообразие фенолкарбоновых кислот, которые накапливаются как в надземной, так и в подземной частях *A. pilosa*, не отличается оригинальностью. Оно представлено *n*-гидроксibenзойной, протокатеховой, изованилиновой, *n*-кумаровой, *транс*-*n*-кумаровой, ванилиновой, эллаговой и галловой кислотами [13, 18, 19, 20⁴], а также вновь открытыми эфирами *транс*-*n*-гидроксикоричной кислоты [21]. В подземной части довольно разнообразно представлены эллаготаннины – новые компоненты – агримоновые кислоты А и В (рис. 2*a, b*), известные педункулагин, казуариктин, а также новые таннины, этерифицированные фенольными кислотами – потенциаллин (рис. 2*c*) и его ди-

мер – агримониин⁵ [22, 23]. Среди производных эллаговой кислоты новыми оказались агританин (рис. 2*d*), обнаруженный в надземной части, структура которого установлена как α -1-*O*-галлоил-2,3-гексагидроксидифеноил-D-глюкозид [24] и 4-*O*- β -D-ксилопиранозид эллаговой кислоты из корневищ (рис. 2*e*) [19].

Анализ летучих компонентов, полученных гидродистилляцией образцов из разных регионов Китая, установил наличие известных эфиров ароматических кислот – дибутилфталата и диизобутилфталата [17].

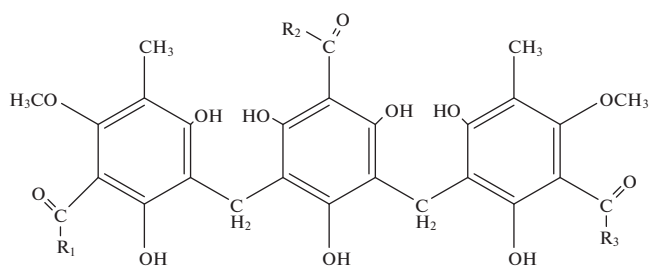
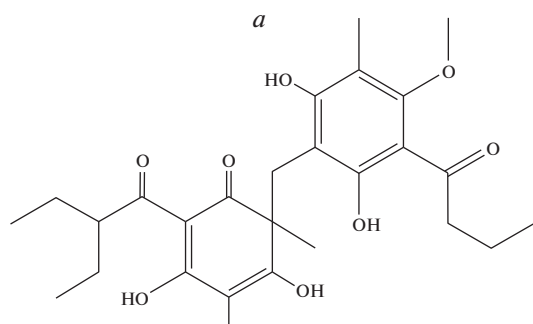
Флавоноиды

Флавоны и флавонолы

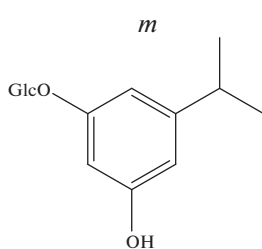
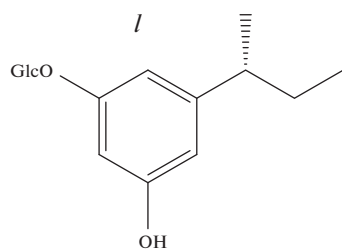
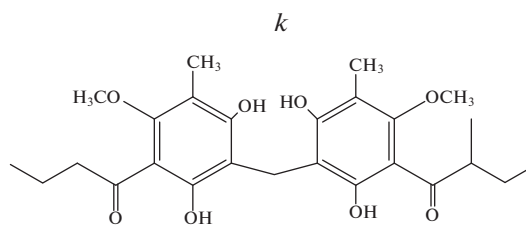
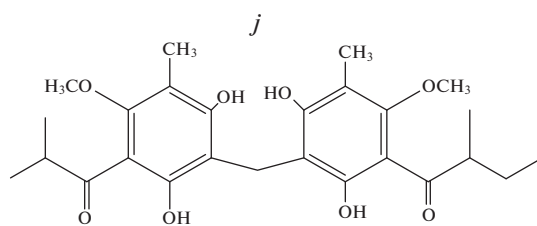
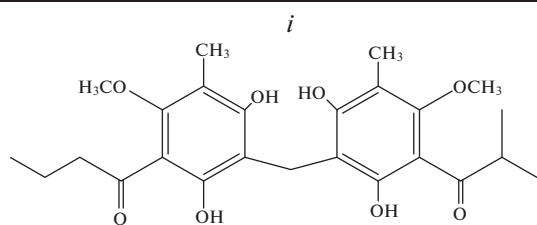
Большая часть обнаруженных в *A. pilosa* флавонов и флавонолов также представляют собой широко распространенные в растительном мире соединения. К ним относятся апигенин, 7-*O*- β -D-глюкозид и 7-*O*-глюкуронид апигенина, кемпферол и его гликозиды (3-*O*- α -L-арабинозид, 3-*O*- β -D-глюкопиранозид, 3-*O*-(6"-*O*-ацетил)- β -D-глюкопиранозид, 3-*O*- β -D-глюкозид, 7-*O*- β -D-глюкозид, 7-*O*- β -D-глюкуронид и 3-*O*- α -L-рамнопиранозид), лютеолин и его гликозиды (3'-*O*- β -D-глюкозид, 7-*O*- β -D-глюкозид, 7-*O*- β -D-глюкуронид, 7-*O*- β -D-глюкопиранозид), метиловый и бутиловый эфиры 7-*O*- β -D-глюкуронида, кверцетин и его гликозиды (3-*O*- β -D-галактопиранозид, 3-*O*- β -D-глюкопиранозид, 3-*O*- β -D-глюкозид, 3-*O*- α -L-рамнопиранозид, 3-*O*- α -L-рамнопиранозид, 3-*O*- β -D-глюкопиранозид, 3-рамнозид и 3-*O*-рутинозид), изокверцитрин, кверцитрин, рутин, гиперозид, тилирозид, нарингенин, лютеолозид, астрагалин, афзелин и флавоновые С-гликозиды – витексин и изовитексин. Материалами для исследования этих соединений служили растения целиком [13, 25, 26], кора корневищ [27], надземная часть [14, 24, 28–34], листья [35], а также листья и соцветия [20]. При этом определенную специфичность состава флавонов и флавонолов отдельных органов и частей растения по этим данным выявить не удастся. Тем не менее, новыми соединениями оказались 3-*O*-[(*S*)-3-гидрокси-3-метилглутарил]-(1 $\rightarrow$ 6)]- β -D-глюкозид кемпферола и агрифлавоны (рис. 3*a, b*), выделенные из надземной части [24].

⁴ Шалдаева Т.М., Костикова В.А., Храмова Е.П. 2020. Фенольные соединения *Agrimonia pilosa* (Rosaceae) в природе и интродукции. – Растительный мир Азиатской России. 4: 48–55. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-4\(48-55\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-4(48-55))

⁵ Агримониину, его свойствам, распространению в растительном мире и биологической активности посвящен обзор D.M. Grochowski с соавторами [39].



	R ₁	R ₂	R ₃
<i>b</i>	CH(CH ₃)CH ₃	CH(CH ₃)CH ₂ CH ₃	CH(CH ₃)CH ₃
<i>c</i>	CH ₂ CH ₂ CH ₃	CH(CH ₃)CH ₂ CH ₃	CH ₂ CH ₂ CH ₃
<i>d</i>	CH ₂ CH ₂ CH ₃	CH ₂ CH ₂ CH ₃	CH ₂ CH ₂ CH ₃
<i>e</i>	CH(CH ₃) ₂	CH(CH ₃)CH ₂ CH ₃	CH ₃
<i>f</i>	CH ₃	CH(CH ₃)CH ₂ CH ₃	CH ₃
<i>g</i>	CH ₃	CH ₂ CH ₂ CH ₃	CH ₂ CH ₂ CH ₃
<i>h</i>	CH(CH ₃) ₂	CH(CH ₃) ₂	CH(CH ₃) ₂



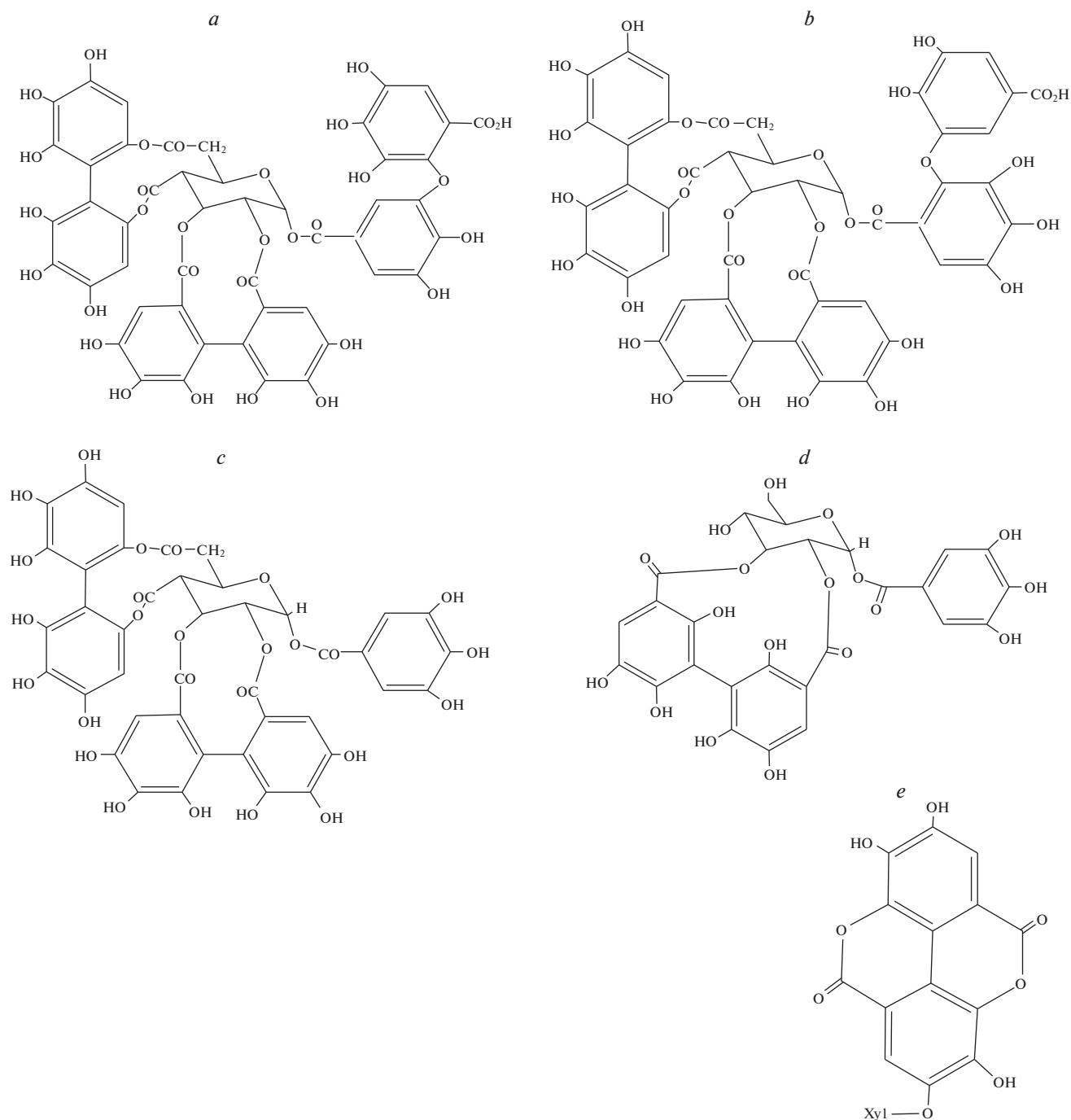


Рис. 2. Новые эллагитаннины, выделенные из *Agrimonia pilosa*. *a* – агримоновая кислота А; *b* – агримоновая кислота В; *c* – потенциаллин; *d* – агританнин; *e* – 4-*O*- β -D-ксилопиранозид эллаговой кислоты.

Fig. 2. New ellagitannins isolated from *Agrimonia pilosa*. *a* – agrimonic acid A; *b* – agrimonic acid B; *c* – potentillin; *d* – agritanin; *e* – ellagic acid-4-*O*- β -D-xylopyranoside.

Флаваноны и флаванолы

Группа флаванонов и флаванолов *A. pilosa* представлена как известными, так и новыми соединениями. К известным относятся аромадендрин, 3-*O*- β -D-глюкопиранозид (2*S*,3*S*)-аромадендрина, пиноцембрин [13, 16, 35], 3-*O*- β -D-глюкозиды

дигидрокемперола и его изомеров (2*R*,3*S*)-дигидрокемпферола и (2*S*,3*S*)-дигидрокемпферола, выделенные из надземной части [31], (2*S*,3*S*)-глюкодистилин [16], таксифолин, (2*S*,3*S*)-(-)-таксифолин, 3-*O*- β -D-глюкозид таксифолина и ряд гликозидов его стереоизомеров: 3-*O*- β -D-глюкозиды (2*R*,3*S*)-таксифолина, (2*R*,3*R*)-таксифо-

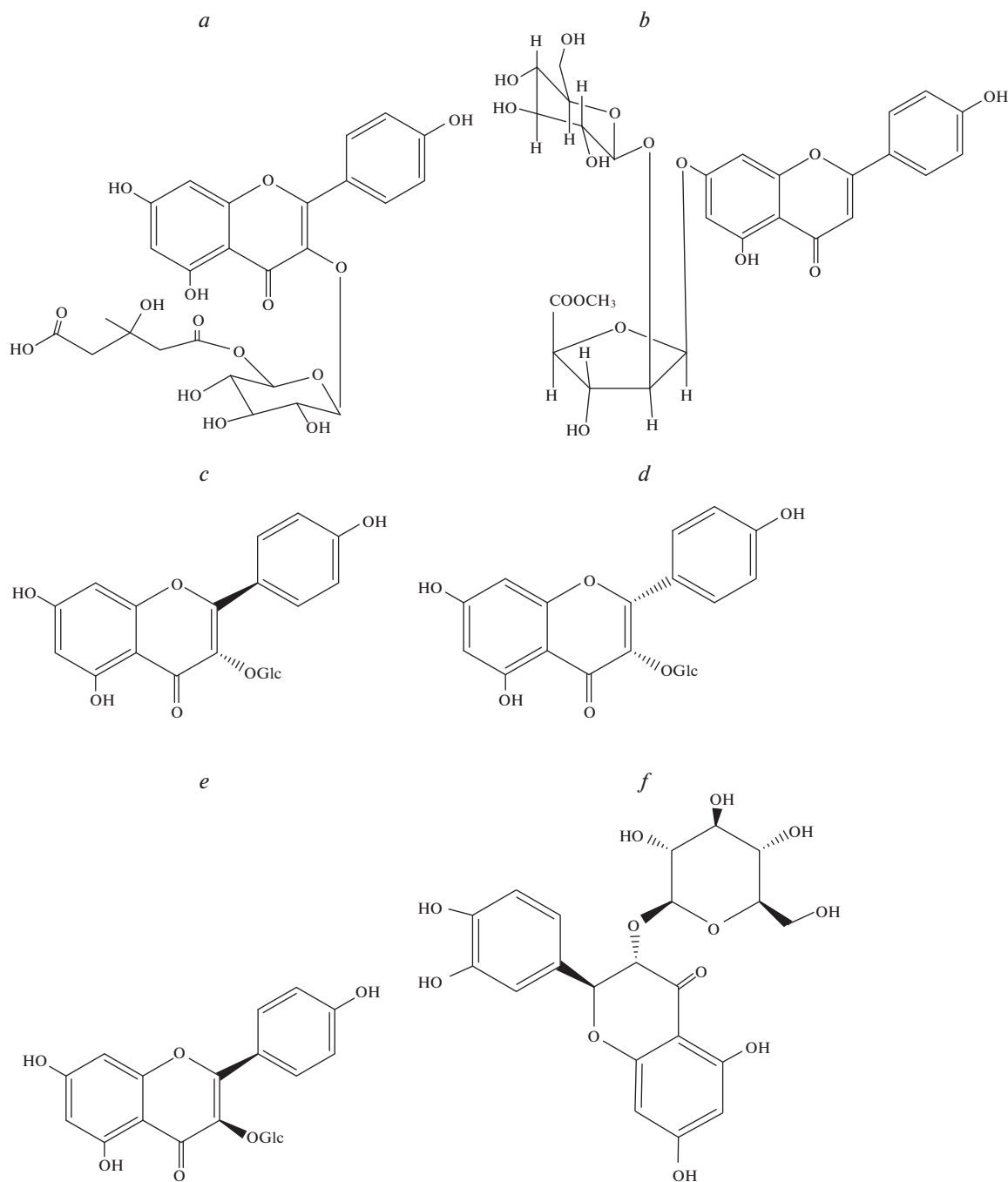


Рис. 3. Новые флавоноиды, выделенные из *Agrimonia pilosa*. *a* – 3-*O*-[(*S*)-3-гидрокси-3-метилглутарил(1 → 6)]-β-*D*-глюкозид кемпферола; *b* – агрифлавонон; *c* – 3-*O*-β-*D*-глюкопиранозид (–)-аромадендрина; *d* – 3-*O*-β-*D*-глюкозид (2*R*,3*S*)-дигидрокемпферола; *e* – 3-*O*-β-*D*-глюкозид (2*S*,3*R*)-дигидрокемпферола; *f* – 3-*O*-β-*D*-глюкопиранозид (2*S*,3*S*)-(–)-таксифолина.

Fig. 3. New flavonoids isolated from *Agrimonia pilosa*. *a* – kaempferol-3-*O*-[(*S*)-3-hydroxy-3-methylglutaryl(1 → 6)]-β-*D*-glucoside; *b* – agriflavone; *c* – (–)-aromadendrin-3-*O*-β-*D*-glucopyranoside; *d* – (2*R*,3*S*)-dihydrokaempferol-3-*O*-β-*D*-glucoside; *e* – (2*S*,3*R*)-dihydrokaempferol-3-*O*-β-*D*-glucoside; *f* – (2*S*,3*S*)-(–)-taxifolin-3-*O*-β-*D*-glucopyranoside.

лина, (2*S*,3*R*)-таксифолина, (2*S*,3*S*)-таксифолина, а также 4'-*O*-β-*D*-глюкозид и 7-*O*-β-*D*-глюкозид (2*R*,3*R*)-таксифолина, присутствующие как в подземной, так и в надземной частях растения [18, 31–33]. Новыми компонентами являются 3-*O*-β-*D*-глю-

копиранозид (–)-аромадендрина (рис. 3*c*) [36], 3-*O*-β-*D*-глюкозиды (2*R*,3*S*)-дигидрокемпферола и (2*S*,3*R*)-дигидрокемпферола [31] обнаруженные в надземной части (рис. 3*d*, *e*) и 3-*O*-β-*D*-глюкопиранозид (2*S*,3*S*)-(–)-таксифолина (рис. 3*f*), кото-

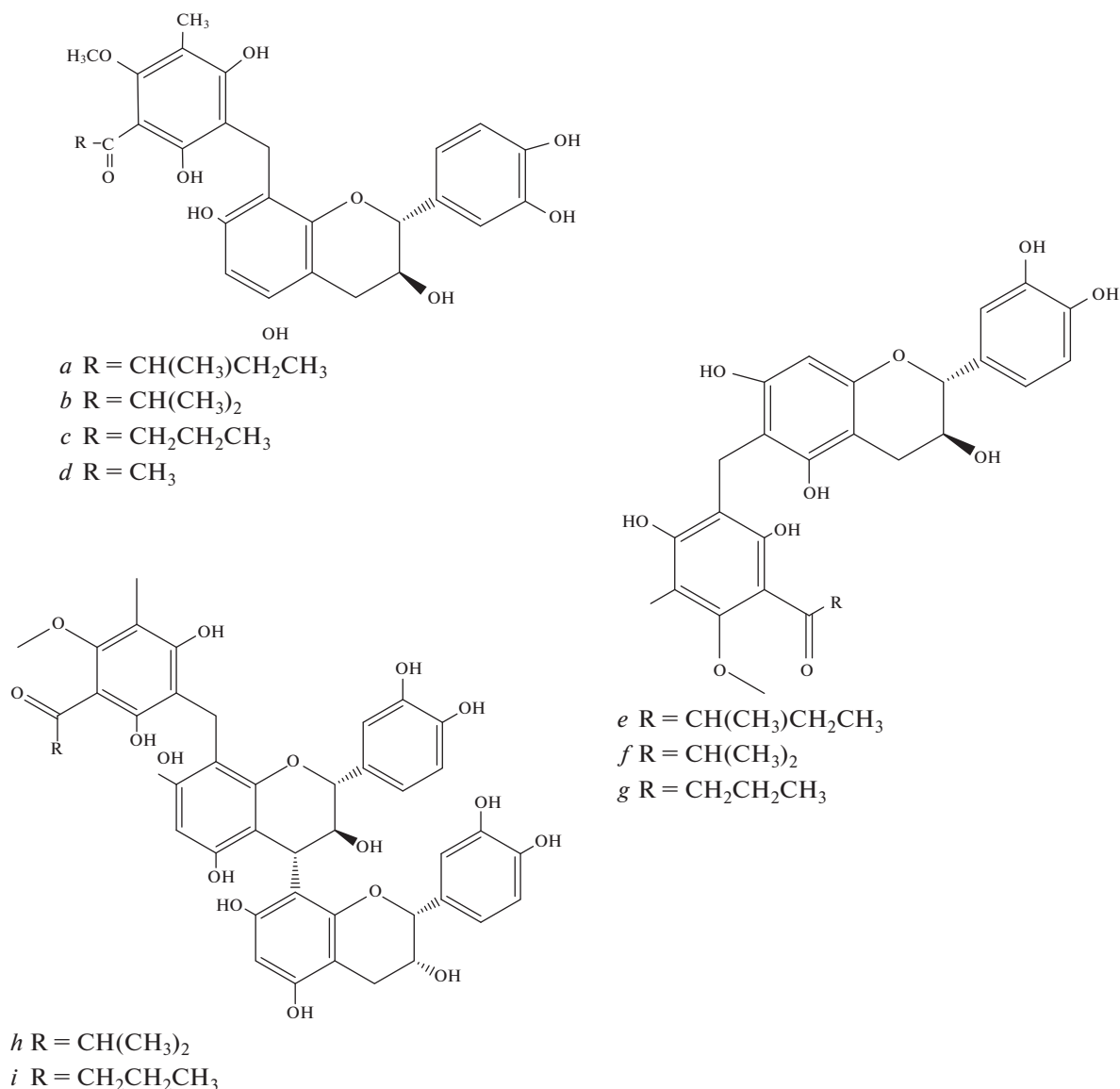


Рис. 4. Новые катехины, выделенные из *Agrimonia pilosa*. *a* – пилосанол А; *b* – пилосанол В; *c* – пилосанол С; *d* – пилосанол N; *e* – изопилосанол А; *f* – изопилосанол В; *g* – изопилосанол С; *h* – пилосанидин А; *i* – пилосанидин В.

Fig. 4. New catechins isolated from *Agrimonia pilosa*. *a* – pilosanol A; *b* – pilosanol B; *c* – pilosanol C; *d* – pilosanol N; *e* – isopilosanol A; *f* – isopilosanol B; *g* – isopilosanol C; *h* – pilosanidin A; *i* – pilosanidin B.

рый впервые был найден в корнях и корневище [37], а затем и в надземной части *A. pilosa* [14].

Катехины

Химическое исследование корневищ, а позднее и всего растения, привело к выделению трех новых катехиновых производных, получивших название пилосанолов А, В и С (рис. 4*a–c*) [38, 41]. При этом оказалось, что пилосанолы В и С являются бутаноил- и 2-метилпропаноил-гомологами пилосанола А соответственно [38]. Пилосанол С был обнаружен и в надземной части, наряду с (+)-катехином [14]. Из листьев был извле-

чен новый катехин, содержащий в своей структуре фенилэтаноидную группу и названный пилосанолом N (рис. 4*d*) [40]. Результатом последующего изучения растения в целом послужило обнаружение ряда новых катехинов, а именно изопилосанолов А–С, структуры которых содержат ацилфлороглюциновый фрагмент (рис. 4*e–g*) и пилосанидинов А и В, имеющих димерную структуру с C4 → C8 межфлавановой связью (рис. 4*h, i*). Они фактически являются процианидинами В-типа, различающимися по структуре алкильных радикалов [41]. Исследование целого растения, предпринятое китайскими учеными во главе с W. Liu, завершилось обнаружением из-

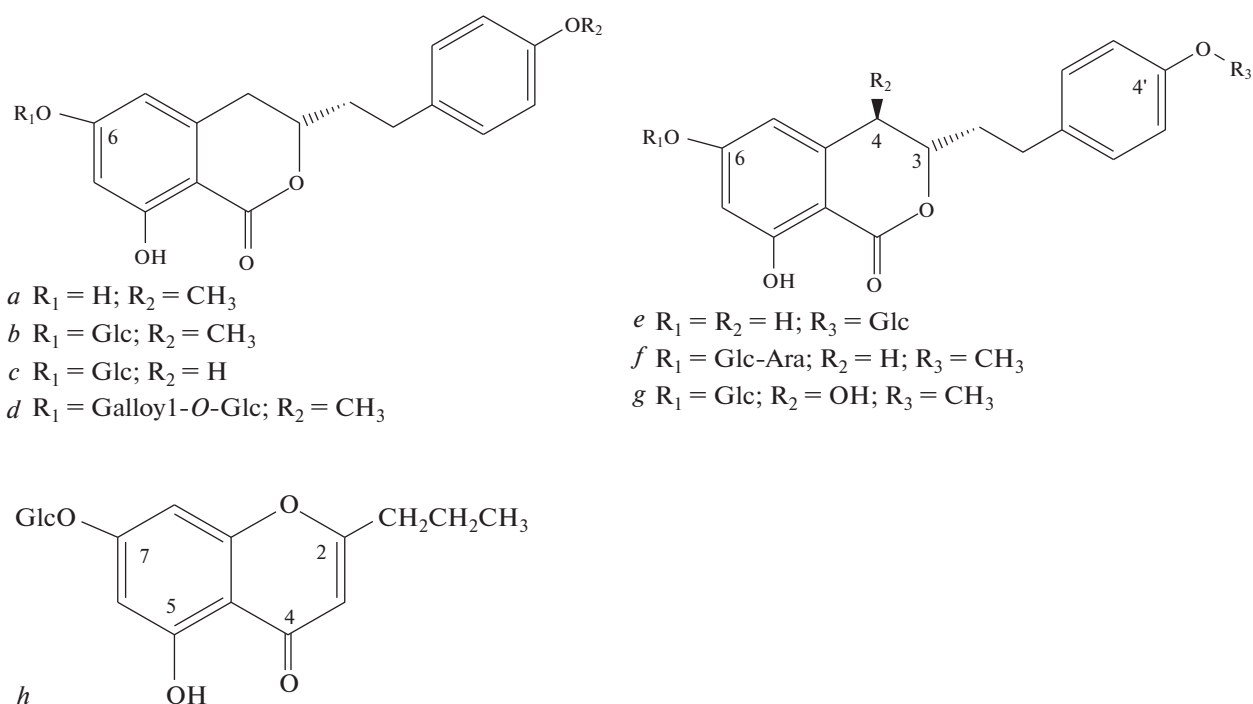


Рис. 5. Новые изокумарины и хромоны, выделенные из *Agrimonia pilosa*. a – агримонOLID; b – 6- O - β -D-глюкопиранозид агримонOLID; c – 6- O - β -D-глюкопиранозид дезметилагримонOLID; d – 6-(6''-галлоил)- O - β -D-глюкопиранозид (3 S)-агримонOLID; e – 4'- O - β -D-глюкопиранозид (3 S)-дезметилагримонOLID; f – 6- O - α -L-арабинофуранозил-(1 → 6)- β -D-глюкопиранозид (3 S)-агримонOLID; g – 6- O - β -D-глюкопиранозид (3 S ,4 R)-4'-гидроксиагримонOLID; h – 7- O - β -D-глюкопиранозид 5,7-дигидрокси-2-пропилхромона.

Fig. 5. New isocoumarins and chromones isolated from *Agrimonia pilosa*. a – agrimonolide; b – agrimonolide 6- O - β -D-glucoside; c – (3 S ,4 R)-4-hydroxyagrimonolide-6- O - β -D-glucopyranoside; d – (3 S)-agrimonolide-6-(6''-galloyl)- O - β -D-glucopyranoside; e – (3 S)-desmethylagrimonolide-4'- O - β -D-glucopyranoside; f – (3 S)-agrimonolide-6- O - α -L-arabinofuranosyl-(1 → 6)- β -D-glucopyranoside; g – (3 S ,4 R)-4-hydroxyagrimonolide-6- O - β -D-glucopyranoside; h – 5,7-dihydroxy-2-propylchromone-7- O - β -D-glucopyranoside.

вестных флаван-3-олов – дегидродикатехина А и фенилпропаноидного производного катехина – (+)-катехин-(5,6- b,c)-4 β -(4''-гидроксифенил)дигидро-(2 H)-пиранона [13]. Сам же катехин фиксировался в различных частях *A. pilosa* [14, 26, 27, 30, 32, 33, 42].

Изокумарины и другие гетероциклические соединения

Разнообразие изокумаринов *A. pilosa* обусловлено главным образом производными агримонOLID (рис. 5 a). Сам фенольный лактон агримонOLID был выделен М. Yamato в конце 50-х годов прошлого столетия из свежих корневищ, а его структура была определена как 3-(n -метоксифенил)-6,8-дигидрокси-3,4-дигидроизокумарин [18]. Впоследствии он был найден не только в подземной, но и в надземной части репешка волосистого [14, 19, 34, 41, 42]. Из подземной части был выделен 6- O - β -D-глюкопиранозид агримонOLID (рис. 5 b) [21], присутствие которого неоднократно фиксировалось не только в подземной, но и в надземной частях [13, 14, 34, 36, 41, 42].

В метанольном экстракте всего растения обнаружены новые производные агримонOIDа: 6- O - β -D-глюкопиранозид (3 S ,4 R)-4'-гидроксиагримонOLIDа (рис. 5 g), 6- O - α -L-арабинофуранозил-(1 → 6)- β -D-глюкопиранозид (3 S)-агримонOLIDа (рис. 5 f) [41], подтвержденный Н. Li с соавторами в 2020 г. [33]. Этот же коллектив представил сведения о присутствии в стеблях и листьях *A. pilosa* нового фенилэтилизокумаринового гликозида – 6-(6''-галлоил)- O - β -D-глюкопиранозид (3 S)-агримонOLIDа (рис. 5 d). К новым соединениям в надземной части этого вида относятся 6- O - β -D-глюкопиранозид дезметилагримонOLIDа (рис. 5 c) [36] и 4'- O - β -D-глюкопиранозид (3 S)-дезметилагримонOLIDа (рис. 5 e) [41]. Таким образом, состав изокумаринов, по-видимому, определяет специфичность фенольного комплекса *A. pilosa*.

В надземной части *A. pilosa*, вместе с известными хромоном, такими как петиолин Е, таканехромон С, норэугенин и производным бензофурана лолиOLIDом [13, 33, 35, 36], в 2010 г. Н. Kato с соавторами был обнаружен новый алкилированный гликозид – 7- O - β -D-глюкопиранозид 5,7-дигидрокси-2-пропилхромона (рис. 5 h) [36].

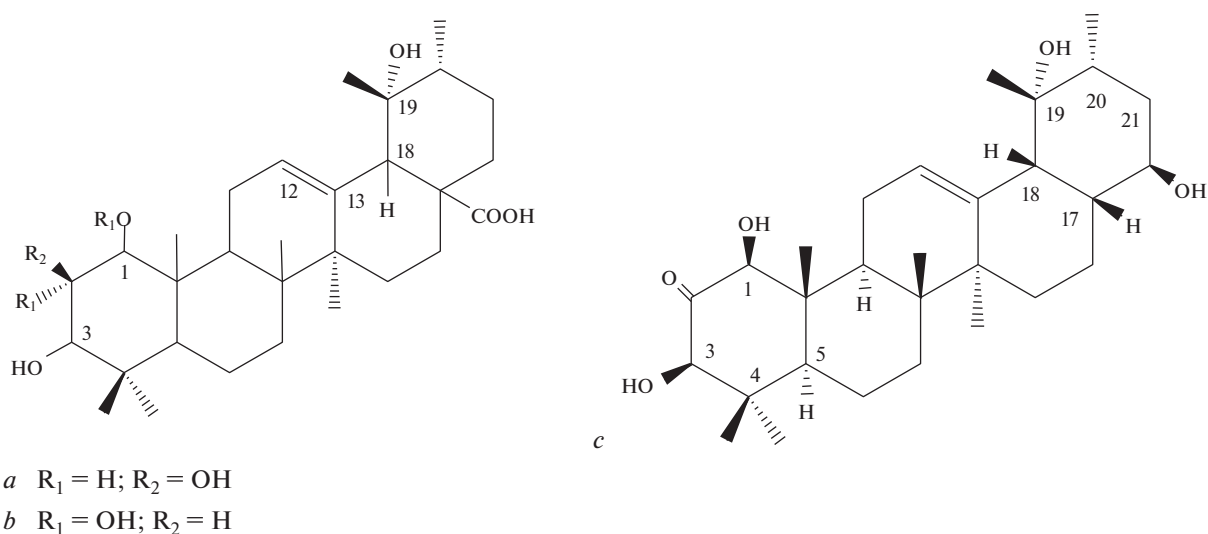


Рис 6. Новые тритерпеноиды, выделенные из *Agrimonia pilosa*. *a* – 1 β ,2 α ,3 β ,19 α -тетрагидроксиурс-12-ен-28-овая кислота; *b* – 1 β ,2 β ,3 β ,19 α -тетрагидроксиурс-12-ен-28-овая кислота; *c* – (1*S*,3*R*,17*R*,18*R*,19*R*,20*R*,22*R*)-1,3,19,22-тетрагидрокси-28-норурс-12-ен-2-он.

Fig. 6. New triterpenoids isolated from *Agrimonia pilosa*. *a* – 1 β ,2 α ,3 β ,19 α -tetrahydroxyurs-12-en-28-oic acid; *b* – 1 β ,2 β ,3 β ,19 α -tetrahydroxyurs-12-en-28-oic acid; *c* – (1*S*,3*R*,17*R*,18*R*,19*R*,20*R*,22*R*)-1,3,19,22-Tetrahydroxy-28-norurs-12-en-2-one.

ТЕРПЕНОИДЫ

Моно-, сескви- и дитерпеноиды

В составе эфирного масла надземной части были идентифицированы моно- и сесквитерпеноиды: α -туйон, камфен, α -пинен, мирцен, лимонен, линалоол, α -камфоленаль, *транс*-вербенон, миртеналь, ацетат линалоола, метилмиртенат, миртенилацетат, метилпериллат, α -цингиберен и (*E*, *E*)- α -фарнезен [43]. В образцах эфирных масел целых растений обнаружены β -пинен, β -фелландрен, эвкалиптол, борнеол, ментол, α -терпинеол, 4-терпинен, нерол, борнилацетат, ацетат нерола, ацетат гераниола, геранилацетон, *L*-камфора, β -кубебен, кариофиллен, β -фарнезен, фарнезилацетат и фарнезилацетон, α -цедрен, цедрол, эпи-цедрол, α -лонгипинен, δ -кадинен, гермакрен D, α -селинен, (–)- α -селинен, β -селинен, γ -селинен, α -куркумен, δ -гвайен, β -сесквифелландрен, β -бизаболен, α -бизаболол, *транс*-неролидол, α -кадиол, пачулол, спатуленол, гвайол, 1-эпи-кубенол, эудесма-3,7(11)-диен, β -эудесмол, γ -эудесмол, *транс*-вербенон, оксид кариофиллена и пачули-спирт [17, 44–46].

Тритерпеноиды и стероиды

В 1988 г. J. Kouno с соавторами опубликовали результаты обнаружения новых тритерпеноидов, выделенных из целого растения в виде метиловых эфиров. Ими оказались 1 β ,2 α ,3 β ,19 α -тетрагидроксиурс-12-ен-28-овая и 1 β ,2 β ,3 β ,19 α -тетрагидроксиурс-12-ен-28-овая кислоты (рис. 6*a*, *b*).

Кроме того, из корневищ был выделен известный тритерпеновый гликозид розамультин [47]. Новым тритерпеноидом из надземной части стал (1*S*,3*R*,17*R*,18*R*,19*R*,20*R*,22*R*)-1,3,19,22-тетрагидрокси-28-норурс-12-ен-2-он (рис. 6*c*) [48]. Исследованиями разных авторов набор тритерпеноидов, выделенных из подземных и надземных побегов *A. pilosa*, был дополнен урсоловой, помоловой, 1 β -гидрокси-2-оксопомоловой, торментовой, эпиторментовой, корозоловой, маслиновой и олеаноловой кислотами [13, 48, 49]. На материале *A. pilosa*, выращенном в ботаническом саду университета г. Даegu (Южная Корея), показано накопление в надземной части известных в растительном мире тритерпеноидов: 19 α -гидроксиурсоловой, 2 β -гидроксипомоловой, 3-*O*-ацетилпомоловой, 18 α -олеаноловой, 1 β ,3 α ,19 α -тригидрокси-2-оксоурс-12-ен-28-овой, 1 β ,2 α ,19 α -тригидрокси-3-оксоурс-12-ен-28-овой и 1 β ,2 β ,3 β ,19 α -тетрагидроксиурс-12-ен-28-овой кислот, а также розамультина и зио-глюкозида II [50]. Из подземной части и из целого растения *A. pilosa* выделены также β -ситостерин, даукостерин, стигмаст-5-ен-3 β ,7 α -диол, стигмаст-5-ен-3 β ,7 β -диол и стигмастан-3 β ,6 α -диол [10, 51].

ДРУГИЕ ГРУППЫ СОЕДИНЕНИЙ

В корневище обнаружены высшие жирные кислоты – пальмитиновая, олеиновая, линолевая, додекановая, тетрадекановая, пентадекановая, гексадекановая, гексадец-9-еновая, (*E*)-октадец-9-еновая и эфиры жирных кислот – метиловый эфир линоленовой кислоты, метилоктадека-9,12-дие-

ноат и метил-2-гидрокситрикозаноат [13, 17, 37, 45, 46, 52, 53], а в целом растении — тианшевая кислота [13]. Из экстракта целого растения выделен известный керамид 1-*O*- β -D-глюкопиранозил-(2*S*,3*S*,4*R*,8*E*)-2-[2'(*R*)-2'-(2-гидроксилигноцериоламино)]-8-октадецен-1,3,4-триол [13], а также 2-октадеканаль и 6,10,14-триметилпентадекан-2-он, а из корневищ — *n*-нонакозан [10, 13, 17, 44].

ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА *AGRIMONIA PILOSA*

Гипогликемически и гиполипидемические свойства

Водный экстракт в составе диеты и тилирозид обладает гипогликемическими свойствами [54–56]. Урсоловая кислота, агримонOLID и дезметилагримонOLID увеличивали уровень гликогена в инсулин-устойчивых клетках линии НерG2 [57], а тритерпеноид и флавоноид (названия не указаны) стимулировал дифференциацию преадипоцитов линии 3T3-L1 [58, 59]. 1 β -Гидрокси-2-оксопомоловая кислота ингибирует адипогенез в клетках линии 3T3-L1 [60]. 7-*O*- β -D-Глюкуронид апигенина, эллаговая, торментовая и 2 β -гидроксипомоловая кислоты ингибируют активность протеинтирозинфосфатазы (PTP1B), регулирующей действие инсулина [24, 50]. Водный экстракт (10 мг/мл) ингибирует активность α -глюкозидазы [61]. Активность этого фермента подавлялась смесью флавоноидов, в которую входили витексин, рутин, гиперозид, 7-*O*- β -D-глюкопиранозид лютеолина, кверцетин, кверцитрин, тилирозид, лютеолин, апигенин и кемпферол. При этом наибольший эффект наблюдался в комплексе из смесей флавоноидов и тритерпеноидов в соотношении (4 : 1), тогда как фракция тритерпеноидов, куда входили 1 β ,2 β ,3 β ,19 α -тетрагидрокси-12-ен-28-овая, корозоловая, маслиновая, урсоловая, торментовая и олеаноловая кислоты, оказалась неактивной [26]. Ингибировали активность α -глюкозидазы также 7-*O*- β -D-глюкозид кверцетина, 3-*O*- β -D-глюкозид кверцетина, 3-*O*- α -L-рамнозид кемпферола и торментовая кислота [53], а также агримонOLID и его производные (дезметилагримонOLID, 6-(6"-галлоил)-*O*- β -D-глюкопиранозид (3*S*)-агримонOLIDа, 6-*O*-глюкозид (3*S*)-агримонOLIDа и 6-*O*- α -L-арабинофуранозил-(1 $\rightarrow$ 6)- β -D-глюкопиранозид (3*S*)-агримонOLIDа), тилирозид, 3-*O*- β -D-глюкозид дигидрокемпферола, 3-*O*- β -D-глюкозид таксифолина, нарингенин, катехин и норэугенин. У всех этих соединений IC₅₀ был ниже по сравнению с контролем акарбозой [33, 34]. 7-*O*-Глюкуронид лютеолина, кверцетин, лютеолин и афзелин ингибировали активность альдозоредуктазы [27], которая играет ключевую роль в возникновении гипергликемических патологий, в том числе диа-

бетической катаракты [62⁶]. Этилацетатный экстракт обладает гиполипидемическими свойствами, ингибируя дифференциацию адипоцитов [63].

Тромболитические и коагулянтные свойства

Водный экстракт надземной части обладает антикоагулянтными [64] и тромболитическими свойствами [65]. В 1987 г. было высказано предположение о том, что водный экстракт может оказаться эффективным для лечения легочного тромбоэмболизма в силу тромболитических свойств [66]. Позднее было показано, что водный экстракт надземной части (4 г/л) увеличивал время свертываемости крови, продолжительность активности тромбопластина, снижая время действия протромбина, активность факторов коагуляции VII, IX и XI и коагулянтными, усиливая активность фактора коагуляции VII [67].

Антиоксидантные и противовоспалительные свойства

Антиоксидантными свойствами обладают водный экстракт, его этилацетатная и бутанольная фракции [68–71], этанольные экстракты подземной и надземной частей [72, 73], этанольный и метанольные экстракты листьев [74, 75], а также агримонOLID, дезметилагримонOLID [76], катехин, лютеолин, кверцетин, кверцитрин, гиперозид, рутин и 7-*O*- β -глюкозид лютеолина [59]. Противовоспалительное действие оказывают водный экстракт в составе диеты [56], спиртовой экстракт листьев [75] и метанольные экстракты подземной и надземной частей [35, 77]. Метанольный экстракт всего растения снижал синтез медиаторов воспаления и провоспалительных цитокинов в макрофагах и *in vivo* оказывал противовоспалительное действие [78], этанольный экстракт листьев и его бутанольная фракция подавляли синтез оксида азота макрофагами RAW 264.7, но не ингибировали при этом активность циклооксигеназы-2 [79]. Установлен также противовоспалительный эффект этанольного экстракта и агримонOLIDа на модели макрофагов линии RAW264.7, стимулированных липополисахаридом [80, 81], тилирозида и пилосанола N, которые снижали синтез оксида азота в макрофагах [40, 82]. Водный экстракт листьев может оказаться эффективным для лечения воспалительных заболеваний кожи, таких как псориаз и атопический дерматит [83].

⁶ Вартанов С.С., Павлов А.Р., Ярополов А.И. 1992. Альдозоредуктаза: физиологическая роль, свойства и возможности регуляции активности. — Биохимия. 57(3): 323–341.

Противоопухолевая цитотоксическая активность

Метанольный экстракт подземной части и агримониин проявляют противоопухолевую активность на клетках саркомы S180, фибросаркомы Meth-A и карциномы молочной железы MM-2 *in vivo* [84, 85]. Водный экстракт надземной части дозозависимо оказался активным в отношении саркомы S180 *in vivo* и *in vitro*; доля ингибирования составила от 25 до 67%, контроль — циклофосфамид — 81% [86], этанольный экстракт — в отношении карциномы легких Льюиса [87]. Полисахарид APP активен в отношении клеток остеосаркомы линии U-2 OS, индуцируя активацию каспаз 3 и 9, а также подавлял рост клеток перевиваемой опухоли [88]. Агримониин индуцирует секрецию интерлейкина-1 (цитокина, медиатора воспаления и иммунитета) [89], этанольный экстракт надземной части — апоптоз клеток линии HepG2 (гепатоцеллюлярная карцинома) [90]. Агримониин проявляет цитотоксическую активность в отношении клеток линий MM2 и MH134 (гепатома) [91, 92], SGC7901 (рак желудка) [93], агрипинолы А—С — в отношении клеток линий HCT-116, MDA-MB-231 и PC-3 [15], зию-глюкозид II и олеаноловая кислота — в отношении клеток линии HeLa (аденокарцинома), отвар и 1 β ,2 α ,19 α -тригидрокси-3-оксоурс-12-ен-28-овая кислота — в отношении клеток линий HL-60 (лейкемия) и MCF-7 (аденокарцинома молочной железы) [50, 94], этанольный экстракт — в отношении клеток рака желудка [87], клеток линии A549 (аденокарцинома легких) [73], водный экстракт — в отношении клеток линии SMMC-7721 (гепатоцеллюлярная карцинома) [95].

Антибактериальная и антивирусная активность

Антибактериальную активность проявляют спиртовой экстракт надземной части и пилосанолы А—С в отношении *Staphylococcus aureus* [38, 96], водный экстракт надземной части — в отношении *Listeria monocytogenes* и *Escherichia coli* [97, 98], метанольный экстракт в отношении *Pseudomonas syringae* pv. *lacrymans*, *Ralstonia solanacearum* и *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* [12], петролейно-эфирный экстракт — в отношении *Pseudomonas aeruginosa* [99], спиртовой экстракт надземной части — в отношении *Micrococcus luteus* [96] и эфирное масло из надземной части в отношении *Klebsiella pneumoniae*, *Pseudomonas aeruginosa* и *Salmonella typhimurium* [43], спиртовой экстракт (часть растения не указана) — в отношении *Helicobacter pylori* [100]. Противовирусная активность обнаружена у метанольного экстракта всего растения в отношении ВИЧ-1 [101], этанольного экстракта всего растения в отношении вирусов гриппа H1N1, H3N2, группы В [102], а также у водного экстракта в отношении вируса герпеса 1 [103].

Другие виды активности

На модели болезни Альцгеймера водный экстракт листьев улучшает когнитивную функцию и углеводный обмен [104]. Агримифол ингибирует дифференциацию остеокластов, которые являются ключевым звеном в заболеваниях костной ткани, таких как ревматоидный артрит и остеопороз [105]. Водный экстракт надземной части обладает эстрогеноподобными свойствами на различных моделях [106, 107], этанольный экстракт (часть растения не указана) и 7-*O*- β -D-глюкуронид апигенина — анальгетирующими *in vivo* [108, 109], бутанольный экстракт — сосудорасширяющими [110]. Полисахарид APP-AW надземной части в концентрациях 50 и 100 мг/мл оказывает цитопротективное действие, снижая апоптоз остеобластов, вызванный дексаметозоном [111–113], экстракт оказывает протективное действие на клетки фибробластов линии NIH3T3 при их поражении, вызванном бихроматом калия [114]. Агримонилд обладает гепатопротективными свойствами в отношении производных Hep G2 клеток на моделях их поражений тарцином и (*mpet*)-бутилгидропероксидом [42]. Фракции водного и спиртового экстрактов снижают образование морщин [116], метанольный экстракт эффективен при акне [117], водный и этанольный экстракты ингибировали синтез меланина в клетках меланомы линии B16F10, и могут быть эффективны для отбеливания кожи в косметике [117, 118]. Пальмитиновая, урсоловая и торментовая кислоты ингибируют активность протеинтирозинфосфатазы 1B [53]. Водный экстракт надземной части, тилирозид, 3-метоксикверцетин, кверцетин, гликозиды кемпферола, апигенина, кверцетина, лютеолина дигидрокемпферола и таксифолина ингибируют активность ацетилхолинэстеразы [24, 25, 31, 72]. Этанольный экстракт надземной части усиливает инсектицидную активность гриба *Isaria javanica* (Ascomycota, Hypocreales) в отношении белокрылки *Bemisia tabaci* (Hemiptera, Aleyrodoidea) [119].

Таким образом, к настоящему времени имеется достаточно разнообразная информация о наборе вторичных метаболитов *A. pilosa*, часть из которых, наряду с экстрактами и их фракциями, обладают важными фармакологическими и иными ценными для практики свойствами. Все это свидетельствует о перспективности дальнейших химических исследований и фармакологических испытаний этого вида. Не менее интересным (и важным) может оказаться и изучение свойств *A. pilosa* на фактическом материале из различных частей его широкого ареала.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (AAA-A19-119031290052-1) Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

см. REFERENCES

Secondary Metabolites and Pharmacological Properties of *Agrimonia pilosa* (Rosaceae)**A. L. Budantsev^a*, L. M. Belenovskaya^a**^aKomarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: abudantsev@mail.ru

Abstract—Based on the summary of literature data, it was shown that various phenolic compounds (simple phenols, phenolic acids, flavonoids, catechins, isocoumarins, etc.), terpenoids and components from other groups of secondary metabolites are synthesized both in the underground and in the aerial parts of *A. pilosa*. Structural formulas are given for new compounds isolated from *A. pilosa*. Extracts, their fractions, as well as individual components, in particular, agrimonolide, agrimoniine, some flavonoids and triterpenoids had hypoglycemic, antioxidant, cytotoxic and other properties. Pilonols, extracts, and essential oil exhibited antibacterial activity. The review was based on papers listed in PubMed, Scopus, Web of Science, Google Scholar, Chemical Abstracts and other bibliometric systems.

Keywords: *Artemisia pilosa*, flavonoids, catechins, isocoumarins, terpenoids, hypoglycemic, antioxidant, cytotoxic properties, antibacterial, antiviral activities

ACKNOWLEDGMENTS

This work was performed as a part of State Assignment (AAA-A19-119031290052-1) of the Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Wielgorskaya T. 1995. Dictionary of generic names of seed plants. New York. 570 p.
2. *Agrimonia* Linnaeus. — In: Flora of China. 2003. Vol 9.
http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=100836
3. Vydrina S.N. 1988. *Agrimonia* L. — In: Flora Sibiriae. T. 10. Novosibirsk. P. 121–122. (In Russian)
4. Rumjantsev S.D. 1996. *Agrimonia* L. — In: Plantae Vasculares Orientis Extremi Sovietici. T. 8. Saint Petersburg. P. 224–227. (In Russian)
5. Kamelin R.V. 2010. *Agrimonia* L. — In: Flora Europae Orientalis. T. 10. Petropoli. P. 467–470. (In Russian)
6. Le Q.U., Joshi R.K., Lay H.L., Wu M.C. 2018. *Agrimonia pilosa* Ledeb.: Phytochemistry, ethnopharmacology, pharmacology of an important traditional herbal medicine. — J. Pharmacogn. Phytochemistry. 7(4): 3202–3211.
<https://www.phytojournal.com/archives/2018/vol7issue4/PartBB/7-4-685-633.pdf>
7. Sha S.Y. 1977. Elucidation of the structure of agrimophol. — Acta Chim. Sin. 35(1–2): 87–96.
8. Cheng C.L., Yu T.C., Wang H.C., Huang P.S., Chin K.W. 1978. Studies on the active principles of Shianhotsao — II. The structure of agrimol A, B, C, D and E. — Acta Chim. Sin. 36(1): 36–41.
http://sioc-journal.cn/Jwk_hxb/EN/Y1978/V36/I1/35
9. Li L.C., Cheng Y.P., Yu I.L., Li Y., Kai Y.C., Wang T.S., Chen J.S. 1978. Studies on the active principles of Shianhotsao. — Hua Hsueh Usueh Pao. 36(1): 43–48; Chem. Abstrs. 1979. 89: 146536.
10. Pei Y.H., Li X., Zhu T.R. 1989. Studies on the chemical constituents from the root-sprouts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Yao Xue Xue Bao. 24(6): 431–437.
11. Yamaki M., Kashiwara K., Ishiguro I., Takagi S. 1989. Antimicrobial principles of Xian he cao (*Agrimonia pilosa*). — Planta Med. 55(2): 169–170.
<https://doi.org/10.1055/s-2006-961915>
12. Chun S.-B., Yang B.-R., Choi C.-W., Kim I.-S., Park K.-S. 2006. Antibacterial activities against plant pathogens and identification of agrimol B from *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Korean J. Pest. Sci. 10(3): 230–236.
<http://www.koreascience.or.kr/article/JAKO200607341621698.page>
13. Liu W.J., Hou X.Q., Chen H., Liang J.Y., Sun J.B. 2016. Chemical constituents from *Agrimonia pilosa* Ledeb. and their chemotaxonomic significance. — Nat. Prod. Res. 30(21): 2495–2499.
<https://doi.org/10.1080/14786419.2016.1198351>
14. Jiang Q., Ma J., Wang Y., Ding L., Chen L., Qiu F. 2014. Simultaneous determination of nine major constituents in *Agrimonia pilosa* Ledeb. by HPLC-DAD-ESI-MS/MS. — Anal. Methods. 6(12): 4373–4379.
<https://pubs.rsc.org/en/content/articlelanding/2014/ay/c4ay00042k>

15. Tang L., Fu L., Lu C., Hou X., Shan W., Zhan Z. 2017. New cytotoxic phloroglucinol derivatives from *Agrimonia pilosa*. — Fitoterapia. 118: 69–72.
<https://doi.org/10.1016/j.fitote.2017.02.010>
16. Linh N.V., Anh H.L.T., Yen D.T.H., Ky P.T., Hung V.M., Hien N.T.T., Hung T.Q., Cuc N.T., Dung D.T., Tai B.H., Kiem P.V. 2017. Phenolic components from the aerial parts of *Agrimonia pilosa*. — Nat. Prod. Commun. 12(7): 1079–1080.
<https://doi.org/10.1177/1934578X1701200720>
17. Wang H., Liu Y., Wei S., Yan Z., Jin X. 2012. Comparative chemical composition of the essential oils obtained by microwave-assisted hydrodistillation and hydrodistillation from *Agrimonia pilosa* Ledeb. collected in three different regions of China. — Chem. Biodivers. 9(3): 662–668.
<https://doi.org/10.1002/cbdv.201100239>
18. Yamato M. 1958. On the chemical structure of agrimonolide, a new constituent of *Agrimonia pilosa* Ledeb. I. — Yakugaku Zasshi. 78(10): 1086–1089.
https://doi.org/10.1248/yakushi1947.78.10_1086
19. Pei Y.H., Li X., Zhu T.R. 1990. Studies on the structure of a new ellagic acid glycoside from the root-sprouts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Yao Xue Xue Bao. 25(10): 798–800.
20. Shaldaeva T.M., Kostikova V.A., Khramova E.P. 2020. Phenolic compounds of *Agrimonia pilosa* (Rosaceae) in natural conditions and the introduction. — Rastitel'nyi Mir Aziatskoj Rossii. 4: 48–55. (In Russian)
[https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-4\(48-55\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2020-4(48-55))
21. Pei Y.H., Li X., Zhu T.R. 1989. Studies on the structure of a new isocoumarin glucoside of the root sprouts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. Yao Xue Xue Bao. 24(11): 837–840.
22. Okuda T., Yoshida T., Kuwahara M., Memon M., Shingu T. 1982. Agrimoniin and potentillin, an ellagitannin dimer and monomer having an α -glucose core. — Chem. Commun. 3: 163–164.
<https://doi.org/10.1039/C39820000163>
23. Okuda T., Yoshida T., Kuwahara M., Memon M., Shingu T. 1984. Tannins of Rosaceous medicinal plants. I. Structure of potentillin, agrimonic acids A and B and agrimoniin, a dimeric ellagitannin. — Chem. Pharm. Bull. 32(6): 2165–2173.
<https://doi.org/10.1248/cpb.32.2165>
24. Nguyen D.H., Seo U.M., Zhao B.T., Le D.D., Seong S.H., Choi J.S., Min B.S., Woo M.H. 2017. Ellagitannin and flavonoid constituents from *Agrimonia pilosa* Ledeb. with their protein tyrosine phosphatase and acetylcholinesterase inhibitory activities. — Bioorg. Chem. 72: 293–300.
<https://doi.org/10.1016/j.bioorg.2017.04.017>
25. Jung M., Park M. 2007. Acetylcholinesterase inhibition by flavonoids from *Agrimonia pilosa*. — Molecules. 12(9): 2130–2139.
<https://doi.org/10.3390/12092130>
26. Liu X., Zhu L., Tan J., Zhou X., Xiao L., Yang X., Wang B. 2014. Glucosidase inhibitory activity and antioxidant activity of flavonoid compound and triterpenoid compound from *Agrimonia pilosa* Ledeb. — BMC Complement. Alternat. Med. 14. Art. n. 12.
<https://doi.org/10.1186/1472-6882-14-12>
27. Kim S.B., Hwang S.H., Suh H.W., Lim S.S. 2017. Phytochemical analysis of *Agrimonia pilosa* Ledeb., its antioxidant activity and aldose reductase inhibitory potential. — Int. J. Mol. Sci. 18(2): 379.
<https://doi.org/10.3390/ijms18020379>
28. Kimura Y., Takido M., Yamanouchi S. 1968. Studies on the standardization of crude drugs. XI.: Constituent of *Agrimonia pilosa* var. *japonica*. — Yakugaku Zasshi. 88(10): 1355–1357.
https://doi.org/10.1248/yakushi1947.88.10_1355
29. Pan Y., Liu H.X., Zhuang Y.L., Ding L.Q., Chen L.X., Qiu F. 2008. Studies on isolation and identification of flavonoids in herbs of *Agrimonia pilosa*. — Zhongguo Zhong Yao Za Zhi. 33(24): 2925–2928.
30. Anh H.L.T., Linh N.V. 2017. Flavonoids and flavan-3-ol from aerial part of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — J. Multidiscip. Engineer. Sci. Technol. 4(10): 8346–8349. <http://www.jmest.org/wp-content/uploads/JMESTN42352427.pdf>
31. Seo U.M., Nguyen D.H., Zhao B.T., Min B.S., Woo M.H. 2017. Flavanonol glucosides from the aerial parts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. and their acetylcholinesterase inhibitory effects. — Carbohydr. Res. 445: 75–79.
<https://doi.org/10.1016/j.carres.2017.04.014>
32. Zhu L., Chen J., Tan J., Liu X., Wang B. 2017. Flavonoids from *Agrimonia pilosa* Ledeb.: Free radical scavenging and DNA oxidative damage protection activities and analysis of bioactivity-structure relationship based on molecular and electronic structures. — Molecules. 22(3). Art. n. 195.
<https://doi.org/10.3390/molecules22030195>
33. Li H.R., Li Y.K., Xiao J., Yang C., Jiang M.Y., Tian K., Wang W., Li Y.H., Huang X.Z. 2020. Secondary metabolites isolated from *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Nat. Prod. Res. 22: 1–8.
<https://doi.org/10.1080/14786419.2020.1779263>
34. Park M.J., Kang Y.H. 2020. Isolation of isocoumarins and flavonoids as α -glucosidase inhibitors from *Agrimonia pilosa* L. — Molecules. 25(11). Art. n. 2572.
<https://doi.org/10.3390/molecules25112572>

35. Taira J., Nanbu H., Ueda K. 2009. Nitric oxide-scavenging compounds in *Agrimonia pilosa* Ledeb. on LPS-induced RAW264.7 macrophages. — Food Chem. 115(4): 1221–1227.
<https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2009.01.030>
36. Kato H., Li W., Koike M., Wang Y., Koike K. 2010. Phenolic glycosides from *Agrimonia pilosa*. — Phytochemistry. 71(16): 1925–1929.
<https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.08.007>
37. Pei Y.H., Li X., Zhu T.R., Wu L.J. 1990. Studies on the structure of a new flavonol glucoside of root-sprouts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Yao Xue Xue Bao. 25(4): 267–270.
38. Kasai S., Watanabe S., Kawabata J., Tahara S., Mizutani J. 1992. Antimicrobial catechin derivatives of *Agrimonia pilosa*. — Phytochemistry. 31(3): 787–789.
[https://doi.org/10.1016/0031-9422\(92\)80015-7](https://doi.org/10.1016/0031-9422(92)80015-7)
39. Grochowski D.M., Skalik-Woźniak K., Orhan I. E., Xiao J., Locatelli M., Piwowarski J.P., Granica S., Tomczyk M. 2017. A comprehensive review of agrimoniin. — Ann. N Y Acad. Sci. 1401(1): 166–180.
<https://doi.org/10.1111/nyas.13421>
40. Taira J., Ohmine W., Ogi T., Nanbu H., Ueda K. 2012. Suppression of nitric oxide production on LPS/IFN- γ -stimulated RAW264.7 macrophages by a novel catechin, pilosanolin N, from *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Bioorg. Med. Chem. Lett. 22(4): 1766–1769.
<https://doi.org/10.1016/j.bmcl.2011.12.086>
41. Kim H.W., Park J., Kang K.B., Kim T.B., Oh W.K., Kim J., Sung S.H. 2016. Acylphloroglucinolated catechin and phenylethyl isocoumarin derivatives from *Agrimonia pilosa*. — J. Nat. Prod. 79(9): 2376–2383.
<https://doi.org/10.1021/acs.jnatprod.6b00566>
42. Park E.J., Oh H., Kang T.H., Sohn D.H., Kim Y.C. 2004. An isocoumarin with hepatoprotective activity in Hep G2 and primary hepatocytes from *Agrimonia pilosa*. — Arch. Pharmacol. Res. 27(9): 944–946.
<https://doi.org/10.1007/BF02975848>
43. Dhami D.S., Shah G.C., Kumar V., Joshi Y., Triparthi M., Bisht M. 2018. Essential oil composition and antibacterial activity of *Agrimonia pilosa* Ledeb. (*Rosaceae*). — Chem. Sci. Trans. 7(3): 499–505.
<https://doi.org/10.7598/cst2018.1513>
44. Jin Z. 2006. Chemical components of essential oil from *Agrimonia pilosa* and its clinical recent advance. — Huaxi Yaoxue Zazhi. 21(5): 468–471; Chem Abstrs. 2007. 146: 468764.
45. Xu L.L., He Y., Feng X.L., Huang L.F., Wang Y.L. 2013. Analysis of the volatile chemical constituents of *Agrimonia pilosa* Ledeb. with gas chromatography-mass spectrometry and heuristic evolving latent projections. — Adv. Mat. Res. 781–784: 63–67.
<https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.781-784.63>
46. Du C., Wang H., Feng X., Men Y., Li Y. 2015. Analysis of volatile constituents in *Agrimonia pilosa* Ledeb. from different origins by GC-MS. — Agric. Biotechnol. 4(2): 44–46. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/20163388096>
47. Kouno J., Baba N., Ohni Y., Kawano N. 1988. Triterpenoids from *Agrimonia pilosa*. — Phytochemistry. 27(1): 297–299.
[https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80641-1](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80641-1)
48. Ma J.-H., Jiang Q.-H., Chen Y., Nie X.-F., Yao T., Ding L.-Q., Zhao F., Chen L.-X., Feng Q. 2015. A new triterpenoid from the aerial parts of *Agrimonia pilosa*. — Nat. Prod. Commun. 10(12): 2041–2044.
<https://doi.org/10.1177/1934578X1501001207>
49. An R.B., Kim H.C., Jeong G.S., Oh S.H., Oh H., Kim Y.C. 2005. Constituents of the aerial parts of *Agrimonia pilosa*. — Nat. Prod. Sci. 11(4): 196–198.
50. Zhao B.T., Nguyen D.H., Lee B.M., Seong S.H., Choi J.S., Min B.S., Woo M.H. 2017. PTP1B inhibitory and cytotoxic activities of triterpenoids from the aerial parts of *Agrimonia pilosa*. — Med. Chem. Res. 26(11): 2870–2878.
<https://doi.org/10.1007/s00044-017-1986-7>
51. Wu H.-B., Lan X.-C., Wang W.-S. 2012. Chemical constituents from *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Nat. Prod. Res. Dev. 24(1): 55–56, 65. http://www.trcw.ac.cn/EN/volumn/volumn_1143.shtml#1
52. Yamato M. 1962. Constituents of the rhizome of *Agrimonia pilosa* Ledeb., 3. — Kumamoto Pharm. Bull. 5: 54–55; Chem. Abstrs. 1964. 60: 5891.
53. Na B., Nguyen P.H., Zhao B.T., Vo Q.H., Min B.S., Woo M.H. 2016. Protein tyrosine phosphatase 1B (PTP1B) inhibitory activity and glucosidase inhibitory activity of compounds isolated from *Agrimonia pilosa*. — Pharm. Biol. 54(3): 474–480.
<https://doi.org/10.3109/13880209.2015.1048372>
54. Lee Y.M., Nam S.Y., Kim Y.S., Jang H.H., Kim S.M., Kim H.R. 2013. Effects of *Agrimonia pilosa* Ledeb. on insulin resistance induced in high fat diet fed rats. — FASEB J. 27(S1): 630.14.
https://doi.org/10.1096/fasebj.27.1_supplement.630.14
55. Song L.L., Li D., Zhang M.X., Zhuang P.W., Yan Z.L., Li J.N., Deng Y.R., Zhang Y.J. 2013. Tiliroside isolated from *Agrimonia pilosa* Ledeb.: Enhanced adiponectin secretion and GLUT4 translocation in 3T3-L1 cells. — Latin Am. J. Pharmacy. 32(4): 524–530. http://www.latamjpharm.org/resumenes/32/4/LAJOP_32_4_1_9.pdf
56. Jang H.H., Nam S.Y., Kim M.J., Kim J.B., Choi J.S., Kim H.R., Lee Y.M. 2017. *Agrimonia pilosa* Ledeb. aqueous extract improves impaired glucose tolerance in high-fat diet-fed rats by decreasing the inflammatory response. — BMC Com-

- plement. Altern. Med. 17(1). Art. n. 442.
<https://doi.org/10.1186/s12906-017-1949-z>
57. Teng H., Chen L., Song H. 2016. The potential beneficial effects of phenolic compounds isolated from *Agrimonia pilosa* Ledeb. on insulin-resistant hepatic HepG2 cells – Food Funct. 7(10): 4400–4409.
<https://doi.org/10.1039/C5FO01067E>
 58. Guo T., Zhu L., Tan J., Zhou X., Xiao L., Liu X., Wang B. 2015. Promoting effect of triterpenoid compound from *Agrimonia pilosa* Ledeb. on preadipocytes differentiation via up-regulation of PPAR γ expression. – Pharmacogn. Mag. 11(41): 219–225.
<https://doi.org/10.4103/0973-1296.149741>
 59. Zhu L., Tan J., Lou D., Guo T., Wang B. 2017. The effects of flavonoid compound from *Agrimonia pilosa* Ledeb. on promoting 3T3-L1 preadipocytes differentiation by activating PPAR γ partially. – Med. Chem. Res. 26(11): 2920–2928.
<https://doi.org/10.1007/s00044-017-1991-x>
 60. Ahn E.K., Lee J.A., Seo D.W., Hong S.S., Oh J.S. 2012. 1 β -Hydroxy-2-oxopomolic acid isolated from *Agrimonia pilosa* extract inhibits adipogenesis in 3T3-L1 cells. – Biol. Pharm. Bull. 35(5): 643–649.
<https://doi.org/10.1248/bpb.35.643>
 61. Kim S.M., Lee Y.M., Kim M.-J., Nam S.-Y., Kim S.-H., Jang H.-H. 2013. Effects of *Agrimonia pilosa* Ledeb. water extract on α -glucosidase inhibition and glucose uptake in C2C12 skeletal muscle cells. – Korean J. Food Nutr. 26(4): 806–813.
<https://doi.org/10.9799/ksfan.2013.26.4.806>
 62. Vartanov S.S., Pavlov A.R., Yaropolov A.I. 1992. Aldose reductase: physiological role, properties, and activity regulation. – Biokhimiya. 57(3): 323–341. (In Russian)
<https://biochemistrymoscow.com/f/1992/1992-03-0323-9akxf9uv.pdf>
 63. Lee J.A., Ahn E.-K., Hong S.S., Oh J.S. 2012. Anti-obesity effect of ethyl acetate extracts from *Agrimonia pilosa* Ledeb. in 3T3-L1 preadipocytes. – J. Korean Soc. Food Sci. Nutr. 41(2): 161–167.
<https://doi.org/10.3746/jkfn.2012.41.2.161>
 64. Wang J.P., Hsu M.F., Teng C.M. 1984. Antihemostatic effect of Hsien-Ho-T0 sao (*Agrimonia pilosa*). – Am. J. Chin. Med. 12(1–4): 116–123.
<https://doi.org/10.1142/S0192415X8400012X>
 65. Wang J.P., Hsu M.F., Teng C.M. 1985. Antiplatelet effect of Hsien-Ho-T'sao (*Agrimonia pilosa*). – Am. J. Chin. Med. 13: 109–118.
<https://doi.org/10.1142/S0192415X85000150>
 66. Hsu M.F., Young J.H., Wang J.P., Teng C.M. 1987. Effect of Hsien-Ho-T'sao (*Agrimonia pilosa*) on experimental thrombosis in mice. – Am. J. Chin. Med. 15(1–2): 43–51.
<https://doi.org/10.1142/S0192415X87000060>
 67. Fei X., Yuan W., Jiang L., Wang H. 2017. Opposite effects of *Agrimonia pilosa* Ledeb. aqueous extracts on blood coagulation function. – Ann. Transl. Med. 5(7). Art. n. 157.
<https://doi.org/10.21037/atm.2017.03.17>
 68. Liancai Z., Jun T., Bochu W., Rui H., Yuping L., Chao Z. 2009. Antioxidant activities of aqueous extract from *Agrimonia pilosa* Ledeb. and its fractions. – Chem. Biodiver. 6(10): 1716–1726.
<https://doi.org/10.1002/cbdv.200800248>
 69. Zhu L., Tan J., Wang B., He R., Liu Y., Zheng C. 2009. Antioxidant activities of aqueous extract from *Agrimonia pilosa* Ledeb. and its fractions. – Chem. Biodivers. 6(10): 1716–1726.
<https://doi.org/10.1002/cbdv.200800248>
 70. Kim A.-R., Jeong G.-T. 2015. Study on antioxidant activity of *Smilax chinensis*, *Agrimonia pilosa*, and *Lithospermum erythrorhizon* extract fractions. – KSBB J. 30(6): 302–306.
<https://doi.org/10.7841/ksbbj.2015.30.6.302>
 71. Kubínová R., Švajdlenka E., Jankovská D. 2016. Anticholinesterase, antioxidant activity and phytochemical investigation into aqueous extracts from five species of *Agrimonia* genus. – Nat. Prod. Res. 30(10): 1174–1177.
<https://doi.org/10.1080/14786419.2015.1043552>
 72. He C., Ji X., Pan Y., Wang H., Wang K., Liang M., Yang L. 2010. Antioxidant activity of alcoholic extract of *Agrimonia pilosa* Ledeb. – Med. Chem. Res. 19(5): 448–461.
<https://doi.org/10.1007/s00044-009-9201-0>
 73. Le Q.U., Lay H.L., Wu M.C. 2018. Antioxidant activities and A549 lung adenocarcinomic cells against capacity from various extracts of *Agrimonia pilosa* Ledeb. – J. Ayurved. Herb. Med. 4(3): 114–119
http://www.ayurvedjournal.com/JAHM_201843_04.pdf
 74. Hah D.-S., Kim C.-H., Kim E., Kim J.-S. 2009. Evaluation of antioxidative activity of *Agrimonia pilosa* Ledeb. leaves on non-lipid oxidative damage. – Toxicol. Res. 25(4): 243–251.
<https://doi.org/10.5487/TR.2009.25.4.243>
 75. Kim C.Y., Yu Q.M., Kong H.J., Lee J.Y., Yang K.M., Seo J.S. 2020. Antioxidant and anti-inflammatory activities of *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract. – Evid. Based Complement. Alternat. Med. 2020. Art. n. 8571207.
<https://doi.org/10.1155/2020/8571207>

76. Chen L., Teng H., Cao H., Xiao J. 2016. 257-Agrimoniolide and desmethyagrimoniolide from *Agrimonia pilosa* Ledeb. induced HO-1 expression in HepG2 Cells through Nrf2-transduction and P38 inactivation. — Free Radical Biol. Med. 100. Suppl.: S115.
<https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2016.10.298>
77. Kim D.-S., Park K.-E., Kwak Y.-J., Bae M.-K., Bae S.-K., Jang I.-S., Jang H.-O. 2020. *Agrimonia pilosa* Ledeb. root extract: anti-inflammatory activities of the medicinal herb in LPS-induced inflammation. — Am. J. Chin. Med. 48(8): 1875–1893.
<https://doi.org/10.1142/S0192415X20500949>
78. Kim J.J., Jiang J., Shim D.W., Kwon S.C., Kim T.J., Ye S.K., Kim M.K., Shin Y.K., Koppula S., Kang T.B., Choi D.K., Lee K.H. 2012. Anti-inflammatory and anti-allergic effects of *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract on murine cell lines and OVA-induced airway inflammation. — J. Ethnopharmacol. 140(2): 213–221.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2011.12.035>
79. Jung C.H., Kim J.H., Park S., Kweon D.H., Kim S.H., Ko S.G. 2010. Inhibitory effect of *Agrimonia pilosa* Ledeb. on inflammation by suppression of iNOS and ROS production. — Immunol. Invest. 39(2): 159–170.
<https://doi.org/10.3109/08820130903501790>
80. Chen L., Teng H., Fang T., Xiao J. 2016. Agrimoniolide from *Agrimonia pilosa* suppresses inflammatory responses through down-regulation of COX-2/iNOS and inactivation of NF- κ B in lipopolysaccharide-stimulated macrophages. — Phytomedicine. 23(8): 846–855.
<https://doi.org/10.1016/j.phymed.2016.03.016>
81. Hwang J.H., Joo H.N., Kim W.K., Bae H.S. 2016. Effects of Agrimoniae Herba 30% ethanol extract on LPS-induced inflammatory responses in RAW264.7 macrophage cells. — Korean J. Herbol. 31(2): 63–69.
<https://doi.org/10.6116/kjh.2016.31.2.63>
82. Jin X., Song S., Wang J., Zhang Q., Qiu F., Zhao F. 2016. Tiliroside, the major component of *Agrimonia pilosa* Ledeb. ethanol extract, inhibits MAPK/JNK/p38-mediated inflammation in lipopolysaccharide-activated RAW 264.7 macrophages. — Experim. Therap. Med. 12(1): 499–505.
<https://doi.org/10.3892/etm.2016.3305>
83. Nam Y.-R., Kim H. J., Kim Y.-M., Chin Y.-W., Bae H. S., Kim W. K., Nam J. H. 2017. *Agrimonia pilosa* leaf extract accelerates skin barrier restoration by activation of transient receptor potential vanilloid 3. — J. Dermatol. Sci. 86(3): 255–258.
<https://doi.org/10.1016/j.jdermsci.2017.03.003>
84. Koshiura R., Miyamoto K., Ikeya Y., Taguchi H. 1985. Antitumor activity of methanol extract from roots of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Japan. J. Pharmacol. 38(1): 9–16.
<https://doi.org/10.1254/jjp.38.9>
85. Miyamoto K., Koshiura R., Ikeya Y., Taguchi H. 1985. Isolation of agrimoniin, an antitumor constituent, from the roots of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Chem. Pharm. Bull. 33(9): 3977–3981.
<https://doi.org/10.1248/cpb.33.3977>
86. Wang X., Wang H., Zhang C., Zhang K. 2013. Experimental study on inhibition of S180 tumor cells by *Agrimonia pilosa* extract. — Afr. J. Tradit. Complement. Alternat. Med. 10(3): 475–479.
<https://doi.org/10.4314/ajtcam.v10i3.14>
87. Choi S.-J., Baik J.-W., Park J.-H., Jun C.-Y., Choi Y.-K., Ko S.-G. 2009. Mechanism of apoptosis and tumor growth inhibition of *Agrimonia pilosa* Ledebour (APL) *in vitro* and *in vivo*. — J. Internal Korean Med. 30(2): 399–409.
[https://www.jikm.or.kr/upload/pdf/200907/13\[1\].pdf](https://www.jikm.or.kr/upload/pdf/200907/13[1].pdf)
88. Huang W., Deng H., Jin S., Ma X., Zha K., Xie M. 2018. The isolation, structural characterization and anti-osteosarcoma activity of a water soluble polysaccharide from *Agrimonia pilosa*. — Carbohydr. Polym. 187: 19–25.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.01.047>
89. Murayama T., Kishi N., Koshiura R., Takagi K., Furukawa T., Miyamoto K. 1992. Agrimoniin, an antitumor tannin of *Agrimonia pilosa* Ledeb., induces interleukin-1. — Anticancer Res. 12(5): 1471–1474.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/1444208/>
90. Nho K.J., Chun J.M., Kim H.K. 2011. *Agrimonia pilosa* ethanol extract induces apoptotic cell death in HepG2 cells. — J. Ethnopharmacol. 138(2): 358–363.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2011.09.008>
91. Miyamoto K., Kishi N., Koshiura R. 1987. Antitumor effect of agrimoniin, a tannin of *Agrimonia pilosa* Ledeb., on transplantable rodent tumors. — Japan. J. Pharmacol. 43(2): 187–195.
<https://doi.org/10.1254/jjp.43.187>
92. Miyamoto K., Kishi N., Murayama T., Furukawa T., Koshiura R. 1988. Induction of cytotoxicity of peritoneal exudate cells by agrimoniin, a novel immunomodulatory tannin of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — Cancer Immunol. Immunother. 27(1): 59–62.
<https://doi.org/10.1007/BF00205759>
93. Wang B.-Q., Jin Z.-X. 2011. Agrimoniin induced SGC7901 cell apoptosis associated mitochondrial transmembrane potential and intracellular calcium concentration. — J. Med. Plants Res. 5(15): 3513–3519.
<https://academicjournals.org/journal/JMPR/article-full-text-pdf/8934EE220027>

94. Gao K., Zhou L., Chen J., Li F., Zhang L. 2000. Experimental study on decoctum *Agrimonia pilosa* Ledeb.-induced apoptosis in HL-60 cells in vitro. — Zhong Yao Cai. 23(9): 561–562.
95. Zou X., Zhang K., Chen J., Huang D., Zhu J., Zhu X., Lv N. 2013. Anti-tumor effects of *Agrimonia pilosa* Ledeb. on SMMC-7721 hepatocellular carcinoma cells and its mechanisms. — Chongqing Medicine. 32: 3929–3931, 3934. http://caod.oriprobe.com/articles/40162503/Anti_tumor_effects_of_Agrimonia_Pilosa_Ledeb_on_SMMC_7721_hepatocellu.htm
96. Gonchig E., Erdenebat S., Togtoo O., Bataa S., Gendaram O., Kim Y.S., Ryu S.Y. 2008. Antimicrobial activity of Mongolian medicinal plants. — Nat. Prod. Sci. 14(1): 32–36.
97. Lee E.-S., Seo B.-I. 2003. Growth inhibition of Escherichia coli KCTC 2441 by *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract. — Korea J. Herbology. 18(1): 15.
98. McMurray R.L., Ball M.E.E., Tunney M.M., Corcionivoschi N., Situ C. 2020. Antibacterial activity of four plant extracts extracted from traditional Chinese medicinal plants against *Listeria monocytogenes*, *Escherichia coli*, and *Salmonella enterica* subsp. *enterica* serovar enteritidis. — Microorganisms. 8(6). Art. n. 962. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8060962>
99. Bae J.-H., Sohn M.-F. 2005. Effect of *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract on the growth of food-borne pathogens. — J. Nutr. Health. 38(2): 112–116.
100. Lee J.H., Park J.S. 2019. Antibacterial effect of traditional food ingredients for healthcare on *Helicobacter pylori*. — Technol Health Care. 27(5): 509–518. <https://doi.org/10.3233/THC-191735>
101. Min B.S., Kim Y.H., Tomiyama M., Nakamura N., Miyashiro H., Otake T., Hattori M. 2001. Inhibitory effects of Korean plants on HIV-1 activities. — Phytother. Res. 15(6): 481–486. <https://doi.org/10.1002/ptr.751>
102. Shin W.J., Lee K.H., Park M.H., Seong B.L. 2010. Broad-spectrum antiviral effect of *Agrimonia pilosa* extract on influenza viruses. — Microbiol. Immunol. 54(1): 11–19. <https://doi.org/10.1111/j.1348-0421.2009.00173.x>
103. Li Y., Ooi L.S., Wang H., But P.P., Ooi V.E. 2004. Antiviral activities of medicinal herbs traditionally used in southern mainland China. — Phytother. Res. 18(9): 718–722. <https://doi.org/10.1002/ptr.1518>
104. Park S., Kang S., Kim D.S., Moon B.R. 2017. *Agrimonia pilosa* Ledeb., *Cinnamomum cassia* Blume, and *Lonicera japonica* Thunb. protect against cognitive dysfunction and energy and glucose dysregulation by reducing neuroinflammation and hippocampal insulin resistance in β -amyloid-infused rats. — Nutr. Neurosci. 20(2): 77–88. <https://doi.org/10.1080/1028415X.2015.1135572>
105. Cao J., Wang S., Wei C., Lin H., Zhang C., Gao Y., Xu Z., Cheng Z., Sun W.-C., Wang H.-B. 2021. Agrimophol suppresses RANKL-mediated osteoclastogenesis through Blimp1-Bcl6 axis and prevents inflammatory bone loss in mice. — Int. Immunopharmacol. 90. Art. n. 107137. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2020.107137>
106. Lee Y.M., Kim J.B., Bae J.H., Lee J.S., Kim P.S., Jang H.H., Kim H.R. 2012. Estrogen-like activity of aqueous extract from *Agrimonia pilosa* Ledeb. in MCF-7 cells. — BMC Complement. Alternat. Med. 12. Art. n. 260. <https://doi.org/10.1186/1472-6882-12-260>
107. Jang H.H., Bae J.H., Kim M.J., Park M.Y., Kim H.R., Lee Y.M. 2020. *Agrimonia pilosa* Ledeb. ameliorates hyperglycemia and hepatic steatosis in ovariectomized rats fed a high-fat diet. — Nutrients. 12(6). Art. n. 1631. <https://doi.org/10.3390/nu12061631>
108. Park S.H., Sim Y.B., Kang Y.J., Lee J.K., Lim S.S., Suh H.W. 2012. Effect of *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract on the antinociception and mechanisms in mouse. — Korean J. Physiol. Pharmacol. 16(2): 119–123. <https://doi.org/10.4196/kjpp.2012.16.2.119>
109. Feng J.H., Lee H.J., Kim S.B., Jung J.S., Lim S.S., Suh H.W. 2019. Antinociceptive effect of single components isolated from *Agrimonia pilosa* Ledeb. extract. — Sci. Pharmaceut. 87(3). Art. n. 18. <https://doi.org/10.3390/scipharm87030018>
110. Hua C.-L., Lee J.-K., Cho K.-H., Kwon T.-O., Kwon J.-W., Kim J.-S., Lee H.-S., Kang D.-G. 2006. Mechanism of the vascular relaxation induced by butanol extract of *Agrimonia pilosa*. — Korean J. Pharmacogn. 37(2): 67–73. https://ocean.kisti.re.kr/download/volume/kspmc/HKSOBF/2006/v37n2s145/HKSOBF_2006_v37n2s145_67.pdf
111. Huang W., Deng H., Jin S., Yang W., Wang H., Meng C., Wang H., Yang S. 2019. A polysaccharide from dried aerial parts of *Agrimonia pilosa*: Structural characterization and its potential therapeutic activity for steroid-induced necrosis of the femoral head (SANFH). — Carbohydr. Polym. 214: 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2019.03.004>
112. Huang W., Jin S., Yang W., Tian S., Meng C., Deng H., Wang C., Wang H. 2020. *Agrimonia pilosa* polysaccharide and its sulfate derivatives facilitate cell proliferation and osteogenic differentiation of MC3T3-E1 cells by targeting miR-107. — Int. J. Biol. Macromol. 157: 616–625. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2019.11.213>
113. Huang W., Jin S., Yang W., Tian S., Meng C., Deng H., Wang H. 2020. Protective effect of *Agrimonia pilosa* polysaccharides on dexamethasone-treated MC3T3-E1 cells via Wnt/ β -Catenin pathway. — J. Cell. Mol. Med. 24(3): 2169–2177. <https://doi.org/10.1111/jcmm.14868>

114. Lee J.-H., Seo Y.M. 2019. Protective effect of *Agrimonia pilosa* var. extract on cultured NIH3T3 fibroblasts damaged by potassium dichromate. — Korean J. Clin. Lab. Sci. 51(2): 205–213.
<https://doi.org/10.15324/kjcls.2019.51.2.205>
115. Yoon J.-Y., Lee S.-Y., Jun H.-J., Lee J.-Y. 2012. Anti-aging effects of solvent fraction from *Agrimonia pilosa* L. extracts. — J. Appl. Biol. Chem. 55(1): 35–39.
<https://doi.org/10.3839/jabc.2011.056>
116. Kim H.-J., Lim H.-W., Kim B.-H., Kim H.-S., Choi S.-W., Yoon C.S. 2006. Studies on the anti-acne effect of *Agrimonia pilosa* Ledeb. — J. Soc. Cosmetic Sci. Korea. 32(1): 53–58.
http://journal.scsk.or.kr/past/Download.asp?ftproot=https://kiss15.kstudy.com/kiss5/inFTP_Journal.asp&inst_key=6138&a_imag=2i000736.pdf&isDownLoad=0
117. Kim D.-H., An B.-J., Lee J.-Y. 2011. Whitening activities of the *Agrimonia pilosa* L. extracts. — J. Appl. Biol. Chem. 54(4): 284–289.
<https://doi.org/10.3839/jabc.2011.046>
118. Kim H.-S. 2015. Physiological activities of *Agrimonia pilosa* extract. — Korean J. Food Preserv. 22(2): 261–266.
<https://doi.org/10.11002/kjfp.2015.22.2.261>
119. Guo H., Qu Y. 2019. Improvement on natural enemies of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) using extracts of *Agrimonia pilosa*. — J. Econ. Entomol. 112(4): 1581–1586. <https://doi.org/10.1093/jee/toz074>

ФЛАВОНОИДЫ ВИДОВ РОДА *TILIA* (TILIACEAE)© 2021 г. С. Э. Эфендиева¹, Э. Н. Новрузов¹, *¹Институт Ботаники НАН Азербайджана, г. Баку, Республика Азербайджан

*e-mail: eldar_novruzov@yahoo.co.uk

Поступила в редакцию 18.08.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 15.09.2021 г.

Выполнен обзор работ, посвященных анализу состава флавоноидов 6 видов р. *Tilia*: *Tilia cordata* Mill., *T. phatyphyllos* Scop., *T. caucasica* Rupr. (= *T. platyphyllos* Scop. subsp. *caucasica* (Rupr.) Loria = *Tilia rubra* subsp. *caucasica* (Rupr.) V. Engl.), *T. argentea* Desf. ex DC. (= *Tilia tomentosa* Moench), *T. petiolaris* DC. (= *Tilia tomentosa* Moench), *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin. Все исследованные виды содержат в составе различные флавоноиды, в том числе кверцетрин, рутин, кверцетин-3,7-дирамнозид, кверцетин-3-глюкозид-7-рамнозид, апигенин-7-глюкозид, обладающие выраженными антиоксидантными, антидиабетическими, нейросупрессивными и другими свойствами. Всего у исследованных видов выделено и идентифицировано 19 флавоноидных соединений, 12 из которых относятся к флавонолам, 3 – к флавонам, 1 – к флаванонам и 3 – к флаванам. Наибольшее количество флавоноидов идентифицировано у *Tilia caucasica* Rupr. – 12; у *Tilia cordata* Mill. – 9, у *Tilia phatyphyllos* Scop. – 8, у *Tilia argentea* Desf. ex DC. – 7, у *Tilia petiolaris* DC. – 3, у *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin – 2 флавоноида. Флавоноиды неравномерно распределены по органам исследованных видов. Только один компонент – изокверцитрин обнаружен у всех видов во всех органах (стеблях, листьях, цветках, прицветниках). Исследованные виды р. *Tilia* могут считаться перспективным сырьем для получения лекарственных средств и биологически активных добавок.

Ключевые слова: род *Tilia*, флавоноиды, качественный состав, биологическая активность

DOI: 10.31857/S003399462104004X

Липа *Tilia* L. принадлежит к семейству Мальвовые *Malvaceae* Juss. и является одним из основных представителей древесного яруса широколиственных лесов Северного полушария [1, 2]. Во флоре Кавказа представлены 3 вида и 2 подвида липы, из которых в Азербайджане произрастают *T. cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop., *T. caucasica* Rupr. (= *T. platyphyllos* Scop. subsp. *caucasica* (Rupr.) Loria = *Tilia rubra* subsp. *caucasica* (Rupr.) V. Engl.) [3¹, 4, 5²]. В пределах Азербайджана липа встречается в восточной и западной частях Большого Кавказа, в Кубинском массиве, в северной и центральной частях Малого Кавказа и в Ленкоране от нижнего до верхнего горного пояса. Среди всех видов рода самым широко распространенным является *T. caucasica* Rupr.

Липа является одним из ценных лекарственных видов. Экстракт цветков липы обладает высокой анальгезирующей и противокашлевой активностью [6], а полисахариды и терпены растения обладают иммуномодулирующими, противовос-

палительными и противоопухолевыми свойствами [7³]. Различные экстракты растения эффективны при лечении сахарного диабета [8], гипертонии [9⁴], а также применяются в качестве потогонного и мочегонного средства при простудах, циститах и нефритах [10⁵]. Цветки липы используются также в качестве спазмолитического и седативного средства [11]. Широкий спектр лечебных свойств видов липы связан с наличием в их составе таких биологически активных веществ, как алкалоиды, каротиноиды, кумарины, флавоноиды и др.

³ Криштанова Н.А., Сафонова М.Ю., Болотова В.Ц., Павлова Е.Д., Саканян Е.И. 2005. Перспективы использования растительных полисахаридов в качестве лечебных и лечебно-профилактических средств. — Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. (1): 212–221.

⁴ Байгарин Е.К., Бакуменко О.Е., Байков В.Г., Бессонов В.В., Доронин А.Ф., Макаренко М.А. 2014. Разработка напитка на основе растительного сырья для профилактики гипертонии. — Вопросы питания. 8 (3): 167–168.

⁵ Веселова Д.В., Степанова Э.Ф. 2016. Использование в современной медицине цветков липы сердцевидной. — Фармация и фармакология. 1 (14): 4–9.

¹ Флора Азербайджана. 1955. Род *Tilia* L. 6: 208–213.

² Конспект флоры Кавказа. 73.1 *Tilia* L. 2012. СПб, М. 3(2): 476–477.

Среди биологически активных веществ в последние десятилетия все большее внимание привлекают флавоноиды. Биологический эффект флавоноидов прежде всего объясняется их способностью нейтрализовать свободные радикалы, хелатизировать металлические катализаторы, активировать антиоксидантные ферменты, ингибировать оксидазы, стабилизировать клеточные мембраны и регулировать активность рецепторов [12⁶]. В настоящее время выявлено множество эффектов этих соединений на организм человека: капилляроукрепляющего, спазмолитического, антистрессового, противовоспалительного, противогрибкового, антибактериального, противовирусного, противоязвенного, антитоксического, противоаллергического, иммуностимулирующего, антиканцерогенного [13⁷].

Целью настоящей работы является анализ литературных данных, касающихся флавоноидного состава 6 видов р. *Tilia*: *Tilia cordata* Mill., *T. phatyphyllos* Scop., *T. caucasica* Rupr. (= *T. platypyllos* Scop. subsp. *caucasica* (Rupr.) Loria = *Tilia rubra* subsp. *caucasica* (Rupr.) V. Engl.), *T. argentea* Desf. ex DC. (= *Tilia tomentosa* Moench), *T. petiolaris* DC. (= *Tilia tomentosa* Moench), *Tilia americana* var. *mexicana* (Schltdl.) Hardin.

К настоящему времени у различных видов липы выделено и идентифицировано 19 флавоноидных веществ (табл. 1). Установлено, что выделенные флавоноиды в основном состоят из гликозидов и относятся к О-гликозидам. В исследованных видах агликоны флавоноидов и С-гликозиды не обнаружены. Основную часть флавоноидных соединений составляют флавонолы (табл. 1). Разнообразие флавоноловых агликонов, обнаруженных у различных видов рода, невелико. Они представлены производными кверцетина и кемпферола, в виде моно- и диглюкозидов и биоиза. Все монозиды и биоизиды кверцетина содержат углеводный остаток у C₃ атома, а диглюкозиды имеют углеводный остаток у C₃ и C₇-атомов. Сахарные части флавоноловых гликозидов состоят в основном из D-глюкозы, L-рамнозы, D-галактозы и рутинозы. Кемпферол представлен двумя моно- и тремя дигликозидами.

В исследованных видах рода *Tilia* флавоны представлены производными агликонов апигенина и лютеолина, флаванонами гесперидина, а флаваны представлены катехином, эпикатехином и процианидиновым димером B₂.

Из установленных в составе видов липы 19 флавоноидов у *Tilia caucasica* обнаружено — 12, у *T. cordata* — 9, у *T. phatyphyllos* — 8, у *T. argentea* — 7, у *T. petiolaris* — 3, у *T. americana* — 2 флавоноида. Компонент кверцетин-3-глюкозид (изокверцитрин) был обнаружен у всех исследованных видов. Кверцетин-3-рамнозид (кверцитрин), кверцетин-3,7-дирамнозид, кемпферол-3,7-дирамнозид (кемпферитрин) был обнаружен у четырех видов. В составе *T. petiolaris* и *T. americana* эти флавоноиды не были выявлены. Рутин был обнаружен у 4 видов (*T. caucasica*, *T. phatyphyllos*, *T. argentea*, *T. americana*), а астрагалин в составе этих же видов, за исключением *T. americana*. Процианидиновый димер B₂ был выявлен у двух видов (*T. caucasica* и *T. cordata*), кверцетин-3-глюкозид-7-рамнозид (петиоларозид) — у *T. caucasica* и *T. petiolaris*, тилирозид — у *T. cordata*, *T. argentea*. Другие флавоноиды, такие как апигенин-7-глюкозид (космосиин), лютеолин-7-глюкозид (цинарозид), катехин, эпикатехин были обнаружены только в составе *T. caucasica*, гиперозид и акацетин 7-глюкозид (тилианин) — у *T. phatyphyllos*, кверцетин-3-рамнозид-7-глюкозид, кемпферол-3-рамнозид (афзелин) и гесперидин — у *T. cordata*, петиололарозид и кемпферол 3-глюкозид-7-рамнозид — у *T. petiolaris*. Таким образом, в видах рода *Tilia* наиболее широко представлены гликозиды кверцетина и кемпферола.

При анализе распределения флавоноидных соединений по отдельным органам было выявлено, что у большинства видов эти соединения накапливаются в листьях, цветках и прицветниках (табл. 1). Различные флавоноидные соединения неравномерно распределены по органам исследованных видов. Основными биосинтезирующими органами являются листья и цветки, в частности у видов *T. caucasica* и *T. cordata* эти органы богаты такими биологически активными флавоноидами, как рутин, гесперидин и др. По данным L. Hörhammer [23], тилирозид выявляется у всех видов *Tilia*. Однако по данным других исследователей этот гликозид был обнаружен только у *T. argentea* [6, 14] и *T. cordata* [17, 25–27⁸].

Результаты исследования состава флавоноидов различных органов видов *Tilia* показали заметные различия. По данным М.Р. Зуба [27⁷], изучавшего флавоноидный состав двух видов липы — *T. cordata* и *T. platypyllos*, в бутонах липы широколиственной (*T. platypyllos*) было обнаружено 16 флавоноидов, в цветках — 9, в прицветниках — 13, а в основной оси цветка и цветоножке — 10, всего 22 флавоноида. В бутонах липы сердцевидной (*T. cordata*) обнаружено — 13 флавоноидов, в цветках — 12, в прицветниках — 14, в основной оси цветка и цветоножке — 15. Найденные флавоноиды

⁶ Макаренко О.А., Левицкий А.П. 2013. Физиологические функции флавоноидов в растениях. — Физиология и биохимия культ. растений. 45(2): 100–112.

⁷ Куркин В.А., Куркина А.В., Авдеева Е.В. 2013. Флавоноиды как биологически активные соединения лекарственных растений. — Фундаментальные исследования. 11(9): 1897–1901.

⁸ Зуб М.Р. 1970. Флавоноиды *Tilia platyphyllos* Scop. и *Tilia cordata* Mill. — Растительные ресурсы. 6(3): 400–404.

Таблица 1. Фенольные соединения видов рода *Tilia* L. и их распределение по органам растений
Table 1. Phenolic compounds in species of the genus *Tilia* L. and their distribution in plant organs

Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Флавонолы: Flavonols:				
Кверцетин-3-глокозид (изокверцитрин) Quercetin-3-glucoside (isoquercitrin)		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. cordata</i>	Листья Leaves	[15, 16, 17]
		<i>T. argentea</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. americana</i>	Листья, цветки Leaves, flowers	[18]
Кверцетин-3-рамнозид (кверцитрин) Quercetin-3-rhamnoside (quercitrin)		<i>T. petiolaris</i>	Цветки Flowers	[19]
		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14, 20]
		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. cordata</i>	Листья Leaves	[15, 16, 17]
		<i>T. argentea</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
Кверцетин-3-рутинозид (рутин) Quercetin-3-rutinoside (rutin)		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14, 21]
		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. argentea</i>	Листья и прицветники Leaves and bracts	[14]
		<i>T. americana</i>	Листья, цветки Leaves, flowers	[18]

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Кверцетин-3-галактозид (гиперозид) Quercetin-3-galactoside (hyperoside)		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья и прицветники Leaves and bracts	[14]
Кверцетин-3-глюкозид-7-рамнозид (петиоларозид) Quercetin-3-glucoside-7-rhamnoside (petiolaroside)		<i>T. caucasica</i> <i>T. petiolaris</i>	Листья, цветки, стебли Leaves, flowers, stems Цветки Flowers	[20, 21] [19]
Кверцетин-3-рамнозид-7-глюкозид Quercetin-3-rhamnoside-7-glucoside		<i>T. cordata</i>	Листья Leaves	[17]

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

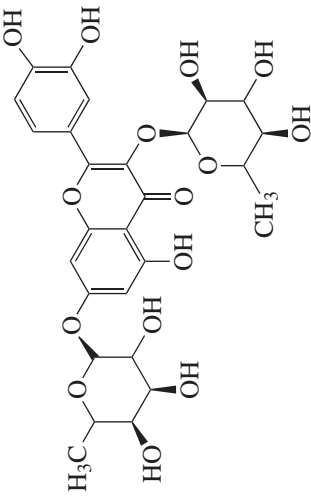
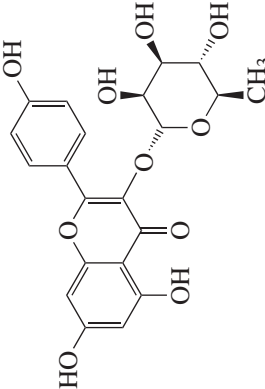
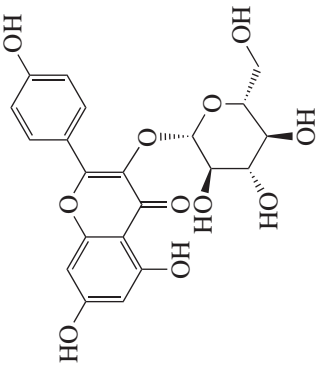
Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Кверцетин-3,7-дирамнозид Quercetin-3,7-diramnoside		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14, 17]
		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14, 17]
		<i>T. cordata</i>	Листья Leaves	[15, 16, 17]
		<i>T. argentea</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[6]
Кемпферол-3-рамнозид (афзелин) Kaempferol-3-ramnoside (afzelin)		<i>T. cordata</i>	Цветки Flowers	[15, 16, 17, 22]
		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
Кемпферол-3-глюкозид (астрагалин) Kaempferol-3-glucoside (astragalinal)		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts	[14]
		<i>T. argentea</i>	Листья, прицветники Leaves, bracts	[14]

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

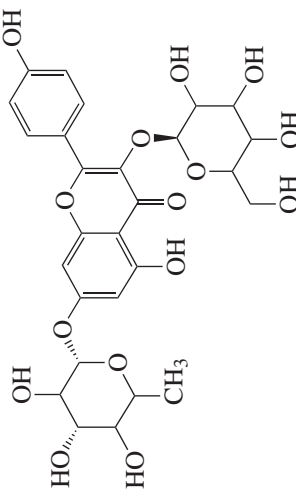
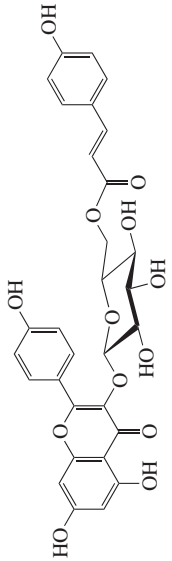
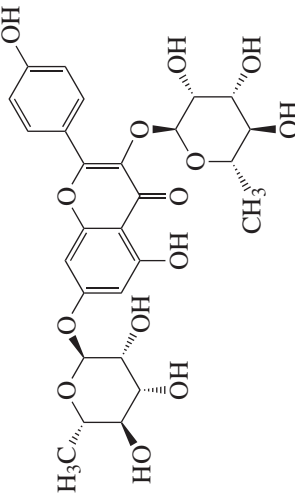
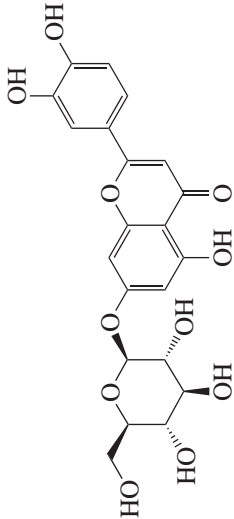
Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Кемпферол-3-глюкозид-7-рамнозид Kaempferol-3-glucoside-7-rhamnoside		<i>T. petiolaris</i>	Цветки Flowers	[19]
Кемпферол-3-(6"-p-кумароил глюкозид (тилрозид) Kaempferol-3- (6 " -p-coumaroyl glucoside (tilyroside)		<i>T. cordata</i> <i>T. argentea</i>	Листья, цветки Leaves, flowers Листья, прицветники Leaves, bracts	[15, 16, 17, 23, 24] [14]
Кемпферол-3,7-дирамнозид (кемпферитрин) Kaempferol-3,7-diramnoside (kaempferitrine)		<i>T. caucasica</i> <i>T. phatyphyllos</i> <i>T. cordata</i> <i>T. argentea</i>	Листья, цветки и прицветники Leaves, flowers and bracts Листья, прицветники Leaves, bracts Листья Leaves Листья, прицветники Leaves, bracts	[14, 17, 22] [14] [15, 16, 17, 22] [6]
Флавоны: Flavones:				
Апигенин-7-глюкозид (космосин) Apigenin-7-glucoside (cosmosine)		<i>T. caucasica</i>	Листья Leaves	[20]

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

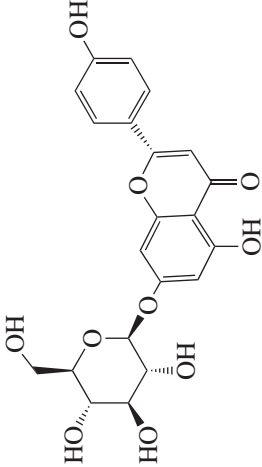
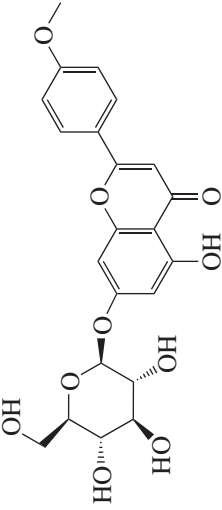
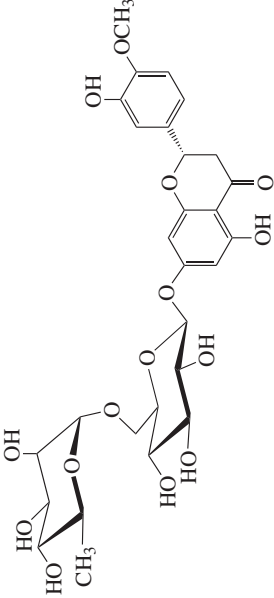
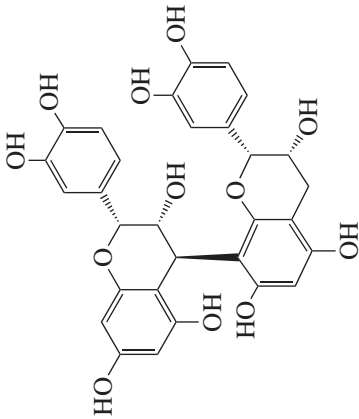
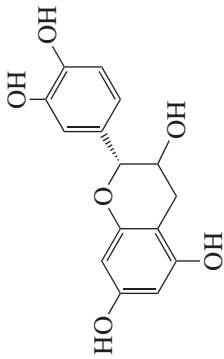
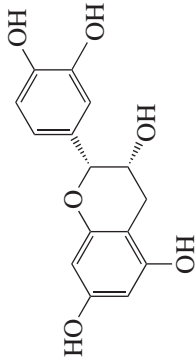
Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Лютеолин-7- глюкозид (цинарозид) Luteolin-7-glucoside (cynaroside)		<i>T. caucasica</i>	Листья Leaves	[20]
Акацетин-7-глюкозид (тилианин) Acacetin-7-glucoside (tilianin)		<i>T. phatyphyllos</i>	Листья, прицветники Leaves, bracts	[14]
Флаваноны: Flavanones				
Гесперетин-7-рамно- глюкозид (гесперидин) Hesperetin-7-rhamnoglucoside (hesperidin)		<i>T. cordata</i>	Цветки Flowers	[22]

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

Флавоноиды Flavonoids	Структура Structure	Виды Species	Органы растений Plant organs	Литературные источники References
Флаваноны: Flavans:				
Процианиidinный димер B ₂ Procyanidin dimer B ₂		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки, стебли Leaves, flowers, stems	[21]
		<i>T. cordata</i>	Листья Leaves	[17]
Катехин Catechin		<i>T. caucasica</i>	Листья, стебли Leaves, stems	[21]
Эпикатехин Epicatechin		<i>T. caucasica</i>	Листья, цветки, стебли Leaves, flowers, stems	[21]

ды являются производными кверцетина и кемпферола. Количественное сравнение содержания кемпферола и кверцетина в цветах и прицветниках показало, что хотя их соотношение у липы широколиственной составляет 1 : 1, но все же производные кемпферола преобладают (1 : 3) [27].

Р. Pietta и коллеги обнаружили у видов рода *Tilia* в общей сложности 9 различных флавоноидов — кверцетин-3-глюкозид, кемпферол-3-глюкозид, кверцетин-3-глюкозид-7-рамнозид, кемпферол-3,7-дирамнозид, изокверцетин, астрагалин, кверцитрин, кемпферол-3-глюкозид-7-рамнозид и тилирозид. Из них в цветках преобладают изокверцитрин, астрагалин, кверцитрин, кемпферол-3-глюкозид-7-рамнозид, тилирозид, в листьях — изокверцитрин, кверцитрин, рутин, гиперозид и тилирозид, причем во всех органах тилирозид превосходит все остальные флавоноиды [15, 16].

Г. Toker с соавторами [14] сравнили состав флавоноидов в видах *T. rubra*, *T. platyphyllos* и *T. argentea*, произрастающих на территории Турции. Всего было выявлено 8 флавоноидов. Цветки *T. rubra* содержат 5 флавоноидов, прицветники — 6, листья — 6; цветки *T. phatyphyllos* — 5 флавоноидов, прицветники — 7, листья — 7; цветки *T. argentea* — 6 флавоноидов, прицветники — 7, листья — 7. Этими авторами установлено, что органы этих видов отличаются и по составу флавоноидов. Все три вида содержали кверцетин-3,7-дирамнозид, изокверцитрин, кверцитрин, рутин, астрагалин, кемпферол-3,7-дирамнозид. Гиперозид был обнаружен только у *T. phatyphyllos*, тилирозид только у *T. argentea*. В цветках *T. phatyphyllos* и *T. rubra* обнаружили высокий уровень изокверцитрина, рутина, астрагалина, а в цветках *T. argentea* — кверцетин-3,7-дирамнозид и кверцетин. Кверцетин-3,7-дирамнозид и кверцетин были основными компонентами в прицветниках *T. platyphyllos* и *T. rubra*. Прицветники *T. argentea* богаты кверце-

тин-3,7-дирамнозидом и кемпферол-3,7-дирамнозидом. В листьях всех трех видов преобладает кверцетин-3,7-дирамнозид. Кемпферол-3,7-дирамнозид является вторым основным флавоноидом в листьях *T. platyphyllos*, а в листьях *T. rubra* и *T. argentea* количество этого флавоноида низкое [14].

Имеющиеся в литературе данные показывают, что флавоноиды обладают многими важными фармакологическими свойствами. Кверцетин обладает антиоксидантными [28], противовоспалительными [29], анальгезирующими [30], антидиабетическими [31], антилейшманиальными [32] и антидиарейными [33], а также антигипотензивными и антиагрегатными [34] свойствами. Рутин отличается антиоксидантными и антирадикальными свойствами, препятствует скоплению тромбоцитов в кровеносных сосудах [35] и снижает уровень холестерина [36]. Кверцетин-3,7-дирамнозид и кемпферол-3,7-дирамнозид имеют анальгезирующие и противокашлевые свойства [6]. Было установлено нейросупрессивное действие кверцетин-3-глюкозид-7-рамнозида [19]. Выявлены антидиабетические [37] эффекты космосина, антиоксидантные [38], противовоспалительные [39], ингибиторные по отношению к α -глюкозидазе и амилазе [40], противоастматические [41], антимикробные [42] и антиканцерогенные [43] эффекты цинорозида.

Таким образом, у представителей рода *Tilia* L. выделены и идентифицированы 19 различных флавоноидных соединений. Из них 12 относятся к флавонолам (7 — производные кверцетина, 5 — производные кемпферола), 3 — к флавонам (производные апигенина, лютеолина, акацетина), 1 — к флаванонам (производные геспередина) и 3 — к флаванам (катехин, эпикатехин, процианидин). Исследованные виды, содержащие в своем составе различные флавоноиды, могут считаться перспективным сырьем для получения лекарственных средств и биологически активных добавок.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

см. REFERENCES

Distribution of Flavonoids in Species of the Genus *Tilia* (Tiliaceae)

S. E. Afandiyeva^a, E. N. Novruzov^{a, *}

^aInstitute of Botany of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Republic of Azerbaijan

*e-mail: eldar_novruzov@yahoo.co.uk

Abstract—6 species in the genus *Tilia* L. were studied for the content and qualitative composition of flavonoids. Of the investigated species, 19 flavonoid compounds were isolated and identified in total, belonging to: flavonols — 12, flavon — 3, flavanones — 1, and flavans — 3. Among all species of the genus *Tilia* L., *Tilia cordata* Mill. and *Tilia phatyphyllos* Scop. have been extensively studied due to their widespread use in traditional medicine. The largest amount of flavonoids was identified in *Tilia caucasica* Rupr. — 12 flavonoids, followed by *Tilia cordata* Mill. — 9, *Tilia phatyphyllos* Scop. — 8, *Tilia argentea* Desf. Ex DC. — 7, *Tilia petiolaris* DC. — 3, and finally, *Tilia americana* var. *mexicana* — 2 flavonoids. Analysis of the literature data showed that flavo-

noids are not evenly distributed over the organs of the studied species. Only one component, isoquercitrin, is found in all species and in all plant organs (leaves, flowers, bracts, stems). It has been found that flavonoids present in various species, namely quercetrin, rutin, quercetin-3,7-diramnocide, quercetin-3-glucoside-7-rhamnocide, apigenin-7-glucoside, have high antioxidant, antidiabetic, neurosuppressive and other properties. All investigated species contain high amount of flavonoids and are considered a promising raw material for the production of medicines and dietary supplements.

Keywords: genus *Tilia*, linden, flavonoids, qualitative composition, biological activity

REFERENCES

1. Zare H., Amini T., Assadi M. 2012. A review of the genus *Tilia* L. (*Tiliaceae*) in Iran, new records and new species. — Iran J. Bot. 18(2): 175–190.
<https://doi.org/10.22092/ijb.2012.101411>
2. McCarthy D. 2012. Systematics and Phylogeography of the Genus *Tilia* in North America. — Chicago, Illinois. 172.
3. [Flora of Azerbaijan]. 1955. Genus *Tilia* L. 6: 208–213. (In Russian)
4. Aydın Əsgərov. 2006. [Higher plants of Azerbaijan. — Abstract of the flora of Azerbaijan, part II]. Baku-Science — V. II: 283 p. (In Azerbaijani)
5. Caucasian flora conspectus. *Tilia* L. 2012. Saint-Petersburg, Moscow. 3(2): 476–477. (In Russian)
<https://www.binran.ru/upload/caucasian/pdf/73.%20Tiliaceae.pdf>
6. Toker G., K peli E., Memiso lu M., Yesilada E. 2004. Flavonoids with antinociceptive and anti-inflammatory activities from the leaves of *Tilia argentea* (silver linden). — J. Ethnopharmacol. 95(2–3): 393–397.
<https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.08.008>
7. Krishtanova N.A., Safonova M.Yu., Bolotova V.Ts., Pavlova E.D., Sakanyan E.I. 2005. [Prospects for the use of plant polysaccharides as therapeutic and prophylactic agents]. — Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. Farmaciya. 1: 212–221. (In Russian)
<http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2005/01/krishtanova.pdf>
8. Otoom S.A., Al-Safi S.A., Kerem Z.K., Alkofahi A. 2006. The use of medicinal herbs by diabetic Jordanian patients. — J. Herb. Pharmacother. 6(2): 31–41.
https://doi.org/10.1080/J157v06n02_03
9. Baygarin E.K., Bakumenko O.E., Baykov V.G., Bessonov V.V., Doronin A.F., Makarenko M.A. 2014. Development of a plant-based drink for the prevention of hypertension. — Voprosy pitaniya. 8(S3): 167–168. (In Russian)
10. Veselova D.V., Stepanova E.F. 2016. Use of *Tilia cordata* flowers in contemporary medicine. — Farmaciya i farmakologiya. 4(1(14)): 4–9. (In Russian) <https://www.pharmpharm.ru/jour/article/view/183/299>
11. Gruenwald J., Brendler T., Jaenicke C. 2000. PDR for Herbal Medicines. 2nd ed. Thompson — Physicians. Desk Reference. 477–478.
12. Makarenko O.A., Levitsky A.P. 2013. Physiological functions of flavonoids in plants. — Fiziologiya i biokhimiya kul'turnyh rastenij. 45(2): 100–112. (In Russian) <http://dspace.nbuv.gov.ua/handle/123456789/66469>
13. Kurkin V.A., Kurkina A.V., Avdeeva E.V. 2013. Flavonoids as biologically active compounds of medicinal plants. — Fundamental'nye issledovaniya. 11(9): 1897–1901. (In Russian)
<https://fundamental-research.ru/ru/article/view?id=33478>
14. Toker G., Aslan M., Yesilada E., Memiso lu M., Ito S. 2001. Comparative evaluation of the flavonoid content in officinal *Tiliae* flos. and Turkish lime species for quality assessment. — J. Pharmaceutical and Biomedical Analysis. 26(1): 111–121.
[https://doi.org/10.1016/S0731-7085\(01\)00351-X](https://doi.org/10.1016/S0731-7085(01)00351-X)
15. Pietta P., Mauri P., Bruno A., Zini L. 1993. High-performance liquid chromatography and micellar electrokinetic chromatography of flavonol glycosides from *Tilia*. — J. Chromatography. 638(2): 357–361.
[https://doi.org/10.1016/0021-9673\(93\)83449-3](https://doi.org/10.1016/0021-9673(93)83449-3)
16. Pietta P., Facino R.M., Carini M., Mauri P. 1994. Thermospray liquid chromatography-mass spectrometry of flavonol glycosides from medicinal plants. — J. Chromatogr. A. 661(1–2): 121–126.
[https://doi.org/10.1016/0021-9673\(94\)85183-2](https://doi.org/10.1016/0021-9673(94)85183-2)
17. Negri G., Santi D., Tabach R. 2013. Flavonol glycosides found in hydroethanolic extracts from *Tilia cordata*, a species utilized as anxiolytics. — Rev. Bras. Pl. Med. 15(2): 217–224.
<https://doi.org/10.1590/S1516-05722013000200008>
18. C rdenas-Rodr guez N., Gonz lez-Trujano M.E., Aguirre-Hern ndez E., Ru z Garc a M., Sampieri A., Coballase-Urrutia E., Carmona-Aparicio L. 2014. Anticonvulsant and antioxidant effects of *Tilia americana* var. *mexicana* and flavonoids constituents in the pentylenetetrazole-induced seizures. — Oxid. Med. Cell. Longevity. Article ID 329172.
<https://doi.org/10.1155/2014/329172>

19. Loscalzo L.M., Wasowski C., Marder M. 2009. Neuroactive flavonoid glycosides from *Tilia petiolaris* DC extracts. — *Phytother. Res.* 23(10): 1453–1457.
<https://doi.org/10.1002/ptr.2800>
20. Delnavazi M.R., Shahabi M., Yassa N. 2015. Flavonoids from the leaves of Iranian Linden; *Tilia rubra* subsp. *caucasica*. — *Research Journal of Pharmacognosy (RJP)*. 2(3): 17–22. http://www.rjpharmacognosy.ir/article_9949.html
21. Akyuz E., Şahin H., Islamoglu F., Kolayli S., Sandra P. 2014. Evaluation of phenolic compounds in *Tilia rubra* subsp. *caucasica* by HPLC-UV and HPLC-UV-MS/MS. — *Int. J. Food Prop.* 17(2): 331–343.
<https://doi.org/10.1080/10942912.2011.631252>
22. Hattori S. 1962. Glycosides of flavones and flavonols. — In: *The chemistry of Flavonoid Compounds*. New York. P. 317–352.
23. Hörhammer L., Stich L., Wagner H. 1961. Über die Flavonolglycosiden der Lindenblüten. — *Archiv der Pharmazie*. 294(11): 685–692.
<https://doi.org/10.1002/ardp.19612941102>
24. Wagner H., Tittel G., Bladt S. 1983. Analysis and standardization of medicinal plant materials by high — performance liquid chromatography and other chromatographic methods. — *Deutsche Apotheker Zeitung*. 123: 515–521.
25. Nowak R. 2008. Separation and quantification of tiliroside from plant extracts by SPE/RP-HPLC. — *Pharmaceutical Biology*. 41(8): 627–630.
<https://doi.org/10.1080/13880200390502559>
26. Aleksandra Pieczykolan A., Pietrzak W., Nowak R., Pielczyk J., Łamacz K. 2019. Optimization of Extraction Conditions for Determination of Tiliroside in *Tilia* L. Flowers Using an LC-ESI-MS/MS Method. — *J. Analytical Methods in Chemistry*. 1. Article ID 9052425.
<https://doi.org/10.1155/2019/9052425>
27. Zub M.P. 1970. [Flavonoids in *Tilia platyphyllos* Scop. and *Tilia cordata* Mill.]. — *Rastitel'nye resursy*. 6(3): 400–404. (In Russian)
28. Wagner C., Fachinetto R., Dalla Corte C.L., Brito V.B., Severo D., Dias G.O.C., Morel A.F., Nogueira C.W., Rocha J.B. 2006. Quercitrin, a glycoside form of quercetin, prevents lipid peroxidation *in vitro*. — *Brain Res.* 1107(1): 192–198.
<https://doi.org/10.1016/j.brainres.2006.05.084>
29. Camuesco D., Comalada M., Rodríguez- Cabezas M.E., Nieto A., Lorente M.D., Concha A., Zarzuelo A., Gálvez J. 2004. The intestinal anti-inflammatory effect of quercitrin is associated with an inhibition in iNOS expression. — *Brit. J. Pharmacol.* 143(7): 908–918.
<https://doi.org/10.1038/sj.bjp.0705941>
30. Gadotti V.M., Santos A.R., Meyre-Silva C., Schmeling L.O., Machado C., Liz F.H., Filho V.C. 2005. Antinociceptive action of the extract and the flavonoid quercitrin isolated from *Bauhinia microstachya* leaves. — *J. Pharm. Pharmacol.* 57(10): 1345–1351.
<https://doi.org/10.1211/jpp.57.10.0014>
31. Babujanarthanam R., Kavitha P., Pandian M.R. 2010. Quercitrin, a bioflavonoid improves glucose homeostasis in streptozotocin-induced diabetic tissues by altering glycolytic and gluconeogenic enzymes. — *Fund. Clin. Pharmacol.* 24(3): 357–364.
<https://doi.org/10.1111/j.1472-8206.2009.00771.x>
32. Muzitano M.F., Cruz E.A., Almeida A.P., Da Silva S.A.G., Kaiser C.R., Guette C., Rossi-Bergmann B., Costa S.S. 2006. Quercitrin: an antileishmanial flavonoid glycoside from *Kalanchoe pinnata*. — *Planta Med.* 72(1): 81–83.
<https://doi.org/10.1055/s-2005-873183>
33. Galvez J., Crespo M.E., Jimenez J., Suarez A., Zarzuelo A. 1993. Antidiarrhoeic activity of quercitrin in mice and rats. — *J. Pharm. Pharmacol.* 45(2): 157–159.
<https://doi.org/10.1111/j.2042-7158.1993.tb03706.x>
34. Gupta A., Birhman K., Raheja I., Sharma S.K., Kar H.K. 2016. Quercetin: A wonder bioflavonoid with therapeutic potential in disease management. — *Asian Pac. J. Trop. Dis.* 6(3): 248–52.
[https://doi.org/10.1016/S2222-1808\(15\)61024-6](https://doi.org/10.1016/S2222-1808(15)61024-6)
35. Korkmaz A., Kolankaya D. 2010. Protective effect of rutin on the ischemia/reperfusion induced damage in rat kidney. — *J. Surg. Res.* 164(2): 309–315.
<https://doi.org/10.1016/j.jss.2009.03.022>
36. Milde J., Elstner E.F., Grassmann J. 2004. Synergistic inhibition of low-density lipoprotein oxidation by rutin, γ -terpinene, and ascorbic acid. — *Phytomedicine*. 11(2–3): 105–113.
<https://doi.org/10.1078/0944-7113-00380>
37. Rao Y.K., Lee M.J., Chen K., Lee Y.C., Wu W.S., Tzeng Y.M. 2011. Insulin-mimetic action of rhoifolin and cosmosiin isolated from *Citrus grandis* (L.) Osbeck leaves: enhanced adiponectin secretion and insulin receptor phosphorylation in 3T3-L1 cells. — *Evid. Based Complement. Alternat. Med.* Article ID 624375.
<https://doi.org/10.1093/ecam/nep204>

38. Burda S., Oleszek W. 2001. Antioxidant and antiradical activities of flavonoids. — J. Agr. Food Chem. 49(6): 2774–2779. <https://doi.org/10.1021/jf001413m>
39. Park C.M., Song Y.S. 2013. Luteolin and luteolin-7-O-glucoside inhibit lipopolysaccharide-induced inflammatory responses through modulation of NF- κ B/AP-1/PI3K-Akt signaling cascades in RAW 264.7 cells. — Nutr. Res. Pract. 7(6): 423–429. <https://doi.org/10.4162/nrp.2013.7.6.423>
40. Kim J.S., Kwon C.S., Son K.H. 2000. Inhibition of alpha-glucosidase and amylase by luteolin, a flavonoid. — Biosci. Biotech. Bioch. 64(11): 2458–2461. <https://doi.org/10.1271/bbb.64.2458>
41. Jin M., Yang J.H., Lee E., Lu Y., Kwon S., Son K.H., Son J.K., Chang H.W. 2009. Antiasthmatic activity of luteolin-7-O-glucoside from *Ailanthus altissima* through the downregulation of T helper 2 cytokine expression and inhibition of prostaglandin E₂ production in an ovalbumin-induced asthma model. — Biol. Pharm. Bull. 32(9): 1500–1503. <https://doi.org/10.1248/bpb.32.1500>
42. Akroum S., Bendjeddou D., Satta D., Lalaoui K. 2009. Antibacterial activity and acute toxicity effect of flavonoids extracted from *Mentha longifolia*. — Am.-Euras. J. Sci. Res. 4(2): 93–96. [https://www.idosi.org/aejsr/4\(2\)09/9.pdf](https://www.idosi.org/aejsr/4(2)09/9.pdf)
43. Baskar A.A., Ignacimuthu S., Michael G.P., Al Numair K.S. 2011. Cancer chemopreventive potential of luteolin-7-O-glucoside isolated from *Ophiorrhiza mungos* Linn. — Nutr. Cancer. 63(1): 130–138. <https://doi.org/10.1080/01635581.2010.516869>

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

МОРФОЛОГИЯ И ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН *NEPETA FORMOSA*
И *N. BUCHARICA* (LAMIACEAE)

© 2021 г. Т. В. Елисафенко¹, *, А. Ю. Астащенко¹, Н. Ю. Курочкина¹

¹ ФГБУН Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

*e-mail: tveli@ngs.ru

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.

После доработки 11.02.2021 г.

Принята к публикации 15.09.2021 г.

Изучены особенности морфологии эремов и семян и динамика прорастания семян центральноазиатских видов *Nepeta formosa* Kudrjasch. и *N. bucharica* Lipsky. Анализ семян из природных популяций (*in situ*) и собранных в условиях *ex situ* показал, что коэффициент вариации по всем выбранным признакам не превышает 20%. Возраст растений и условия произрастания больше влияют на размеры эремов и семян у *N. bucharica*, чем у *N. formosa*. Большое число эремов *N. formosa* (86%) из природных популяций не имели зародыша, или он был деформирован. В условиях *ex situ* у растений второго года жизни, у обоих видов, 80–90% семян имели сформированный зародыш. Грунтовая всхожесть, определенная для семян *N. bucharica*, собранных *in situ*, составила 7.7%, лабораторная всхожесть достигала 20.0% (после 8 мес. хранения). Установлено, что у семян двух видов в условиях *in situ* и *ex situ* динамика прорастания сходна. Различия наблюдались в зависимости от срока хранения и происхождения семян (*ex situ* и *in situ*). Лабораторная всхожесть выше у семян, собранных в условиях культуры. У свежесобранных семян всхожесть после 15 дней опыта составляла около 60% у обоих видов. Репродуктивная способность *N. bucharica* оказалась более адаптивна к изменению экологических и погодных условий, по сравнению с *N. formosa*.

Ключевые слова: *Nepeta formosa*, *N. bucharica*, эремы, семена, морфология, прорастание

DOI: 10.31857/S0033994621040051

В сем. Lamiaceae род *Nepeta* L. один из самых крупных, его представители распространены главным образом в горных областях Центральной Азии. Виды *Nepeta* относятся к числу важных в практическом и экономическом отношении растений, многие из них известны как пищевые, пряно-ароматические и лекарственные [1, 2]. Метаболиты видов рода *Nepeta* находятся в центре внимания исследователей всего мира в связи с широким спектром их биологической активности [3–8]. Большой группой вторичных метаболитов, непосредственно участвующих в механизме адаптации, являются фенольные соединения [9–11]. Их высокая физиологическая активность коррелирует с целебными свойствами в организме человека. Фенольные соединения способствуют противокашлевому, мочегонному, антиастматическому, антисептическому, спазмолитическому и жаропонижающему действию видов *Nepeta* [12]. Некоторые виды используются для лечения ушибов, ревматических болей, лихорадки, кожных высыпаний [13, 14]. Сообщалось об антимикробных, в том числе антикандидных, противоопухолевых и противовоспалительных свойствах некоторых видов *Nepeta* [15–17]. Помимо этих

ценных качеств некоторые виды *Nepeta* обладают естественными репеллентными свойствами в отношении домашних насекомых [18]. В настоящее время проводятся исследования на цитотоксичность малаतिона и эфирного масла *N. crispa* Willd. в отношении клеточных линий позвоночных и беспозвоночных животных для борьбы с вредителями сельского хозяйства [19].

Под действием антропогенной нагрузки вследствие перевыпаса скота и заготовки сырья, а также изменения экологических условий природные популяции видов рода *Nepeta* находятся под угрозой. В связи с этим, необходимы обоснованные рекомендации и планомерная работа по сохранению естественных и созданию интродукционных популяций ценных и перспективных видов, в том числе исчезающих и эндемичных. Начальным этапом такой работы является изучение морфологии семян и особенностей их прорастания. Для исследования мы выбрали два вида *Nepeta* (*N. formosa* Kudrjasch., *N. bucharica* Lipsky), которые перспективны для использования. Сведения о морфологии эремов и семян, а также биологии прорастания этих видов в литературе отрывочные [20]. Ранее нами был изучен онтогенез

особей *N. formosa*, *N. bucharica* в природных популяциях Центральной Азии [21, 22].

Цель исследования состояла в изучение биологии прорастания и морфологии семян и эремов *Nepeta formosa*, *N. bucharica* в зависимости от их происхождения.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Nepeta formosa — эндемик Центральной Азии. Вид произрастает от среднегорий до высокогорий в пределах от 1700 до 3000 м над уровнем моря на северных, северо-восточных и восточных макросклонах и на соответственно ориентированных экспозициях гор. Предпочитает тенистые мезофильные местообитания, растет по речным водоразделам, каменистым берегам рек и ручьев, реже по саям ущелий. Вид обычен в поясах черноев, крупнотравных полусаванн, арчовников, степей и субальпийских лугов. Встречается в составе разнотравных и высокотравных кленовников (*Acer regelii* Pax), ореховых лесов (*Juglans regia* L.), березняков (*Betula tianschanica* Rupr.), экзохордников (*Exochorda racemosa* (Lindl.) Rehder) и юганников (*Prangos pabularia* Lindl.), зарослей *Rosa kokanica* (Regel) Regel ex Juz., торонников (*Polygonum coriarium* Grig.) и разнотравных лугов [23, 24]. Материал по изучению семян *N. formosa* собран из естественной популяции (*in situ*), расположенной в ущелье р. Кугарт (Республика Кыргызстан) Ферганского хребта (правый борт безымянного второстепенного ущелья, травянистая группировка на каменистых выходах крутого склона на верхней границе пояса редколесий (*Crataegus* spp.)).

N. bucharica — эндемик среднеазиатских горных систем Тянь-Шаня и Памиро-Алая. В пределах Центральной Азии этот вид произрастает от пояса черноев до субальпийских лугов. Он приурочен к увлажненным местообитаниям, обитает на альпийских лужайках, по берегам рек, ручьев, родников и водопадов на щебнисто-каменистых субстратах, конусах выноса склонов различных экспозиций. Обычен в составе люцерновых костровников (*Medicago lupulina* L., *Bromus oxyodon* Schrenk), шульховников (*Rumex paulsenianus* Rech. f.), кленовников (*Acer regelii*), розариев (*Rosa kokanica*), юганников (*Prangos pabularia*) и полынных (*Artemisia dracunculoides* L.). Нередко встречается как сорное растение в посевах [23, 24]. Материал для изучения семян *N. bucharica* собран *in situ* в Республике Кыргызстан, Таласский Алатау, перевал Алабель, верховья р. Чичкан. Крупнообломочное русло реки, замшелый галечник, альпийский мезопсихрофитный луг.

Кроме эремов из природных популяций сбора 5–11 августа 2017 г., изучали эремы особей первого и второго года жизни, выращенных в условиях

ex situ, собранные в 2018 г. (конец июля–начало августа) и 22 июля 2019 г. на экспериментальном участке Центрального сибирского ботанического сада СО РАН.

Изучение морфологии эремов и семян

Массу эремов определяли путем трехкратного взвешивания 100 шт., среднее арифметическое значение пересчитывали на 1000 шт. При изучении макроморфологии эремы замачивали на сутки, измеряли под биноклем в 20-кратной повторности. Семя извлекали с помощью продольного разреза лезвием по стенке эрема и помещали в каплю воды. Зародыш освобождали от семенной кожуры препаровальной иглой. Определяли метрические показатели (мм): длину, ширину, толщину эрема, длину и ширину цикатрикса и семени, длину зародыша, семядолей, оси зародыша (зародышевый корешок и гипокотиль). Вычисляли аллометрические признаки: отношение ширины эрема к его длине, отношение ширины цикатрикса к его длине, отношение ширины семядолей к их длине, отношение длины семени к длине эрема, отношение длины зародыша к длине эрема, отношение длины оси зародыша к длине зародыша, отношение длины семядолей к длине зародыша. Исследования проводили в центре микроскопического оборудования ЦСБС СО РАН на стереомикроскопе Carl Zeiss Stereo Discovery V12 с цветной цифровой камерой высокого разрешения AxioCam MRc-5 с программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. При описании эремов применяли терминологию З.М. Артюшенко и А.А. Федорова [25, 26], Э.С. Терехина [27].

Изучение прорастания семян

Для определения полевой (грунтовой) всхожести семян эремы высевали 21 мая 2018 г. по 100 шт. на 1 погонный метр в трех повторностях на экспериментальном участке. Всходы отмечали в течение месяца с интервалом 5–7 дней.

Для определения лабораторной всхожести эремы проращивали при комнатной температуре (20–22 °С) в чашках Петри на слое бумажного фильтра с ватной подложкой в 3-кратной повторности по 100 эремов. Семя считалось проросшим при формировании корешка размером с семя. Проросшие семена учитывали от начала прорастания ежедневно в течение недели, далее — через день. Использовали семена свежесобранные (начало опыта — 30 сентября) и те, которые хранились 8 месяцев в комнатных условиях (начало опыта 12–27 марта). Всхожесть определяли как процент проросших семян в течение опыта.

По результатам опыта устанавливали длительность периода от начала опыта до прорастания се-



Рис. 1. Общий вид эрема *Nepeta bucharica*. *a* — вентральная сторона, *b* — латеральная сторона.

Fig. 1. *Nepeta bucharica* erem. *a* — ventral side, *b* — lateral side.

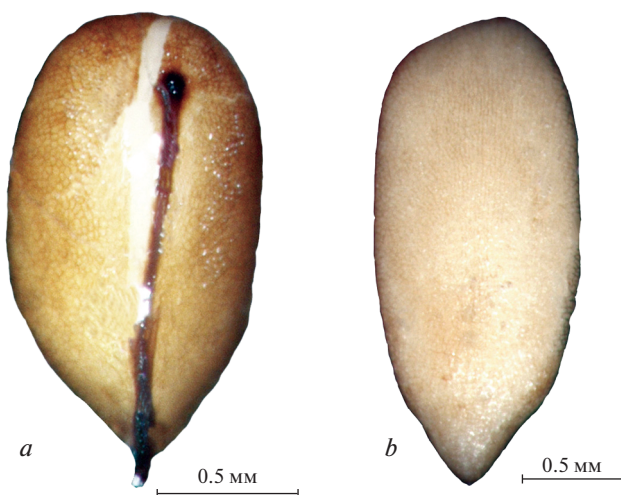


Рис. 2. Семя *Nepeta bucharica*. *a* — вентральная, *b* — дорсальная сторона.

Fig. 2. *Nepeta bucharica* seed. *a* — ventral side, *b* — dorsal side.

мян, продолжительность периода прорастания, всхожесть семян (%), энергию прорастания (%). Энергию прорастания определяли как процент семян, проросших в первые пять дней от начала прорастания [28]. В работе использован показатель “интенсивность энергии прорастания”, который рассчитывается как отношение всхожести к энергии прорастания (%) [29].

Результаты обрабатывали методами математической статистики. Определяли среднее арифметическое значение (M), его ошибку (m), коэффи-

циент вариации (V). Различия средних оценивали по критерию Стьюдента при 95%-ном уровне вероятности [30]. Для построения графика использовали данные варианта с максимальной всхожестью семян.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эремы обоих видов сплюснутые в дорсивентральном направлении. У *N. formosa* эремы овальной формы, темно-коричневого цвета, *N. bucharica* — обратнойщевидной формы, коричневого цвета (рис. 1*a, b*; 4*a, b*). Цикатрикс эремов изучаемых видов V-образной формы, у *N. formosa* он имеет тупой угол в основании, длину 0.31–0.34 мм и ширину 0.56–0.62 мм. У *N. bucharica* угол в основании острый, длина 0.47–0.50 мм, ширина 0.55–0.59 мм (табл. 1). Вся поверхность цикатрикса имеет слой, несущий белые сферические образования.

Масса 1000 семян изученных видов имела различные значения: *N. formosa*: 0.31 ± 0.01 г (*in situ*), 0.35 ± 0.04 г (*ex situ* 2018) и 0.29 ± 0.03 г (*ex situ* 2019); *N. bucharica* — 0.37 ± 0.01 г (*in situ*) и 0.45 ± 0.01 г (*ex situ* 2019). Семенная кожура семян *N. formosa* и *N. bucharica* пленчатая, светло-коричневого цвета. С брюшной стороны семени располагается халаза коричневого цвета, которая проходит от микропиле до халазальной части семени (рис. 2*a, b*; 4*c*). Эндосперм отсутствует, зародыш молочного цвета, крупный, семядоли четко отграничены от оси зародыша, основания семядолей почти смыкаются (рис. 3*a, 4d*). Ось зародыша состоит из радикулы, гипокотили и апекса побега. Однако гипокотиль и апекс побега морфологически не выражены. Ось зародыша в очертании ромбовидно-каплевидной формы, наибольшая ширина находится на уровне основания семядолей (рис. 3*b*).

Статистический анализ размеров эремов, семени и зародыша выявил достоверные межвидовые различия у растений как в условиях *in situ*, так в условиях *ex situ*, кроме одного аллометрического признака — отношения длины семядолей к длине зародыша (табл. 2). Таким образом, пропорциональность сформированного зародыша одинакова у обоих видов независимо от мест произрастания. В условиях *in situ* и *ex situ* семядоли составляют 81–87% зародыша. Защитные покровы зародыша (эрема и семени) мягкие, тонкие, зародыш хорошо дифференцирован и имеет крупные семядоли, что обуславливает отсутствие физического покоя семян и быстрое их прорастание.

Нами отмечено, что сформированные эремы могут иметь дефектные зародыши (рис. 5). Так, из природной популяции *N. formosa* только 14% семян имели сформированный зародыш, а у остальной части — зародыш отсутствовал или был дефектный. У семян *ex situ* процент нормальных

Таблица 1. Биометрическая характеристика эремов, семян и зародышей *Nepeta formosa* и *Nepeta bucharica* в условиях культуры (ЦСБС, СО РАН, г. Новосибирск)

Table 1. Biometric characteristics of erems, seeds and embryos of *Nepeta formosa* and *Nepeta bucharica* under cultivation in Central Siberian Botanical Garden, Novosibirsk

Признак Feature	<i>N. formosa</i>									
	<i>ex situ</i>					<i>in situ</i>				
	1 года жизни one-year-old plants					2 года жизни two-year-old plants				
	$M \pm m$	$V, \%$	lim	$M \pm m$	$V, \%$	lim	$M \pm m$	$V, \%$	lim	$M \pm m$
Эрем Erem	Длина, мм Length, mm	1.76 ± 0.03	5.04	1.59–1.9	1.71 ± 0.03	7.41	1.53–2.1	1.92 ± 0.04	7.36	1.55–2.07
	Ширина, мм Width, mm	1.09 ± 0.02	7.37	0.96–1.2	1.01 ± 0.02	7.27	0.83–1.16	1.06 ± 0.03	9.81	0.93–1.31
	Ширина/длина Width/length	0.62 ± 0.01	5.39	0.56–0.68	0.59 ± 0.01	8.06	0.48–0.67	0.56 ± 0.02	10.67	0.48–0.72
	Толщина, мм Thickness, mm	0.76 ± 0.02	8.92	0.63–0.83	0.74 ± 0.01	7.16	0.63–0.85	0.72 ± 0.02	8.45	0.6–0.83
	Длина, мм Length, mm	0.34 ± 0.01	11.91	0.29–0.41	0.31 ± 0.01	14.34	0.24–0.41	0.33 ± 0.01	11.75	0.25–0.4
Цикатрикс Cicatrix	Ширина, мм Width, mm	0.62 ± 0.01	5.79	0.56–0.67	0.06 ± 0.01	5.94	0.52–0.66	0.56 ± 0.02	12.08	0.47–0.69
	Ширина/длина Width/length	1.87 ± 0.07	12.05	1.54–2.31	2.01 ± 0.07	15.67	1.27–2.54	1.70 ± 0.06	13.45	1.34–2.06
	Длина, мм Length, mm	1.55 ± 0.04	5.85	1.44–1.67	1.55 ± 0.04	10.86	1.37–1.92	1.53 ± 0.04	7.48	1.42–1.77
Семя Seed	Ширина, мм Width, mm	0.88 ± 0.04	11.27	0.73–1.01	0.94 ± 0.03	11.71	0.71–1.19	0.80 ± 0.03	13.33	0.66–0.98
	Длина семени/длина эрема Seed length/erem length	0.86 ± 0.02	6.25	0.79–0.93	0.91 ± 0.01	5.80	0.83–1.05	0.81 ± 0.02	9.66	0.72–0.93
Зародыш Embryo	Длина, мм Length, mm	1.48 ± 0.07	9.79	1.3–1.65	1.65 ± 0.04	8.58	1.46–2.02	1.7	–	–
		Общая General	Ось зародыша Embryo axis	0.56 ± 0.03	10.40	0.5–0.63	0.64 ± 0.01	9.24	0.57–0.77	–
		Семядоли Cotyledon	1.24 ± 0.08	13.10	1.04–1.43	1.38 ± 0.03	8.75	1.17–1.74	1.38	–
	Ширина, мм Width, mm	0.85 ± 0.05	12.43	0.78–1.0	0.87 ± 0.02	7.37	0.77–0.99	0.86	–	–

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

Признак Feature		<i>N. formosa</i>							
		<i>ex situ</i>				<i>in situ</i>			
		1 года жизни one-year-old plants		2 года жизни two-year-old plants					
		<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %
Эрем Erem	Ось зародыша Embryo axis	0.35 ± 0.02	10.71	0.32–0.39	0.38 ± 0.00	4.97	0.34–0.41	0.41	–
	Длина зародыша/длина эрема Embryo length/erem length	0.80 ± 0.05	11.92	0.68–0.92	0.97 ± 0.01	5.77	0.91–1.14	0.87	–
	Длина оси зародыша/длина зародыша Length of embryo axis/embryo length	0.38 ± 0.01	7.04	0.34–0.41	0.39 ± 0.00	4.96	0.34–0.41	0.40	–
	Длина семядолей/длина зародыша Cotyledon lengt /embryo length	0.84 ± 0.02	4.94	0.8–0.88	0.84 ± 0.01	4.89	0.71–0.87	0.81	–
	Ширина семядоли/длина семядоли Cotyledon width/cotyledon length	0.69 ± 0.03	8.17	0.61–0.75	0.62 ± 0.01	7.88	0.51–0.73	0.62	–
<i>N. bucharica</i>									
		<i>ex situ</i>				<i>in situ</i>			
		1 года жизни one-year-old plants		2 года жизни two-year-old plants					
		<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %
		<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %
Эрем Erem	Длина, мм Length, mm	2.38 ± 0.03	6.20	2.16–2.83	2.29 ± 0.03	8.12	1.98–2.63	2.42 ± 0.03	4.27
	Ширина, мм Width, mm	1.17 ± 0.01	6.74	1.08–1.36	1.07 ± 0.01	5.76	0.97–1.2	1.18 ± 0.01	4.51
	Ширина/длина Width / length	0.49 ± 0.01	8.37	0.40–0.58	0.47 ± 0.01	7.73	0.39–0.53	0.49 ± 0.00	3.29
	Толщина, мм Thickness, mm	0.75 ± 0.01	7.54	0.64–0.85	0.69 ± 0.01	7.33	0.54–0.82	0.78 ± 0.01	7.20
Цикатрикс Cicatrix	Длина, мм Length, mm	0.48 ± 0.01	10.48	0.42–0.65	0.47 ± 0.01	11.14	0.32–0.57	0.50 ± 0.01	7.06
	Ширина, мм Width, mm	0.55 ± 0.01	12.62	0.4–0.69	0.56 ± 0.01	11.18	0.45–0.7	0.59 ± 0.02	11.9
	Ширина/длина Width/length	1.15 ± 0.03	16.03	0.63–1.49	1.20 ± 0.03	13.83	0.9–1.59	1.17 ± 0.03	9.22

Таблица 1. Продолжение / Table 1. Continuation

Признак Feature		<i>N. formosa</i>									
		<i>ex situ</i>					<i>in situ</i>				
		1 года жизни one-year-old plants			2 года жизни two-year-old plants						
		<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>V</i> , %	lim	lim
Семя Seed	Длина, мм Length, mm	2.1 ± 0.02	2.67	2.03–2.19	1.99 ± 0.02	6.91	1.75–2.3	2.16 ± 0.04	6.51		1.92–2.35
	Ширина, мм Width, mm	1.00 ± 0.02	4.12	0.93–1.06	0.94 ± 0.01	8.89	0.75–1.07	1.02 ± 0.03	10.02		0.9–1.21
	Длина семени/длина эрема Seed length / erem length	0.91 ± 0.01	3.73	0.87–0.98	0.87 ± 0.01	7.96	0.68–1.05	0.88 ± 0.01	3.99		0.81–0.93
Зародыш Embryo	Длина, мм Length, mm	2.12 ± 0.03	4.18	1.96–2.19	2.04 ± 0.02	7.44	1.72–2.39	2.15 ± 0.05	8.22		1.73–2.33
		0.8 ± 0.03	9.41	0.64–0.87	0.8 ± 0.01	9.95	0.62–0.94	0.83 ± 0.03	10.32		0.71–1.03
	Общая General										
	Ось зародыша Embryo axis	1.83 ± 0.02	3.60	1.71–1.92	1.71 ± 0.02	7.74	1.39–1.95	1.85 ± 0.06	9.98		1.38–2.00
	Семядоли Cotyledon	1.05 ± 0.01	3.28	0.99–1.1	0.94 ± 0.02	9.68	0.78–1.1	1.06 ± 0.03	9.19		0.84–1.23
	Семядоли Cotyledon	0.42 ± 0.02	11.24	0.34–0.48	0.39 ± 0.01	10.96	0.29–0.48	0.44 ± 0.01	8.33		0.38–0.52
	Длина зародыша/длина эрема Embryo length/erem length	0.92 ± 0.02	5.58	0.86–1.00	0.89 ± 0.01	9.86	0.67–1.03	0.88 ± 0.02	7.87		0.71–0.96
	Длина оси зародыша/длина зародыша Length of embryo axis/embryo length	0.38 ± 0.01	8.51	0.31–0.42	0.39 ± 0.00	7.15	0.34–0.46	0.39 ± 0.01	7.21		0.36–0.44
	Длина семядолей/длина зародыша Cotyledon length/embryo length	0.87 ± 0.01	1.68	0.84–0.88	0.84 ± 0.00	2.35	0.80–0.88	0.86 ± 0.01	3.61		0.80–0.91
	Ширина семядолей/длина семядолей Cotyledon width/cotyledon length	0.58 ± 0.01	1.63	0.56–0.59	0.55 ± 0.01	6.90	0.46–0.64	0.57 ± 0.01	7.43		0.49–0.64

Примечание. “—” — нет данных, *M* — среднее арифметическое значение, *m* — его ошибка, *V* — коэффициент вариации, lim — диапазон между минимальным и максимальным значениями.

Note. “—” — no data, *M* — arithmetic mean, *m* — its error, *V* — coefficient of variation, lim — the range between the minimum and maximum values.

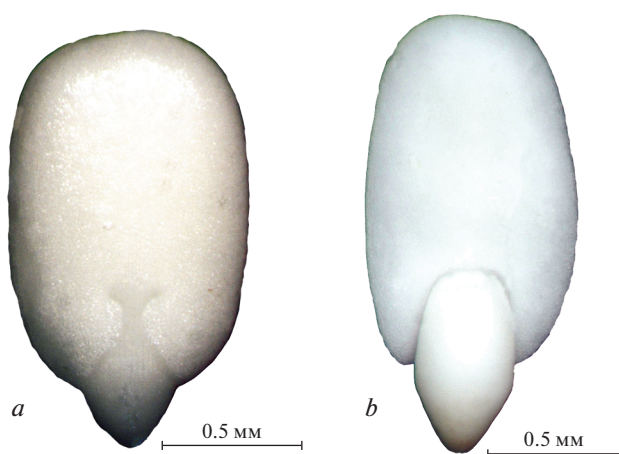


Рис. 3. Зародыш *Nepeta bucharica*. а — общий вид, б — в разрезе.

Fig. 3. *Nepeta bucharica* embryo. а — general view, б — cross-section.

зародышей намного выше. У растений этого вида первого года жизни семена со сформированным зародышем составляют 33%, у растений второго года — 80%. У особей *N. bucharica*, изученных в природных популяциях, этот показатель высокий — 87%. Самый низкий показатель сформированности семян *N. bucharica* приходится на первый год жизни — 25%, у особей второго года жизни он составляет 93%. Таким образом, условия, созданные на экспериментальных участках, благоприятны для развития семян изученных видов.

В природной популяции эремы *N. formosa* сформировались более крупными, чем в *ex situ* (1.92 ± 0.04 мм и 1.71 ± 0.03 соответственно), однако размеры семян не имели достоверных различий (табл. 1, 2). Метрические значения, скорее всего, связаны с возрастом особей данного вида, что влияет на размеры зародыша, который был крупнее у растений второго года жизни. Стоит отметить, что длина зародыша составила у них 97% от длины эрема, в то время как у растений первого года жизни этот показатель достоверно ниже — 80%.

Установлено, что на размеры эремов, семян и зародышей *N. bucharica* влияли условия произрастания и возраст растений (табл. 1, 2). Так, эремы у растений, изученных в природных популяциях крупнее, чем в условиях *ex situ* (длина 2.42 ± 0.03 и 2.29 ± 0.03 мм соответственно). Одновременно с этим, проведенный анализ показал, что пропорциональность сложения зародыша одинакова (длина семядолей от длины зародыша составляла 84–86%).

В результате биометрического анализа семян растений *N. formosa* и *N. bucharica* из природных популяций и в условиях *ex situ* установлено, что коэффициент вариации по всем выбранным признакам не превышал 20% у обоих видов. Пропор-

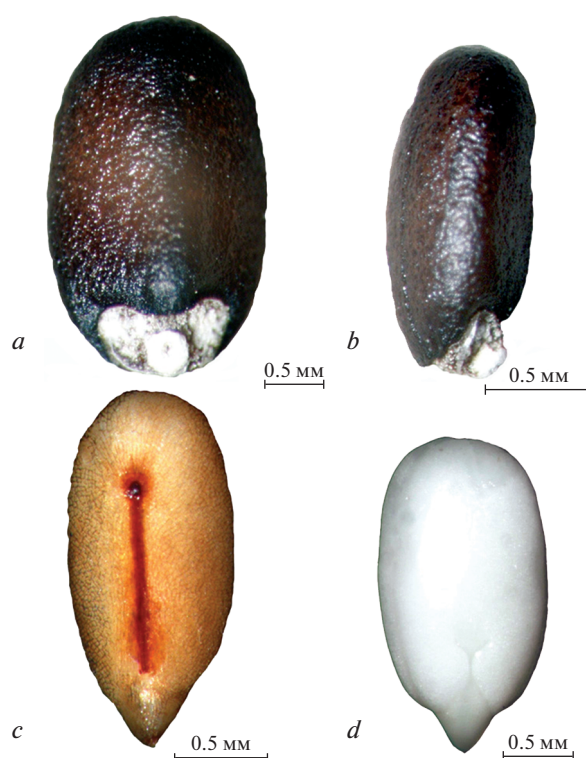


Рис. 4. *Nepeta formosa*. а, б — общий вид эрема, с — семя, d — зародыш.

Fig. 4. *Nepeta formosa*. а, б — general view of erem, с — seed, d — embryo.

циональность сложения зародыша, определяемая как отношение длины семядолей к длине зародыша, оказалась признаком, имеющим самую низкую изменчивость (не более 5%).

Грунтовая (полевая) всхожесть семян *N. bucharica* (7.7%) оказалась в два раза меньше, чем лабораторная (18.7%). Первые всходы при грунтовом посеве появились на 15 день. Лабораторная всхожесть у свежесобранных семян растений *N. bucharica* и *N. formosa*, выращенных в условиях *ex situ*, составила около 60%, у семян природных популяций в 3.3–3.9 раза меньше. В лабораторных условиях семена прорастали на 2–4 день (рис. 6). Они прорастали одинаково быстро в течение 8–10 дней, энергия прорастания семян *N. formosa* варьировала от 8 до 48%, *N. bucharica* — 17–40%. Интенсивность энергии прорастания была высокая (более 60%), то есть большинство семян прорастали за 5 дней (табл. 3). Для сравнительного анализа всхожести свежесобранных семян и семян первого года хранения мы выбрали семена *N. formosa*. Оказалось, что всхожесть семян после 8 мес. хранения достигла 72%, но для этого потребовалось 140 дней. Динамика прорастания семян у изученных видов имела схожий характер и различия наблюдались в зависимости от срока хранения и их происхождения (*ex situ* и *in situ*).

Таблица 2. Критерий Стьюдента для межвидовой, межвозрастной и межпопуляционной достоверности различий *Nepeta formosa* и *Nepeta bucharica*
Table 2. Student's *t*-test of the interspecific, inter-age and inter-population significance of differences in *Nepeta formosa* and *Nepeta bucharica*

Признак Feature	N. formosa		N. bucharica		N. formosa – N. bucharica			
	ex situ: 1 год жизни – 2 год жизни ex situ: one-year-old – two-year-old	ex situ – in situ (2 год жизни) ex situ – in situ (two-year-old)	ex situ: 1 год жизни – 2 год жизни ex situ: one-year-old – two-year-old	ex situ – in situ (2 год жизни) ex situ – in situ (two-year-old)	in situ (2 год жизни) in situ (two-year-old)	in situ (1 год жизни) in situ (one-year-old)	ex situ	
Эрем Erem	Длина Length	1.34	4.44*	2.24*	3.32*	2.44*	15.94*	10.87*
	Ширина Width	2.55*	1.62	5.56*	6.78*	3.96*	2.90*	3.77*
	Ширина/длина Width/length	1.56	1.94	2.4*	2.80*	13.49*	9.74*	4.12*
	Толщина Thickness	0.96	0.97	4.06*	5.31*	8.04*	0.61	2.83*
Цикатрикс Cicatrix	Длина Length	1.88	1.8	1.17	2.96*	19.01*	9.45*	12.37*
	Ширина Width	1.28	2.17*	0.69	1.42	15.11*	4.24*	1.13
	Ширина/длина Width/length	1.43	3.31*	1.10	0.73	7.41*	9.38*	7.89*
	Длина Length	0.08	0.34	3.61*	3.44*	2.32*	13.0*	10.94*
Семя Seed	Ширина Width	1.17	3.28*	2.83*	2.31*	7.43*	2.62*	4.73*
	Длина семени/длина эрема Seed length/erem length	2.08*	3.42*	2.48*	0.31	6.69*	2.26*	2.32*
	Длина Length	2.18*	–	1.97	2.03	2.42*	8.07*	–
	Ось зародыша Embryo axis	2.22*	–	0.04	1.20	9.91*	5.82*	–
Зародыш Embry	Семядоли Cotyledon	1.71	–	3.51*	2.33*	3.26*	7.05*	–
	Семядоли Cotyledon	0.43	–	5.32*	3.30*	8.01*	3.84*	–
	Оось зародыша Embryo axis	1.16	–	1.62	3.75*	22.04*	2.7*	–
	Длина зародыша/длина эрема Embryo length/erem length	3.29*	–	1.35	0.55	8.59*	2.28*	–
Длина оси зародыша/длина зародыша Length of embryo axi / embryo length	0.22	–	1.23	0.23	14.63*	0.23	–	
Длина семядолей/длина зародыша Cotyledon length/embryo length	1.14	–	3.55*	1.39	1.72	1.39	–	
Ширина семятол / длина семядоли Cotyledon width/cotyledon length	1.82	–	3.13*	3.95*	9.85*	3.95*	–	

Примечание. “–” – нет данных, “**” – данные достоверно различаются при $p = 0.95$.
 Note. “–” – no data, “**” – the data are significantly different at $p = 0.95$.

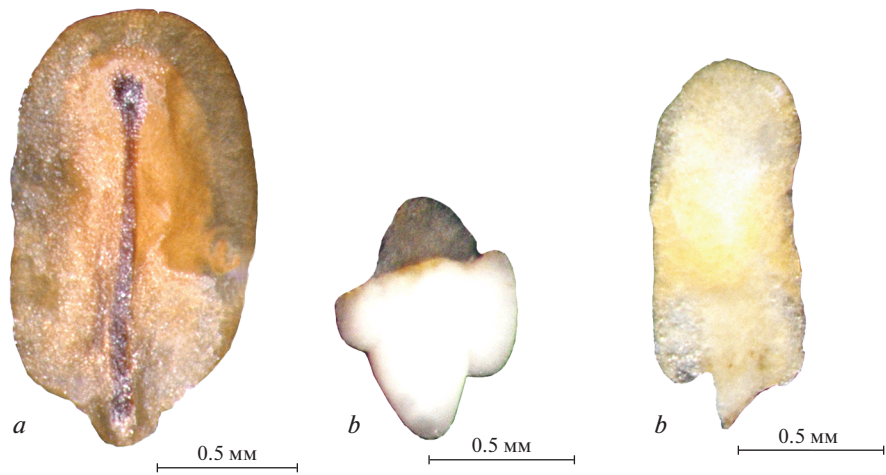


Рис. 5. *Nepeta formosa*. *a* – семя с дефектным зародышем, *b*, *c* – дефектный зародыш.
Fig. 5. *Nepeta formosa*. *a* – seed with a defective embryo, *b*, *c* – defective embryo.

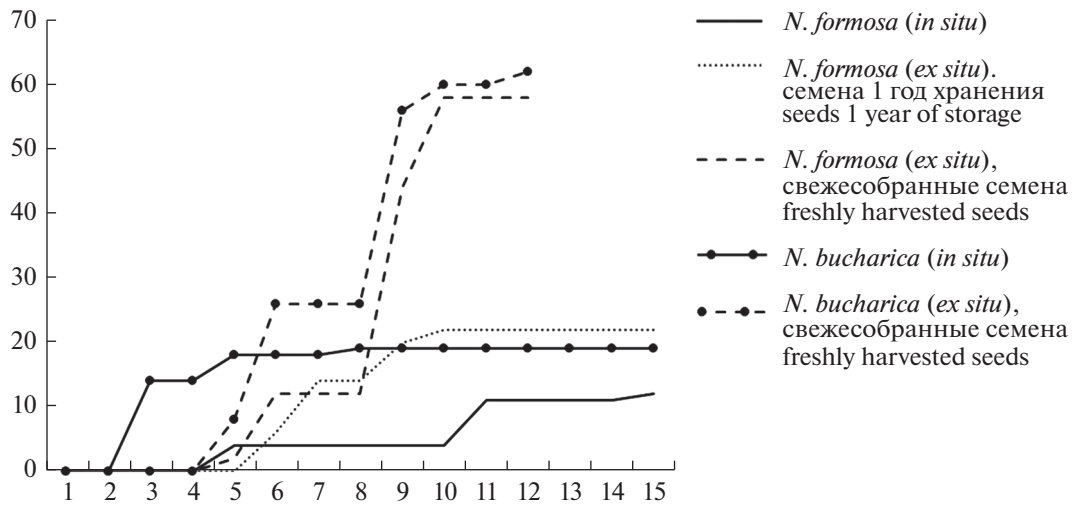


Рис. 6. Динамика прорастания семян *Nepeta bucharica* и *Nepeta formosa*.
По горизонтали – дни, по вертикали – всхожесть, %.
Fig. 6. Dynamics of seed germination in *Nepeta bucharica* and *Nepeta formosa*.
X-axis – days; y-axis – germination, %.

Таблица 3. Характеристика прорастания семян *N. bucharica* и *N. formosa* при различных условиях опыта
Table 3. Germination of *N. bucharica* and *N. formosa* seeds under different experimental conditions

Вид Species	Происхождение, период хранения (месяцы) Origin, duration of storage, (months)	Всхожесть, % Germination, %	Период, дни Period, days			Энергия прорастания, % Germination energy, %	Интенсивность энергии прорастания, % Intensity of germination energy, %
			до прорастания prior to germination	продолжительность опыта duration of experiment	прорастания germination		
<i>N. bucharica</i>	<i>in situ</i> , 8	17–20	2	81	3–8	17–19	90–100
	<i>ex situ</i> , 1	62	4	12	10	40	65
<i>N. formosa</i>	<i>in situ</i> , 8	9–24	4	81	30	8–16	75–89
	<i>ex situ</i> , 8	22–72	4	140	120–140	12–48	41–67
	<i>ex situ</i> , 1	58	4	12	10	35	60

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения эремов и семян центральноазиатских видов *Nepeta formosa* и *N. bucharica* из природных популяций (*in situ*) на территории Республики Кыргызстан (Ферганский хребет, Таласский Алатау) и полученных в условиях *ex situ* (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) выявлены особенности их морфологии и дана оценка жизнеспособности семян на основе показателей энергии прорастания, грунтовой и лабораторной всхожести. Эремы изученных видов сплюснутые в дорсивентральном направлении: *N. formosa* — овальной формы, темно-коричневого цвета, *N. bucharica* — обратнойцевидной формы, коричневого цвета. Защитные покровы зародыша мягкие и тонкие, зародыш хорошо дифференцирован, имеет крупные семядоли. Эндосперм отсутствует. Зародыш крупный, семядоли четко отграничены от оси зародыша, которая в очертании ромбовидно-каплевидной формы. Пропорциональность сформированного зародыша одинакова у обоих видов независимо от мест произрастания (в условиях *in situ* и *ex situ* семядоли составляют 81–87% зародыша). Семена без периода покоя. Условия *ex situ* являются благоприятными для формирования семян изученных видов, что подтверждается лабораторной

всхожестью и наличием полноценных семян. Выявлено, что возраст растений и условия произрастания больше влияют на размеры эремов и семян *N. bucharica*, чем *N. formosa*. Лабораторная всхожесть семян, полученных *ex situ* (около 60%) в 3–4 раза выше, чем семян из природных популяций. По совокупности полученных данных (морфологии семян и биологии их прорастания) установлено, что репродуктивная способность *N. bucharica* более адаптивна в ответных реакциях на изменение экологических и погодных условий по сравнению с *N. formosa*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН АААА-А21-121011290026-9 “Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций” и АААА-А21-121011290025-2 “Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов” и на материале УНУ № USU 440534 “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте” ЦСБС СО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование семейства Hippuridaceae — Lobeliaceae*. 1991. СПб. 200 с.
2. *Растительные ресурсы России: дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность*. 2011. Т. 4. СПб.; М. 630 с.
3. Pooter H.Z., Nicolai B., Buyck L.F., Goetghebeur P., Schamp N.M. 1987. The essential oil of *Nepeta nuda*. Identification of a new nepetalactone triastereoisomer. — *Phytochemistry*. 26(8): 2311–2314. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)84709-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)84709-3)
4. Тропникова И.В., Буданцев А.Л., Зенкевич И.Г. 1998. Содержание и состав эфирных масел видов рода *Nepeta* L. — *Растительные ресурсы*. 34(4): 84–103.
5. Formisano C., Rigano D., Senatore F. 2011. Chemical constituents and biological activities of *Nepeta* species. — *Chem. Biodivers.* 8(10): 1783–1818. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201000191>
6. Работягов В.Д., Аксенов Ю.В. 2014. Компонентный состав эфирного масла из видов рода *Nepeta* L. — *Фармация и фармакология*. 2(6(7)): 25–28. [https://doi.org/10.19163/2307-9266-2014-2-6\(7\)-25-28](https://doi.org/10.19163/2307-9266-2014-2-6(7)-25-28)
7. Astashenkov A. Yu., Cheryomushkina V.A., Myrzagalieva A.B., Medeubaeva B. 2019. Ontogenesis, estimation of coenopopulation state and component composition in *Nepeta densiflora* individuals of East Kazakhstan. — *International Journal of Environmental Studies*. 76(4): 634–647. <https://doi.org/10.1080/00207233.2018.1509496>
8. Sarikurkcu C., Eskici M., Karanfil A., Tepe B. 2019. Phenolic profile, enzyme inhibitory and antioxidant activities of two endemic *Nepeta* species: *Nepeta nuda* subsp. *glandulifera* and *N. cadmea*. — *South African J. Botany*. 120: 298–301. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.09.008>
9. Letchamo W., Korolyk E.A., Tkachev A.V. 2005. Chemical screening of essential oil bearing flora of Siberia IV. Composition of the essential oil of *Nepeta sibirica* L. Tops from Altai region. — *J. Essential Oil Research*. 17(5): 487–489. <https://doi.org/10.1080/10412905.2005.9698973>
10. Мяделец М.А., Домрачев Д.В., Водлазова С.В. 2012. Анализ химического состава эфирных масел *Nepeta sibirica* L., *Thymus petraeus* L. и *Schizonepeta multifida* L., произрастающих на территории Республики Хакасия. — *Химия растительного сырья*. 4: 119–124. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18834497>

11. Sharma A., Shahzad B., Rehman A., Bhardwaj R., Landi M., Zheng B. 2019. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. — *Molecules*. 24(13): 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
12. Tepe B., Daferera D., Tepe A.-S., Polissiou M., Sokmen A. 2007. Antioxidant activity of the essential oil and various extracts of *Nepeta flavida* Hub.-Mor. from Turkey. — *Food Chemistry*. 103(4): 1358–1364, <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.10.049>
13. Крылов Г.В. 1992. Травы жизни и их искатели. Томск. 320 с.
14. Miceli N., Taviano M.F., Giuffrida D., Trovato A., Tzakou O., Galati E. 2005. Anti-inflammatory activity of extract and fractions from *Nepeta sibthorpii* Benth. — *J. Ethnopharmacology*. 97(2): 261–266. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.11.024>
15. Мяделец М.А., Водолозова С.В. 2006. Антимикробная активность сухих экстрактов и эфирных масел из надземной части видов сем. Lamiaceae L. — *Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы*. Ч. 2. Казань. С. 74–76.
16. Işcan G., Köse Y., Demirci B., Başer K.H.C. 2011. Anticandidal activity of the essential oil of *Nepeta transcaucasica* Grossh. — *Chemistry and biodiversity*. 8(11): 2144–2148. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201100091>
17. Köksal E., Tohma H., Kılıç Ö., Alan Y., Aras A., Gülçin İ., Bursal E. 2017. Assessment of antimicrobial and antioxidant activities of *Nepeta trachonitica*: analysis of its phenolic compounds using HPLC-MS/MS. — *Sci. Pharm.* 85(2): 24. <https://doi.org/10.3390/scipharm85020024>
18. Schultz G., Simbro E., Belden J., Zhu J., Coats J. 2004. Catnip, *Nepeta cataria* (Lamiales: Lamiaceae) — a closer look: seasonal occurrence of nepetalactone isomers and comparative repellency of three terpenoids to insects. — *Environmental Entomology*. 33(6): 1562–1569. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.6.1562>
19. Zahirnia A., Boroomand M., Nasirian H., Salehzadeh A., Soleimani-Asl S. 2019. Comparing cytotoxicity of propoxur and *Nepeta crispa* (Lamiales: Lamiaceae) essential oil against invertebrate (Sf9) and vertebrate (L929) cell lines. — *Vet. World*. 12(11): 1698–1706. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2019.1698-1706>
20. Budantsev A.L., Lobova T.A. 1997 Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (Labiatae) — *Edinburgh J. Bot.* 54(2): 183–216. <https://doi.org/10.1017/S0960428600004029>
21. Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Saidov D. 2016. Individual development of *Nepeta bucharica* Lipsk. (Lamiaceae) under different habitat conditions. — *J. Biology and Nature*. 6(1): 1–7. <https://www.ikpress.org/index.php/JOBAN/article/view/1152>
22. Асташенков А.Ю., Черемушкина В.А., Курочкина Н.Ю. 2019. Особенности онтогенеза и побегообразования эндемика Центральной Азии *Nepeta formosa* Kudr. (Lamiaceae). — *Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки*. 3: 24–33. https://izvuz_est.pnzgu.ru/en3319
23. Пояркова А.И. 1954. Семейство Lamiaceae. — В кн. Флора СССР. М.; Л. Т. 20. С. 286–360.
24. Цукерваник Т.И. 1987. Род *Nepeta*. — В кн. Определитель растений Средней Азии. Т.9. Ташкент. С. 44–52.
25. Артюшенко З.М., Федоров А.А. 1986. Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л. 392 с.
26. Артюшенко З.М., Федоров А.А. 1989. Атлас по описательной морфологии высших растений. Семя. Л. 360 с.
27. Терехин Э.С. 1996. Семя и семенное размножение. СПб. 377 с.
28. Флоря В.Н. 1987. Интродукция и акклиматизация растений в Молдавии (лекарственные, витаминоносные, медоносные). Кишинев. 296 с.
29. Елисафенко Т.В. 2012. Изучение особенностей латентного периода растений на примере видов секции *Mirabilis* рода *Viola* (Violaceae). I. Семенная продуктивность и биология прорастания семян. — *Раст. мир Азиатской России*. 2(10): 66–72. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18263310>
30. Лакин Г.Ф. 1973. Биометрия. М. 342 с.

Seed Morphology and Germination of *Nepeta formosa* and *N. bucharica* (Lamiaceae)

T. V. Elisafenko^a, *, A. Yu. Astashenkov^a, N. Yu. Kurochkina^a

^aCentral Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Novosibirsk, Russia

*e-mail: tveli@ngs.ru

Abstract—The features of germination, seed and erem morphology of *Nepeta formosa* Kudrjasch. and *N. bucharica* Lipsky from natural and introduced populations have been studied. The 1000-seed weight of both species varies depending on the growing conditions: *N. formosa*: 0.31 ± 0.01 g (*in situ*), 0.35 ± 0.04 g (2018, *ex situ*) and 0.29 ± 0.03 g (2019, *ex situ*); *N. bucharica* — 0.37 ± 0.01 g (*in situ*) and 0.45 ± 0.01 g (2019, *ex situ*). In both species, erems are flattened in the dorsoventral direction and brownish in colour. In *N. formosa*, erem

is oval; in *N. bucharica*, it is slightly obovate and brown. The cicatrix of the studied species is V-shaped, the cicatrix of *N. formosa* erem has an obtuse angle (0.31–0.34 mm long and 0.56–0.62 mm wide), while of *N. bucharica* – acute angel (0.47–0.50 mm long, 0.55–0.59 mm wide). The seed coats of *N. formosa* and *N. bucharica* are scarious and light brown. The chalaza located on the ventral side of the seed runs from the micropyle to the chalazal part. The endosperm is absent, the embryo is milky and large, the cotyledons are clearly delimited from the embryonic axis, the bases of the cotyledons are almost closed. The embryonic axis has a diamond-drop-shaped profile, and is widest at the base of cotyledons. The analysis of *N. formosa* and *N. bucharica* seeds from natural and *ex situ* populations showed that coefficient of variation for all the selected characters did not exceed 20%. Embryo proportionality (the ratio of cotyledon to embryo length) is a least variable character (no more than 5%). The age of plants and growing conditions influence erem and seed the size in *N. bucharica* more than in *N. formosa*. It was found that a large number of *N. formosa* erems (86%) from natural populations did not have an embryo, or it was deformed. In *ex situ* two-year-old plants of the studied species 80–90% of seeds had a formed embryo. The soil germination rate of *N. bucharica* seeds collected *in situ* was 7.7%; laboratory germination reached 20.0% (seeds after eight months storage). It was determined that seed germination dynamics of two species is similar *in situ* and *ex situ*. The observed differences in seed germination depend on the duration of storage and origin of seeds (*ex situ* and *in situ*). Laboratory germination is higher for seeds collected *ex situ*. The germination of freshly harvested seeds was about 60% in both species after 15 days of the experiment. The reproductive ability of *N. bucharica* as compared to *N. formosa*, is more adaptive in response to changing environmental and weather conditions.

Keywords: *Nepeta formosa*, *N. bucharica*, seed, seed morphology, seed germination

ACKNOWLEDGMENTS

Work is performed within the framework of the state assignments AAAA-A21-121011290026-9 “Vegetation of North Asia: diversity, ecological and geographical patterns of formation, functioning of populations” and AAAA-A21-121011290025-2 “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods” and using materials of USU 440534 of The Central Siberian Botanical Garden SB RAS.

REFERENCES

1. [Plant resources of the USSR: flowering plants, their chemical composition and use. Family Hippuridaceae – Lobeliaceae]. 1991. St. Petersburg. 200 p. (in Russian)
2. [Plant resources of Russia: wild flowering plants, their component composition and biological activity]. 2011. V. 4. St. Petersburg; Moscow. 630 p. (in Russian)
3. Pooter H.Z., Nicolai B., Buyck L.F., Goetghebeur P., Schamp N.M. 1987. The essential oil of *Nepeta nuda*. Identification of a new nepetalactone triastereoisomer. – Phytochemistry. 26(8): 2311–2314. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(00\)84709-3](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(00)84709-3)
4. [Tropnikova I.V., Budantsev A.L., Zenkevich I.G. 1998. Content and composition of essential oils from *Nepeta* L. species]. – Rastitelnye resursy. 34(4): 84–103. (in Russian)
5. Formisano C., Rigano D., Senatore F. 2011. Chemical constituents and biological activities of *Nepeta* species. – Chem. Biodivers. 8(10): 1783–1818. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201000191>
6. Rabotyagov V.D., Aksenov Yu.V. 2014. Component composition of essential oil from species of the genus *Nepeta* L. – Farmatsiya i farmakologiya. 2(6(7)): 25–28. (in Russian) [https://doi.org/10.19163/2307-9266-2014-2-6\(7\)-25-28](https://doi.org/10.19163/2307-9266-2014-2-6(7)-25-28)
7. Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Myrzagalieva A.B., Medeubaeva B. 2019. Ontogenesis, estimation of coenopopulation state and component composition in *Nepeta densiflora* individuals of East Kazakhstan. – International Journal of Environmental Studies. 76(4): 634–647. <https://doi.org/10.1080/00207233.2018.1509496>
8. Sarikurkcu C., Eskici M., Karanfil A., Tepe B. 2019. Phenolic profile, enzyme inhibitory and antioxidant activities of two endemic *Nepeta* species: *Nepeta nuda* subsp. *glandulifera* and *N. cadmea*. – South African J. Botany. 120: 298–301. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.09.008>
9. Letchamo W., Korolyk E.A., Tkachev A.V. 2005. Chemical screening of essential oil bearing flora of Siberia IV. Composition of the essential Oil of *Nepeta sibirica* L. Tops from Altai region. – J. Essential Oil Research. 17(5): 487–489. <https://doi.org/10.1080/10412905.2005.9698973>
10. Myadelets M.A., Domrachev D.V., Vodolazova S.V. 2012. Analysis of a chemical composition of the essential oils of *Nepeta sibirica* L., *Thymus petraeus* L. and *Schizonepeta multifida* L. growing in the territory of Republic Khakassia. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 4: 119–124. (in Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=18834497>

11. Sharma A., Shahzad B., Rehman A., Bhardwaj R., Landi M., Zheng B. 2019. Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. — *Molecules*. 24(13): 2452. <https://doi.org/10.3390/molecules24132452>
12. Tepe B., Daferera D., Tepe A.-S., Polissiou M., Sokmen A. 2007. Antioxidant activity of the essential oil and various extracts of *Nepeta flavida* Hub.-Mor. from Turkey. — *Food Chemistry*. 103(4): 1358–1364. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.10.049>
13. Krylov G.V. 1992. [Travy zhizni i ikh iskateli]. Tomsk. 320 c. (in Russian)
14. Miceli N., Taviano M.F., Giuffrida D., Trovato A., Tzakou O., Galati E. 2005. Anti-inflammatory activity of extract and fractions from *Nepeta sibthorpii* Benth. — *Journal of Ethnopharmacology*. 97(2): 261–266. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.11.024>
15. Myadelets M.A., Vodolazova S.V. 2006. [Antimicrobial activity of dry extracts and essential oils from the aboveground part of *Lamiaceae* L. species]. — In: [Questions of general botany: traditions and perspectives. Materials of the international scientific conference dedicated to the 200th anniversary of the Kazan Botanical School]. Pt. 2. Kazan. P. 74–76. (In Russian)
16. Işcan G., Köse Y., Demirci B., Başer K.H.C. 2011. Anticandidal activity of the essential oil of *Nepeta transcaucasica* Grossh. — *Chemistry and biodiversity*. 8(11): 2144–2148. <https://doi.org/10.1002/cbdv.201100091>
17. Köksal E., Tohma H., Kılıç Ö., Alan Y., Aras A., Gülçin İ., Bursal E. 2017. Assessment of antimicrobial and antioxidant activities of *Nepeta trachonitica*: analysis of its phenolic compounds using HPLC-MS/MS. — *Sci. Pharm.* 85(2): 24. <https://doi.org/10.3390/scipharm85020024>
18. Schultz G., Simbro E., Belden J., Zhu J., Coats J. 2004. Catnip, *Nepeta cataria* (Lamiales: Lamiaceae) — a closer look: seasonal occurrence of nepetalactone isomers and comparative repellency of three terpenoids to insects. — *Environmental Entomology*. 33(6): 1562–1569. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.6.1562>
19. Zahirnia A., Boroomand M., Nasirian H., Salehzadeh A., Soleimani-Asl S. 2019. Comparing cytotoxicity of propoxur and *Nepeta crispa* (Lamiales: Lamiaceae) essential oil against invertebrate (Sf9) and vertebrate (L929) cell lines. — *Vet World*. 12(11): 1698–1706. <https://doi.org/10.14202/vetworld.2019.1698-1706>
20. Budantsev A.L., Lobova T.A. 1997 Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (Labiatae). — *Edinburgh J. Bot.* 54(2): 183–216. <https://doi.org/10.1017/S0960428600004029>
21. Cheryomushkina V.A., Astashenkov A.Yu., Saidov D. 2016. Individual development of *Nepeta bucharica* Lipsk. (Lamiaceae) under different habitat conditions. — *Journal of Biology and Nature*. 6(1): 1–7. <https://www.ikprress.org/index.php/JOBAN/article/view/1152>
22. Astashenkov A.Yu., Cheryomushkina V.A., Kurochkina N.Yu. 2019. Features of ontogenesis and shoot formation endemic of a Central Asian endemic *Nepeta formosa* Kudr. (Lamiaceae). — *University Proceedings Volga Region. Natural Sciences*. 3: 24–33. (in Russian) <https://doi.org/10.21685/2307-9150-2019-3-3>
23. Pojarkova A.I. 1954. Genus *Nepeta* (Lamiaceae). In: [Flora of the USSR]. V. 20. P. 286–360. (in Russian)
24. Czukervanik T.I. 1987. [Genus *Nepeta*]. — In: [Plants of the Central Asia]. V. 9. Tashkent, P. 44–52.
25. Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. 1986. [Atlas of the descriptive morphology of higher plants. Fruit]. Leningrad. 392 p. (in Russian)
26. Artyushenko Z.T., Fedorov A.A. 1989. [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Seed]. Leningrad. 360 p. (in Russian)
27. Teryokhin E.S. 1996. [Seed and seed propagation] St. Petersburg. 377 p. (in Russian)
28. Florya V.N. 1987. [Introduction and acclimatization of plants in Moldova (medicinal, vitamin-bearing, nectariferous)]. Kishinev. 296 p. (in Russian)
29. Elisafenko T.V. 2012. Investigations of features of the latent period of plant by the example of section *Mirabiles* of the genus *Viola* (Violaceae). I. The seed production and the biology of seed germination. — *Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossi*. 2(10): 66–72. (in Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=18263310>
30. Lakin G.F. 1973. [Biometry]. Moscow. 342 p. (in Russian)

БИОЛОГИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ОНТОГЕНЕЗ *ALYSSUM LENENSE* (BRASSICACEAE) В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

© 2021 г. В. В. Семенова¹, *, Н. С. Данилова¹

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск, Россия

*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.11.2020 г.

После доработки 24.12.2020 г.

Принята к публикации 12.09.2021 г.

В статье приводится описание онтогенеза *Alyssum lenense* Adams. (сем. Brassicaceae) в естественных местообитаниях и в условиях культуры в Центральной Якутии. *A. lenense* стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полукустарничек с удлиненными побегами. Смена моноподиального нарастания на симподиальное начинается на 3–4 год жизни в молодом генеративном состоянии, после отмирания монокарпического побега. Возобновляется *A. lenense* только семенным путем. Онтогенез *A. lenense* непродолжительный, в природе длится 7–11 лет, в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но отдельные особи могут доживать до старого генеративного (0.28%) и субсенильного состояний (0.1%). Продолжительность жизни растений в культуре 6–8 лет. Онтогенез интродуцентов в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но 1% особей доживает до старого генеративного состояния. В культуре наряду с особями с нормальным темпом развития обнаружены особи с ускоренным развитием. Переход в виргинильное состояние у них отмечается уже в первый год жизни, в молодое генеративное состояние — на второй год. Особи с ускоренным темпом развития отличаются небольшими размерами. Благодаря ускоренному темпу развития растений в условиях культуры и высоким морфометрическим показателям генеративных органов *A. lenense* можно рекомендовать для выращивания в качестве декоративного и медоносного вида.

Ключевые слова: *Alyssum lenense*, стержнекорневой полукустарничек, каудекс, онтогенез, природные популяции, интродукция, Якутский ботанический сад, Центральная Якутия

DOI: 10.31857/S0033994621040105

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. — компонент реликтовых типчаковых, ковыльных, простреловых степей Якутии [1]. Ареал его обширен, охватывает Восточную Европу, Сибирь, Монголию, Северный Китай, в западной части ареала встречается реже [2]. В Якутии распространен в долине р. Лены, начиная с верховьев до 70° с.ш., обычно растет в степях и по каменистым склонам, реже в сухих сосновых лесах.

A. lenense является медоносом [3]. В Якутии используется в декоративном садоводстве как компонент весенних композиций [4].

Онтогенез *A. lenense* подробно изучен в 1976 г. Л.Б. Заугольной в Наурзумском заповеднике в Казахстане. По ее данным — это малолетник, длительность онтогенеза составляет 7–9 лет. В онтогенезе были выделены онтогенетические состояния до субсенильного [5].

Цель настоящей статьи — изучить онтогенез *A. lenense* в условиях природы и культуры в Центральной Якутии. Сравнительное изучение онтогенеза расширяет знания о биологии развития вида, его адаптационных возможностях, является науч-

ной основой выращивания и размножения вида для его практического использования и сохранения в природных местообитаниях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Онтогенез *A. lenense* был изучен в Центральной Якутии на природной территории Якутского ботанического сада Института биологических проблем криолитозоны СО РАН и в коллекционном питомнике флоры в 2017–2019 гг.

Верониково-типчаково-ковыльная степь, где проводились исследования, расположена на южном склоне (40°) коренного берега р. Лены, на высоте 15–20 м. Общее проективное покрытие травостоя в сообществе составляет 30%, проективное покрытие *A. lenense* — 5%. В сообществе всего 16 видов, доминируют — *Stipa capillata* L., *Festuca lenensis* Drob., *Veronica incana* L., *Alyssum lenense*. Сообщество не подвергается антропогенному прессу.

Коллекционный питомник находится на второй надпойменной террасе р. Лены. Растения вы-

рашиваются с применением обычных агротехнических приемов (полив, прополка и ежегодные осенние подкормки органическими и минеральными удобрениями).

Описание онтогенеза *A. lenense* с выделением онтогенетических состояний осуществлено согласно общепринятым методам [6–13], каждое онтогенетическое состояние было изучено на 30 особях. Фенологические наблюдения проведены по методике И.Н. Бейдеман [14].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненная форма A. lenense и сезонный ритм развития

A. lenense — стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полукустарничек с удлинёнными побегами, онтогенез которого составляет 7–11 лет. Смена моноподиального нарастания на симподиальное происходит на 3-й или 4-й год жизни после отмирания монокарпического побега в конце молодого генеративного состояния. С отмиранием верхушечной меристемы система побегов растения становится симподиальной. Базальные части надземных осей одревесневают и по мере углубления в почву образуют многоглавый каудекс. Углубление ветвей каудекса происходит в результате втягивания их в почву главным и боковыми корнями. Придаточных корней не образуется. Главный корень сохраняется в течение всей жизни.

A. lenense возобновляется только семенным путем. Зимует с зелеными листьями, весеннее отрастание начинается во второй половине апреля. Бутонизация отмечается в конце апреля, массовое цветение наблюдается в середине мая. Плоды созревают в конце июня. Вторичное цветение в культуре отмечается в середине августа.

Онтогенез A. lenense

В онтогенезе особей *A. lenense* выделено 8 онтогенетических состояний: *se*, *p*, *j*, *v*, *g1*, *g2*, *g3*, *ss* (рис. 1). С появлением у проростков настоящих листьев особи переходят в *ювенильное состояние*. Ювенильные особи — это одноосные растения с одним облиственным побегом высотой 0.5–3 см с 4–12 листьями. Листья сидячие эллиптические, обратно или продолговато-обратнояйцевидные, к основанию суженные, 0.2–0.8 см длиной и 0.1–0.3 см шириной. Редко у некоторых особей на второй год жизни из нижнего узла побега появляется боковой побег. Корневая система состоит из главного (2–5 см длиной) и 3–11 боковых корней. Под зиму особи уходят с зелеными листьями и открытыми почками, весной выходят из-под снега с ассимилирующими листьями. Из-за небольшого размера особей сохраняется ортотропное направ-

ление побега. В ювенильном состоянии особи в природных местообитаниях находятся в течение 1–2 лет. Годичный прирост полностью одревесневает.

Л.Б. Заугольнова [5] у *A. lenense* с появлением боковых побегов выделяет имматурное состояние. Нами это состояние не выделено, так как в условиях короткого якутского лета растения формируют боковые побеги со взрослыми листьями без явной их переходной формы, на следующий год развитие побегов может завершиться образованием генеративных органов. В *виргинильное состояние* особи переходят на 2–3 год жизни. Из пазух нижних листьев первичного побега появляются боковые побеги 2 порядка (до 11), которые впоследствии одревесневают и становятся скелетными осями (СО) СО $n + 1$ порядка, а первичный побег главной СО. Образуется первичный куст, который сохраняется до конца жизни. Осенью, в сентябре, побеги готовятся к зиме и лежат, приобретая плагиотропное направление. На следующий год моноподиальное нарастание побега сохраняется, и особь может перейти в генеративное онтогенетическое состояние или оставаться в виргинильном состоянии, формируя боковые побеги третьего порядка (СО $n + 2$). Листья приобретают продолговато-обратнояйцевидную, обратно-ланцетную или продолговатую формы, длиной 0.6–2.2 см и шириной 0.1–0.4 см, на главном побеге насчитывается до 18–44 листьев. Диаметр растения в этом состоянии составляет 5–10 см, высота — 1.5–7.5 см. В подземной части главный корень одревесневает и углубляется в почву на 6.5–10.5 см, несет 4–20 боковых корней. Продолжительность виргинильного состояния особей — 1–2 года.

С формированием генеративных органов весной на 3–5 году жизни, растения переходят в *молодое генеративное состояние*. Высота особей достигает 5–9 см, в кусте насчитывается до 9 генеративных и 3–21 вегетативных побегов. Диаметр куста увеличивается до 6–17 см. Соцветие — простая кисть, которая состоит из 11–24 цветков, диаметр цветка равен 0.4–0.6 см. Форма листьев — от продолговато-обратнояйцевидной до линейно-продолговатой. На репродуктивных побегах листорасположение становится очередным и число листьев сокращается до 8–16 шт., длина и ширина листа уменьшаются соответственно до 0.7–1.7 и 0.2–0.3 см. Благодаря втягиванию главным и боковыми корнями базальных частей побегов в рыхлую супесчаную почву, образуется длинный многоглавый каудекс, на котором появляются побеги из спящих почек. Главный корень удлиняется до 7–11 см. В этом онтогенетическом состоянии особи находятся 1 год.

В зимнее время под давлением снега побеги на склоне занимают плагиотропное положение и

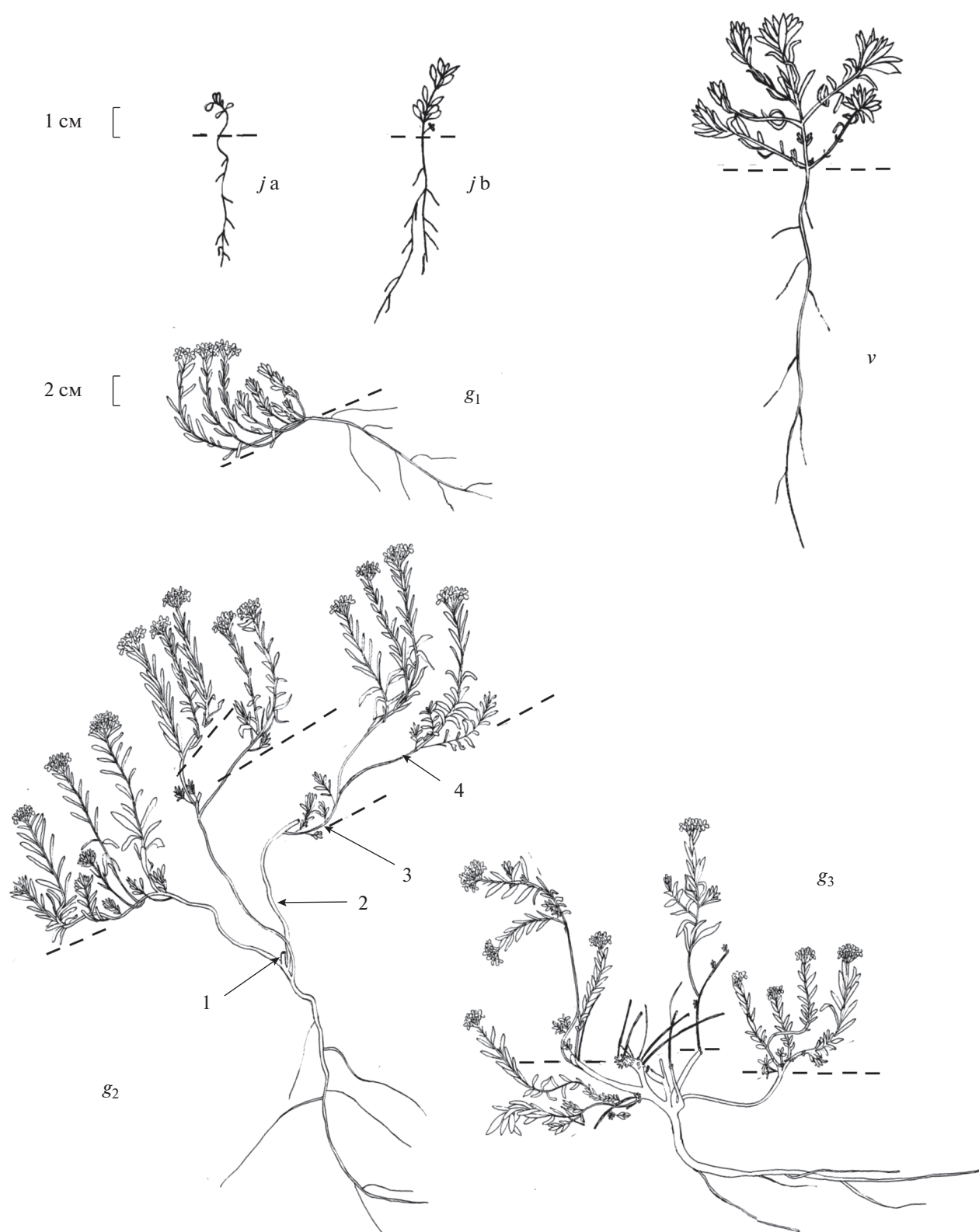


Рис. 1. Онтогенез *Alyssum lenense* в природе, j – g_2 – онтогенетические состояния, ja – первого года жизни, jb – второго. 1 – главная СО; 2 – СО $n + 1$ порядка; 3 – СО $n + 2$ порядка; 4 – СО $n + 3$ порядка.

Fig. 1. Ontogenesis of *Alyssum lenense* in nature, j – g_2 – ontogenetic states, ja – the first year of life, jb – the second year of life. 1 – main skeletal axis; 2 – skeletal axis of order $n + 1$; 3 – skeletal axis of order $n + 2$; 4 – skeletal axis of order $n + 3$.

Таблица 1. Биометрические показатели растений *Alyssum lenense* зрелого генеративного состояния в условиях природы и культуры**Table 1.** Biometric indicators of mature generative *Alyssum lenense* plants in natural and introduced populations

№	Признаки Indicators	Природа Nature	Культура Introduction
1	Высота растения, см Plant height, cm	$10.6 \pm 0.3^*$	13.5 ± 0.3
2	Диаметр куста, см Bush diameter, cm	24.2 ± 2.4	38.2 ± 2.3
3	Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	28.8 ± 3.1	87.6 ± 2.0
4	Число вегетативных побегов, шт. Number of vegetative shoots, pcs.	17.3 ± 3.9	21.4 ± 2.3
5	Число цветков в соцветии, шт. Number of flowers in inflorescence, pcs.	31.5 ± 2.3	29.8 ± 4.2
6	Диаметр цветка, см Flower diameter, cm	0.5 ± 0	0.7 ± 0
7	Число листьев, шт. Number of leaves, pcs.	10.1 ± 1.3	21.8 ± 1.0
8	Длина листа, см Leaf length, cm	1.1 ± 0.1	1.5 ± 0.1
9	Ширина листа, см Leaf width, cm	0.2 ± 0	0.3 ± 0
10	Число глав каудекса, шт. Number of caudex tips, pcs.	6.5 ± 0.6	8.4 ± 2.0
11	Длина главного корня, см Tap root length, cm	14.7 ± 2.9	9.4 ± 1.8

Примечание: * стандартная ошибка средней арифметической.

Note: * standard error of the arithmetic mean.

стелются по поверхности субстрата. Часть побега отмирает в области соцветия, остальная часть становится многолетней. После отмирания верхушечной части главного генеративного побега происходит смена моноподиального нарастания на симподиальное. С этим ключевым признаком на 4–6 году жизни особи переходят в *зрелое генеративное состояние*. Особи достигают максимального развития, и большинство их завершает свой онтогенез, только редкие экземпляры переходят в следующие состояния. Высота зрелых генеративных растений составляет 7.8–15 см. Диаметр куста увеличивается до 17–38 см. Растения несут 7–59 генеративных и 3–37 вегетативных побегов (в среднем 28.8 ± 3.1 и 17.3 ± 3.9 соответственно, табл. 1), которые появляются из почек в зоне возобновления, расположенной выше поверхности субстрата. На одном побеге насчитывается до 23–52 цветков, диаметр цветков составляет 0.4–0.6 см. Число и размеры листьев на побеге в зрелом генеративном состоянии увеличиваются: число листьев в среднем составляет 10.1 ± 1.3 ,

длина 1.1 ± 0.1 , ширина 0.2 ± 0 см. Каудекс разветвляется до 7 глав, отдельные его главы удлиняются до 10.5 см, толщина их достигает 0.2–0.6 см. Главный корень сильно одревесневает и углубляется в почву на 8–28 см. В этом состоянии особи находятся в течение 3–4 лет.

Немногочисленные растения (0.28%) переходят в *старое генеративное состояние*. В этом состоянии происходит накопление отмерших частей СО в кусте. Новые побеги появляются из почек в зоне возобновления побега и спящих почек на каудексе. Наблюдается уменьшение размеров особей. Высота растений снижается до 7.5–8 см, число генеративных и вегетативных побегов до 30–31 и 14–33 соответственно. В старом генеративном состоянии особи находятся 1–2 года.

Лишь единичные растения (0.1%) переходят в *субсенильное состояние*. Цветение у них прекращается, отмечено большое число отмерших побегов. Продолжительность жизни особей *A. lenense* в природе составляет 7–11 лет.

В условиях культуры выявлено 7 онтогенетических состояний: *se, p, j, v, g₁, g₂, g₃*.

Всходы в культуре появляются через 4 дня после посева. Семядоли имеют эллиптическую форму 0.1–0.2 см длиной и 1.2–2.2 см шириной. Первый настоящий лист формируется через 10 дней и с этого времени особи переходят в *ювенильное состояние*. Высота особей достигает 3 см, побег несет до 20 листьев. В августе из пазух нижних листьев появляются боковые побеги II порядка, которые в последующем становятся СО $n + 1$ -го порядка, и с этого момента особи переходят в *виргинильное состояние*. В условиях культуры многие растения ускоряют свой темп развития, и особи *A. lenense* из виргинильного могут перейти в молодое генеративное состояние весной второго года жизни или сохранить нормальный темп развития до весны третьего года. Диаметр надземной части двухлетних особей в этом состоянии достигает всего 1.5–4 см, особь несет 3–5 боковых побегов, формирует первичный куст.

Весной в апреле с формированием генеративных органов особи переходят в *молодое генеративное состояние*. Начинают появляться боковые побеги III порядка СО $n + 2$ -го порядка. Диаметр куста составляет 5–13 см, высота — 13.5 см, число генеративных побегов увеличивается до 13, вегетативных побегов — 3–13. В соцветии насчитывается 12–25 цветков. Репродуктивный побег несет 14–18 листьев длиной 1.2 см и шириной 0.4 см. Базальная часть побега благодаря втягиванию в почву главным и боковыми корнями становится каудексом длиной 1–1.5 см, который состоит из 2–3 ветвей. Главный корень увеличивается до 8–14 см.

В культуре, как и природе, жизненный цикл особей *A. lenense*, в основном завершается в *зрелом генеративном состоянии*, обнаружены всего 2 особи старого генеративного состояния, субсенильных особей среди интродуцентов не найдено. В благоприятных условиях культуры у зрелых генеративных растений увеличиваются высота побега, число генеративных побегов и число глав каудекса (табл. 1). Особи достигают максимального развития, диаметр куста равен 21–55 см, насчитывается 75–101 генеративных и 18–24 вегетативных побегов (в среднем 87.6 ± 2.0 и 21.4 ± 2.3 соответственно). В соцветии формируются 12–56 цветков. Глав каудекса насчитывается 5–15 шт.,

длина и толщина отдельных глав каудекса составляет 19 и 0.2 см соответственно. Длина главного корня равна 7–15 см.

В *старом генеративном состоянии* число генеративных и вегетативных побегов сокращается и равно 6 и 8 соответственно. Число цветков в соцветии 15–20. Главный корень сохраняется и удлиняется до 19 см. Основание главного побега утолщается до 0.7 см и несет до 10 глав каудекса, часть из них отмирает. Продолжительность жизни особей *A. lenense* в культуре составляет 6–8 лет.

ВЫВОДЫ

A. lenense — стержнекорневой, низкорослый, неподвижный полкустарничек с удлиненными побегами. Смена моноподиального нарастания на симподиальное начинается на 3-й или 4-й год жизни в конце молодого генеративного состояния, после отмирания монокарпического побега.

В Центральной Якутии онтогенез *A. lenense* не-продолжительный, в природных местообитаниях составляет 7–11 лет, в нем выделено 8 онтогенетических состояний (*se, p, j, v, g₁, g₂, g₃, ss*). Онтогенез особей в природе в основном завершается в зрелом генеративном состоянии, но отдельные особи могут доживать до старого генеративного и субсенильного состояний.

Продолжительность жизни растений в культуре значительно короче, чем в природных местообитаниях и длится 6–8 лет, в онтогенезе выделено 7 состояний (*se, p, j, v, g₁, g₂, g₃*). Онтогенез, в основном, завершается в зрелом генеративном состоянии, но единичные особи могут доживать до старого генеративного состояния. Благодаря ускоренному темпу развития растений и высоким морфометрическим показателям *A. lenense* можно рекомендовать для выращивания в Центральной Якутии в качестве декоративного и медоносного вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках проекта VI.52.1.8. Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии (0376-2018-0001; рег. Номер АААА-А17-117020110056-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Иванова В.П. 1964. Сезонное развитие некоторых степных фитоценозов в долине реки Лены. — Ученые записки ЯГУ. 15: 5–14.
2. Флора Сибири. 1994. Т. 7. Berberidaceae — Grossulariaceae. Новосибирск. 312 с.
3. Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л. 348 с.
4. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. 2012. Декоративные растения Якутии: Атлас определитель. М. 248 с.

5. Заугольнова Л.Б. 1976. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adams.) — Бот. журнал. 61(2): 187–196.
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19760202&rid=pdf_0005329
6. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. Вып. 6: 7–197.
7. Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений: Учеб. пособие для гос. ун-тов. М. 392 с.
8. Уранов А.А. 1967. Онтогенез и возрастной состав популяций. — В кн.: Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М. С. 3–8.
9. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Биол. науки. 2: 7–34.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с.
11. Дорохина Л.Н. 1969. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. рода *Artemisia* L. — Бюлл. МОИП, Отд. биол. 74(2): 77–89.
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_1969_074_2.djvu
12. Колегова Е.Б. 2013. Онтогенез тимьяна енисейского (*Thymus jensseensis* Iljin.) — В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т VII. Йошкар-Ола. С. 105110.
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
13. Колегова Е.Б., Черемушкина В.А. 2013. Онтогенез тимьяна Маршалла — (*Thymus marschallianus* Willd.) — В кн.: Онтогенетический атлас растений. Т VII. Йошкар-Ола. С. 111–116.
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
14. Бейдеман И.Н. 1960. Изучение фенологии растений. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.—Л. С. 333–368.

Ontogeny of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) in Central Yakutia

V. V. Semenova^{a, *}, N. S. Danilova^a

^aInstitute for Biological Problems of Cryolithozone SB RAS, Yakutsk, Russia

*e-mail: vvsemenova-8@yandex.ru

Abstract—The article describes the ontogeny of *Alyssum lenense* Adams. (Brassicaceae) in natural habitats and under cultivation in Central Yakutia. *A. lenense* is a taprooted, non-clonal dwarf subshrub with elongated shoots. The transition from monopodial to sympodial growth occurs at 3–4 years of age, at the young generative stage, after the death of the monocarpic shoot. *A. lenense* reproduces only by seeds. The life cycle of *A. lenense* is short, in nature it lasts 7–11 years and mostly ends in mature generative stage, but some individuals can survive to the old generative (0.28%) and subsenile state (0.1%). The life cycle of the cultivated plants is 6–8 years and generally ends in a mature generative stage but 1% of individuals survive to the old generative age. Under cultivation, along with individuals with a normal rate of development, individuals with accelerated rate were found. In them, the transition to the virginal stage was already observed in the first year of life and the transition to the young generative stage — in the second year. Individuals with an accelerated rate of development are small in size. Due to the accelerated development rate of introduced plants and high morphometric parameters of generative organs, *A. lenense* can be recommended for cultivation as an ornamental and melliferous species.

Keywords: *Alyssum lenense*, semi-shrub, caudex, ontogeny, natural populations, introduction, Yakutsk Botanical Garden, Central Yakutia

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out within the framework of project VI.52.1.8. Fundamental and applied aspects of studying the diversity of the flora of the Northern and Central Yakutia (0376-2018-0001; registration number AAAA-A17-117020110056-0).

REFERENCES

1. [Flora of Siberia. T. 7. Berberidaceae — Grossulariaceae]. 1994. Novosibirsk. 312 p. (In Russian)
2. Ivanova V.P. 1964. Seasonal development of some steppe phytocenoses in the Lena river valley. — Uchenye zapiski YAGU. 15: 5–14. (In Russian)
3. Vereshchagin V.I., Sobolevskaya K.A., Yakubova A.I. 1959. [Useful plants of Western Siberia]. Moscow—Leningrad. 348 p. (In Russian)

4. Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S. 2012. [Ornamental plants of Yakutia: Key to plants and atlas]. Moscow. 248 p. (In Russian)
5. Zaigol'nova L.B. 1976. The heterogeneity of cenopopulations in time and space (exemplified by *Alyssum lenense* Adams.) — Bot. zhurnal. 61(2): 187–196. (In Russian)
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19760202&rid=pdf_0005329
6. Rabotnov T.A. 1950. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. — Tr. BIN AN SSSR. Ser. 3, Geobotanika. 6: 7–197. (In Russian)
7. Serebryakov I.G. 1952. [Morphology of vegetative organs of higher plants: University textbook]. Moscow. 392 p. (In Russian)
8. Uranov A.A. 1967. [Ontogenesis and age composition of populations]. — In: [Ontogenesis and age composition of populations of flowering plants]. Moscow. P. 3–8. (In Russian)
9. Uranov A.A. 1975. Age spectrum of phytocenopopulations as a function of time and energy wave processes. — Nauchnyye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki. 2: 7–34. (In Russian)
10. Smirnova O.V., Zaigol'nova L.B., Toropova N.A. 1976. [Plant cenopopulations: Basic concepts and structure]. Moscow. 217 p. (In Russian)
11. Dorokhina L.N. 1969. Life forms and evolutionary relationships in the subgenus *Dracunculus* Bess. genus *Artemisia* L. — Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series. 74(2): 77–89. (In Russian)
http://herba.msu.ru/russian/journals/bmsn/archive/moip_1969_074_2.djvu
12. Kolegova E.B. 2013. Ontogenesis of *Thymus jensseensis* Iljin. — In: Ontogenetic Atlas of Plants. Vol. VII. Yoshkar-Ola. P. 105–110. (In Russian) http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
13. Kolegova E.B., Cheryomushkina V.A. 2013. Ontogenesis of *Thymus marschallianus* Willd. — In: Ontogenetic Atlas of Plants. Vol. VII. Yoshkar-Ola. P. 111–116. (In Russian)
http://herba.msu.ru/shipunov/school/books/ontogen_atlas_rast_2013_7.pdf
14. Bejdeman I.N. 1960. [Study of plant phenology]. — In: [Field geobotany]. T. 2. Moscow–Leningrad. P. 333–368. (In Russian)

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

ВОЗДЕЙСТВИЕ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ НАПОЧВЕННОГО ПОКРОВА И ЗАПАСА ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ В СОСНОВЫХ ЛЕСАХ КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА

© 2021 г. И. В. Лянгузова^{1, *}, П. А. Прима², Ф. С. Салихова¹,
Е. Н. Волкова¹, А. И. Беляева¹

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

²Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Поступила в редакцию 13.03.2021 г.

После доработки 14.07.2021 г.

Принята к публикации 12.09.2021 г.

Приведены результаты исследования внутриценотической неоднородности почвенно-растительного покрова в средневозрастных сосновых лесах лишайниково-зеленомошной группы типов леса на фоновой территории Кольского полуострова и в пределах буферной и импактной зон комбината “Североникель” (Мурманская обл.). Выявлены особенности в накоплении биомассы различных компонентов напочвенного покрова (лишайников, мхов, кустарничков), а также запасов растительного опада и лесной подстилки в зависимости от положения в тессере, под которой понимается совокупность приствольного, подкронового и межкroнового пространств деревьев *Pinus sylvestris* L. или *Betula pubescens* Ehrh. Показано, что закономерности распределения биомассы компонентов напочвенного покрова и мортмассы в тессерах принципиально различаются в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. В условиях загрязнения распределение биомассы лишайников по микросайтам несколько выравнивается по сравнению с фоновыми сообществами, а контрастность распределения биомассы мхов, надземных органов кустарничков и массы опада существенно возрастает. Наблюдаемые явления обусловлены увеличением запаса тяжелых металлов в органо-генном горизонте почв, неравномерностью его распределения по площади, а также снижением средообразующей роли деревьев.

Ключевые слова: сосновые леса, напочвенный покров, биомасса, мортмасса, лесная подстилка, северная тайга, тяжелые металлы, аэротехногенное загрязнение, Мурманская область

DOI: 10.31857/S0033994621040087

Гетерогенность фитоценоза является одним из признаков его строения и необходимой формой осуществления оптимального оборота потоков вещества и энергии [1, 2]. В лесных сообществах деревья — эдификаторы фитоценоза, могут рассматриваться в качестве “экосистемных инженеров” [3], формирующих пространственную структуру и существенно преобразующих физико-химическую среду. В редкостойных северотаежных лесах гетерогенность и контрастность ценотических условий проявляется особенно ярко. Хорошо известно, что кроны деревьев перераспределяют атмосферные осадки и трансформируют их химический состав, влияют на световой, тепловой и ветровой режимы местообитаний, мохово-лишайниковый и травяно-кустарничковый ярусы, возобновление древесных растений [2, 4–10]. Микромозаика растительности в биогеоценозах

определяет пространственную гетерогенность лесных почв, что наиболее четко отражается на морфологических, физико-химических и биологических свойствах их органо-генных горизонтов, формирующихся из растительного опада [11–16]. В наших исследованиях, вслед за Л.О. Карпачевским [11, 13], мы придерживаемся термина “тессера”, под которым понимается совокупность приствольного, подкroнового и межкroнового пространств, различающихся локальными экологическими условиями; эта совокупность представлена разными типами микросайтов.

Исследования средообразующей роли деревьев в большинстве случаев осуществлялись на фоновых территориях, не испытывающих воздействия локальных источников загрязнения. Изучение микромозаики напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в пределах лесных

биогеоценозов преимущественно проводилось в северотаежных еловых лесах или в темновойных лесах средней тайги, где внутриценотическая мозаичность выражена наиболее контрастно [2, 4, 7, 17–21]. От приствольных пространств к межкрупным в напочвенном покрове увеличивается разнообразие экологических свит, общее число видов, долевое участие неморальных, светолюбивых и требовательных к общему содержанию элементов питания видов, уменьшаются толщина и запас лесных подстилок [22]. Значительно меньше работ посвящено изучению пространственной гетерогенности напочвенного покрова и верхних горизонтов почв в светловойных (сосновых, лиственничных) лесах, что, по-видимому, связано с тем, что они отличаются более равномерной освещенностью [5–7, 23–27].

Аэротехногенное загрязнение окружающей среды оказывает существенное воздействие на структуру и продуктивность фитоценозов, а также вносит дополнительный вклад в формирование пространственной неоднородности накопления и разложения органического вещества, способствует изменению фракционного состава, запасов и скорости разложения растительного опада и приводит к трансформации свойств лесных подстилок [14–16, 26, 28–32].

Цель настоящей работы — оценка пространственного распределения биомассы живого напочвенного покрова, запаса растительного опада, лесной подстилки и тяжелых металлов в средневозрастных северотаежных сосновых лесах, находящихся на фоновой территории и под воздействием аэротехногенного загрязнения выбросами комбината по производству цветных металлов.

Комбинат “Североникель” вступил в строй в 1938 и до 1968 гг. использовал руду местного происхождения, а затем перешел на руду Норильского месторождения, что привело к резкому увеличению объемов атмосферных выбросов диоксида серы. Согласно опубликованным данным [33], в период 1981–1990 гг. ежегодный объем атмосферных выбросов SO_2 ОАО “Североникель” превышал в среднем 220 тыс. т, твердых веществ — 16 тыс. т, затем происходило постепенное снижение объемов выбросов, и к концу XX в. они составляли соответственно 45.8 и 6.0 тыс. т в год. В настоящее время ежегодный объем выбросов SO_2 и твердых веществ на комбинате “Североникель” составляет соответственно 35–37 и 2.9–3.4 тыс. т в год.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в средневозрастных сосновых лесах, расположенных в фоновом районе Кольского полуострова в среднем течении р. Ливы, и на территории буферной и импактной зон комбината “Североникель” (г. Мончегорск,

Мурманская обл.). Давность последнего пожара в исследованных сообществах составляет в среднем 90 лет.

Пробные площади (ПП) размером 20×20 м были заложены в лишайниково-зеленомошных сосновых лесах в фоновом районе (ПП1) на расстоянии 80 км от комбината “Североникель” и на территории буферной (ПП2 и ПП3) и импактной (ПП4 и ПП5) зон. ПП2 и ПП4 удалены от комбината соответственно на расстояние 27 и 10 км в северо-восточном, а ПП3 и ПП5 — на 35 и 15 км в юго-западном направлении.

Краткая таксационная характеристика древостоев представлена в табл. 1. Древесный ярус исследованных сообществ сформирован *Pinus sylvestris* L. с участием *Betula pubescens* Ehrh. В травяно-кустарничковом ярусе фоновых сосновых лесов доминирующими видами являются кустарнички *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, в мохово-лишайниковом — зеленые мхи *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum* sp. и лишайники *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H.Wigg., *Cl. stellaris* (Opiz.) Pouzar & Vězda, *Cl. arbuscula* (Wallr.) Flot. На загрязненной территории в травяно-кустарничковом ярусе доминируют те же виды кустарничков, а в мохово-лишайниковом ярусе преобладают лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями. Согласно современной классификации почв России [34, 35], исследуемые почвы относятся к Al-Fe-гумусовым подзолам или к Albic Rustic Podzols, согласно классификации WRB [36].

На каждой ПП были заложены трансекты, на которых с интервалом 1 м размещали учетные площадки размером 10×10 см. В зависимости от положения в тессере были выделены следующие типы микросайтов: А — в приствольной зоне в 20 см от стволов деревьев сосны и березы с 4-х сторон света; Б — в подкрупных пространствах деревьев сосны и березы; В — на междкрупных участках в “окнах” полога древостоя. В связи с практически полным отсутствием деревьев березы, на ПП2 исследования проводили только в сосновой тессере. Всего заложено 350 учетных площадок, обследовано 32 дерева сосны и 21 дерево березы.

На каждой площадке был вырезан монолит размером 10×10 см до верхнего минерального горизонта. С 4-х сторон монолита измерена толщина лесной подстилки. Монолит был разобран на живую биомассу и мортмассу. В живую биомассу входили следующие компоненты: надземные и подземные части сосудистых растений, зеленые части мхов и живые части лишайников. Мортмасса — слой отмерших растительных остатков, в котором, согласно современным представлениям [11–13, 37] выделяют 3 подгоризонта. Подгоризонт AOL, образованный свежим растительным опадом, все фракции которого (мелкие ветви, ко-

Таблица 1. Краткая таксационная характеристика древостоев на пробных площадях и их географическое расположение
Table 1. Brief characteristics of the forest stands on sample plots and their location (SP)

Номер ПП Number of sample plot	Координаты, расстояние и направление от комбината Location, distance and direction from the plant	Вид, Species	Возраст, лет Age, years	Диаметр на высоте 1.3 м, см Diameter at breast height, cm	Высота, м Height, m	Плотность, экз./га Density, ind./ha	Сумма площадей сечений, м²/га Basal area, m²/ha
1	N 67°49' E 31°20' 80 км, ЮЗ 80 km, SW	С/Р	70	11.9	11.5	1160	13
		Б/В	—	7.9	7.7	480	2.3
2	N 68°06'82" E 33°19'45" 35 км СВ 35 km, NE	С/Р	80	9.1	9.7	2960	19
		Б/В	—	2.8	—	290	0.2
3	N 67°38'17" E 32°42'23" 35 км, ЮЮЗ 35 km, SSW	С/Р	80	7.9	8.1	2880	14
		Б/В	—	3.6	—	460	0.5
4	N 68°00'38" E 32°55'54" 10 км СВ 10 km, NE	С/Р	80	6.6	9.2	4300	15
		Б/В	—	3.9	—	700	0.9
5	N 67°44'22" E 32°46'45" 15 км ЮЮЗ 15 km SSW	С/Р	80	5.1	7.2	6300	13
		Б/В	—	6	—	110	0.3

Примечание. С — *Pinus sylvestris*; Б — *Betula pubescens*. “—” — нет данных.
Note. P — *Pinus sylvestris*; B — *Betula pubescens*. “—” — no data.

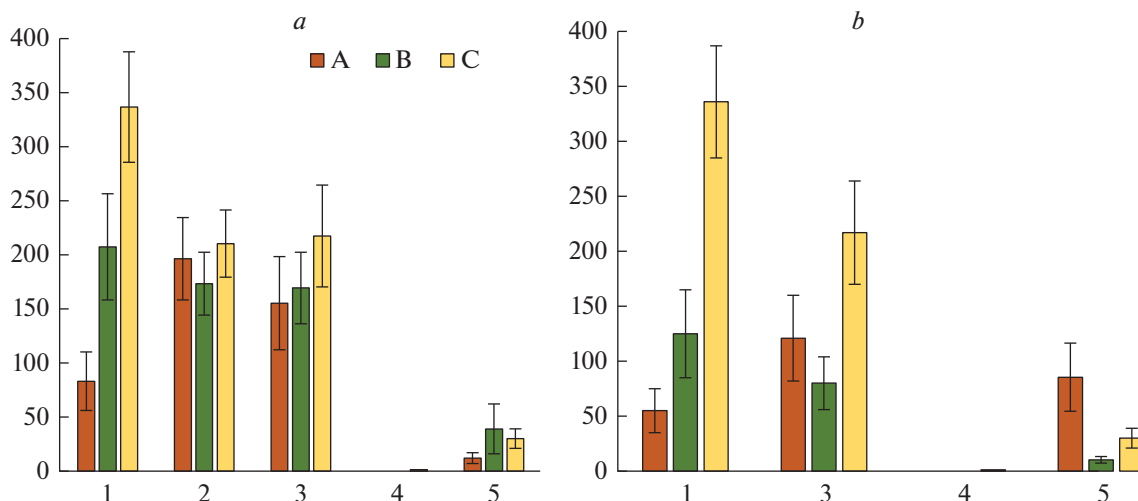


Рис. 1. Надземная биомасса лишайников в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах. Типы микросайтов: А – приствольные; В – подкروновые; С – межкروновые.

По горизонтали – номер пробной площади (ПП); по вертикали – биомасса, г/м².

Fig. 1. Above-ground lichen biomass in pine (a) and birch (b) tessera of the studied Scots pine communities.

Microsite types: A – at tree base, B – under crown, C – on canopy gaps.

X-axis – number of sample plot; y-axis – above-ground lichen biomass stock, g/m².

ра, хвоя, листья, шишки) еще сохраняют свою морфологическую структуру (этот слой мы будем в дальнейшем называть растительным опадом), и подгоризонты АОФ и АОН, в совокупности образующие органогенный горизонт (О) почвы или лесную подстилку. Все образцы живой биомассы и мортмассы были высушены до воздушно-сухого состояния и взвешены. Запас живой биомассы и мортмассы представлен в г/м².

Содержание кислоторастворимых форм Ni, Cu, Co было определено в вытяжке 1.0 н HCl из образцов лесной подстилки (соотношение 1 : 25) методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии в 3-кратной повторности [38]. Как и другие сильные кислоты, 1.0 н HCl позволяет анализировать не только доступные растениям формы тяжелых металлов, но и потенциально мобилизуемые, что лучше отражает общий уровень их поступления в среду по сравнению с другими экстрагентами, такими, например, как ацетатно-аммонийный буфер или комплексоны [16, 39].

Для оценки уровня загрязнения почв тяжелыми металлами использовали два критерия: индекс техногенной нагрузки и запас Ni и Cu в лесной подстилке. Выбор органогенного горизонта подзолов обусловлен, с одной стороны, высокой сорбционной емкостью лесной подстилки, которая является основным депо тяжелых металлов в лесных экосистемах; с другой стороны, тем, что именно в этом горизонте располагаются подземные побеги и корни кустарничков. Индекс техногенной нагрузки (ИТН) представляет собой превышение суммарного содержания кислоторас-

творимых форм преобладающих металлов (Ni, Cu и Co) в подстилке над их фоновым содержанием [38]. Запас (г/м²) Ni и Cu в лесной подстилке был рассчитан как произведение концентрации металла (мг/кг) на запас подстилки (г/м²) на каждой учетной площадке.

Проверка выборок исследуемых параметров на соответствие закону нормального распределения показала, что распределения большинства параметров значимо отличаются от нормального распределения. В связи с этим при оценке значимости различий использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса (H) и Манна–Уитни (z), при уровне значимости $p < 0.05$ различия считали достоверными.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Биомасса компонентов напочвенного покрова.

В фоновом сосняке (ПП1) величина надземной биомассы лишайников достоверно увеличивается от приствольных к межкروновым пространствам, как в сосновой, так и в березовой тессерах (рис. 1). В отличие от лишайников, биомасса мхов и надземных частей кустарничков в пределах березовой тессеры распределены равномерно (рис. 2, 3). В подкروновых микросайтах сосновой тессеры биомасса мхов является достоверно более низкой, а биомасса кустарничков, наоборот, более высокой по сравнению с другими типами микросайтов. В обеих тессерах не выявлено достоверных различий в величине надземной биомассы мхов и кустарничков в приствольных и межкروновых микросайтах.

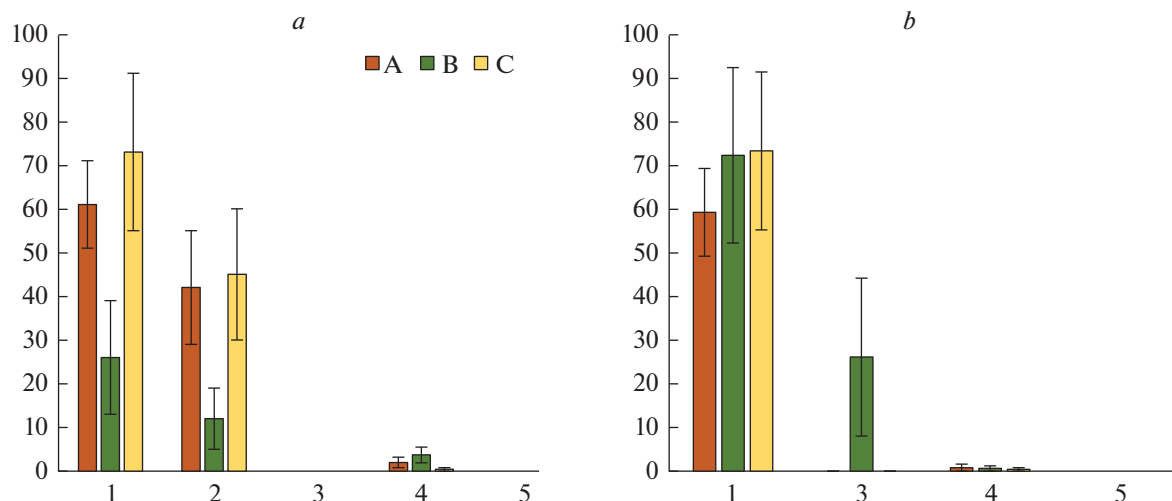


Рис. 2. Биомасса мхов в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах. Типы микросайтов: А – пристовольные; Б – подкروновые; С – межкروновые.

По горизонтали – номер пробной площади (ПП); по вертикали – биомасса, г/м².

Fig. 2. Above-ground moss biomass in pine (a) and birch (b) tessera of the studied Scots pine communities.

Microsite types: A – at tree base, B – under crown, C – on canopy gaps.

X-axis – number of sample plot; y-axis – above-ground moss biomass stock, g/m².

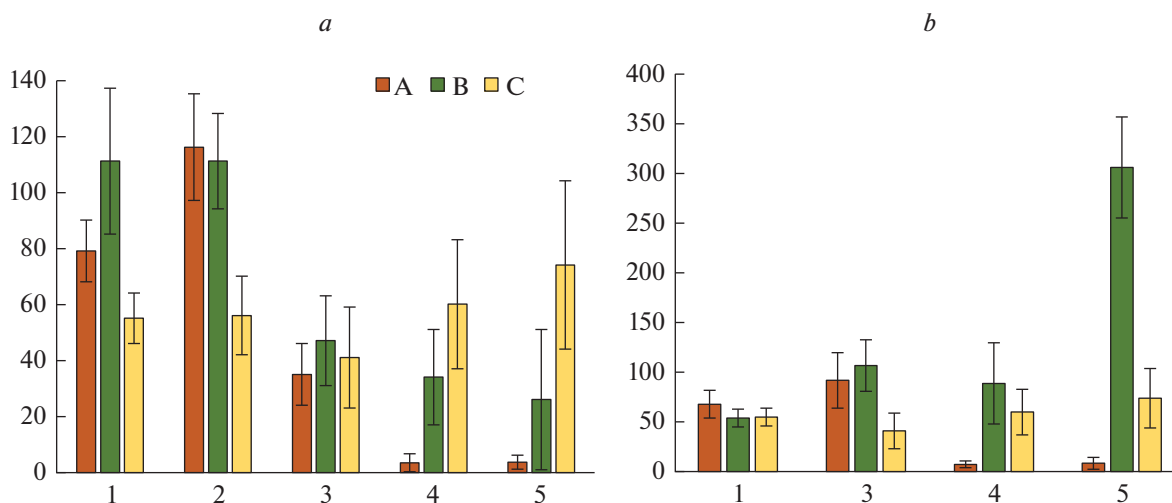


Рис. 3. Надземная биомасса кустарничков в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах.

Типы микросайтов: А – пристовольные; Б – подкروновые; В – межкروновые.

По горизонтали – номер пробной площади (ПП); по вертикали – биомасса, г/м².

Fig. 3. The above-ground biomass of dwarf shrubs in pine (a) and birch (b) tessera in the studied Scots pine communities.

Microsite types: A – at tree base, B – under crown, C – on canopy gaps.

X-axis – number of sample plot; y-axis – above-ground dwarf shrubs biomass stock, g/m².

На территории буферной зоны воздействие аэротехногенного загрязнения на накопление органического вещества компонентами напочвенного покрова в сосновой и березовой тессерах проявляется по-разному (рис. 1–3). В обеих тессерах надземная биомасса лишайников вблизи стволов деревьев возрастает в 2–2.4 раза по отно-

шению к фоновой величине, напротив, в межкروновых пространствах она достоверно снижена в 1.2–1.6 раз, а в подкروновых достоверно не отличается от фоновых значений (рис. 1). Мхи сохранились только на ПП2, благодаря почти вдвое меньшему уровню загрязнения почв, но их биомасса снижена в 1.5–2.2 раза по сравнению с фо-

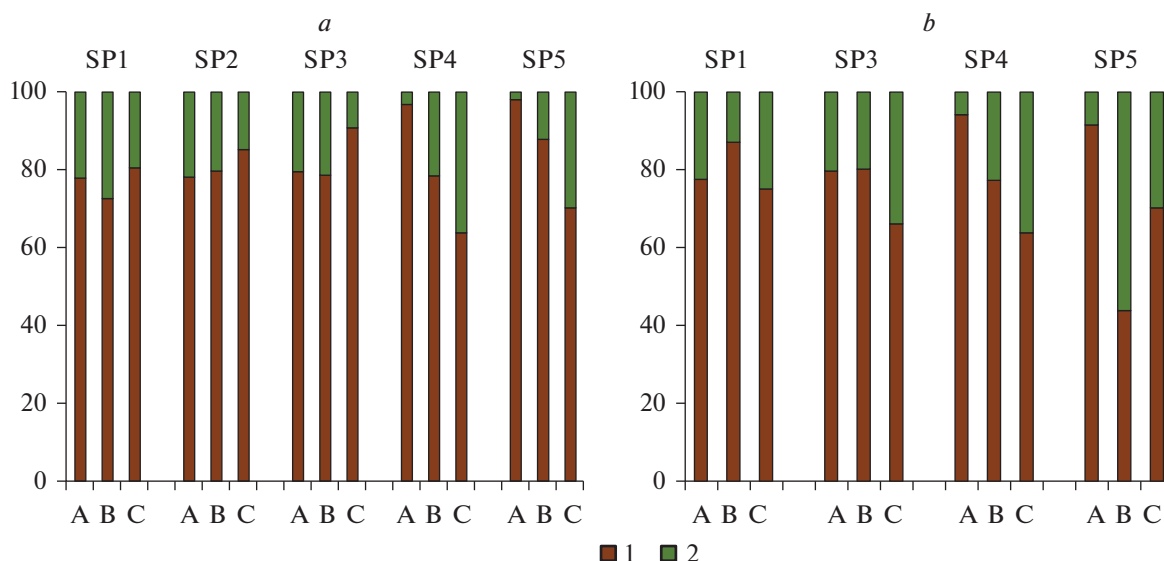


Рис. 4. Соотношение биомассы подземных (1) и надземных (2) частей кустарничков в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах.

Типы микросайтов: А — приствольные; В — подкроновые; С — межкроновые.

По горизонтали — тип микросайта; по вертикали — доля биомассы, %.

Fig. 4. Proportion of the below- (1) and aboveground (2) dwarf shrubs biomass in pine (а) and birch (б) tessera of the studied Scots pine communities.

Microsite types: А — at tree base, В — under crown, С — on canopy gaps.

X-axis — microsite type; y-axis — biomass relative stock, %.

новыми значениями; на ПП3 небольшая биомасса мхов отмечена лишь в подкроновом пространстве березы (рис. 2).

Величина надземной биомассы кустарничков по-разному связана с положением в тессере: на ПП2 в сосновой, а на ПП3 в березовой тессерах она достоверно меньше в межкроновых микросайтах по сравнению с приствольными и подкроновыми пространствами, в то время как в сосновой тессере на ПП3 этот показатель в среднем одинаков в разных микросайтах (рис. 3). Сравнительный анализ показал, что надземная биомасса кустарничков в отдельных типах микросайтов может достоверно не отличаться от соответствующих фоновых значений, быть меньше в 1.3–2.4 раза или даже в 1.4–2 раза больше.

В пределах импактной зоны для большинства компонентов напочвенного покрова зарегистрированы наименьшие величины надземной биомассы (рис. 1–3). На ПП4 практически полностью отсутствуют лишайники (рис. 1), зато встречаются ранне-сукцессионные виды мхов (*Pohlia nutans*, *Polytrichum* spp.), формирующие незначительную биомассу преимущественно в сосновой тессере (рис. 2). На ПП5, наоборот, полностью отсутствуют мхи, но присутствуют лишайники, в основном, ранне-сукцессионные виды р. *Cladonia* и *Trapeliopsis granulosa*. В сосновой тессере основная часть биомассы лишайников сосредоточена в подкроновом и межкроновом пространстве, а

в березовой тессере, наоборот, преимущественно вблизи ствола (рис. 1, 2). Величина надземной биомассы кустарничков существенно варьирует в зависимости от положения в тессере (рис. 3). В сосновой тессере на обеих ПП импактной зоны биомасса многократно возрастает от приствольных к межкроновым микросайтам, а в березовой тессере максимальные ее значения отмечаются в подкроновых зонах. Вблизи стволов сосны и березы регистрируется резкое снижение надземной биомассы кустарничков по отношению к фоновым величинам, в межкроновых микросайтах ее величина достоверно не отличаются от фоновой. Под кронами сосен в импактной зоне надземная биомасса кустарничков снижается в 3.3–4.3 раза, а под кронами березы, напротив, возрастает в 1.6–5.7 раз по сравнению с фоновыми величинами.

Сравнительный анализ соотношения биомассы надземных и подземных частей кустарничков показал неоднозначность изменения этих показателей, как по градиенту аэротехногенного загрязнения, так и в зависимости от положения в тессере (рис. 4). В пределах буферной зоны соотношение массы надземных и подземных частей кустарничков в разных микросайтах обеих тессер существенно не отличается от такового в фоновом сосняке, при этом не выявляется закономерного изменения этого соотношения от приствольных к межкроновым микросайтам. В импактной зоне доля надземной биомассы кустарничков последовательно возрастает от 2.0–5.8% вблизи ство-

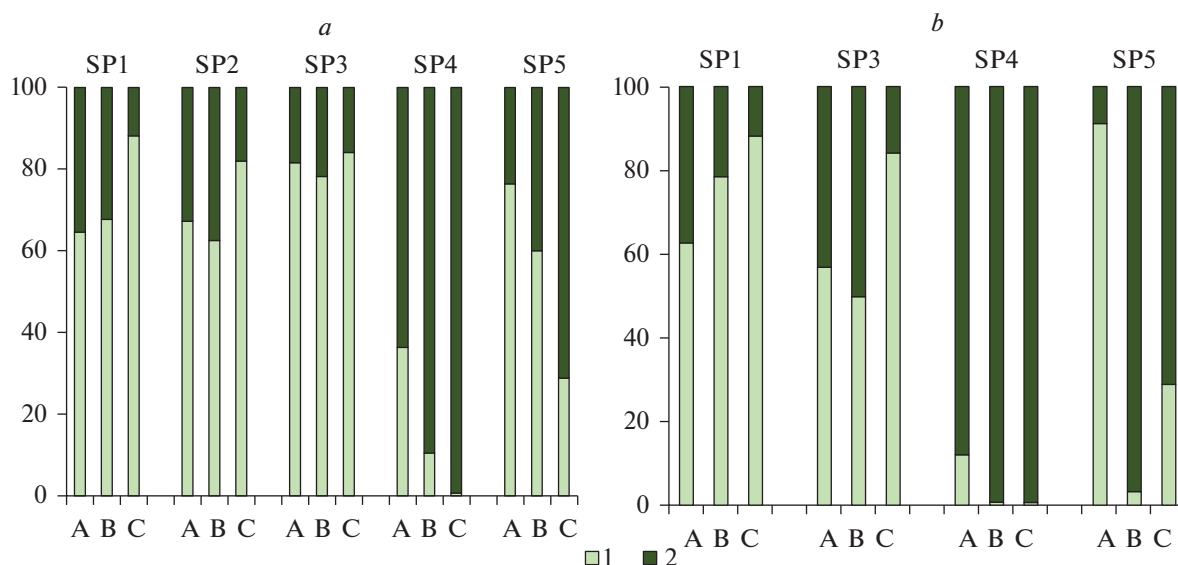


Рис. 5. Соотношение надземной биомассы мохово-лишайникового (1) и травяно-кустарничкового (2) ярусов в разных типах микросайтов в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах.

Типы микросайтов: А — приствольные; В — подкروновые; С — межкروновые.

По горизонтали — тип микросайта; по вертикали — доля биомассы, %.

Fig. 5. Proportion of the lichen-moss (1) and dwarf shrub-herbaceous (2) layers biomass stock in pine (a) and birch (b) tessera of the studied Scots pine communities.

Microsite types: A — at tree base, B — under crown, C — on canopy gaps.

X-axis — microsite type; y-axis — biomass relative stock, %.

лов деревьев сосны и березы до 30–36% в межкروновых пространствах, за исключением березовой тессеры на ПП5, где наиболее высокая доля надземной биомассы (56%) наблюдается в подкроновом пространстве (рис. 4). Следует отметить, что практически во всех случаях биомасса подземных частей кустарничков существенно (в 1.5–51 крат) превышает биомассу надземных частей. Кроме того, необходимо подчеркнуть, что интервал варьирования последнего показателя очень широк, от 2 до 56%.

Для северотаежных лесов характерно преобладание накопления органического вещества в мохово-лишайниковом ярусе по сравнению с травяно-кустарничковым, что и наблюдается в исследуемом фоновом сосняке, где в обеих тессерах доля травяно-кустарничкового яруса плавно снижается от 35–37% вблизи стволов деревьев до 12% в межкроновых пространствах (рис. 5). На территории буферной зоны, как в сосновой, так и в березовой тессере сохраняется преобладание накопления органического вещества в мохово-лишайниковом ярусе по отношению к травяно-кустарничковому ярусу, при этом возрастание доли мохово-лишайникового яруса в общей биомассе от приствольных к межкроновым микросайтам выражено менее ярко и не столь последовательно по сравнению с фоновым сосняком, особенно в сосновой тессере (рис. 5). Вклад травяно-кустарничкового яруса в общую биомассу напочвенного покрова варьирует в пределах 16–50%.

В пределах импактной зоны соотношение биомассы мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов принципиально изменяется (рис. 5). Вклад мохово-лишайникового яруса в общую биомассу резко уменьшается вплоть до полного отсутствия, а вклад травяно-кустарничкового яруса, наоборот, существенно увеличивается, в некоторых микросайтах практически до 100%. При этом регистрируется уменьшение доли участия мохово-лишайникового яруса в общей биомассе от приствольных к межкроновым зонам в обеих тессерах. Иными словами, при сильном аэротехногенном загрязнении более высокая доля биомассы лишайников характерна для приствольных зон в отличие от противоположной закономерности в фоновых условиях.

Запас растительного опада в тессерах. В фоновом сосняке (ПП1) запас растительного опада в сосновой тессере снижается в 2 раза от приствольных к межкроновым участкам, в березовой тессере эта закономерность менее выражена, запас опада здесь снижается лишь в 1.5 раза (табл. 2).

На территории буферной зоны характер изменения запасов растительного опада различается, как на ПП2 и ПП3, так и в тессерах (табл. 2). На ПП2 запас растительного опада не связан с положением в тессере. На ПП3 запас растительного опада в 2.2–3.5 раза снижается от приствольных к межкроновым микросайтам в обеих тессерах, при этом вблизи стволов сосны накапливается в

Таблица 2. Масса (г/м^2) опада и подстилки в тессерах исследованных сосновых лесов
Table 2. Stock (g/m^2) of plant waste and forest litter in different microhabitats of pine forests

Компонент Component	Микросайты Microsites			Критерий Краскела–Уоллиса (H) Kruskal–Wallis H test	Уровень значимости (p) Significance level (p)
	приствольные at tree base	подкروновые under crowns	межкроновые on canopy gaps		
	ППП1, SP1				
Масса опада Litterfall mass	<u>1700 ± 102 *</u> 1250 ± 111	<u>1215 ± 103</u> 870 ± 90	835 ± 50	<u>26.0</u> 16.8	<u>0.000</u> 0.002
Масса подстилки Litter layer mass	<u>3940 ± 2873</u> 770 ± 390	<u>3240 ± 4703</u> 350 ± 437	2880 ± 270	<u>12.3</u> 10.2	<u>0.004</u> 0.006
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	<u>5.9 ± 0.4</u> 4.7 ± 0.4	<u>3.8 ± 0.4</u> 5.3 ± 0.7	2.7 ± 0.3	<u>16.8</u> 13.6	<u>0.001</u> 0.002
	ПП2, SP2				
Масса опада Litterfall mass	1655 ± 164	1480 ± 76	1465 ± 159	1.89	0.39
Масса подстилки Litter layer mass	5050 ± 654	4650 ± 413	4230 ± 441	0.69	0.71
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	5.4 ± 0.4	3.9 ± 0.3	3.1 ± 0.3	17.7	0.000
	ПП3, SP3				
Масса опада Litterfall mass	<u>2440 ± 2931</u> 515 ± 364	<u>1980 ± 2662</u> 735 ± 596	702 ± 177	<u>14.7</u> 10.4	0.001 0.005
Масса подстилки Litter layer mass	<u>5510 ± 9164</u> 100 ± 820	<u>8950 ± 2200</u> 6630 ± 1245	6420 ± 1560	<u>2.62</u> 2.64	<u>0.270</u> 0.267
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	<u>3.7 ± 0.4</u> 3.3 ± 0.8	<u>4.5 ± 0.8</u> 5.1 ± 0.8	3.1 ± 0.5	<u>2.75</u> 3.56	<u>0.25</u> 0.17
	ПП4, SP4				
Масса опада Litterfall mass	<u>2660 ± 1661</u> 110 ± 98	<u>1900 ± 130</u> 1260 ± 170	1040 ± 107	<u>29.0</u> 0.91	0.000 0.63
Масса подстилки Litter layer mass	4690 ± 437 4185 ± 657	3780 ± 349 5310 ± 777	5190 ± 993	<u>1.87</u> 1.28	<u>0.39</u> 0.53
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	<u>3.8 ± 0.5</u> 3.5 ± 0.5	<u>3.1 ± 0.4</u> 4.7 ± 0.5	2.3 ± 0.4	<u>6.0</u> 10.0	0.049 0.007
	ПП5, SP5				
Масса опада Litterfall mass	<u>1800 ± 133</u> 1210 ± 97	<u>1250 ± 131</u> 945 ± 60	920 ± 99	<u>19.5</u> 4.8	0.0001 0.09
Масса подстилки Litter layer mass	<u>6875 ± 475</u> 6885 ± 362	<u>6980 ± 692</u> 7690 ± 557	6750 ± 478	<u>0.2</u> 1.9	<u>0.90</u> 0.39
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	<u>5.8 ± 0.4</u> 6.1 ± 0.3	<u>4.6 ± 0.3</u> 6.4 ± 0.5	3.3 ± 0.4	<u>21.6</u> 23.4	<u>0.000</u> 0.000

Примечание. Над чертой — сосновая тессера; под чертой — березовая тессера. * — приведены средние значения со стандартной ошибкой.

Note. Over the line — pine tessera; below the line — birch tessera. * — mean values with standard error are given.

1.6 раза больше опада по сравнению с приствольными микросайтами в березовой тессере, а в подкroновых пространствах сравниваемых тессер достоверные различия отсутствуют.

На обеих ПП импактной зоны в сосновой тессере запас растительного опада в 2–2.6 раза снижается от приствольных к межкroновым зонам (табл. 2). В березовых тессерах на обеих ПП отсут-

ствует закономерное изменение запаса растительного опада в зависимости от положения в тессере.

Толщина и запас лесной подстилки в тессерах. В фоновом районе (ПП1) толщина и запас лесной подстилки, как в сосновой, так и в березовой тессере в приствольных и подкroновых зонах достоверно ниже, чем в межкroновом пространстве (табл. 2).

В буферной зоне на ПП2 толщина лесной подстилки в 1.7 раза снижается от приствольных к межкроновым микросайтам, в то время как на ПП3 различия в толщине подстилки недостоверны в обеих тессерах (табл. 2). Запас подстилки не связан ни с положением в тессере, ни с видовой принадлежностью дерева, однако в большинстве случаев значения этого показателя достоверно (в 1.1–2.8 раза) больше его фоновых величин.

В импактной зоне на ПП4 и ПП5 характер изменения толщины подстилки как в сосновой, так и в березовой тессерах сходен: ее величина достоверно снижается от приствольных и подкроновых к межкроновым микросайтам (табл. 2). Запас подстилки на обеих ПП не связан ни с положением в тессере, ни с видовой принадлежностью дерева-эпифитатора, но он в среднем в 1.7 раз больше по сравнению с его величиной в фоновом районе (лишь в отдельных случаях на ПП 4 различия с фоновыми показателями в сравниваемых типах микросайтов могут отсутствовать).

Вариабельность индекса техногенной нагрузки и запасов тяжелых металлов в тессерах. В фоновом сосновом лесу (ПП1) среднее значение суммарной концентрации кислоторастворимых форм Ni, Cu и Co в органогенном горизонте (лесной подстилке) Al-Fe-гумусовых подзолов составляет 20.0 ± 0.5 мг/кг, при этом не выявлено достоверных различий в их содержании в разных типах микросайтов, поэтому при расчете индекса техногенной нагрузки суммарное содержание этих металлов было принято за 1.

В пределах буферной зоны, как в сосновой, так и в березовой тессере индекс техногенной нагрузки достоверно снижается от приствольных к межкроновым пространствам ($H = 6.4–26.9$, $p = 0.000–0.04$). Однако величины индексов техногенной нагрузки на ПП2 и ПП3 существенно различаются. На ПП2 его среднее значение равно 8.7 ± 0.3 отн. ед., составляя в приствольных, подкроновых и межкроновых микросайтах соответственно 9.6 ± 0.3 , 9.3 ± 0.4 , 7.2 ± 0.3 отн. ед. На ПП3 среднее значение (15.8 ± 1.1 отн. ед.) является более высоким; в соответствующих типах микросайтов в сосновой тессере величины индекса составляют 17.0 ± 1.3 , 17.7 ± 1.0 , 13.1 ± 1.3 отн. ед., в березовой тессере — 18.5 ± 1.3 , 12.2 ± 1.1 , 13.4 ± 3.3 отн. ед., при этом различия между сосновой и березовой тессерами недостоверны. Столь существенные различия в значениях индекса техногенной нагрузки на двух исследованных пробных площадях в буферной зоне обусловлены преобладанием ветров, имеющих юго-юго-западное направление от г. Мончегорска, и, соответственно, большим количеством полиметаллической пыли, переносимой именно в этом направлении.

На территории импактной зоны средние значения индекса техногенной нагрузки одинаковы

на ПП4 и ПП5 — 116 ± 5 и 119 ± 7 отн. ед., и в 7.5–13.6 раз больше соответствующих величин в буферной зоне. Диапазоны варьирования этого показателя достаточно широки — 11–182 и 66–218 отн. ед. соответственно. На обеих ПП в разных типах микросайтов величины индекса техногенной нагрузки достоверно не различаются, но на ПП4 индекс техногенной нагрузки в сосновой тессере достоверно больше по отношению к его значениям в березовой тессере ($z = 3.61$, $p = 0.000$).

Распределение запасов тяжелых металлов в лесной подстилке по площади фитоценоза имеет свои особенности, обусловленные как химической природой металла, так и биогеоценотической обстановкой, и отличается от распределения концентраций тяжелых металлов. Прежде всего следует отметить, что наименьшие значения запаса регистрируются для кобальта, они варьируют от 0.004 (в подстилке фоновых сосняков) до 0.24 г/м² (в импактной зоне), поэтому в дальнейшем мы их не будем учитывать. В зонах аэротехногенного загрязнения запасы тяжелых металлов в подстилке различаются значительно сильнее, чем концентрации: так например, в сосновых тессерах превышение фоновых величин в запасах Ni и Cu достигают в буферной зоне 9–33, в импактной — 170–390 крат; в березовых тессерах 18–28 и 140–325 крат соответственно.

Характер изменения запасов тяжелых металлов в тессерах неодинаков, как в зависимости от тессеры, так и от металла (рис. 6). В условиях аэротехногенного загрязнения во всех случаях более высокие величины запаса фиксируются для меди, в частности, в импактной зоне они превышают соответствующие значения запасов никеля в среднем в 2 раза (рис. 6). Независимо от уровня аэротехногенной нагрузки запасы тяжелых металлов как в сосновой, так и в березовой тессерах значимо не различаются в разных типах микросайтов ($H = 0.19–4.87$, $p > 0.05$). В березовой тессере на ПП3 и ПП4 запас меди является достоверно меньшим ($z = 2.11–2.29$, $p = 0.02–0.03$) по сравнению с сосновой. Столь неоднозначный характер изменения запасов тяжелых металлов, скорее всего, связан с отсутствием достоверных различий в запасах лесной подстилки в разных типах микросайтов независимо от уровня аэротехногенного загрязнения (табл. 2), а концентрации кислоторастворимых форм меди в подстилке всегда больше соответствующего содержания никеля.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты многолетнего мониторинга уровня загрязнения верхнего органогенного горизонта Al-Fe-гумусовых подзолов показывают, что несмотря на 5–8-кратное снижение объемов атмосферных выбросов комбинатом “Североникель” на территории буферной зоны уровень загрязне-

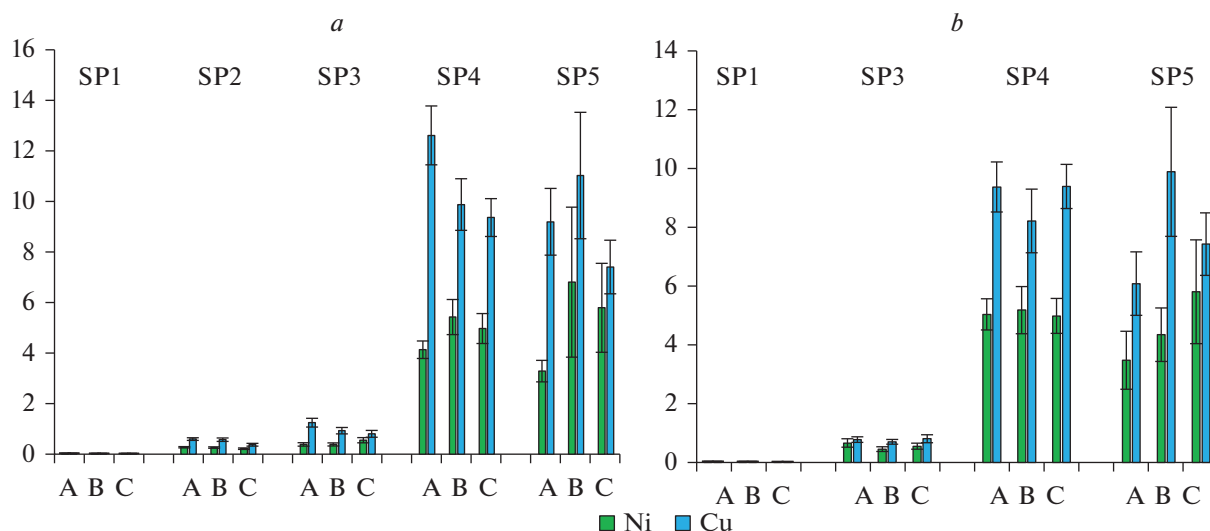


Рис. 6. Запасы Ni и Cu в лесной подстилке в сосновой (а) и березовой (б) тессерах в исследуемых сосновых сообществах.

Типы микросайтов: А — приствольные; Б — подкروновые; В — межкروновые.

По горизонтали — тип микросайта; по вертикали — запас металла, г/м².

Fig. 6. Stock of Ni and Co in litter layer of pine (a) and birch (b) tessera of the studied Scots pine communities.

Microsite types: A — at tree base, B — under crown, C — on canopy gaps.

X-axis — microsite type; y-axis — stock of metal, g/m².

ния лесной подстилки продолжает увеличиваться, а на территории импактной зоны практически не снижается [40, 41, 44–46]. В пределах буферной и импактной зон концентрации кислоторастворимых форм тяжелых металлов в подстилке в среднем в 5–25 и 80–190 раз соответственно превышают региональные фоновые значения. Еще более впечатляющие различия наблюдаются в запасах тяжелых металлов в органогенном горизонте почв. В буферной зоне превышение фоновых значений достигает для Ni — 9–18, для Cu — 18–33 крат, а в импактной зоне соответственно 140–175 и 290–390 крат, что обусловлено меньшей скоростью разложения растительных остатков и соответственно повышенным накоплением массы подстилки [14–16, 26, 42, 43]. Сохранение высокого уровня загрязнения почв тяжелыми металлами препятствует восстановлению биоты, что хорошо задокументировано в районах воздействия атмосферных выбросов предприятий цветной металлургии [44–49].

В фоновых условиях наиболее четкие закономерности в накоплении органического вещества в зависимости от положения в тессере наблюдаются для надземной биомассы лишайников, для мхов и кустарничков более характерно незаконномерное варьирование биомассы по площади фитоценоза (рис. 1–3), что, возможно, связано с микромасштабным пространственным варьированием условий экотопа. В разных типах еловых лесов выявлена высокая степень варьирования запаса надземной биомассы напочвенного по-

крова в пределах тессер [22, 50]. Авторы установили, что внутрибиогеоценозное варьирование надземной биомассы напочвенного покрова превышает межбиогеоценозное варьирование, при этом фактором, определяющим увеличение биомассы напочвенного покрова от приствольных к межкроновым пространствам, является освещенность. Исследования ценопопуляций *Vaccinium myrtillus* в южно-таежных ельниках и среднетаежных сосняках показали, что внутриценозный оптимум для большинства показателей черники отмечается на наноповышениях и в основных микрогруппировках, приуроченных, как правило, к оптимальным по освещенности участкам, при этом худшие абсолютные значения большинства показателей регистрируются в сосняках на приствольных повышениях [51]. В редкостойных северотаежных лесах фактор освещенности не играет столь существенной роли, как в еловых лесах южной тайги, однако, как в еловых, так и в сосновых фоновых лесах Кольского полуострова влияние деревьев на формирование биомассы напочвенного покрова остается по-прежнему значительным [25]. Авторы указывают, что в сосняках кустарничково-лишайниковых наименьший запас надземной биомассы напочвенного покрова регистрируется в приствольных зонах (758 г/м²), а максимальный — в подкроновых пространствах (1414–1482 г/м²) деревьев сосны, при этом запас биомассы в межкроновых (730 г/м²) и приствольных зонах достоверно не различается.

Как показали наши предшествующие исследования [27], максимальные величины запаса надземной биомассы напочвенного покрова отмечаются в наиболее сухом лишайниковом сосновом редколесье, а минимальные — в более влажном сосняке зеленомошном, при этом наиболее контрастно запасы биомассы нижних ярусов распределены по площади фитоценоза в сосновом редколесье, а наиболее выровнены — в сосняке зеленомошном. Рассматриваемые нами сообщества сосновых лесов находятся лишь на промежуточной стадии постпирогенного восстановления (давность последнего пожара составляет 90 лет), когда общее проективное покрытие и высота травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов еще не достигли стабилизации, регистрируемой при давности пожара свыше 100 лет [28]. Именно это обстоятельство объясняет несколько сниженные величины запасов компонентов напочвенного покрова в исследуемых сосновых лесах по сравнению с данными, приводимыми В.В. Никоновым с соавт. [25].

Воздействие аэротехногенного загрязнения диоксидом серы совместно с полиметаллической пылью привело к изменению видового состава и структуры мохово-лишайникового яруса в буферной зоне (вплоть до полного выпадения доминанта мохового покрова *Pleurozium schreberi* на ПП3) и смене кустистых лишайников, доминирующих в фоновом сосняке, лишайниками с шиловидными и сцифовидными подециями. В результате нарушения видовой структуры и проективного покрытия мохово-лишайникового яруса под воздействием аэротехногенного загрязнения на территории буферной зоны создаются более контрастные гидротермические условия, что было отмечено нами ранее [52]. Сочетанное воздействие этих факторов привело к 1.5–2-кратным различиям в величине биомассы этого яруса на ПП2 и ПП3 по сравнению с фоновым сообществом и способствовало замедлению скорости разложения растительных остатков и накоплению мортмассы опада, которая в 1.2–1.5 раза превышает соответствующую величину в фоновом сосняке.

На территории импактной зоны ранне-сукцессионные виды мхов (*Pohlia nutans*, *Polytrichum* spp.) формируют незначительную биомассу преимущественно в сосновой тессере, а лишайники р. *Cladonia* с шиловидными и сцифовидными подециями накапливают небольшой по величине запас биомассы в обеих типах тессер. В условиях аэротехногенного загрязнения наиболее устойчивым является травяно-кустарничковый ярус [28, 53], что и обуславливает более значительное накопление биомассы кустарничков по отношению к биомассе компонентов мохово-лишайникового яруса (рис. 1–3). Как следствие различной устойчивости нижних ярусов северотаежных ле-

сов, изменяется структура биомассы напочвенного покрова (рис. 5). Если в фоновом районе и буферной зоне основной вклад в общую биомассу вносят мхи и лишайники, то в импактной зоне значительно возрастает доля участия кустарничков.

Логично предположить, что распределение по площади фитоценоза толщины и запаса лесной подстилки должно быть связано с запасом растительного опада, однако, как оказалось, согласованное изменение указанных параметров регистрируется не всегда (табл. 2). Если толщина подстилки и масса опада в большинстве случаев закономерно снижаются от приствольных к межкрупным зонам, то масса подстилки в условиях аэротехногенного загрязнения не связана с положением в тессере. Возможно, это обусловлено высокой степенью вариабельности параметров лесных подстилок, что отмечается в ряде работ [22, 50, 54].

Сравнительный анализ различий в накоплении органического вещества компонентами сообществ лишайниково-зеленомошных сосновых лесов в разных типах микросайтов позволяет сделать ряд заключений, касающихся изменения средообразующей роли древесного яруса в условиях аэротехногенного загрязнения. Если принять за 1 величины исследованных параметров на межкрупных участках, то оказывается, что хорошо выраженное в обеих тессерах фоновом сосняке последовательное возрастание биомассы лишайников от приствольных к межкрупным зонам существенно сглаживается в сосновой тессере буферной зоны за счет исчезновения различий между приствольными и межкрупными участками, и в меньшей мере в березовой тессере (табл. 3).

В импактной зоне соотношение величин биомассы лишайников в разных микросайтах различается в зависимости от видовой принадлежности дерева. В сосновой тессере направленность изменения этого параметра от приствольных участков к межкрупным аналогична наблюдаемой в фоновом сообществе, а в березовой тессере изменяется на обратную. Как в сосновой, так и в березовой тессере контрастность различий микросайтов несколько снижается по сравнению с фоновой зоной.

Соотношение величин биомассы мхов в приствольном, подкрупном и межкрупном пространстве сосновой тессеры, наблюдаемое в фоновой и буферной зонах, в импактной зоне изменяется на обратное (табл. 3). Кроме того, в импактной зоне существенно возрастает контрастность распределения биомассы мхов в разных микросайтах по сравнению с фоновыми условиями. Наиболее ярко это выражено в сосновой тессере, где мхи преимущественно приурочены к приствольным и подкрупным участкам.

Таблица 3. Соотношение биомассы компонентов напочвенного покрова, мортмассы опада и подстилки и толщины подстилки в разных типах микросайтов исследованных сосновых лесов**Table 3.** The ratio of the biomass of ground layer components, mortmass of plant waste and forest litter and the thickness of forest litter in different microsites of Scots pine forests

Компонент Component	ПП1 SP1	ПП2 SP2	ПП3 SP3	ПП4 SP4	ПП5 SP5
Лишайники Lichens	$\frac{0.25 : 0.6 : 1^1}{0.16 : 0.4 : 1}$	0.9 : 0.8 : 1	$\frac{0.7 : 0.8 : 1}{0.6 : 0.4 : 1}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.4 : 1.3 : 1}{2.8 : 0.3 : 1}$
Мхи Mosses	$\frac{0.8 : 0.4 : 1}{0.8 : 1 : 1}$	0.9 : 0.3 : 1	—	$\frac{5 : 9 : 1}{2 : 1.5 : 1}$	
Кустарнички: Dwarf-shrubs					
надземные части aboveground parts	$\frac{1.4 : 2 : 1}{1.2 : 1 : 1}$	2.1 : 2 : 1	$\frac{0.9 : 1.1 : 1}{2.2 : 2.6 : 1}$	$\frac{0.1 : 0.6 : 1}{0.1 : 1.5 : 1}$	$\frac{0.1 : 0.4 : 1}{0.1 : 4.1 : 1}$
подземные части belowground parts	$\frac{1.2 : 1.3 : 1}{1.7 : 2.6 : 1}$	1.3 : 1.3 : 1	$\frac{0.3 : 0.4 : 1}{4.5 : 5.4 : 1}$	$\frac{1 : 1.2 : 1}{1.1 : 2.9 : 1}$	$\frac{1.1 : 1.1 : 1}{0.5 : 1.4 : 1}$
Масса опада Litterfall mass	$\frac{2.0 : 1.5 : 1}{1.5 : 1 : 1}$	1.1 : 1 : 1	$\frac{3.5 : 2.8 : 1}{2.2 : 3.9 : 1}$	$\frac{2.6 : 1.8 : 1}{1.4 : 1.2 : 1}$	$\frac{2.0 : 1.4 : 1}{1.3 : 1.0 : 1}$
Масса подстилки Litter layer mass	$\frac{1.4 : 1.1 : 1}{1.3 : 1.2 : 1}$	1.2 : 1.1 : 1	$\frac{0.9 : 1.4 : 1}{0.6 : 1.0 : 1}$	$\frac{0.9 : 0.7 : 1}{0.8 : 1.0 : 1}$	$\frac{1.0 : 1.0 : 1}{1.0 : 1.1 : 1}$
Толщина подстилки, см Litter layer thickness, cm	$\frac{2.2 : 1.4 : 1}{1.7 : 2.0 : 1}$	1.7 : 1.3 : 1	$\frac{1.2 : 1.5 : 1}{1.0 : 1.6 : 1}$	$\frac{1.7 : 1.3 : 1}{1.1 : 2.0 : 1}$	$\frac{1.8 : 1.4 : 1}{1.8 : 1.9 : 1}$

Примечание. ¹ приствольные : подкроновые : межкроновые микросайты. Над чертой — сосновая тессера; под чертой — березовая тессера.Note. ¹ at tree base : under crown : on canopy gaps. Over the line — pine tessera; below the line — birch tessera.

Различия в величинах надземной биомассы кустарничков в разных частях сосновой и березовой тессер в фоновой и буферной зонах в большинстве случаев не превышают 2-х крат. В отдельных случаях, в частности в березовой тессере фонового сосняка и в сосновой тессере на ПП3 в буферной зоне, надземная биомасса кустарничков практически равномерно распределена по разным микросайтам (табл. 3). Наиболее контрастные различия регистрируются в импактной зоне, где величина надземной биомассы кустарничков возрастает в 10 раз от участков вблизи стволов сосны или березы к межкроновым пространствам.

Биомасса подземных частей растений в сосновых тессерах, как в фоновом сообществе, так и в условиях аэротехногенного загрязнения распределена практически равномерно, за исключением ПП3, где ее величина существенно выше на межкроновых участках по сравнению с приствольными и подкроновыми (табл. 3). В березовых тессерах подземные части растений, в основном, сконцентрированы в подкроновых зонах независимо от уровня аэротехногенного загрязнения.

Контрастность в распределении запаса растительного опада по типам микросайтов наиболее ярко выражена в сосновых тессерах, где в приствольных зонах его величина во всех исследованных сообществах, за исключением ПП2, в 2—

3.5 раза больше, чем в межкроновых пространствах (табл. 3). В березовых тессерах контрастность в распределении массы опада выражена очень слабо, за исключением ПП5 в импактной зоне. В отличие от опада, масса лесной подстилки относительно равномерно распределена в пределах сосновой и березовой тессер, как в фоновых условиях, так и в условиях загрязнения (табл. 3). Контрастность пространственного распределения толщины подстилки выражена более четко. Это относится как к сосновым, так и к березовым тессерам: вблизи стволов и в подкроновом пространстве деревьев толщина подстилки в большинстве случаев 1.5—2 раза больше, чем в межкроновых микросайтах (табл. 3).

Определенные трудности в оценке влияния дерева-эдификатора на формирование микрозоны напочвенного покрова в северотаежных сосновых лесах обусловлены рядом причин. Во-первых, особенностями структуры крон сосны обыкновенной, их более низкой плотностью, ажурностью по сравнению с кронами ели. Во-вторых, более быстрой скоростью разложения листового опада березы пушистой по сравнению с опадом хвои сосны обыкновенной, что приводит к большему накоплению мортмассы в приствольных зонах сосны по отношению к межкроновым пространствам [55]. В-третьих,

высокой степенью неоднородности уровня загрязнения лесной подстилки тяжелыми металлами, связанной в том числе с деятельностью микромицетов [14, 16, 52, 56]. В результате формируются микролокусы или “микросайты выживания” с меньшим уровнем токсичности почвы, где могут сохраняться и выживать растения, что приводит к тому, что состояние экосистем в зоне экстремального загрязнения варьирует в широком диапазоне и не всегда согласуется с уровнем концентраций основных металлов-загрязнителей в почвах [45, 46]. В-четвертых, различиями в видовом составе микроорганизмов, обладающих разными жизненными стратегиями [57]. В-пятых, сглаживанием различий в химическом составе атмосферных осадков, выпадающих в межкрупных и подкрупных пространствах в условиях сильного аэротехногенного загрязнения, где охвоенность крон существенно снижена [8, 10].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование, проведенное в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова, позволило оценить степень внутриценотической неоднородности распределения биомассы компонентов напочвенного покрова, мортмассы опада и лесной подстилки в фоновых условиях и по градиенту аэротехногенного загрязнения в зонах воздействия выбросов медно-никелевого комбината.

Характер распределения биомассы компонентов напочвенного покрова и мортмассы в тессерах принципиально различается в фоновых условиях и при аэротехногенном загрязнении. В сообществах фоновых сосновых лесов только биомасса лишайников возрастает от приствольных к межкрупным пространствам, как в сосновой, так и в березовой тессерах. Величина надземной биомассы мхов и кустарничков не связана с положением в тессере, в то время как запас мортмассы убывает от приствольных к межкрупным микросайтам.

В условиях аэротехногенного загрязнения распределение биомассы компонентов напочвенного покрова и мортмассы по микросайтам изменяется по-разному. Распределение биомассы лишайников несколько выравнивается, напротив, контрастность распределения биомассы мхов и надземных органов кустарничков существенно возрастает (до 5–10 крат, против 1.5–2 крат в фоновых условиях). Заметно (с 1.5–2 крат до 3–4 крат) возрастает контрастность распределения массы опада, тогда как распределение массы подстилки су-

щественно не меняется по сравнению с фоновыми условиями. Логично предположить, что причины этих явлений состоят в существенном изменении уровня загрязнения верхнего органогенного горизонта почв по мере приближения к источнику загрязнения и неравномерности распределения тяжелых металлов по площади сообществ, а также в изменении состояния главного эдификатора сообществ – соснового древостоя.

В условиях загрязнения кроны деревьев сосны приобретают еще большую ажурность, снижается охвоенность ветвей, перераспределение количества и трансформация химического состава осадков кронами сосны существенно ослабляется, что приводит к снижению роли хвойных деревьев в распределении органического вещества по площади фитоценоза. При совместном произрастании деревьев *Pinus sylvestris* L. и *Betula pubescens* Ehrh. более четко различия запасов био- и мортмассы компонентов почвенно-растительного покрова в разных микросайтах выражены в сосновых тессерах по сравнению с березовыми.

В зонах аэротехногенного загрязнения наблюдается не только увеличение общего запаса тяжелых металлов в органогенном горизонте почв, но и усиление контрастности его распределения по площади. Степень контрастности слабо повышается (~ на 20%) по сравнению с фоновыми условиями в буферной зоне и очень резко проявляется в импактной (в 3–16 раз), и если в первом случае причиной является перераспределение загрязнителей кронами деревьев, то во втором влияние древесного яруса уже не диагностируется. При современных объемах атмосферных выбросов комбината “Североникель”, сниженных в 5–8 раз по отношению к их максимальным величинам, запасы тяжелых металлов в органогенном горизонте Al-Fe-гумусовых подзолов на территории импактной зоны остаются очень высокими, что препятствует даже началу процессов восстановления напочвенного покрова сообществ сосновых лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках выполнения Государственного задания БИН РАН (тема № 121032500047-1). Авторы благодарят сотрудников Лапландского государственного биосферного заповедника за помощь в сборе полевого материала и выражают искреннюю благодарность анонимному рецензенту.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Инамов В.С. 2013. Вновь о понятии “фитоценоз” — Бот. журн. 98(4): 481–486.
<https://doi.org/10.1134/S1234567813040046>

2. Лебедева В.Х., Инамов В.С., Тиходеева М.Ю. 2015. Неоднородность пространственной структуры живого напочвенного покрова в лесных сообществах. — Вестник СПбГУ. Сер. 3. Биология. 2: 32–46. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
3. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. — *Oikos*. 69(3): 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
4. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инамов В.С. 2005. Влияние древесного полога на виды напочвенного покрова в ельнике чернично-зеленомошном. — Бот. журн. 90(3): 400–410.
5. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инамов В.С. 2006. Оценка влияния деревьев на виды травяно-кустарничкового и мохового ярусов в сосняке чернично-зеленомошном. — Бот. журн. 91(2): 176–192.
6. Лебедева В.Х., Тиходеева М.Ю., Инамов В.С. 2016. О неоднородности растительного покрова лугов и лесов. — Бот. журн. 101(4): 358–376. <https://doi.org/10.1134/S0006813616040025>
7. Лукина Н.В., Ершов В.В., Горбачева Т.В., Орлова М.А., Исаева Л.Г., Тебенькова Д.Н. 2018. Оценка состава почвенных вод северотаежных хвойных лесов фоновых территорий индустриально развитого региона. — Почвоведение. 3: 284–296. <https://doi.org/10.7868/S0032180X18030036>
8. Ershov V.V., Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Smirnov V.E. 2020. Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the Northern tree line subject to air pollution. — *Russian J. Ecology*. 51(4): 319–328. <https://doi.org/10.1134/S1067413620040050>
9. Клименко Д.Е., Остахова А.Л. 2020. Моделирование потерь дождевых осадков в кронах хвойных древостоев. — Лесоведение. 4: 335–345. <https://doi.org/10.31857/S0024114820040063>
10. Ershov V.V., Lukina N.V., Orlova M.A., Zukert N.V. 2016. Dynamics of snowmelt water composition in conifer forests exposed to airborne industrial pollution. — *Rus. J. Ecology*. 47(1): 46–52. <https://doi.org/10.1134/S1067413616010045>
11. Карпачевский Л.О. 1981. Лес и лесные почвы. М. 264 с.
12. Карпачевский Л.О. 1983. Подстилка — особый биогоризонт лесного биогеоценоза. — Роль подстилки в лесных биогеоценозах. М. 88–89.
13. Карпачевский Л.О., Зубкова Т.А., Ташинова Л.Н., Руденко Р.Н. 2007. Почвенный покров и парцеллярная структура лесного биогеоценоза. — Лесоведение. 6: 107–113.
14. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2009. Влияние отдельных деревьев на pH и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения. — Почвоведение. 8: 927–937.
15. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2011. Влияние деревьев на скорость деградации целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения. — Почвоведение. 5: 597–610.
16. Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. 2016. Промышленное загрязнение снижает роль деревьев в формировании структуры полей концентраций тяжелых металлов в лесной подстилке. — Экология. 5: 323–334. <https://doi.org/10.7868/S0367059716050164>
17. Орлова М.А., Лукина Н.В., Камаев И.О., Смирнов В.Э., Кравченко Т.В. 2011. Мозаичность лесных биогеоценозов и продуктивность почв. — Лесоведение. 6: 39–48.
18. Орлова М.А., Лукина Н.В., Смирнов В.Э., Артемкина Н.А. 2016. Влияние ели на кислотность и содержание элементов питания в почвах северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Почвоведение. 11: 1355–1367. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16110071>
19. Смирнова О.В., Алейников А.А., Семиколенных А.А., Бовкунов А.Д., Запрудина М.В., Смирнов Н.С. 2011. Пространственная неоднородность почвенно-растительного покрова темнохвойных лесов в Печоро-Илычском заповеднике. — Лесоведение. 6: 67–78.
20. Луговая Д.Л., Смирнова О.В., Запрудина М.В., Алейников А.А., Смирнов В.Э. 2013. Микромозаичная организация и фитомасса напочвенного покрова в основных типах темнохвойных лесов Печоро-Илычского заповедника. — Экология. 1: 3–10. <https://doi.org/10.7868/S0367059713010083>
21. Артемкина Н.А., Орлова М.А., Лукина Н.В. 2018. Микромозаика растительности и вариабельность химического состава L-горизонтов подстилки северотаежных ельников кустарничково-зеленомошных. — Лесоведение. 2: 97–106. <https://doi.org/10.7868/S002411481802002X>
22. Семенюк О.В., Телеснина В.М., Богатырев Л.Г., Бенедиктова А.И., Кузнецова Я.Д. 2020. Оценка внутрибиогеоценозной изменчивости лесных подстилок и травяно-кустарничковой растительности в еловых насаждениях. — Почвоведение. 1: 31–43. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2001013X>
23. Демьянов В.А. 1982. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности. — Бот. журн. 62(4): 500–507.

24. Демьянов В.А. 1992. Ценотическая роль *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах Кольского севера в условиях техногенного загрязнения. — Изв. РАН. Сер. биол. 1: 52–57.
25. Никонов В.В., Лукина Н.В., Смирнова Е.В., Исаева Л.Г. 2002. Влияние *Picea obovata* и *Pinus sylvestris* на первичную продуктивность нижних ярусов хвойных лесов Кольского полуострова. — Ботан. журн. 87(8):107–119.
26. Иванова Е.А., Лукина Н.В., Данилова М.А., Артемкина Н.А., Смирнов В.Э., Ершов В.В., Исаева Л.Г. 2019. Влияние аэротехногенного загрязнения на скорость разложения растительных остатков в сосновых лесах на северном пределе распространения. — Лесоведение. 6: 533–546.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
27. Лянгузова И.В., Примаков П.А. 2019. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в средневозрастных сосновых лесах Кольского полуострова. — Растительные ресурсы. 4: 473–489.
<https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
28. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. 2009. СПб. 276 с.
29. Иванова Е.А., Лукина Н.В. 2017. Варьирование массы и фракционного состава древесного опада в сосняках кустарничково-лишайниковых при аэротехногенном загрязнении. — Лесоведение. 5: 47–58.
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050059>
30. Одицов П.Е., Караванова Е.И., Степанова А.А. 2018. Трансформация водорастворимых органических веществ подстилок подзолов фоновых и техногенных территорий Кольского полуострова. — Почвоведение. 8: 1022–1032.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X18080099>
31. Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — J. Ecol. 92(2): 288–296.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00854.x>
32. Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — Environ. Exp. Bot. 60(2): 170–176.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.10.005>
33. Кольская ГМК. Норникель. <http://www.kolagmk.ru>
34. Классификация и диагностика почв России. 2004. Смоленск. 342 с.
35. Переверзев В.Н. 2011. Почвообразование в лесной зоне Кольского полуострова. — Вестн. Кольского научного центра РАН. 2: 74–82.
36. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014, исправленная и дополненная версия 2015. Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт. Доклады о мировых почвенных ресурсах № 106. ФАО, Рим. 203 с. <http://www.fao.org/3/i3794ru/i3794RU.pdf> World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO, 2014. 191 p.
37. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 2008. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск. 381 с.
38. Методы изучения лесных экосистем. 2002. СПб. 240 с.
39. Ладонин Д.В. 2002. Соединения тяжелых металлов в почвах — проблемы и методы изучения. — Почвоведение. 6: 682–692.
40. Лянгузова И.В. 2016. Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Saarbrücken (Германия). 260 с.
41. Лянгузова И.В. 2017. Динамические тренды содержания тяжелых металлов в растениях и почвах при разном режиме аэротехногенной нагрузки. — Экология. 4: 250–260.
<https://doi.org/10.7868/S0367059717040114>
42. Воробейчик Е.Л. 1995. Изменение мощности лесной подстилки в условиях химического загрязнения. — Экология. 4: 278–284.
43. Воробейчик Е.Л. 2002. Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем. — Изв. АН. Сер. Биол. 3: 368–379.
44. Лянгузова И.В., Ярмишко В.Т., Евдокимов А.С., Беляева А.И. 2018. Состояние сосновых лесов Кольского полуострова на фоне снижения объемов атмосферных выбросов предприятием цветной металлургии. — Растительные ресурсы. 4: 516–531.
<https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
45. Кашулина Г.М. 2017. Экстремальное загрязнение почв выбросами медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 7: 860–873.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17070036>
46. Кашулина Г.М. 2018. Мониторинг загрязнения почв тяжелыми металлами в окрестностях медно-никелевого предприятия на Кольском полуострове. — Почвоведение. 4: 493–505.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X1804010X>
47. Воробейчик Е.Л., Кайгородова С.Ю. 2017. Многолетняя динамика содержания тяжелых металлов в верхних горизонтах почв в районе воздействия медеплавильного завода в период сокращения объемов его выбросов. —

- Почвоведение. 8: 1009–1024.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X17080135>
48. Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е. 2014. Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода. — Экология. 6: 448–458.
<https://doi.org/10.7868/S0367059714060158>
 49. Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л., Хантемирова Е.В., Бергман И.Е., Кайгородова С.Ю. 2014. Динамика лесной растительности после снижения промышленных выбросов: быстрое восстановление или продолжение деградации? — Доклады Академии наук. 458(6): 721–725.
<https://doi.org/10.7868/S0869565214300252>
 50. Телеснина В.М., Семенюк О.В., Богатырев Л.Г. 2017. Свойства лесных подстилок во взаимосвязи с напочвенным покровом в лесных экосистемах Подмосквы (на примере УОПЭЦ “Чашниково”). — Вест. МГУ. Сер. 17. Почвоведение. 4: 11–20.
 51. Тюлин С.Я., Мазная Е.А. 1991. Некоторые характеристики структуры ценопопуляций черники. — Изучение лекарственных растений Карелии. Петрозаводск. 79–102.
 52. Лянгузова И.В., Примак П.А., Волкова Е.Н., Салихова Ф.С. 2020. Пространственное распределение запасов напочвенного покрова и лесной подстилки в фоновых и дефолирующих сосновых лесах Кольского полуострова. — Раст. ресурсы. 56(4): 335–350.
<https://doi.org/10.31857/S0033994620040068>
 53. Баккал И.Ю., Горшков В.В. 2003. Характеристика травяно-кустарничкового яруса сосновых лесов в условиях атмосферного загрязнения (Кольский полуостров). — Раст. ресурсы. 39(4): 20–35.
 54. Демаков Ю.П., Исаев А.В., Шарафутдинов Р.Н. 2017. Роль лесной подстилки в борах Марийского Заволжья и вариативность ее параметров. — В сб.: Научные Труды Государственного природного заповедника “Большая Кокшага”. Вып. 8. С. 15–43.
 55. Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. 1979. Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publication. 372 p.
 56. Воробейчик Е.Л., Позолотина В.Н. 2003. Микромасштабное пространственное варьирование фитотоксичности лесной подстилки. — Экология. 6: 420–427.
 57. Благодатская Е.В., Пампура Т.В., Богомолова И.Н. и др. 2008. Влияние выбросов медно-никелевого комбината на микробные сообщества почв лесных биогеоценозов Кольского полуострова. — Изв. РАН. Сер. биологическая. 2: 232–242.

Effect of Heavy Metals Soil Contamination on Spatial Distribution of the Groundcover Biomass and Forest Litter Stock in Pine Forests of the Kola Peninsula

I. V. Lyanguzova^{a, *}, P. A. Primak^b, F. S. Salikhova^a, E. N. Volkova^a, and A. I. Belyaeva^a

^aKomarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

^bSaint-Petersburg State Forest Technical University, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: ILyanguzova@binran.ru

Abstract—The results of a study of the intra-coenotic heterogeneity of the soil and vegetation cover in middle-aged lichen-green moss pine forests in the background area of the Kola Peninsula and within the buffer and impact zones of the Severonickel plant (Murmansk region) are presented. The features in the accumulation of biomass by different elements of the ground cover (lichens, mosses, shrubs) and the stock of litterfall and litter layer, depending on the position in tesserae were determined. By tessera we understand a set of *Pinus sylvestris* L. or *Betula pubescens* Ehrh. near-stem, undercrown and canopy gap areas with different environmental conditions. It is shown that the patterns of the ground cover components biomass and mortmass distribution in tesserae are fundamentally different under background conditions and under airborne industrial pollution. Under pollution, the distribution of lichen biomass over microsites is somewhat leveled in comparison with the background communities. The difference in the distribution of the biomass of mosses, aboveground parts of the dwarf shrubs, and litter weight increases significantly. The observed phenomena are due to an increase in the stock of heavy metals in the organogenic horizon of soils, its nonuniform distribution over the area, as well as a decrease in the environmental-forming role of trees.

Keywords: pine forests, ground cover, biomass stock, mortmass, forest litter, litterfall, northern taiga, heavy metals, aerotechnogenic pollution, Murmansk region

ACKNOWLEDGMENTS

The research was carried out within the framework of the state assignment to the Laboratory of Ecology of Plant Communities of the BIN RAS. The authors are sincerely thankful to the staff of the Lapland State Biosphere Reserve for their help in collecting field material and express their sincere gratitude to the anonymous reviewer.

REFERENCES

1. *Ipatov V.S.* 2013. The concept of “phytocenosis” revisited. — *Botanicheskii Zhurnal*. 98(4): 481–486. (In Russian) http://arch.botjournal.ru/?t=articles&id=5244&rid=pdf_0006199
2. *Lebedeva V.Kh., Ipatov V.S., Tikhodeeva M.Yu.* 2015. Heterogeneity of the spatial structure of the living ground cover in forest communities. — *Vestnik of Saint Petersburg University. Ser. 3. Biology*. 2: 32–46. (In Russian) <https://biocomm.spbu.ru/article/view/859/750>
3. *Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M.* 1994. Organisms as ecosystem engineers. — *Oikos*. 69(3): 373–386. <https://doi.org/10.2307/3545850>
4. *Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S.* 2005. The influence of the canopy on the types of ground cover in the blueberry-green moss spruce forest. — *Botanicheskii Zhurnal*. 90(3): 400–410. (In Russian)
5. *Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S.* 2006. Estimation of trees layer influence on soil cover plants species in bilberry-moss pine forest. — *Botanicheskii Zhurnal*. 91(2): 176–192. (In Russian) http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20060202&rid=pdf_0004927
6. *Lebedeva V.Kh., Tikhodeeva M.Yu., Ipatov V.S.* 2016. About heterogeneity of the vegetation cover of meadows and forests. — *Botanicheskii Zhurnal*. 101(4): 358–376. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S0006813616040025>
7. *Lukina N.V., Ershov V.V., Gorbacheva T.V., Orlova M.A., Isaeva L.G., Teben'kova D.N.* 2018. Assessment of soil water composition in the North taiga coniferous forests of background territories in the industrially developed region. — *Eurasian Soil Sci.* 51(3): 277–289. <https://doi.org/10.1134/S1064229318030079>
8. *Ershov V.V., Lukina N.V., Danilova M.A., Isaeva L.G., Sukhareva T.A., Smirnov V.E.* 2020. Assessment of the composition of rain deposition in coniferous forests at the Northern tree line subject to air pollution. — *Russ. J. Ecol.* 51(4): 319–328. <https://doi.org/10.1134/S1067413620040050>
9. *Klimenko D.E., Ostakhova A.L.* 2020. Modeling of the rainfall losses in the coniferous trees crowns. — *Russian Journal of Forest Science*. 4: 335–345. (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0024114820040063>
10. *Ershov V.V., Lukina N.V., Orlova M.A., Zukert N.V.* 2016. Dynamics of snowmelt water composition in conifer forests exposed to airborne industrial pollution. — *Russ. J. Ecol.* 47(1): 46–52. <https://doi.org/10.1134/S1067413616010045>
11. *Karpachevsky L.O.* 1981. [Forest and forest soils]. M. 264 p.
12. *Karpachevsky L.O.* 1983. [Forest litter as a special biohorizon of the forest biogeocenosis]. — In: [The role of litter layer in forest biogeocenoses]. M. 88–89.
13. *Karpachevsky L.O., Zubkova T.A., Tashninova L.N., Rudenko R.N.* 2007. The soil cover and parcel structure of forest biogeocenosis. — *Russian J. Forest Science*. 6: 107–113. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=9568147>
14. *Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G.* 2009. Effect of individual trees on the pH and the content of heavy metals in forest litters upon industrial contamination. — *Eurasian Soil Sci.* 42(8): 861–873. <https://doi.org/10.1134/S1064229309080043>
15. *Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G.* 2011. Effect of trees on the decomposition rate of cellulose in soils under industrial pollution. — *Eurasian Soil Sci.* 44(5): 547–560. <https://doi.org/10.1134/S1064229311050140>
16. *Vorobeichik E.L., Pishchulin P.G.* 2016. Industrial pollution reduces the effect of trees on forming the patterns of heavy metal concentration fields in forest litter. — *Russ. J. Ecol.* 47(5): 431–441. <https://doi.org/10.1134/S1067413616050155>
17. *Orlova M.A., Lukina N.V., Kamaev I.O., Smirnov V.E., Kravchenko T.V.* 2011. Forest ecosystem mosaics and soil fertility. — *Russian J. Forest Science*. 6: 39–48. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097643>
18. *Orlova M.A., Lukina N.V., Smirnov V.E., Artemkina N.A.* 2016. The influence of spruce on acidity and nutrient content in soils of Northern taiga dwarf shrub–green moss spruce forests. — *Eurasian Soil Sci.* 49(11): 1276–1287. <https://doi.org/10.1134/S1064229316110077>
19. *Smirnova O.V., Aleinikov A.A., Semikolennykh A.A., Bovkunov A.D., Zaprudina M.V., Smirnov N.S.* 2011. Spatial heterogeneity of the soil-plant cover in dark coniferous forests of the Pechoro-Ilychskii reserve. — *Russian J. Forest Science*. 6: 67–78. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=17097645>
20. *Lugovaya D.L., Smirnova O.V., Zaprudina M.V., Aleynikov A.A., Smirnov V.E.* 2013. Micromosaic structure and phytomass of ground vegetation in main types of dark conifer forests in the Pechora–Ilych state nature reserve. — *Russ. J.*

- Ecol. 44(1): 1–8.
<https://doi.org/10.1134/S1067413613010086>
21. Artemkina N.A., Orlova M.A., Lukina N.V. 2018. Micromosaic structure of vegetation and variability of the chemical composition of L layer in dwarf shrub-green moss spruce forests of the Northern taiga. — Russian J. Forest Science. 2: 97–106.
<https://doi.org/10.1134/S1995425518070028>
 22. Semenyuk O.V., Telesnina V.M., Bogatyrev L.G., Benediktova A.I., Kuznetsova Y.D. 2020. Assessment of intra biogeocenotic variability of forest litters and dwarf shrub–herbaceous vegetation in spruce stands. — Eurasian Soil Sci. 53(1): 27–38.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320010135>
 23. Demyanov V.A. 1982. The influence of *Larix gmelinii* (Pinaceae) on the structure of the vegetational cover at upper limit of woody vegetation. — Botanicheskii Zhurnal. 67(4): 500–507.
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19820404&rid=pdf_0005255
 24. Demyanov V.A. 1992. The coenotic role of *Pinus sylvestris* L. in the forest communities of the Kola North under conditions of technogenic pollution. — Biology Bulletin. Ser. biol. 1: 52–57.
 25. Nikonov V.V., Lukina N.V., Smirnova E.V., Isaeva L.G. 2002. Influence of *Picea obovata* and *Pinus sylvestris* trees on the lower layer primary if coniferous forests of the Kola Peninsula. — Botanicheskii Zhurnal. 87(8): 107–119. (In Russian)
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=20020808&rid=pdf_0004981
 26. Ivanova E.A., Lukina N.V., Danilova M.A., Artemkina N.A., Smirnov V.E., Ershov V.V., Isaeva L.G. 2019. The effect of air pollution on the rate of decomposition of plant litter at the Northern limit of pine forests. — Russian J. Forest Science. 6: 533–546.
<https://doi.org/10.1134/S0024114819060044>
 27. Lyanguzova I.V., Primak P.A. 2019. Distribution of ground vegetation and forest litter stock in middle-aged pine forests of the Kola Peninsula. — Rastitelnye Resursy. 55(4): 473–489.
<https://doi.org/10.1134/S003399461904006X>
 28. [Dynamics of forest communities in the North-West of Russia]. 2009. St. Petersburg. 276 p. (In Russian)
 29. Ivanova E.A., Lukina N.V. 2017. Variation of mass and fraction composition of tree litter in dwarf shrub-lichen pine forests under aerial technogenic pollution. — Russian J. Forest Science. 5: 47–58. (In Russian)
<https://doi.org/10.7868/S0024114817050059>
 30. Odintsov P.E., Karavanova E.I., Stepanov A.A. 2018. Transformation of water-soluble organic substances in litters of podzols in the background and technogenic areas of the Kola peninsula. — Eurasian Soil Sci. 51(8): 955–964.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318080094>
 31. Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2004. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. — J. Ecol. 92(2): 288–296.
<https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00854.x>
 32. Zvereva E.L., Kozlov M.V. 2007. Facilitation of bilberry by mountain birch in habitat severely disturbed by pollution: Importance of sheltering. — Environ. Exp. Bot. 60(2): 170–176.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2006.10.005>
 33. Kola Mining & Metallurgical Company. Norilsk Nickel. <http://www.kolagmk.ru>
 34. [Classification and diagnostic of soils of Russia]. 2004. Smolensk. 342 p. (In Russian)
 35. Pereverzev V.N. 2011. Soil genesis in the forest zone of the Kola Peninsula. — Vestnik of the Kola scientific center of RAS. 2: 73–81. (In Russian) <https://www.ksc.ru/docs/vestnik/vestnik-2-2011.pdf>
 36. World reference base for soil resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Update 2015. World soil resources reports 106. FAO, Rome. 192 p.
<http://www.fao.org/3/i3794en/I3794en.pdf>
 37. Bazilevich N.I., Titlyanova A.A. 2008. Biotic turnover on five continents: element exchange processes in terrestrial natural ecosystems. Novosibirsk. 381 p. (In Russian)
 38. [Methods for studying forest ecosystems]. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)
 39. Ladonin D.V. 2002. Heavy metals compounds in soils: problems and methods of study. — Eurasian Soil Sci. 35(6): 605–613.
 40. Lyanguzova I.V. 2016. [Heavy metals in the ecosystems of Northern taiga in Russia]. Saabruken (Germany). 260 p.
 41. Lyanguzova I.V. 2017. Dynamic trends of heavy metal contents in plants and soil under different industrial air pollution regimes. — Russ. J. Ecol. 48(4): 311–320.
<https://doi.org/10.1134/S1067413617040117>
 42. Vorobeychik E.L. 1995. Changes in thickness of forest litter under chemical pollution. — Russ. J. Ecol. 26(4): 252–258.
 43. Vorobeychik E.L. 2002. Changes in the spatial structure of the destruction process under the conditions of atmospheric pollution of forest ecosystems. — Biology Bulletin. 29(3): 300–310.
<https://doi.org/10.1023/A:1015446917235>
 44. Lyanguzova I.V., Yarmishko V.T., Evdokimov A.S., Belyaeva A.I. 2018. State of the Kola Peninsula pine forest ecosystems following reduced atmospheric emissions from the nonferrous smelter. — Rastitelnye Resursy. 54(4): 516–531.

- (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0033994618040039>
45. *Kashulina G.M.* 2017. Extreme pollution of soils by emissions of the copper–nickel industrial complex in the Kola Peninsula. — *Eurasian Soil Sci.* 50(7): 837–849.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317070031>
 46. *Kashulina G.M.* 2018. Monitoring of soil contamination by heavy metals in the impact zone of copper–nickel smelter on the Kola Peninsula. — *Eurasian Soil Sci.* 51(4): 467–478.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318040063>
 47. *Vorobeychik E.L., Kaigorodova S.Y.* 2017. Long-term dynamics of heavy metals in the upper horizons of soils in the region of a copper smelter impacts during the period of reduced emission. — *Eurasian Soil Sci.* 50(8): 977–990.
<https://doi.org/10.1134/S1064229317080130>
 48. *Vorobeichik E.L., Trubina M.R., Khantemirova E.V., Bergman I.E.* 2014. Long-term dynamic of forest vegetation after reduction of copper smelter emissions. — *Rus. J. Ecol.* 45(6): 498–507.
<https://doi.org/10.1134/S1067413614060150>
 49. *Trubina M.R., Vorobeichik E.L., Khantemirova E.V., Bergman I.E., Kaigorodova S.Y.* 2014. Dynamics of forest vegetation after industrial emissions decline: fast recovery or continued degradation? — *Dokl. Biol. Sci.* 458: 302–305.
<https://doi.org/10.1134/S0012496614050135>
 50. *Telesnina V.M., Semenyuk O.V., Bogatyrev L.G.* 2017. The features of litters in connection of ground layer in Moscow outside (“Chashnikovo” station). — *Moscow University Soil Science Bulletin.* 4: 11–20. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30267046>
 51. *Tyulin S.Ya., Maznaya E.A.* 1991. [Some characteristics of bilberry coenopopulations structure]. — In: [Study of medicinal plants in Karelia]. Petrozavodsk. 79–102. (In Russian)
 52. *Lyanguzova I.V., Primak P.A., Volkova E.N., Salikhova F.S.* 2020. Spatial distribution of the ground cover and forest litter stocks in background and defoliating pine forests of the Kola Peninsula. — *Rastitelnye Resursy.* 56(4): 335–350. (In Russian)
<https://doi.org/10.31857/S0033994620040068>
 53. *Bakkal I.Yu., Gorshkov V.V.* 2003. Characteristics of the dwarf shrub and herb layer of pine forest under the conditions of industrial air pollution (Kola Peninsula). — *Rastitelnye Resursy.* 39(4): 20–35. (In Russian)
 54. *Demakov Yu.P., Isaev A.V., Sharafutdinov R.N.* 2017. Forest cover role in pine forests of Mari trans-Volga region and variability of soil cover parameters. — *Nauchnyye Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Bolshaya Kokshaga”.* 8: 15–43. (In Russian)
 55. *Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M.* 1979. Decomposition in terrestrial ecosystem. Oxford: Blackwell Scientific Publication. 372 p.
 56. *Vorobeichik E.L., Pozolotina V.N.* 2003. Microscale spatial variation in forest litter phytotoxicity. — *Rus. J. Ecol.* 34(6): 381–388.
<https://doi.org/10.1023/A:1027308400182>
 57. *Blagodatskaya E.V., Pampura T.V., Bogomolova I.N.* et al. 2008. Effect of emissions from a Copper-Nickel Smelter on soil microbial communities in forest biogeocenoses of the Kola Peninsula. — *Biol. Bull.* 35(2): 202–210.
<https://doi.org/10.1134/S1062359008020155>

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПОЧВЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ НА РАСТЕНИЯ *PHLEUM PRATENSE* (POACEAE) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОЙ КАРЕЛИИ

© 2021 г. Г. Ф. Лайдинен¹, Н. М. Казнина¹, *, Ю. В. Батова¹, А. Ф. Титов¹

¹ Институт биологии ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”, г. Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 29.03.2021 г.

После доработки 14.04.2021 г.

Принята к публикации 14.09.2021 г.

Изучено влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* L., произрастающих на разном расстоянии (0.5, 4 и 8 км) от Костомукшского горнообогатительного комбината (Костомукшского ГОКа), находящегося в северной части Республики Карелия. Определено содержание меди, никеля, свинца, цинка в корнях и побегах растений. Установлено, что в условиях Севера вид *P. pratense* способен успешно произрастать на территориях с высоким уровнем загрязнения тяжелыми металлами, сохраняя свое положение содоминанта в растительном сообществе. Успешный рост и развитие растений в этих условиях обеспечивается рядом адаптационных механизмов, среди которых: увеличение содержания фотосинтетических пигментов при уменьшении площади листьев, что обеспечивает поддержание активной работы фотосинтетического аппарата; сохранение размеров соцветия даже на наиболее загрязненных участках, гарантирующее высокую семенную продуктивность растений. На уровне ценопопуляций зафиксировано усиление их гетерогенности, которое, в частности, находит свое выражение в высоком уровне внутрипопуляционной изменчивости таких признаков, как площадь листа и длина соцветия. При этом растения *P. pratense* способны накапливать высокие концентрации тяжелых металлов в корнях, превышающие их содержание у других видов растений. В целом полученные результаты позволяют сделать вывод о возможности и перспективности использования *P. pratense* для восстановления загрязненных тяжелыми металлами северных территорий, включая территории, относящиеся к Арктической зоне.

Ключевые слова: *Phleum pratense*, тяжелые металлы, рост, внутрипопуляционная изменчивость морфологических признаков, фотосинтетические пигменты, адаптация

DOI: 10.31857/S0033994621040063

Промышленное загрязнение почв тяжелыми металлами является одной из наиболее острых экологических проблем современности. Накапливаясь в окружающей среде, они не только оказывают сильное отрицательное воздействие на живые организмы, но и наносят серьезный ущерб состоянию целых биоценозов, иногда приводя к их полной деградации [1–3]. У растений тяжелые металлы замедляют рост и развитие, нарушают протекание основных физиологических процессов, тормозят накопление биомассы подземных и надземных органов. В результате на загрязненных территориях снижается продуктивность фитоценозов, уменьшается видовое разнообразие из-за утраты менее металлоустойчивых видов. Особую актуальность вопросы промышленного загрязнения тяжелыми металлами приобретают в условиях Севера, поскольку северные фитоценозы отличаются высокой чувствительностью к различным за-

грязнителям, а их естественное восстановление происходит очень медленно и в нем участвует ограниченное число видов растений [4, 5].

Известно, что в восстановлении растительности на загрязненных тяжелыми металлами почвах важную роль играют многолетние злаки, которые характеризуются высокой ценотической активностью и повышенной устойчивостью к различным неблагоприятным факторам внешней среды [6, 7]. Обычно на загрязненных участках в роли доминантов и содоминантов выступают представители родов *Alopecurus*, *Calamagrostis*, *Deschampsia*, *Festuca* и *Poa* [8]. Способность этих злаков к кущению и формированию дернины позволяет им успешно осваивать нарушенные загрязнением территории [9]. Тимофеевка луговая *Phleum pratense* L. также способна успешно расти на загрязненных участках [10–12]. Помимо низкой требовательности к плодородию почв она харак-

теризуется еще и высокой холодо- и морозоустойчивостью, а ее семена способны к прорастанию уже при температуре 4–5 °С, что особенно важно для условий Севера [13]. Однако данных о состоянии *P. pratense* на загрязненных тяжелыми металлами территориях, расположенных в северных регионах, практически нет, хотя такого рода сведения представляют большой интерес с точки зрения возможного использования этого вида для восстановления северных территорий, загрязненных тяжелыми металлами, в том числе территорий, входящих в Арктическую зону.

Для Республики Карелия в целом характерно относительно низкое загрязнение почв тяжелыми металлами. Однако вблизи промышленных предприятий и крупных транспортных магистралей их содержание в воздухе, воде и почве заметно повышается [14]. На севере Карелии в Арктической зоне Российской Федерации расположен один из крупнейших комбинатов по переработке железорудного сырья — Костомукшский горно-обогатительный комбинат ОАО “Карельский окатыш” (Костомукшский ГОК). В его атмосферных выбросах значительную часть составляют диоксид серы и полиметаллическая пыль с повышенным содержанием железа, кобальта, меди, никеля и цинка [15–17]. Кроме того, вблизи и на территории предприятия обнаружено загрязнение свинцом.

Исходя из этого, задача данного исследования состояла в изучении содержания тяжелых металлов в подземных и надземных органах *Phleum pratense* и оценке состояния растений на участках, расположенных на разном расстоянии от Костомукшского ГОКа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на участках, расположенных на расстоянии 0.5, 4 и 8 км к северо-востоку от Костомукшского ГОКа по направлению господствующих ветров. На всех изученных участках растительный покров является вторичным и представляет собой луговидные сообщества, сформировавшиеся на месте нарушенных северотаежных хвойных лесов на иллювиально-гумусово-железистых подзолах [15]. В 0.5 и 4 км от ГОКа луговидные сообщества являются злаково-бобово-разнотравными, а в 8 км — разнотравно-злаковыми. Общее проективное покрытие составляет 70–83%. *P. pratense* произрастает на всех участках и занимает содоминирующее положение. В качестве содоминантов выступают также — *Dactylis glomerata* L., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Poa pratensis* L. (Poaceae), *Lotus corniculatus* L. и *Trifolium pratense* L. (Fabaceae), *Tussilago farfara* L. (Asteraceae), *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop. (Onagraceae), *Galium album* Mill. (Rubiaceae).

Для анализа содержания меди, никеля, свинца и цинка в почвенных образцах и в органах растений на каждом участке методом конверта закладывали по 5 учетных площадок (1 × 1 м). С каждой учетной площадки отбирали индивидуальные почвенные пробы, взятые на глубину до 10 см, из которых затем составляли один почвенный образец [18]. Для определения содержания тяжелых металлов в органах *P. pratense* с каждой учетной площадки отбирали по 4 растения, из которых были составлены смешанные образцы корней и побегов. Для оценки способности *P. pratense* к накоплению тяжелых металлов по сравнению с растениями других видов на наиболее загрязненном участке (в 0.5 км от ГОКа) оценивали содержание тяжелых металлов у представителей семейства Asteraceae — *T. farfara* L. и *Taraxacum officinale* Wigg. и семейства Fabaceae — *Lathyrus pratensis* L. Растительные образцы для химического анализа отбирались на тех же учетных площадках. Анализ почвенных и растительных образцов проводили атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре AA-6800 (Shimadzu, Япония).

Для оценки состояния растений *P. pratense* на каждом участке в фазу цветения отбирали по 20 растений (по 4 с каждой учетной площадки), у которых измеряли высоту наиболее развитого генеративного побега, площадь подфлагового листа, длину соцветия, а также оценивали уровень изменчивости этих признаков. Помимо этого, в листьях определяли содержание фотосинтетических пигментов. Площадь листовой пластинки вычисляли по формуле:

$$S = 2/3ld,$$

где l — длина, d — ширина листовой пластинки [19]. Уровень изменчивости оценивали по величине коэффициента вариации (V , %) в соответствии со шкалой С.А. Мамаева [20]. Содержание хлорофиллов (a и b) и каротиноидов определяли с помощью спектрофотометра СФ-2000 (“Спектр”, Россия), экстрагируя их 80% ацетоном [21].

Математическую обработку полученных результатов проводили с помощью программы “Excel”. В табл. 1 и 2 представлены средние значения и их относительная погрешность, в табл. 3 и 4 — средние значения и их стандартные ошибки. Для определения достоверности различий использовали коэффициент Стьюдента. Достоверными считались различия при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что в 8 км от комбината только содержание в почве никеля превышало региональный фон, характерный для этого района [16], тогда как содержание меди, свинца и цинка практически не отличалось от фоновых значений. По мере приближения к предприятию

Таблица 1. Валовое содержание тяжелых металлов (мг/кг сухого веса) в почвах участков, расположенных на разном расстоянии от Костомукшского ГОКа**Table 1.** Gross content of heavy metals (mg/kg dry weight) in soils at different distances from the Kostomuksha mining and processing plant

Металл Metal	Региональный фон, мг/кг сухого веса почвы* Regional background level, mg/kg soil dry weight*	Расстояние от комбината, км Distance from the plant, km		
		8.0	4.0	0.5
Медь, Cu	9.1	9.1 ± 0.9	15.2 ± 1.6	25.2 ± 3.8
Никель, Ni	3.6	9.0 ± 2.3	12.8 ± 3.2	17.8 ± 4.7
Свинец, Pb	5.9	7.4 ± 0.8	9.6 ± 1.0	15.8 ± 1.6
Цинк, Zn	19.2	22.7 ± 3.7	42.1 ± 6.8	43.7 ± 7.0

Примечание. * – региональный фон для иллювиально-гумусово-железистых подзолистых песчаных почв (горизонт A2 (E)) в районе исследований [16].

Note. * – regional background level for ferrous illuvio-humi-podzolic sandy soils (horizon A2 (E)) in the study area [16].

Таблица 2. Содержание тяжелых металлов (мг/кг сухого веса) в корнях и побегах *Phleum pratense*, произрастающих на участках, расположенных на разном расстоянии от Костомукшского ГОКа**Table 2.** Content of heavy metals (mg/kg dry weight) in roots and shoots of *Phleum pratense* growing at different distances from the Kostomuksha mining and processing plant

Металл Metal	Расстояние от комбината, км Distance from the plant, km		
	8.0	4.0	0.5
Корень Root			
Медь, Cu	11.9 ± 3.0	25.2 ± 6.3*	20.4 ± 5.1
Никель, Ni	15.6 ± 3.9	19.2 ± 4.8	24.1 ± 6.0
Свинец, Pb	2.9 ± 0.3	5.1 ± 0.5*	5.1 ± 0.5*
Цинк, Zn	33.5 ± 5.4	33.2 ± 5.3	33.5 ± 5.4
Побег Shoot			
Медь, Cu	2.1 ± 0.5	2.7 ± 0.7	2.5 ± 0.6
Никель, Ni	0.9 ± 0.2	2.2 ± 0.6	2.9 ± 0.7*
Свинец, Pb	0.6 ± 0.1	3.3 ± 0.3*	2.0 ± 0.2*
Цинк, Zn	16.2 ± 2.6	17.4 ± 2.8	25.5 ± 4.1

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 * – различия по отношению к участкам, расположенным в 8 км от источника загрязнения, достоверны при $P < 0.05$.Note. Here and in table. 3, 4 * – differences in relation to areas located 8 km from the source of pollution are significant at $P < 0.05$.

содержание в почве всех изученных металлов возросло, достигая наибольших величин на участке, расположенном в 0.5 км от источника загрязнения (табл. 1).

Как правило, повышение концентрации тяжелых металлов в почве приводит к увеличению их содержания в растениях [22–24]. В нашем случае на участках, расположенных в 4 и 0.5 км от комбината, в корнях *P. pratense* достоверно возросло содержание меди и свинца, а в побегах – никеля и свинца (табл. 2). При этом концентрация всех изученных металлов в корнях оказалась выше,

чем в побегах, что характерно для многолетних злаков. Способность растений накапливать тяжелые металлы преимущественно в корнях считается одним из важных механизмов их металлоустойчивости [25, 26].

Сравнительный анализ показал, что *P. pratense* накапливает в корнях гораздо больше металлов, чем растения других семейств, произрастающих на этом же участке. Так, содержание меди в корнях *P. pratense* оказалось более чем в 2 раза выше по сравнению с *T. farfara*, а содержание никеля – в 4 и в 3.5 раза выше, чем у *T. officinale* и *T. farfara*, соответственно (рис. 1). В побегах различия меж-

Таблица 3. Морфологические признаки генеративного побега и их вариабельность у растений *Phleum pratense*, произрастающих на участках, расположенных на разном расстоянии от Костомукшского ГОКа**Table 3.** Morphological parameters of the generative shoots and their variability in *Phleum pratense* growing at different distances from the Kostomuksha mining and processing plant

Признак Parameter	Расстояние от комбината, км Distance from the plant, km					
	8.0		4.0		0.5	
	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$	$M \pm m$	$V, \%$
Высота побега, см Height of shoot, cm	111.4 ± 3.1	10.6	$87.6 \pm 1.9^*$	16.0	$77.3 \pm 3.2^*$	18.4
Площадь листа, см ² Area of leaf, cm ²	9.9 ± 0.7	27.4	$8.8 \pm 0.6^*$	28.6	$7.7 \pm 0.6^*$	26.9
Длина соцветия, см Length of inflorescence, cm	4.6 ± 0.3	30.5	4.7 ± 0.3	28.9	5.2 ± 0.3	24.9

Таблица 4. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений *Phleum pratense*, произрастающих на участках, расположенных на разном расстоянии от Костомукшского ГОКа**Table 4.** Photosynthetic pigments content in leaves of *Phleum pratense* growing at different distances from the Kostomuksha mining and processing plant

Показатель Parameter	Расстояние от комбината, км Distance from the plant, km		
	8.0	4.0	0.5
Суммарное содержание хлорофиллов ($a + b$), мг/г сырой массы Total chlorophyll content ($a + b$), mg/g dry weight	1.266 ± 0.002	1.319 ± 0.02	$1.568 \pm 0.023^*$
Соотношение хлорофиллов (a/b) Proportion of chlorophylls (a/b)	3.92 ± 0.08	4.09 ± 0.07	3.98 ± 0.03
Содержание каротиноидов, мг/г сырой массы Carotenoid content, mg/h dry weight	0.499 ± 0.002	0.474 ± 0.009	$0.565 \pm 0.003^*$

ду разными видами отмечались лишь для меди, содержание которой у *P. pratense* оказалось в 3.5 раза ниже, чем у *T. officinale*. Отметим, что сходные данные приводятся в работах и других авторов. Например, содержание свинца в корнях *D. glomerata* L. вблизи крупной автомагистрали было в 2–3 раза выше, чем в корнях *Trifolium repens* L. и *Vicia cracca* (Fabaceae), *Plantago maior* L. (Plantaginaceae) и *Matricaria inodora* L. (Asteraceae), произрастающих на этих же участках [27]. В промышленной зоне г. Саранска растения *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. накапливали в корнях и в побегах гораздо более высокие концентрации никеля по сравнению с *T. officinale* (Asteraceae) [12]. Эта способность многолетних злаков к значительному накоплению тяжелых металлов в корнях важна с точки зрения возможного их использования для стабилизации и очистки загрязненных почв.

В многочисленных работах показано, что увеличение содержания тяжелых металлов в растениях негативно отражается на их росте, развитии

и накоплении биомассы [26]. Поскольку это может приводить к изменению видового состава и выпадению из фитоценоза менее устойчивых к металлам видов, необходимо осуществлять многолетний мониторинг состояния растений, произрастающих на территориях, испытывающих постоянное техногенное воздействие. Среди индикаторов состояния растений наиболее простыми с точки зрения учета и достаточно информативными являются морфологические признаки побега [28, 29]. В наших исследованиях у растений *P. pratense* с приближением к источнику загрязнения достоверно уменьшались высота наиболее развитого генеративного побега и площадь листовой пластинки подфлагового листа (табл. 3). Так, в 0.5 км от комбината оба эти показателя были почти на 30% меньше, чем у растений, произрастающих в 8 км. Уменьшение высоты побега и размера листьев у растений в зонах промышленного загрязнения тяжелыми металлами уже отмечалось ранее у других видов растений, например, у *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [30],

P. major [31], *Matricaria chamomilla* L. [32]. Основными причинами этого является прямое действие металлов на процессы деления и растяжения клеток [33, 34], а также их косвенное влияние, связанное с нарушениями основных физиологических процессов [35, 26].

В отличие от этого, такой признак как длина соцветия не зависел в нашем случае от степени загрязнения территорий и был практически одинаковым на всех изученных нами участках (табл. 3). Сведений о влиянии тяжелых металлов на репродуктивную сферу травянистых растений крайне мало, и они довольно противоречивы. Так, у *M. chamomilla* на загрязненных территориях снижалось количество соцветий [32], тогда как у *T. officinale* высокие концентрации металлов в почве не вызывали каких-либо изменений в формировании соцветия [36]. Относительно многолетних злаков данных в известной нам литературе нет, но показано, что параметры соцветия у них являются одними из наиболее стабильных морфологических признаков, которые изменяются в неблагоприятных условиях внешней среды лишь незначительно [37, 38].

Помимо оценки состояния отдельных растений, растущих на загрязненных территориях, важно определить устойчивость к этим условиям ценопопуляций вида. О состоянии ценопопуляций можно, в частности, судить на основании оценки внутривидовой изменчивости морфологических признаков. Проведенный нами анализ изменчивости морфологических признаков генеративного побега *P. pratense* показал, что при приближении к источнику загрязнения возрастает вариабельность высоты генеративного побега, указывая на усиление изменчивости растений по этому признаку. Так, если в 8 км от комбината он соответствовал низкому уровню изменчивости, то в 4 и 0.5 км — среднему (табл. 3). Значения коэффициентов вариации для таких признаков, как площадь листа и длина соцветия на всех участках, даже в 8 км от комбината, свидетельствуют о высоком уровне их изменчивости. В целом усиление уровня внутривидовой изменчивости признаков говорит об увеличении гетерогенности популяции, которое отмечено и в других работах, выполненных на многолетних злаках, находящихся в условиях промышленного загрязнения [39–41]. Благодаря этому создается основа для естественного отбора наиболее устойчивых генотипов, повышается адаптивный потенциал вида и соответственно расширяются возможности его существования в неблагоприятных условиях.

Известно, что не только продуктивность, но и устойчивость растений к тяжелым металлам во многом зависит от эффективной работы их фотосинтетического аппарата (ФСА). Поэтому пара-

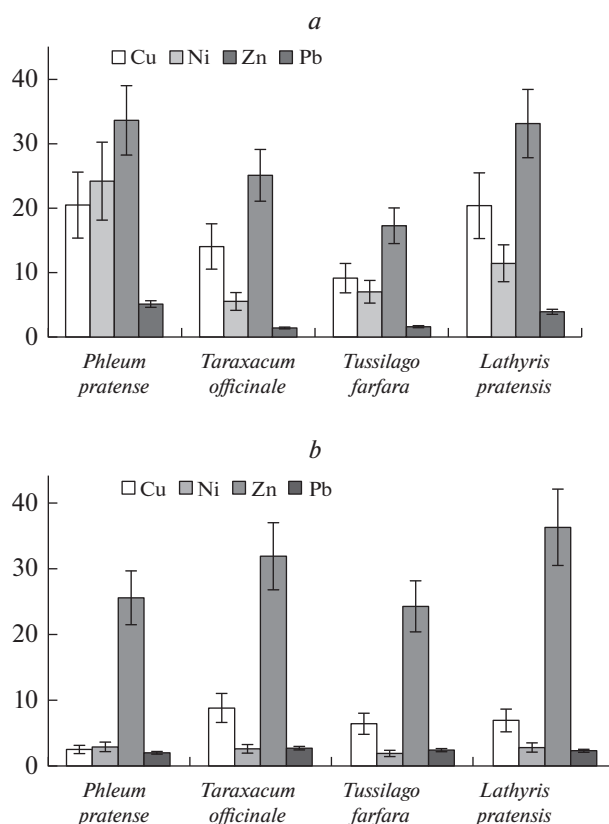


Рис. 1. Содержание тяжелых металлов в корнях и побегах растений разных видов, произрастающих на участках, расположенных в 0.5 км от Костомукшского ГОКа. а — корни; б — побеги.

По вертикали — содержание металла, мг/кг сухой массы.

Fig. 1. The heavy metals content in the roots and shoots of various plant species growing 0.5 km from the Kostomuksha mining and processing plant. а — roots; б — shoots.

Y-axis — metal content, mg/kg dry weight.

метры, характеризующие ФСА, также могут быть использованы при оценке состояния растений на загрязненных металлами территориях. В наших исследованиях определялось содержание фотосинтетических пигментов в листьях *P. pratense*, поскольку пигментный аппарат является одной из основных “мишеней” воздействия тяжелых металлов на растения [42, 26]. Обнаружено, что при приближении к источнику загрязнения содержание хлорофиллов и каротиноидов несколько возрастает и оказывается достоверно более высоким на участке, расположенном в непосредственной близости от комбината (табл. 4). По-видимому, увеличение количества пигментов в стрессовых условиях является защитно-приспособительной реакцией, направленной на поддержание необходимой скорости фотосинтеза. Отметим, что при этом каротиноиды гораздо менее подвержены воздействию тяжелых металлов, чем хлорофиллы [43, 44], поэтому повышение их содержания, очевидно, связано с выполняемой ими

защитной ролью, в том числе как антиоксидантов. Явно выраженных изменений соотношения хлорофиллов *a/b* не наблюдалось, что свидетельствует об отсутствии серьезных нарушений в распределении зеленых пигментов между фотосистемами и светособирающими комплексами.

Сведений о содержании фотосинтетических пигментов в листьях дикорастущих видов растений, растущих вблизи промышленных предприятий, в литературе относительно немного, и в целом они согласуются с нашими данными. Так, увеличение содержания фотосинтетических пигментов обнаружено в листьях *Tilia cordata* Mill., растущей вблизи металлургического комплекса в г. Набережные Челны [45], а также в хвое *Larix sukaczewii* Dyl. в условиях полиметаллического загрязнения в районе Стерлитамакского промышленного центра (Республика Башкортостан) [46]. Авторы рассматривают подобный результат как проявление одного из механизмов адаптации растений к данному стресс-фактору. Хотя нельзя не отметить, что имеются данные и о снижении содержания пигментов у растений на загрязненных территориях, например у *Tanacetum vulgare* L. [47] или у *Solidago virgaurea* L. и *Calluna vulgaris* (L.) Hull [48], что, по-видимому, в большей степени характерно для менее устойчивых к тяжелым металлам видов, а также для сильно загрязненных территорий.

риториях, в том числе и в северных регионах. Поддержание высокой жизнеспособности растений в этих условиях обеспечивается функционированием целого ряда адаптивных механизмов, действующих как на уровне организма, так и на уровне ценопопуляции. Среди них: увеличение в условиях загрязнения содержания фотосинтетических пигментов при уменьшении площади листа и сохранение обычного соотношения хлорофиллов (обеспечивает поддержание активной работы ФСА); формирование у растений на загрязненных территориях соцветий, не отличающихся по размеру от таковых на относительно чистых территориях (гарантирует семенное возобновление растений в этих условиях), и, наконец, высокий уровень внутривидовой изменчивости, расширяющий адаптивные возможности и позволяющий ценопопуляции успешно расти и сохранять содоминирующее положение в условиях техногенного стресса. При этом растения *P. pratense* способны накапливать довольно большое количество тяжелых металлов в корнях, по сравнению с другими видами.

В целом полученные результаты позволяют сделать вывод о возможности и перспективности использования *P. pratense* в восстановлении загрязненных тяжелыми металлами территорий, в том числе в условиях Севера, включая территории, относящиеся к Арктической зоне.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования показали, что вид *P. pratense* способен успешно произрастать на загрязненных тяжелыми металлами тер-

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ 0218-2019-0074) ИБ КарНЦ РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Черненко Т.В. 2002. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М. 191 с.
2. Ярмишко В.Т., Ярмишко М.А. 2005. Воздействие атмосферного промышленного загрязнения на структуру и продуктивность растений нижних ярусов северотаежных сосновых лесов. — В кн.: Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб. Р. 130–139.
3. Лянгузова И.В. 2016. Тяжелые металлы в северотаежных экосистемах России. Пространственно-временная динамика при аэротехногенном загрязнении. Saarbrücken, Германия. 264 с.
4. Жиров В.К., Голубева Е.И., Говорова А.Ф., Хаитбаев А.Х. 2007. Структурно-функциональные изменения растительности в условиях техногенного загрязнения на Крайнем Севере. М. 166 с.
5. Копчик Г.Н., Копчик С.В., Смирнова И.В., Кудрявцева А.Д., Турбабина К.А. 2016. Реакция лесных экосистем на сокращение атмосферных выбросов в Кольской Субарктике. — Журн. общей биологии. 77(2): 145–163. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25800896>
6. Безель В.С., Жуйкова Т.В. 2007. Химическое загрязнение среды: вынос химических элементов надземной фитомассой травянистой растительности. — Экология. 4: 259–267. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9517276>
7. Казнина Н.М. 2016. Физиолого-биохимические и молекулярно-генетические механизмы устойчивости растений семейства Роасеае к тяжелым металлам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 48 с.
8. Дружинина О.А., Мяло Е.Г. 1990. Охрана растительного покрова Крайнего Севера. М. 175 с.
9. Маджугина Ю.Г., Кузнецов Вл.В., Шевякова Н.И. 2008. Растения полигонов захоронения бытовых отходов мегалополисов как перспективные виды для фиторемедиации. — Физиология растений. 55(3): 453–463. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9953098>

10. Жуйкова Т.В., Мордвинова Е.С., Баймашева А.О., Фриз О.А. 2002. Фитоиндикация и промышленный регион. — В сб.: Биота горных территорий: история и современное состояние: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург. С. 53–65. https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0216_2002_sbornikMK_1.pdf
11. Atabaeva S.D., Sarsenbayev B.A. 2004. Contamination of soils and plants by heavy metals around metallurgic enterprises in east Kazakhstan. — В сб.: Проблемы физиологии растений Севера: Тезисы докл. междунар. конф. Петрозаводск. С. 218.
12. Башмаков Д.И., Лукаткин А.С. 2009. Эколого-физиологические аспекты аккумуляции и распределения тяжелых металлов у высших растений. Саранск. 236 с.
13. Медведев П.Ф., Сметанникова А.И. 1981. Кормовые растения европейской части СССР: Справочник. Л. 336 с.
14. Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2019 г. 2020. Петрозаводск. 248 с.
15. Лазарева И.П. 1992. К вопросу о химическом загрязнении почв. — В сб.: Почвенные ресурсы Карелии, их рациональное использование и охрана (экологические проблемы). Петрозаводск. С. 102–131.
16. Федорец Н.Г., Бахмет О.Н., Солодовников А.Н., Морозов А.К. 2008. Почвы Карелии: геохимический атлас. М. 47 с.
17. Федорец Н.Г., Солодовников А.Н. 2013. Воздействие эмиссий Костомукшского горно-обогатительного комбината на лесные подстилки сосняков в северотаежной подзоне Карелии. — Труды КарНЦ РАН, серия Экологические исследования. 6: 143–152. <http://transactions.krc.karelia.ru/publ.php?plang=r&id=11420>
18. Методические рекомендации по проведению полевых и лабораторных исследований почв и растений при контроле загрязнения окружающей среды металлами. 1981. М. 109 с.
19. Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. 1961. Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков. — Физиология растений. 8(3): 375–377.
20. Мамаев С.А. 1975. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений. — Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Труды Института экологии растений и животных. Свердловск. 94: 3–14. https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0968_1975_Vol_94.pdf
21. Шлык А.А. 1971. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. — В кн.: Биологические методы в физиологии растений. М. С. 154–170.
22. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. 1989. Микроэлементы в почвах и растениях. Пер. с англ. М. 440 с.
23. Кашулина Г.М., Салтан Н.В. 2008. Химический состав растений в экстремальных условиях локальной зоны комбината “Североникель”. Апатиты. 239 с.
24. Ильин В.Б. 2012. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение. Новосибирск. 220 с.
25. Antosiewicz D. M. 1992. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals. — Acta Soc. Bot. Pol. 61(2): 281–299. <https://doi.org/10.5586/asbp.1992.026>
26. Титов А.Ф., Таланова В.В., Казнина Н.М., Лайдинен Г.Ф. 2007. Устойчивость растений к тяжелым металлам. Петрозаводск. 172 с.
27. Хаданович А.В., Свириденко В.Г., Дроздова Н.И. 2010. Распределение ионов свинца и кадмия в системе почва—растение в условиях Гомельского района. — Веснік Магілёўскага дзяржаўнага ўніверсітэта, сер. В. 2(36): 76–84.
28. Злобин Ю.А. 1985. О некоторых параметрах для оценки реакции ценопопуляций на влияние антропогенных факторов. — В кн.: Антропогенные процессы в растительности. Уфа. С. 89–101.
29. Магомедмирзаев М.М. 1990. Введение в количественную морфогенетику. М. 228 с.
30. Pietrini F., Iannelli M.A., Pasqualini S., Massacci A. 2003. Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. — Plant Physiol. 133(2): 829–937. <https://doi.org/10.1104/pp.103.026518>
31. Kosobrukhov A., Knyazeva I., Mudrik V. 2004. *Plantago major* plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis — Plant Growth Regul. 42(2): 145–151. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000017490.59607.6b>
32. Прокопьев И.А., Филиппова Г.В., Шеин А.А., Габышев Д.В. 2014. Влияние городского техногенного загрязнения на морфологические, биохимические характеристики и семенную продуктивность ромашки аптечной. — Экология. 1: 22–29. <https://elibrary.ru/item.asp?id=21092702>
33. Van Assche F., Clijsters H. 1990. Effects of metals on enzyme activity in plants. — Plant Cell Environ. 13(1): 195–206. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01304.x>
34. Haag-Korwer A., Schäfer H.J., Heiss S., Walter C., Rausch Th. 1999. Cadmium exposure in *Brassica juncea* causes a decline in transpiration rate and leaf expansion without effect on photosynthesis. — J. Exp. Bot. 50(341): 1827–1835. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.341.1827>

35. Burzyński M., Kłobus G. 2004. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd and Pb stress. — *Photosynthetica*. 42(4): 505–510. <https://doi.org/10.1007/S11099-005-0005-2>
36. Северюхина О.А., Жуйкова Т.В. 2002. Реакция генеративной сферы *Taraxacum officinale* s. l. на действие факторов окружающей среды. — В сб.: Биота горных территорий: история и современное состояние: Материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург. С. 189–193. https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0216_2002_sbornikMK_1.pdf
37. Олимпиев Г.С., Титов А.Ф., Николаевская Т.С. 1982. Генетические эффекты отбора у многолетних трав. Л. 112 с.
38. Калинина С.И., Лайдинен Г.Ф. 1997. Морфологические изменения природных популяций *Alopecurus pratensis* (POACEAE) при интродукции. — Бот. журн. 82(10): 38–48. <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19971010>
39. Karataglis S.S. 1980. Differential tolerance of *Agrostis tenuis* populations growing at two mine soils to Cu, Zn, Pb. — *Phyton*. 20(1–2): 15–22. https://www.zobodat.at/pdf/PHY_20_1_2_0015-0022.pdf
40. Cox R.M., Hutchinson T.C. 1981. Multiple and co-tolerance to metals in the grass *Deschampsia caespitosa*: adaptation, preadaptation and “cost”. — *J. Plant Nutr.* 3(1–4): 731–741. <https://doi.org/10.1080/01904168109362875>
41. Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Титов А.Ф. 2011. Состояние травянистой растительности в условиях промышленного загрязнения (на примере южной Карелии). — Раст. ресурсы. 47(4): 50–61. <https://elibrary.ru/item.asp?id=16985302>
42. Krupa Z., Baszyński T. 1995. Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus — direct and indirect effects on light and dark reactions. — *Acta Physiol. Plant.* 17: 177–190.
43. Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M. 2001. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan*. — *Biol. Plant.* 44(1): P. 59–64. <https://doi.org/10.1023/A:1017918320697>
44. Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. 2001. Влияние свинца и кадмия на проростки ячменя. — Физиология и биохимия культ. растений. 33(1): С. 33–37.
45. Bukharina I.L., Kuzmin P.A., Sharifullina A.M. 2013. Analysis of physiological and biochemical characteristics of *Tilia cordata* Mill. in conditions of technogenic pollution (on example of the city Naberezhnye Chelny) — Modern scientific research and their practical application. 21301-001. <http://www.sworld.com.ua/e-journal/j21301.pdf>
46. Кулагин А.А., Юсупов А.А. 2008. О содержании фотосинтетических пигментов в хвое лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.) при развитии в условиях аэротехногенного полиметаллического загрязнения окружающей среды. — Изв. Самарского НЦ РАН. 10(2): 617–620. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2008/2008_2_617_620.pdf
47. Stevović S., Surčinski Mikoviločić V., Čalić-Dragsavac D. 2010. Environmental impact on morphological and anatomical structure of Tansy. — *Afr. J. Biotechnol.* 9(16): 2413–2421. <https://www.ajol.info/index.php/ajb/article/view/78476>
48. Костюк В.И., Мельник Н.А., Шмакова Н.Ю. 2009. Состояние ассимилирующих органов растений в условиях техногенного загрязнения. Апатиты. 82 с.

Effect of Industrial Heavy Metal Soil Contamination on *Phleum pratense* (Poaceae) in the Northern Karelia

G. F. Laidinen^a, N. M. Kaznina^{a, *}, Yu. V. Batova^a, and A. F. Titov^a

^aInstitute of Biology of Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

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

Abstract—The effect of heavy metal contaminated soils on *Phleum pratense* L. was studied. The specimens were collected at different distances (0.5, 4 and 8 km) from the Kostomuksha mining and processing plant, in the north-west of the Republic of Karelia. The content of copper, nickel, lead and zinc in the roots and shoots of plants has been determined. It has been established that under northern conditions, *P. pratense* can successfully grow in areas with a high heavy metal contamination level, while maintaining its codominant position in the plant community. The successful plant growth and development is ensured by a number of adaptive mechanisms. Among them: an increase of the photosynthetic pigments content with a decrease in leaf area, which ensures the maintenance of the photosynthetic apparatus activity; maintaining of the inflorescence size even in the most polluted areas, which guarantees high seed productivity of plants. At the coenopopulation level, an increase in their heterogeneity was recorded, which, in particular, is expressed in a high intrapopulation variability of such traits as leaf area and inflorescence length. At the same

time, *P. pratense* is able to accumulate high concentrations of heavy metals in the roots, exceeding their content in other plant species. The obtained results indicate that it is possible and promising to use *P. pratense* for the recovery of the northern territories contaminated by heavy metals, including territories located in the Arctic region.

Keywords: *Phleum pratense*, heavy metals, growth, intrapopulation variability of morphological parameters, photosynthetic pigments, adaptation

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project (n. 0218-2019-0074) of the Institute of Biology Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. Chernen'kova T.V. 2002. [Response of forest vegetation to industrial pollution]. Moscow. 191 p. (In Russian)
2. Yarmishko V.T., Yarmishko M.A. 2005. [Effect of the atmospheric industrial pollution on structure and productivity of understory vegetation in the northern pine forests]. — In: [Environmental problems of the northern plant communities]. St. Petersburg. P. 130–139. (In Russian)
3. Lyanguzova I.V. 2016. Heavy metals in the Russian northern taiga ecosystems. Spatial-temporal dynamics of airborne industrial pollution. Saarbrücken, Germany. 264 p. (In Russian)
4. Zhiron V.K., Golubeva E.I., Govorova A.F., Khaitbaev A.Kh. 2007. [Structural and functional changes of vegetation under the technogenic pollution in the Far North]. Moscow. 166 p. (In Russian)
5. Koptsik G.N., Koptsik S.V., Smirnova I.V., Kudryavtseva A.D., Turbabina K.A. 2016. The response of forest ecosystems to reduction in industrial atmospheric emission in the Kola Subarctic. — Zhurnal obshchej biologii. 77 (2): 145–163. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25800896>
6. Bezel' V.S., Zhuikova T.V. 2007. Chemical pollution: Transfer of chemical elements to the above-ground phytomass of herbaceous plants. — Russ. J. Ecol. 38(4): 238–246. <https://doi.org/10.1134/S1067413607040042>
7. Kaznina N.M. 2016. [Physiological-biochemical and molecular genetic mechanisms of the resistance to heavy metals in some species of the Poaceae family: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 48 p. (In Russian)
8. Druzhinina O.A., Myalo E.G. 1990. [Protection of the vegetation cover in the Far North.]. Moscow. 175 p. (In Russian)
9. Magzhudina Yu.G., Kuznetsov V.I., Shevyukova N.I. 2008. Plants inhabiting polygons for megapolis waste as promising species for phytoremediation. — Russ. J. Plant Physiol. 55(3): 410–419. <https://doi.org/10.1134/S1021443708030187>
10. Zhujkova T.V., Mordvinova E.S., Bajmasheva O.A., Friz O.A. 2002. [Phytoindication and industrial region]. — In: [Biota of mountain territories: history and contemporary condition. Proceedings of the conference for young scientists]. Ekaterinburg. 2002. P. 53–65. (In Russian) https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0216_2002_sbornikMK_1.pdf
11. Atabaeva S.D., Sarsenbayev B.A. 2004. Contamination of soils and plants by heavy metals around metallurgic enterprises in east Kazakhstan. — In: [Issues of the physiology of northern plants: Proceedings of international scientific conference]. Petrozavodsk. P. 218.
12. Bashmakov D.I., Lukatkin A.S. 2009. [Ecophysiological aspects of heavy metal accumulation and distribution in higher plants]. Saransk. 236 p. (In Russian)
13. Medvedev P.F., Smetannikova A.I. 1981. [Forage plants of the European part of the USSR: Handbook]. Leningrad. 336 p.
14. [State report on the state of the Republic of Karelia environment in 2019]. 2020. Petrozavodsk. 248 p. (In Russian)
15. Lazareva I.P. 1992. [On the issue of chemical contamination of soils.]. — In: [Soil resources of Karelian, their rational utilization and protection: (environmental issues)]. Petrozavodsk. P. 102–131. (In Russian)
16. Fedorets N.G., Bakhmet O.N., Solodovnikov A.N., Morozov A.K. 2008. [Soils of Karelia: geochemical atlas]. Moscow. 47 p. (In Russian)
17. Fedorets N.G., Solodovnikov A.N. 2013. Impact of the Kostomuksha mining and processing plant emissions on the forest litters in pine forests of the northern taiga subzone of Karelia. — Transactions of the Karelian Research Centre RAS. Ecological studies Series. 6: 143–152. (In Russian) <http://transactions.krc.karelia.ru/publ.php?plang=e&id=11420>
18. [Methodological recommendations for field and laboratory studies of soils and plants in the environmental metal pollution control]. 1981. Moscow. 109 p. (In Russian)
19. Anikiev V.V., Kutuzov F.F. 1961. A new method for determining leaf surface area of cereals — Sov. Pl. Physiol. 8: 193–197.

20. Mamaev S.A. 1975. [Basic principles of the method for studying intraspecific variability in woody plants]. — In: [Individual and ecologico-geographically specific variation in plants]. Trudy Instituta ekologii rastenij i zhivotnykh. Sverdlovsk. 94: 3–14. (In Russian) https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0968_1975_Vol_94.pdf
21. Shlyk A.A. 1971. [Determination of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts]. — In: [Biological methods of plant physiology]. Moscow. P. 154–170.
22. Kabata-Pendias A., Pendias H. 1989. Trace elements in soils and plants. Transl. from English. Moscow. 440 p. (In Russian)
23. Kashulina G.M., Saltan N.V. 2008. [Chemical composition of plants under extreme conditions of Severonickel smelter local impact zone]. Apatity. 239 p. (In Russian).
24. Ilyin V.B. 2012. [Heavy metals and non-metals in the soil-plant system]. Novosibirsk. 220 p. (In Russian)
25. Antosiewicz D.M. 1992. Adaptation of plants to an environment polluted with heavy metals. — Acta Soc. Bot. Pol. 61(2): 281–299. <https://doi.org/10.5586/asbp.1992.026>
26. Titov A.F., Talanova V.V., Kaznina N.M., Lajdinen G.F. 2007. [Heavy metal tolerance of plants]. Petrozavodsk. 170 p. (In Russian)
27. Khadanovich A.V., Sviridenko V.G., Drozdova N.I. 2010. [Distribution of lead and cadmium ions in the soil-plant system in the Gomel region]. — Vesnik Mogilevskaga dzyarzhavnaga universiteta. Seriya B. 2(36): 76–84. (In Russian)
28. Zlobin Yu A. 1985. [On some parameters for assessing ceonopopulations response to human impact]. — In: [Man-induced processes in plants]. Ufa, P. 89–101. (In Russian)
29. Magomedmirzaev M.M. [Introduction to quantitative morphogenetics]. Moscow. 1990. 228 p. (In Russian)
30. Pietrini F., Iannelli M.A., Pasqualini S., Massacci A. 2003. Interaction of cadmium with glutathione and photosynthesis in developing leaves and chloroplasts of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. — Plant Physiol. 133(2): 829–937. <https://doi.org/10.1104/pp.103.026518>
31. Kosobrukhov A., Knyazeva I., Mudrik V. 2004. *Plantago major* plants responses to increase content of lead in soil: Growth and photosynthesis — Plant Growth Regul. 42(2): 145–151. <https://doi.org/10.1023/B:GROW.0000017490.59607.6b>
32. Prokop'ev I.A., Filippova G.V., Shein A.A., Gabyshev D.V. 2014. Impact of urban technogenic pollution on seed production, morphological and biochemical characteristics of chamomile, *Matricaria chamomila* L. — Russ. J. Ecol. 45(1): 18–23. <https://doi.org/10.1134/S106741361306009X>
33. Van Assche F., Clijsters H. 1990 Effects of metals on enzyme activity in plants. — Plant Cell Environ. 13(1): 195–206. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1990.tb01304.x>
34. Haag-Kerwer A., Schäfer H.J., Heiss S., Walter C., Rausch Th. 1999. Cadmium exposure in *Brassica juncea* causes a decline in transpiration rate and leaf expansion without effect on photosynthesis. — J. Exp. Bot. 50(341): 1827–1835. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.341.1827>
35. Burzyński M., Kłobus G. 2004. Changes of photosynthetic parameters in cucumber leaves under Cu, Cd and Pb stress. — Photosynthetica. 42(4). P. 505–510. <https://doi.org/10.1007/S11099-005-0005-2>
36. Severyukhina O.A., Zhuykova T.V. 2002. [Response of *Taraxacum officinale* s.l. generative sphere to the impact of environmental factors]. — In: [Biota of mountain territories: history and contemporary condition. Proceedings of the conference for young scientists]. Ekaterinburg. 2002. P. 189–193. (In Russian) https://ipae.uran.ru/sites/default/files/publications/ipae/0216_2002_sborknikMK_1.pdf
37. Olimpienko G.S., Titov A.F., Nikolaevskaya T.S. 1982. [Genetic effects of selection in perennial grasses]. Leningrad. 112 p. (In Russian)
38. Kalinina S.I., Lajdinen G.F. 1997. Morphological modifications of natural populations of *Alopecurus pratensis* (Poaceae) during introduction. — Botanicheskij zhurnal. 82(10). P. 38–48. (In Russian) <http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19971010>
39. Karataglis S.S. 1980. Differential tolerance of *Agrostis tenuis* populations growing at two mine soils to Cu, Zn, Pb. — Phytion. 20(1–2): 15–22. https://www.zobodat.at/pdf/PHY_20_1_2_0015-0022.pdf
40. Cox R.M., Hutchinson T.C. 1981. Multiple and co-tolerance to metals in the grass *Deschampsia caespitosa*: adaptation, preadaptation and “cost”. — J. Plant Nutr. 3(1–4): P. 731–741. <https://doi.org/10.1080/01904168109362875>
41. Lajdinen G. F., Kaznina N.M., Batova Yu. V., Titov A. F. 2011. State of herbaceous vegetation under industrial pollution (example of South Karelia). — Rastitel'nye resursy. 47(4): 50–61. (In Russian) <https://elibrary.ru/item.asp?id=16985302>
42. Krupa Z., Baszyński T. 1995. Some aspects of heavy metals toxicity towards photosynthetic apparatus — direct and indirect effects on light and dark reactions. — Acta Physiol. Plant. 17: 177–190.

43. Khudsar T., Mahmooduzzafar, Iqbal M. 2001. Cadmium-induced changes in leaf epidermis, photosynthetic rate and pigment concentrations in *Cajanus cajan*. — Biol. Plant. 44(1): 59–64.
<https://doi.org/10.1023/A:1017918320697>
44. Talanova V.V., Titov A.F., Boeva N.P. 2001. The effect of lead and cadmium on barley seedlings. — Fiziologiya i biokhimiya kul'turnykh rastenij. 33(1): 33–37. (In Russian)
45. Bukharina I.L., Kuzmin P.A., Sharifullina A.M. 2013. Analysis of physiological and biochemical characteristics of *Tilia cordata* Mill. in conditions of technogenic pollution (on example of the city Naberezhnye Chelny). — In: Modern scientific research and their practical application. 21301-001. <http://www.sworld.com.ua/e-journal/j21301.pdf>
46. Kulagin A.A., Yusupov A.A. 2008. About the content of photosynthetic pigments in larch needles (*Larix sukaczewii* Dyl.) at development under aerotechnogenic polymetal pollution conditions of an environment — Izvestia RAS SamSC. 10(2): 617–620. (In Russian) http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2008/2008_2_617_620.pdf
47. Stevović S., Surčinski Mikoviločić V., Čalić-Dragosavac D. 2010. Environmental impact on morphological and anatomical structure of Tansy. — Afr. J. Biotechnol. 9(16): 2413–2421.
<https://www.ajol.info/index.php/ajb/article/view/78476>
48. Kostyuk V.I., Melnik N.A., Shmakova N.Yu. 2019. [The state of assimilating plant organs under technogenic pollution.]. Apatity. 82 p. (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

МИКРОЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ ОЛЕНЬИХ ПАСТБИЩ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ

© 2021 г. Д. В. Московченко¹, *, Е. А. Романенко¹

¹Тюменский научный центр СО РАН, г. Тюмень, Россия

*e-mail: moskovchenko1965@gmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.

После доработки 31.03.2021 г.

Принята к публикации 15.09.2021 г.

В центральной части полуострова Ямал исследован микроэлементный состав растений, входящих в пищевую рацион северного оленя. В лишайниках, листьях кустарников, доминирующих видах разнотравья, кустарничков, злаков, осоковых определено содержание 20 элементов. С учетом зольности проведены подсчеты концентрации микроэлементов в золе и абсолютно сухом веществе. По сравнению с кларком растительности, зола растений Ямала отличается повышенными концентрациями Mn, Ti, Zn, Ni, Ba, Co, Ga, Ag и сниженными — Mo, Sn. Отмечено активное накопление Mn и Zn в листьях кустарничков, резкий дефицит Mo во всех группах растений. Для оценки сбалансированного поступления элементов в организм животных более целесообразно использовать подсчеты концентрации в абсолютно сухом веществе. Для большинства видов растений концентрации физиологически важных элементов (Cu, Zn, Co) находятся на уровне экологического оптимума. Кустистые и листоватые лишайники, составляющие основу кормового рациона в зимний и ранневесенний период, отличаются крайне низким содержанием микроэлементов, что требует компенсации за счет использования зеленых кормов в теплое время года.

Ключевые слова: Западная Сибирь, полуостров Ямал, олени пастбища, растительность, микроэлементный состав, коэффициент биологического накопления

DOI: 10.31857/S0033994621040099

Освоение ненцами тундровых просторов привело к формированию у них уникального хозяйственного комплекса, основу которого составляет оленеводство. В настоящее время одним из главных центров оленеводства в России и мире является полуостров Ямал. В Ямальском районе ЯНАО выпасается до 280 тыс. голов северного оленя [1]. В течение всего года олени находятся на пастбищном содержании и нуждаются в естественных растительных ресурсах. Потребности в корме весьма велики — северный олень в снежный период на пастбище потребляет в сутки 3.9 кг корма [2]. Значительный рост поголовья, а также разработка месторождений газа привели к сокращению площади пастбищ, а на отдельных участках — к опустыниванию территорий [1, 3]. Подсчеты кормовых ресурсов Ямала показали, что по сравнению с 1930-ми гг. запасы кормовых лишайников, жизненно важных для северного оленя, сократились в десятки и сотни раз: с 3–6 до 0.01–0.43 т/га в лишайниково-моховых тундрах [4]. Общие запасы зеленых кормов снизились в разы: трав — в 1.5–2.0 раза, низкорослых кустарников (до 0.5 м) — почти в 8 раз, высокорослых — в 2 раза [5, 6].

В условиях дефицита пастбищ особенно актуальной становится оценка качества кормов, одним из критериев которого является сбалансированный химический состав. Удовлетворение потребностей животных в различных элементах питания обеспечивает наиболее полное проявление генетически обусловленных показателей продуктивности [7]. Нехватка минеральных элементов приводит к снижению массы животных и возникновению заболеваний, рождению нежизнеспособного потомства [8]. При этом важен как макро-, так и микроэлементный состав кормовых ресурсов.

Химический состав и урожайность кормовых видов зависят от многих факторов: температурного режима, увлажнения, количества света. Состав почв также оказывает большее влияние на эти параметры. Известно, что почвы севера Западной Сибири характеризуются относительно низкими природными концентрациями микроэлементов [9, 10]. Согласно В.В. Ковальскому [11], эта территория отнесена к таежно-лесной биогеохимической зоне, основными свойствами которой являются недостаток Ca, P, K, Co, Cu, I, Mo, B, Zn и избыток Sr. Однако даже при низкой

концентрации в почвах возможно превышение содержания тяжелых металлов в живых организмах. К примеру, при низком уровне содержания Hg и Cd в почвах ЯНАО отмечено накопление этих элементов в растениях и высокое содержание в органах и тканях северного оленя [12].

Изучение микроэлементного состава кормовых тундровых растений впервые было проведено для пастбищ Таймыра более полувека назад [13]. В Якутии отмечено повышенное содержание в кормовых растениях Pb и Cd, что привело к накоплению в органах и тканях северного оленя этих металлов, а также превышение их ПДК в молоке [14]. На Ямале химический состав растений исследовался главным образом в связи с оценкой влияния объектов газодобычи на экосистемы [15–17] либо как фактор геохимической дифференциации тундровых ландшафтов [18].

Целью данной работы является оценка микроэлементного состава кормовых видов оленьих пастбищ полуострова Ямал.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб растений выполнен в центральной части полуострова Ямал в междуречье Сеяхи и Юнетаяхи (70°23'–70°26' с. ш., 68°10'–68°28' в. д.) в окрестностях Бованенковского газового месторождения (рис. 1). Здесь в зоне прямого и косвенного воздействия объектов газодобычи оказались оленьи пастбища площадью 170.5 тыс. га [19]. Согласно геоботаническому районированию, исследуемая территория относится к тундровой геоботанической зоне, подзоне субарктических тундр, Ямальской геоботанической провинции [20]. На плакорных местообитаниях распространены бугорковатые тундры с кустарничково-лишайниково-зеленомошной растительностью. Склоны водоразделов к пойме, а также широкие дренируемые ложбины заняты ивняковыми травяно-моховыми сообществами с доминированием *Salix glauca* L. в кустарниковом ярусе и преобладанием в напочвенном покрове *Equisetum arvense* L., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Dicranum elongatum* Schleich. ex Schwägr. Лишайниковые тундры приурочены к песчаным грунтам. Плотный мохово-лишайниковый покров формируют *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *Cladonia mitis* Sandst., *Sphaerophorus globosus* (Huds.) Vain., *Cetraria cucullata* (Bellardi) Ach., *Polytrichum alpestre* Hoppe, *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwägr., *Dicranum elongatum* [21].

Отбор проб осуществлялся в период вегетации (июль – август) на эталонных площадках, выбор которых проводили с учетом характера растительности и положения в мезорельефе. Площадки охватывали основные сообщества, используемые в качестве пастбищ: кустарничково-лишай-

никово-зеленомошные и лишайниковые тундры водоразделов, кустарниковые (ивняковые и ерниковые) сообщества пологих склонов, осоково-моховые заболоченные тундры понижений. Объектами исследования служили эдификаторы и доминанты растительных сообществ, используемые в пищу северным оленем. Известно, что в пищу олени употребляют очень много видов растений – общий список составляет до 600 видов, т.е. охватывает большую часть полярной флоры [22]. К хорошо и отлично поедаемым на Ямале отнесено 124 вида из 27 семейств – примерно 30% всего видового состава сосудистых растений, выявленного на полуострове Ямал [23]. На каждой эталонной площадке отбирали не менее 5 экземпляров одного вида из расчета >200 г фитомассы на одну пробу. В кустарниковых сообществах опробована *Salix glauca* L. ($n = 11$), *Betula nana* L. ($n = 8$), травянистые растения – *Nardosmia frigida* (L.) Hook. (= *Petasites frigidus* (L.) Fr.) ($n = 4$), *Ranunculus borealis* Trautv. ($n = 5$), *Rumex arcticus* Trautv. ($n = 3$), *Artemisia tilesii* Ledeb. ($n = 9$), *Equisetum arvense* L. ($n = 2$). В кустарничково-лишайниково-зеленомошных и лишайниковых тундрах – *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* (Lodd., G. Lodd. & W. Lodd.) Hultén (= *Vaccinium vitis-idaea* L.) ($n = 4$), лишайники – *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. ($n = 6$), *Cetraria nivalis* (L.) Ach. (= *Flavocetraria nivalis* (L.) Kärnefelt & A. Thell) ($n = 1$), *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. ($n = 3$), *Thamnia vermicularis* (Sw.) Schaer. ($n = 2$). В сообществах с участием злаков в покрове были опробованы *Deschampsia cespitosa* subsp. *borealis* (Trautv.) Å. Löve & D. Löve ($n = 4$), *Alopecurus alpinus* Vill., *Festuca rubra* L. В заболоченных понижениях объектами опробования были *Rubus chamaemorus* L. ($n = 4$), *Carex stans* Drejer (= *Carex aquatilis* var. *minor* Boott) ($n = 6$), *Eriophorum polystachion* L. (= *Eriophorum angustifolium* Honck.) и *E. scheuchzeri* Hoppe ($n = 3$).

У травянистых растений и кустарничков отбирали всю наземную часть, у эпигейных лишайников – талломы, у кустарников – ветви с листьями, которые в лабораторных условиях разделяли и анализировали отдельно (в данной статье представлены результаты только по листьям).

Все площадки были расположены на удалении не менее 0.5 км от объектов инфраструктуры месторождения (разведочных буровых, вахтовых поселков). Густая сеть техногенных объектов не позволяет на данном участке выбрать площадки, не подверженные атмосферным выпадениям поллютантов. Геоэкологические исследования на месторождениях углеводородов, в которых была проведена оценка аэротехногенного загрязнения, определяют радиус воздействия объектов инфраструктуры от 500–1200 м [24] до 3 км [15]. Таким образом, нельзя исключать поступления загрязнителей, влияющих на состав растений. Однако в ходе опробования на эталонных площадках не

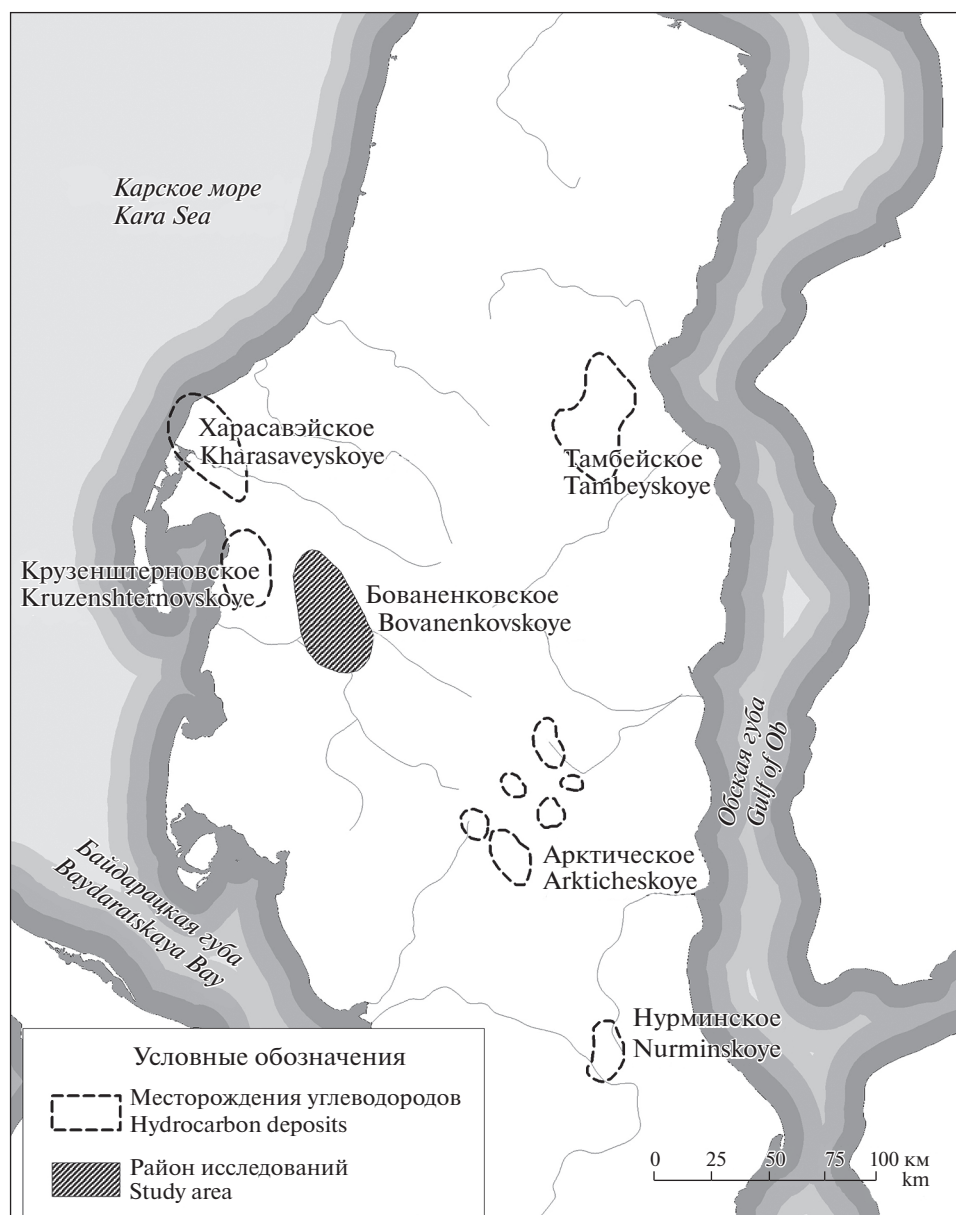


Рис. 1. Район исследований.
Fig. 1. Study area.

было отмечено какой-либо физиологической реакции растений, свидетельствующей о негативном техногенном воздействии (хлороз, некроз, и т.д.), в то время как в непосредственной близости от промышленных объектов наблюдались случаи усыхания листьев кустарников и вегетативных органов травянистых растений. Это позволяет оценить уровень загрязнения на участках опробования как умеренный, не вызывающий значительного изменения элементного состава. Вопрос о реакции растений на загрязнение, вызванное деятельностью объектов газодобычи, исследован недостаточно. Отметим, что приводились данные

о стимулирующем влиянии азотсодержащих аэротехногенных поллютантов, поступающих от объектов инфраструктуры газовых месторождений Ямала на рост лишайников и повышение продуктивности тундровых фитоценозов [15].

В лабораторных условиях пробы растений измельчали, высушивали в фарфоровых тиглях при $T = 95\text{ }^{\circ}\text{C}$, затем воздушно-сухую навеску растений озоляли в муфеле при $450\text{ }^{\circ}\text{C}$ и растирали в агатовой ступке до состояния пудры. Для пересчета содержания микроэлементов на абсолютно-сухое вещество была вычислена зольность растений (%), для чего пробы взвешивали до и после

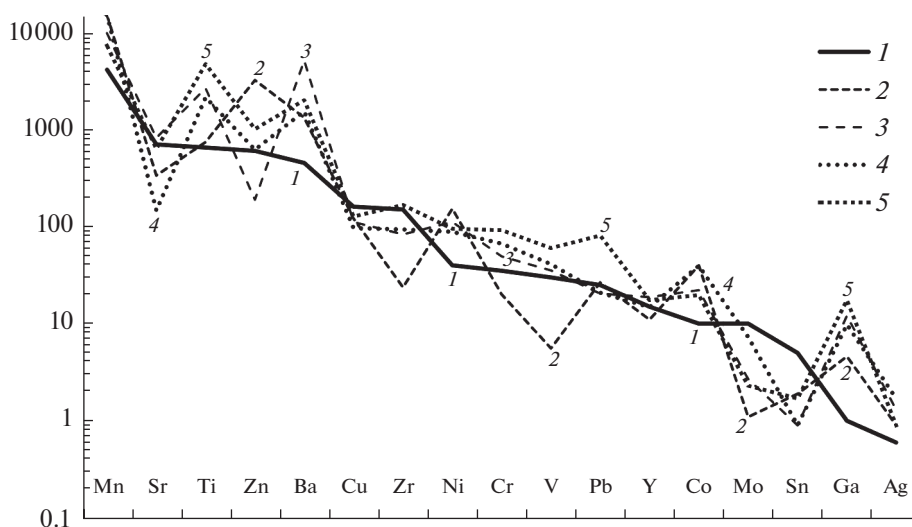


Рис. 2. Биогеохимический спектр растений и лишайников центрального Ямала.

По горизонтали — химические элементы; по вертикали — содержание элементов, мг/кг золы. 1 — среднее содержание в золе растений суши [27]; 2 — *Salix glauca* L.; 3 — разнотравье; 4 — осоки; 5 — лишайники.

Fig. 2. Biogeochemical spectrum of plants and lichens in central Yamal.

X-axis — chemical elements; y-axis — content of elements, mg/kg of ash. 1 — the average content in the plants [27]; 2 — *Salix glauca* L.; 3 — herbs; 4 — sedges; 5 — lichens.

озоления. Анализ элементного состава золы растений произведен методом приближенно-количественного спектрального анализа в центральной лаборатории Главтюменьгеологии (в настоящее время ООО “Тюменская Центральная лаборатория”). Определение микроэлементного состава проводилось на спектрографе СТЭ-1 по методике спектрального анализа УСА-5 методом просыпки. Пороговые концентрации микроэлементов, определяемые при использовании метода, составляли (мг/кг): P — 500; Ba, Sr — 200; Ti, Zr — 100; Sc — 30; Zn, Y — 20; Cr, Mn, Cd — 10; Ga — 5; Ni, Cu, Pb, Co — 2; Mo — 0.2; Ag — 0.05.

По полученным результатам элементного состава растений и лишайников с помощью программы Microsoft Excel рассчитаны статистические показатели: M — среднее арифметическое значение элементов и SD — среднее квадратичное отклонение (табл. 2).

Для оценки накопления элементов в растительных образцах был использован коэффициент биологического накопления К_б [25], представляющий собой отношение содержания элемента в золе растения к величине кларка верхней части континентальной земной коры по А.П. Виноградову [26]. При сравнении со среднемировыми показателями содержания элементов в растениях использованы подсчеты В.В. Добровольского [27]. Потенциальную физиологическую реакцию на недостаток или избыток элемента в фитомассе определяли путем сопоставления с пороговыми границами, приведенными в [28].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По сравнению со среднемировыми величинами содержания микроэлементов в золе растений [27] фитобиота Ямала отличается повышенными концентрациями Mn, Ti, Zn, Ni, Ba, Co, Ga, Ag и сниженными — Mo, Sn (рис. 2). В зольном составе растений преобладает Mn, содержание которого в пересчете на золу превышает 1%. Затем, в порядке уменьшения концентраций, следуют Zn, Ti, Ba, Sr, Ni, Zr. Доминирование марганца в микроэлементном составе *Ledum palustre* L. и *Eriophorum polystachion* L. было отмечено в Уренгойских тундрах [29]. Преобладание в составе тундровых растений Mn, Ba, Sr подчеркивалось в работах М.А. Глазовской [30], В.В. Добровольского и др. [31]. Повышенное содержание Mn и Ba в *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. и *Vaccinium vitis-idaea* L. было отмечено в [32]. Согласно А.И. Перельману [25], тундровому типу биологического круговорота веществ свойственно преобладание таких элементов, как Al, Fe, Mn. Полученные результаты подтверждают марганцевую биогеохимическую специализацию растений тундры.

Слабое накопление свойственно Mo и Sn. Содержание Mo в лишайниках и листьях кустарников в 5–9 раз меньше кларка растительности, Sn в 2.5–5.5 раз. Sn и Mo — аниогенные элементы, которые слабо накапливаются в растениях тундр. Наблюдается значительное варьирование содержания в различных видах растений таких элементов, как Sr, Zn, Zr, Pb, Mo, V и относительно однородное распределение Mn, Ni, Y, Cu (рис. 2). Наибольшая концентрация Zn отмечена в золе

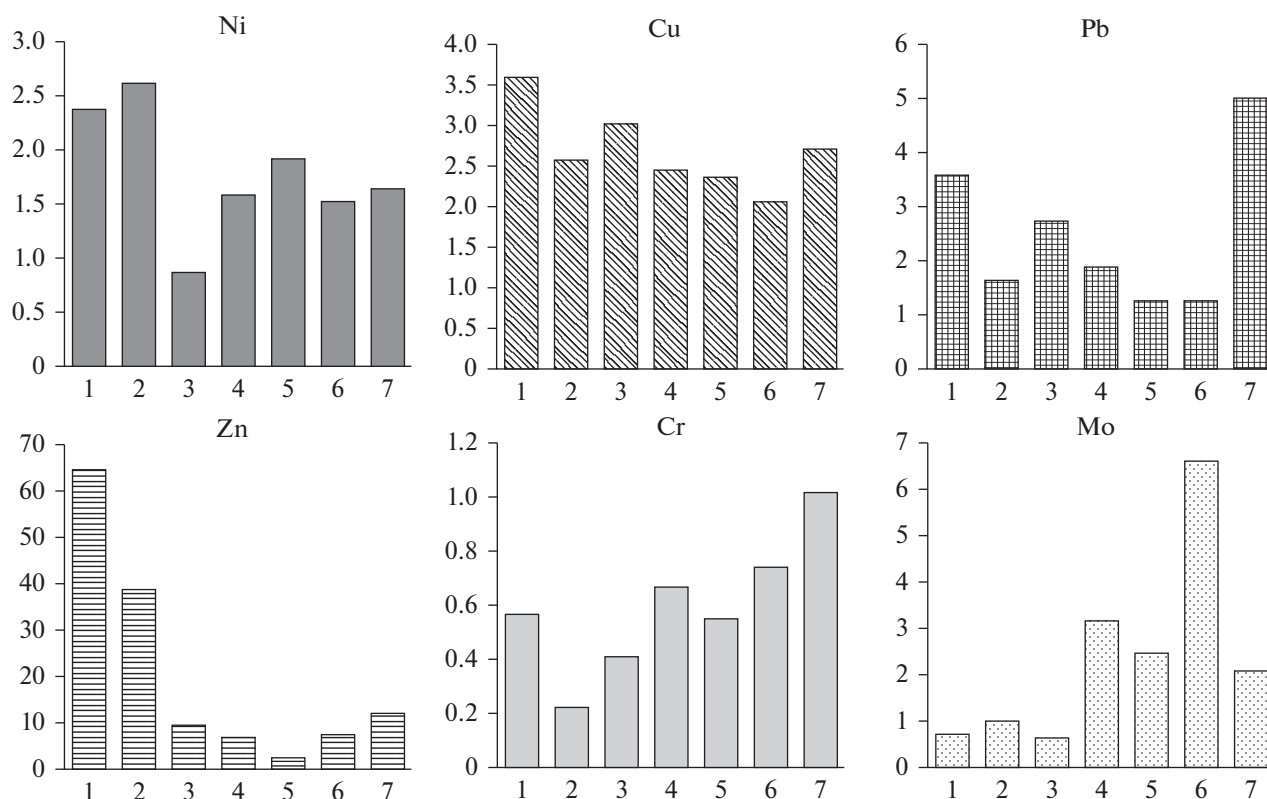


Рис. 3. Значения коэффициента биологической аккумуляции (Кб) в растениях и лишайниках полуострова Ямал. По горизонтали — виды и группы видов; по вертикали — значения Кб. 1 — *Betula nana* L., листья; 2 — *Salix glauca* L., листья; 3 — кустарнички; 4 — злаки; 5 — разнотравье; 6 — осоки; 7 — лишайники.

Fig. 3. Bioaccumulation factor (Cb) in plants and lichens of the Yamal Peninsula.

X-axis — species and groups of species; y-axis — bioaccumulation factor. 1 — *Betula nana* L., leaves; 2 — *Salix glauca* L., leaves; 3 — shrubs; 4 graminoids; 5 — herbs; 6 — sedges; 7 — lichens.

листьев кустарников. Лишайники отличаются повышенным содержанием в зольном остатке Ti, Cr, V, Pb. Высокое содержание Pb в *Cladonia alpestris* (L.) Rabenh. на территории ЯНАО отмечено А.Ю. Опекуновым с соавторами [32]

Значения коэффициента биологического накопления Кб для Mn, согласно проведенным подсчетам, варьировали для разных групп растений и лишайников в пределах 7.3–15.0, в то время как среднемировое значение этого показателя для растительности суши составляет 6.68 [27]. Минимально накопление Mn в лишайниках, максимально — в листьях кустарников. Согласно оценке биологического накопления элементов [25], Mn отнесен к элементам слабого накопления и среднего захвата ($K_b = n \times 10^{-1} - n$). На Ямале Mn относится к категории сильно накапливаемых элементов ($K_b = n - n \times 10^2$). Значения Кб некоторых других элементов представлены на рис. 3.

Zn активно накапливается в листьях кустарников ($K_b = 40-65$). Полученные значения многократно превышают среднемировое значение равное 11.76 [27]. В других группах растений коэффициент биологического накопления Zn изменяется от 2

до 12, что характеризует его как сильно накапливаемый элемент. Это соответствует оценке биологического накопления Перельмана [25]. Интенсивной транслокации Zn из почвы в растения способствует его высокая подвижность в кислых почвах, а также повышенное содержание в породах морского генезиса, свойственное центральному Ямалу [9]. Накопление Zn кустарниками связано еще и с тем, что *Salix glauca* распространена главным образом на эрозионных склонах, где высока обеспеченность элементами минерального питания за счет растворения в грунтовых водах химических веществ и соединений, содержащихся в мерзлых породах [33].

Накопление Mo максимально в осоковых (рис. 3), но даже для них значение $K_b = 6.6$ существенно меньше среднемирового значения $K_b = 9.69$ по В.В. Добровольскому [27]. Mo относится к элементам слабого накопления — среднего захвата. Этому элементу свойственна низкая подвижность в ландшафтах кислого глеевого класса, в кислой среде он образует труднорастворимые молибдаты [34]. Поэтому накопление Mo в растениях Ямала замедлено.

Таблица 1. Зольность доминантов растительного покрова тундр Ямала
Table 1. Ash content in the dominant plant species of the Yamal tundra

Растения Plants	Зольность, % Ash content, %
Кустарники (листья): Shrubs (leaves):	
<i>Betula nana</i>	3.4
<i>Salix glauca</i>	5.8
Кустарнички и полукустарнички в том числе: Subshrubs and dwarf subshrubs including:	2.9
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ssp. <i>minus</i>	2.9
<i>Rubus chamaemorus</i>	4.8
Разнотравье: Herbs:	9.4
<i>Artemisia tilesii</i>	9.7
<i>Equisetum arvense</i>	11.2
<i>Rumex arcticus</i>	9.4
<i>Nardosmia frigida</i>	6.1
Осоковые: Sedges:	
<i>Carex stans</i>	7.74
<i>Eriophorum polystachyon</i>	10.3
<i>E. scheuchzeri</i>	9.6
Злаки: Graminoids:	
<i>Deschampsia caespitosa</i>	5.1
<i>Alopecurus alpinus</i>	8.2
<i>Festuca rubra</i>	4.8
Лишайники: Lichens:	
<i>Cetraria nivalis</i> , <i>Cladina rangiferina</i> , <i>Peltigera aphthosa</i> , <i>Thamnolia vermicularis</i>	0.9

Значения Кб для Ni варьируют от 0.9 до 2.6, а Сг преимущественно деконцентрируется (Кб = 0.2–1.0). Слабое накопление сидерофильных элементов тундровыми растениями было ранее отмечено в Уренгойских тундрах [29]. Накопление Pb наиболее активно в лишайниках, что объясняет широкое применение их для индикации атмосферных выпадений загрязнителей [35]. Таким образом, в тундрах Ямала сильно накапливаются Mn, Zn; к элементам слабого накопления и среднего захвата относятся Mo, Ni, Cu, Pb, Ba, Sr; к элементам слабого и очень слабого захвата — V, Cr, Zr, Be, Y, Sn, Ga, у которых значения Кб изменяются в диапазоне $n \times 10^{-1}$ – $n \times 10^{-2}$.

Однако для оценки поступления микроэлементов из растений в организм оленей при питании важна оценка содержания не в зольном остатке, а в сухом веществе. Как показали проведенные исследования, зольность представителей фитобиоты Ямала значительно варьирует — от 0.9% (лишайники) до 9.4% (разнотравье) (табл. 1).

Максимальную зольность имеет *Equisetum arvense*, что вызвано активным накоплением этим растением кремния. Большинство видов, составляющих основу кормового рациона северного оленя (лишайники, листья кустарников), имеют низкую зольность. Низкая зольность ранее была отмечена для растений лесотундры Западной Сибири [36].

Полученные результаты содержания микроэлементов в пересчете на абсолютно сухое вещество приведены в табл. 2. В ней же представлены экологические нормы содержания микроэлементов по [28].

С учетом экологических градаций выявлено избыточное содержание Mn практически во всех группах видов (кроме лишайников). Содержание Zn сильно варьирует в зависимости от вида растений. Как отмечено М.П. Тентюковым [18], в тундрах Ямала концентратом Zn является *Betula nana*. Высокое содержание Zn в *Vaccinium vitis-idaea* ssp. *minus* на территории ЯНАО отмечено

Таблица 2. Среднее содержание химических элементов в растениях и лишайниках центральной части полуострова Ямал, мг/кг абс. сух. веса
Table 2. Average content of trace elements in plants and lichens of the central part of the Yamal Peninsula, mg/kg absolute dry weight

Элементы Elements		Группы видов Species groups							Среднемировое содержание [27] Global average [27]	Экологические градации по Кабата-Пендиас [28] Ecological gradations by Kabata-Pendias [28]		
		кустарники shrubs		кустарнички subshrubs n = 8	злаки graminoids n = 10	разнотравье herbs n = 29	осоки sedges n = 9	лишайники lichens n = 12		недостаток deficient	норма sufficient or normal	избыток excessive or toxic
		<i>Betula nana</i> n = 8	<i>Salix glauca</i> n = 11									
Mn		600 ± 100	800 ± 200	440 ± 80	500 ± 200	900 ± 300	900 ± 600	70 ± 60	205	10–30	30–300	400–1000
V		0.79 ± 0.72	0.33 ± 0.38	н.о.	2.7 ± 2.6	3 ± 4	3 ± 5	0.54 ± 0.36	1.5	–	0.2–1.5	–
Ti		100 ± 100	40 ± 70	80 ± 40	100 ± 100	200 ± 200	200 ± 300	40 ± 40	32.5	–	–	50–200
Cr		1.7 ± 1.2	1.2 ± 0.9	1.1 ± 0.9	4 ± 7	5 ± 4	5 ± 9	0.83 ± 0.48	1.8	–	0.1–0.5	5–30
Zr		2.2 ± 3.6	1.4 ± 2.6	4 ± 5	6 ± 8	10 ± 10	7 ± 10	1.5 ± 1.3	7.5	–	<15	–
Be		0.05 ± 0.07	н.о.	0.03 ± 0.04	0.10 ± 0.06	0.15 ± 0.11	н.о.	0.02 ± 0.01	0.1	–	<1–7	–
Y		0.32 ± 0.29	0.64 ± 0.85	0.49 ± 0.42	1.0 ± 0.7	1.3 ± 1.0	1.1 ± 1.4	0.16 ± 0.067	0.8	–	–	–
Sc		0.15 ± 0.13	н.о.	н.о.	0.8 ± 0.6	0.8 ± 0.73	0.48 ± 0.15	0.12 ± 0.07	–	–	–	–
Ba		100 ± 90	80 ± 60	90 ± 50	90 ± 40	300 ± 300	120 ± 30	20 ± 10	22.5	–	<500	–
Sr		30 ± 40	20 ± 20	10 ± 10	20 ± 20	80 ± 100	10 ± 10	6 ± 2	35.0	–	–	–
Nb		0.32 ± 0.19	н.о.	0.22 ± 0.27	0.5 ± 0.3	0.57 ± 0.55	0.62 ± 0.88	0.08 ± 0.05	–	–	–	–
Ni		5 ± 3	9 ± 3	1.5 ± 1.4	6 ± 3	9 ± 5	7 ± 4	0.86 ± 0.34	2.0	–	0.1–5	10–100
Co		0.75 ± 0.54	2 ± 2	0.52 ± 0.42	2.1 ± 1.4	2.1 ± 2.4	3 ± 4	0.18 ± 0.12	0.5	–	0.02–1	15–50
Mo		0.03±0.01	0.07 ± 0.06	0.15 ± 0.22	0.2 ± 0.15	0.17 ± 0.2	0.57 ± 0.46	0.02 ± 0.03	0.5	0.1–0.3	0.2–5	10–50
Cu		6 ± 2	7 ± 2	5 ± 1	8 ± 4	10 ± 4	8 ± 3	1.1 ± 0.18	8.0	–	5–30	–
Zn		200 ± 200	190 ± 90	20 ± 10	40 ± 70	30 ± 30	50 ± 60	9 ± 3	30	10–20	27–150	–
Pb		1.9 ± 1.1	1.5 ± 1.2	1.3 ± 0.52	2.1 ± 2.0	2.0 ± 1.8	1.6 ± 1.3	0.73 ± 0.46	1.25	–	5–10	–
Sn		0.05 ± 0.01	0.11 ± 0.13	0.11 ± 0.03	н.о.	0.09 ± 0.09	0.07 ± 0.06	0.02 ± 0.01	0.25	–	–	–
Ag		0.61 ± 0.84	0.05 ± 0.09	0.16 ± 0.11	н.о.	0.1 ± 0.25	0.13 ± 0.24	0.01 ± 0.01	0.03	–	0.5	5–10
Ga		0.31 ± 0.16	0.27 ± 0.21	0.19 ± 0.17	0.82 ± 0.77	0.9 ± 0.83	0.76 ± 0.78	0.16 ± 0.13	0.05	–	–	–

Примечание. Приведено среднеарифметическое значение и стандартное отклонение $m \pm sd$; н.о. – содержание элемента ниже предела обнаружения более чем в 50% проб; прочерк – нет данных. Содержание Cd и La было ниже чувствительности определения более чем в 70% изученных образцов.
Note. The arithmetic mean value and standard deviation $m \pm sd$ are given; н.о. – the content of the element is below the detection limit in more than 50% of samples; dash – no data. The content of Cd and La was below the detection limit in more than 70% of samples.

А.Ю. Опекуновым с соавторами [32]. В.Б. Башкин [15] также отмечал интенсивное накопление катионогенных элементов (Zn, Mn) в растениях Ямала. Интенсивное накопление Zn некоторыми видами подтверждается нашими данными. Среднее содержание в листьях *Salix glauca* и *Betula nana* составляет 187 и 180 мг/кг в соответствии, что многократно больше среднего значения 30 мг/кг для растительности Земли по В.В. Добровольскому [27]. Свойственные кустарникам концентрации Zn находятся в области избыточного содержания. Однако в лишайниках выявлен значительный дефицит этого элемента.

Содержание Cu, Ni максимально в разнотравье, для большинства видов характерны значения на уровне экологического оптимума, низкое содержание свойственно лишайникам. Практически у всех групп видов выявлен дефицит Mo, только в *Carex stans* этот элемент содержится в достаточном количестве. Максимальное количество Co содержатся в осоках, выше среднемировых значений содержание Co в злаках и разнотравье.

Обращает на себя внимание крайне низкое содержание практически всех элементов в лишайниках. Сопоставление полученных нами результатов с результатами аналогичных исследований в других регионах показало, что недостаток физиологически важных микроэлементов (в пересчете на абс. сухое вещество) является свойством кустистых лишайников. Так, лишайники Ямала близки по содержанию Zn, Cu, Ni Cr, Co, с лишайниками фоновых участков Кольского полуострова [37, 38]. Содержание Pb, в расчете на абсолютно сухое вещество, на обследованном нами участке составляет 0.73 мг/кг, в то время как в лишайниках Кольского полуострова — 1.42–1.92 мг/кг [37]. В таежной зоне Западной Сибири содержание элементов в *Cladonia stellaris*, представленное в [39], сходно с результатами, полученными на полуострове Ямал. Слабое накопление элементов мхами и лишайниками было отмечено в аркто-тундровых ландшафтах Новой Земли [40].

Эпигейные кустистые лишайники составляют основу кормового рациона северного оленя в холодный период года. Наибольшее кормовое значение имеют около 20 видов лишайников, из которых олени наиболее охотно поедают кустистые кладонии и цетрарии [22]. Известно, что питание оленей изменяется по сезонам. Летом они питаются в основном зеленой растительностью, ягель

составляет от 15 до 40% пищи. Осенью питание у оленей смешанное с преобладанием ягеля, зимой ягель становится основой их питания, а весной происходит переход на зеленые корма. Состав зеленых кормов очень разнообразен: он включает большинство видов растений: разнотравье, пушицы, осоки, кустарники, злаки, хвощи [23]. Таким образом, результаты исследования показывают, что в зимнее время северные олени, питающиеся преимущественно лишайниками, испытывают дефицит микроэлементов. Ранее отмечалось, что зимой в рационе питания не хватает минеральных веществ и витаминов [22]. Переход летом на зеленые корма позволяет сбалансировать рацион питания и восполнить дефицит жизненно важных микроэлементов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения тундр центрального Ямала активно накапливают Mn и Zn, коэффициент биологического накопления этих элементов значительно превосходит среднемировые значения по В.В. Добровольскому. Содержание Zn варьирует от 9.1 мг/кг в лишайниках до 180 мг/кг в листьях кустарников. Аналогичным образом распределен Mn: максимальное содержание отмечено в листьях кустарников (до 758 мг/кг абс. сух. веса), минимальное — в лишайниках (65.5 мг/кг). Аниогенные элементы Mo и Sn слабо накапливаются во всех группах растений, причем содержание Mo ниже физиологических норм. Содержание Sn в лишайниках и листьях кустарников в 2.5–5 раз меньше кларка растительности. Содержание Cu, Ni в большинстве видов находится на уровне экологического оптимума. Максимальное количество Mo, Cr, Co, V, Ti содержится в осоках. Содержание Cr, V и Co выше среднемировых значений в злаках и разнотравье, Ti — во всех отобранных пробах. Лишайники, составляющие основу рациона оленей в холодный период года, содержат крайне мало физиологически необходимых микроэлементов (при подсчете концентраций в абс. сухом веществе). Отмечена повышенная зольность разнотравья, что важно с позиции поступления минеральных веществ из фитомассы в организм оленей. Сбалансированное поступление микроэлементов требует сочетания зеленых и лишайниковых кормов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Зуев С.М. 2015. Оленеводство в Ямало-Ненецком автономном округе: перспективы и проблемы. — Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа. 3(88): 103–107. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25811447>
2. Казьмин В.Д., Абатуров Б.Д. 2011. Количественная характеристика питания вольноживущих северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) на острове Врангеля. — Зоологический журнал. Т. 90. 5: 616–623. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16455987>

3. *Кряжмский Ф.В., Маклаков К.В., Морозова Л.М., Эктова С.Н.* 2011. Системный анализ биогеоценозов полуострова Ямал: имитационное моделирование воздействия крупнотадного оленеводства на растительный покров. — *Экология*. 5: 323–333. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=17057717>
4. *Богданов В.Д., Головатин М.Г.* 2017. Сибирская язва на Ямале: экологический взгляд на традиционное оленеводство. — *Экология*. 2: 77–82. <https://doi.org/10.7868/S0367059717020056>
5. *Golovatin M. G., Morozova L. M., Ektova S. N.* 2012. Effect of reindeer overgrazing on vegetation and animals of tundra ecosystems of the Yamal Peninsula. — *Czech Polar Reports*. 2(2): 80–91. <https://doi.org/10.5817/CPR2012-2-8>
6. *Golovatin M. G., Morozova L. M., Ektova S. N., Paskhalny S. P.* 2010. The change of tundra biota at Yamal peninsula (the North of the Western Siberia, Russia) in connection with anthropogenic and climatic shifts. — In.: *Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate trends*. New York. P. 1–46. http://www.novapublishers.org/catalog/product_info.php?products_id=13389
7. *Сариев А.Х., Чербакова Н.Н., Дербенев К.В., Федина Е.В.* 2019. Химический состав кормовых растений, произрастающих в зоне влияния промышленных предприятий. — *Вестник КрасГАУ*. 5: 68–74. http://www.kgau.ru/vestnik/2019_5/content/10.pdf
8. *Новак Г.В., Бодрова Л.Ф.* 2015. Клинико-гематологические показатели северных оленей при применении различных типов кормления в условиях Ямала. — *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 6(56): 116–118. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25113556>
9. *Московченко Д.В.* 2013. Экогеохимия нефтедобывающих районов Западной Сибири. Новосибирск. 259 с.
10. *Опекунова М.Г., Опекунов А.Ю., Кукушкин С.Ю., Ганул А.Г.* 2019. Фоновое содержание химических элементов в почвах и донных осадках севера Западной Сибири. — *Почвоведение*. 4: 422–439. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19020114>
11. *Ковальский В.В., Андрианова Г.А.* 1970. Микроэлементы в почвах СССР. М. 182 с.
12. *Агбалян Е.В., Листищенко А.А.* 2017. Накопление поллютантов (ртути и кадмия) в почве, растениях и организме животных. — *Научный вестник Ямало-Ненецкого автономного округа*. 3(96): 4–10. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=34904650>
13. *Подкорытов Ф.М.* 1964. Микроэлементный состав основных видов кормов Потаповского опытно-производственного хозяйства Таймырского нац. округа. — В сб.: *Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине Сибири*. Красноярск. С. 47–49.
14. *Таркова М.Д.* 2007. Миграция свинца и кадмия в трофической цепи “почва-растение-северный олень” в зоне деятельности горнодобывающих предприятий Якутии: на примере Оймяконского района: Автореф. дис. ... к. б. н. Якутск. 23 с.
15. *Башкин В.Б.* 2017. Биогеохимические циклы в тундровых экосистемах импактных зон газовой индустрии. — *Геохимия*. 10: 954–966. <https://doi.org/10.7868/S0016752517100028>
16. *Ермилов О.М., Грива Г.И., Москвин В.И.* 2002. Воздействие объектов газовой промышленности на северные экосистемы и экологическая стабильность геотехнических комплексов в криолитозоне. Новосибирск. 148 с.
17. *Московченко Д.В.* 1995. Биогеохимические особенности ландшафтов полуострова Ямал и их оптимизация в связи с нефтегазодобычей: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. С-Пб. 24 с.
18. *Тентюков М.П.* 2010. Геохимия ландшафтов равнинных тундр (на примере Ямала и Большеземельской тундры). Сыктывкар. 260 с.
19. *Головин А.В., Абрамов И.В.* 2014. Олени и газ: стратегии развития Ямала. — *Вестник археологии, антропологии и этнографии*. 4(27): 122–131. http://www.ipdn.ru/_private/a27/122-131.pdf
20. *Ильина И.С., Лапина Е.И., Лавренко Н.Н., Мельцер Л.И., Романова Е.А., Богоявленский Б.А., Махно В.Д.* 1985. Растительный покров Западно-Сибирской равнины. Новосибирск. 251 с.
21. *Природная среда Ямала*. 1995. Тюмень. Т. 2. 108 с.
22. *Сыроечковский Е.Е.* 1986. Северный олень. М. 256 с.
23. *Морозова Л.М., Магомедова М.А.* 2004. Структура растительного покрова и растительные ресурсы полуострова Ямал. Екатеринбург. 63 с.
24. *Васиуллина А.И., Московченко Д.В.* 2020. Оценка воздействия сжигания попутного нефтяного газа на таёжные ландшафты по данным анализа значений вегетационного индекса (NDVI). — *Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе*. 1(292): 14–21. [https://doi.org/10.33285/2411-7013-2020-1\(292\)-14-21](https://doi.org/10.33285/2411-7013-2020-1(292)-14-21)
25. *Перельман А.И.* 1975. Геохимия ландшафта. М. 341 с.
26. *Виноградов А.П.* 1962. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных горных пород земной коры. — *Геохимия*. 7: 555–571.

27. Добровольский В.В. 2003. Основы биогеохимии. М. 400 с.
28. Kabata-Pendias A. 2011. Trace elements in soils and plants. Boca Raton, FL, USA. 505 p. <https://doi.org/10.1201/b10158>
29. Московченко Д.В., Моисеева И.Н., Хозяинова Н.В. 2012. Элементный состав растений Уренгойских тундр. — Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 12: 130–136. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18050792>
30. Глазовская М.А. 1988. Геохимия природных и техногенных ландшафтов СССР. М. 328 с.
31. Добровольский В.В., Козаренко А.Е., Савельева Л.Е. 1986. Ландшафтно-геохимические особенности тундр побережья Баренцева моря. — В сб.: Геохимические исследования в лесных и тундровых ландшафтах. М. С. 3–13.
32. Опекунов А.Ю., Опекунова М.Г., Кукушкин С.Ю., Ганул А.Г. 2012. Оценка экологического состояния природной среды районов добычи нефти и газа в ЯНАО. — Вестник Санкт-Петербургского университета. Сер. 7. Геология. География. 4: 87–101. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18353646>
33. Ермохина К.А., Мяло Е.Г. 2013. Фитоиндикационное картографирование оползневых нарушений на центральном Ямале. — Известия Российской академии наук. Серия географическая. 5: 139–146. <https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/99/95>
34. Перельман А.И., Касимов Н.С. 1999. Геохимия ландшафта. М. 786 с.
35. Ванштейн Е.А. 1982. Некоторые вопросы физиологии лишайников. III. Минеральное питание. — Ботанический журнал. Т. 67. 5: 561–571. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19820505&rid=pdf_0005254
36. Хренов В.Я. 1993. Геохимическая экология растений северной тайги. — В сб.: Проблемы географии и экологии Западной Сибири. Тюмень. С. 137–143.
37. Кузьменкова Н.В., Кошелева Н.Е., Асадулин Э.Э. 2015. Тяжелые металлы в почвах и лишайниках тундровой и лесотундровой зон (северо-запад Кольского полуострова). — Почвоведение. 2: 244–256. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14100062>
38. Сухарева Т.А. 2016. Элементный состав талломов лишайника *Cladonia stellaris* в условиях атмосферного загрязнения. — Труды Карельского научного центра РАН. 4: 70–82. <http://journals.krc.karelia.ru/index.php/ecology/article/view/259/234>
39. Valeeva E.I., Moskovchenko D.V. 2002. Trace-element composition of lichens as an indicator of atmospheric pollution in northern West Siberia. — Polar Geography. 26(4): 249–269. <https://doi.org/10.1080/789610148>
40. Усачева А.А., Семенов И.Н., Мирошников А.Ю., Крупская В.В., Закусин С.В. 2016. Геохимические особенности арктических ландшафтов восточного побережья Новой Земли. — Вестник МГУ. Серия география. 6: 87–95. <https://vestnik5.geogr.msu.ru/jour/article/view/262>

Trace Elements in Forage Plants of Reindeer Pastures of the Yamal Peninsula

D. V. Moskovchenko^{a,*} and E. A. Romanenko^a

^aTyumen Scientific Centre SB RAS, Tyumen, Russia

*e-mail: moskovchenko1965@gmail.com

Abstract—As a result of studies conducted in the central part of the Yamal Peninsula, the trace element composition of plants constituting reindeer diet was studied. The content of 20 elements was determined in lichens, leaves of shrubs, dominant grass species, subshrubs, graminoids and sedges. Based on determination of the ash content in species, the concentration of trace elements in ash and absolutely dry matter was calculated. Compared to the Clarke of vegetation, the ash of Yamal plants is characterized by elevated concentrations of Mn, Ti, Zn, Ni, Ba, Co, Ga, Ag and decreased — Mo, Sn. There was an active accumulation of manganese and zinc in the leaves of shrubs, and a sharp deficiency of molybdenum in all plant groups. To assess the balance in trace elements intake by animals, it is more appropriate to calculate the element concentration on dry matter basis. For most plant species, the concentration of physiologically essential elements (Cu, Zn, Co) is at ecological optimum level. Bushy and leafy lichens, which are the major component of reindeer winter and early spring diet, are characterized by an extremely low content of trace elements, which deficiency should be balanced by green feed in the warm season.

Keywords: Western Siberia, Yamal Peninsula, deer pastures, trace element composition, vegetation, bioaccumulation factor

REFERENCES

1. Zuev S.M. 2015. [Reindeer husbandry in the Yamal-Nenets Autonomous Area: prospects and problems]. — Nauchnyj vestnik Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga. 3(88): 103–107. (In Russian) <http://magazine.arctic89.ru/wp-content/uploads/2018/05/вестник-3-88.pdf>
2. Kaz'min V.D., Abaturov B.D. 2011. Quantitative characteristics of nutrition in free-living reindeer (*Rangifer tarandus*) and the musk ox (*Ovibos moschatus*) on Vrangal Island. — Zoologicheskij zhurnal. 90(5): 616–623. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=16455987>
3. Kryazhimskij F.V., Maklakov K.V., Morozova L.M., Ektova S.N. 2011. System analysis of biogeocenoses of the Yamal Peninsula: simulation of the impact of large-scale reindeer breeding on the vegetation. — Russ. J. Ecol. 42(5): 351–361. <https://doi.org/10.1134/S1067413611050092>
4. Bogdanov V.D., Golovatin M.G. 2017. Anthrax in Yamal: an ecological view of traditional reindeer husbandry. — Russ. J. Ecol. 48(2): 95–100. <https://doi.org/10.1134/S1067413617020059>
5. Golovatin M.G., Morozova L.M., Ektova S.N. 2012. Effect of reindeer overgrazing on vegetation and animals of tundra ecosystems of the Yamal Peninsula. — Czech Polar Reports. 2(2): 80–91. <https://doi.org/10.5817/CPR2012-2-8>
6. Golovatin M.G., Morozova L.M., Ektova S.N., Paskhalny S.P. 2010. The change of tundra biota at the Yamal Peninsula (the North of the Western Siberia, Russia) in connection with anthropogenic and climatic shifts. — In.: Tundras: Vegetation, Wildlife and Climate trends. New York. P. 1–46. http://www.novapublishers.org/catalog/product_info.php?products_id=13389
7. Sariev A.KH., Cherbakova N.N., Derbenev K.V., Fedina E.V. 2019. Chemical composition of forage plants growing in the zone of industrial enterprises' influence. — The Bulletin of KrasGAU. 5: 68–74. (In Russian) http://www.kgau.ru/vestnik/2019_5/content/10.pdf
8. Novak G.V., Bodrova L.F. 2015. [Clinical and hematological indices of reindeers raised on different types of feeding under the conditions of Yamal]. — Izvestiya Orenburg State Agrarian University. 6(56): 116–118. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=25113556>
9. Moskovchenko D.V. 2013. [Ecogeochemistry of oil producing regions of Western Siberia]. Novosibirsk. 259 p. (In Russian)
10. Opekunova M.G., Opekunov A.Yu., Kukushkin S.Yu., Ganul A.G. 2019. Background contents of heavy metals in soils and bottom sediments in the North of Western Siberia. — Eurasian Soil Sc. 52(4): 380–395. <https://doi.org/10.1134/S106422931902011X>
11. Koval'skij V.V., Andrianova G.A. 1970. [Trace elements in the soils of the USSR]. Moscow. 182 p. (In Russian)
12. Agbalyan E.V., Listishenko A.A. 2017. Accumulation of pollutants (mercury and cadmium) in soil, plants and animals. — Nauchnyj vestnik Yamalo-Nenetskogo avtonomnogo okruga. 3(96): 4–10. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=34904650>
13. Podkorytov F.M. 1964. [Trace element composition of the main feed types of the Potapovsky experimental production farm of the Taimyr National District]. — In.: [Mikroelementy v sel'skom khozyajstve i meditsine Sibiri]. Krasnoyarsk. P. 47–49. (In Russian)
14. Tarkova M.D. 2007. [Migration of lead and cadmium in the trophic chain “soil-plant-reindeer” in the area of mining enterprises of Yakutia: on the example of the Oymyakonsky district: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci]. Yakutsk. 23 p. (In Russian)
15. Bashkin V.B. 2017. Biogeochemical cycles in tundra ecosystems of in areas impacted by gas industry facilities. — Geochem. Int. 55(10): 946–956. <https://doi.org/10.1134/S0016702917100020>
16. Ermilov O.M., Griva G.I., Moskvina V.I. 2002. [Impact of gas industry facilities on northern ecosystems and ecological stability of geotechnical complexes in cryolithozone]. Novosibirsk. 148 p. (In Russian)
17. Moskovchenko D.V. 1995. [Biogeochemical features of the landscapes of the Yamal Peninsula and their optimization in connection with oil and gas production: Abstr. ... Dis. Cand. (Geography) Sci]. Saint Petersburg. 24 p. (In Russian)
18. Tentyukov M.P. 2010. [Geochemistry of landscapes of plain tundra (on the example of Yamal and Bolshezemelskaya tundra)]. Syktyvkar. 260 p. (In Russian)
19. Golovnev A.V., Abramov I.V. 2014. Reindeer and gas: development strategies of Yamal. — Vestnik Arheologii, Antropologii i Etnografii. 4(27): 122–131. (In Russian) http://www.ipdn.ru/_private/a27/122-131.pdf
20. Il'ina I.S., Lapshina Ye.I., Lavrenko N.N., Mel'tser L.I., Romanova, Ye.A., Bogoyavlenskiy B.A., Makhno V.D. 1985. [Vegetation cover of the West Siberian plain.]. Novosibirsk. 251 p. (In Russian)
21. [Natural environment of Yamal]. 1995. Tyumen. Vol. 2. 108 p. (In Russian)
22. Syroechkovskij E.E. 1986. [Reindeer]. Moscow. 256 p. (In Russian)
23. Morozova L.M., Magomedova M.A. 2004. [Structure of vegetation cover and vegetation resources of the Yamal Peninsula]. Yekaterinburg. 63 p. (In Russian)
24. Vasiullina A.I., Moskovchenko D.V. 2020. Assessment of the impact of associated petroleum gas flaring on taiga landscapes based on an analysis of the vegetation index (NDVI). — Zashchita okruzhayushchey sredy v neftegazovom kom-

- plekse. 1(292): 14–21. (In Russian)
[https://doi.org/10.33285/2411-7013-2020-1\(292\)-14-21](https://doi.org/10.33285/2411-7013-2020-1(292)-14-21)
25. *Perel'man A.I.* 1975. [Landscape geochemistry]. Moscow. 341 p. (In Russian)
26. *Vinogradov A.P.* 1962. [Average content of chemical elements in the main types of igneous rocks of the earth's crust]. — *Geokhimiya*. 7: 555–571. (In Russian)
27. *Dobrovol'skij V.V.* 2003. [Fundamentals of biogeochemistry]. Moscow. 400 p. (In Russian)
28. *Kabata-Pendias A.* 2011. Trace elements in soils and plants. Boca Raton, FL, USA. 505 p.
<https://doi.org/10.1201/b10158>
29. *Moskovchenko D.V., Moiseeva I.N., KHozyainova N.V.* 2012. Microelement composition of plants from Urengoy tundra. — *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya*. 12: 130–136. (In Russian)
<https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18050792>
30. *Glazovskaya M.A.* 1988. [Geochemistry of natural and technogenic landscapes of the USSR]. Moscow. 328 p. (In Russian)
31. *Dobrovol'skij V.V., Kozarenko A.E., Savel'eva L.E.* 1986. [Landscape and geochemical features of the tundra of the Barents Sea coast]. — In.: [Geochemical studies in forest and tundra landscapes]. Moscow. P. 3–13. (In Russian)
32. *Opekunov A.Yu., Opekunova M.G., Kukushkin S.Yu., Ganul A.G.* 2012. [Assessment of the state of environment in the oil and gas development region of the Yamalo-Nenetsky Autonomous Region]. — *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta*. Ser. 7. Geologiya. Geografiya. 4: 87–101. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=18353646>
33. *Ermokhina K.A., Myalo E.G.* 2013. Phytoindication mapping of landslide disturbances in the Central Yamal. — *Izvestiya Rossiiskoi Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya*. 5: 139–146. (In Russian)
<https://izvestia.igras.ru/jour/article/view/99/95>
34. *Perel'man A.I., Kasimov N.S.* 1999. [Landscape geochemistry]. Moscow. 786 p. (In Russian)
35. *Vanstein E.A.* 1982. Some problems in lichen physiology. III. Mineral nutrition. — *Botanicheskij zhurnal*. 67(5): 561–571. (In Russian) http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19820505&rid=pdf_0005254
36. *Khrenov V.YA.* 1993. [Geochemical ecology of plants of the northern taiga]. — In.: [Problems of geography and ecology of West Siberia]. Tyumen. P. 137–143. (In Russian)
37. *Kuz'menkova N.V., Kosheleva N.E., Asadulin E.E.* 2015. [Heavy metals in soils and lichens of tundra and forest tundra zones (northwest of the Kola Peninsula)]. — *Pochvovedenie*. 2: 244–256. (In Russian).
<https://doi.org/10.7868/S0032180X14100062>
38. *Sukhareva T.A.* 2016. Elemental composition of thalli of the lichen *Cladonia stellaris* under air pollution. — *Transactions of KarRC RAS*. 4: 70–82. (In Russian) <http://journals.krc.karelia.ru/index.php/ecology/article/view/259/234>
39. *Valeeva E.I., Moskovchenko D.V.* 2002. Trace-element composition of lichens as an indicator of atmospheric pollution in northern West Siberia. — *Polar Geography*. 26(4): 249–269.
<https://doi.org/10.1080/789610148>
40. *Usacheva A.A., Semenov I.N., Miroshnikov A.YU., Krupskaya V.V., Zakusin S.V.* 2016. Geochemical features of the Arctic tundra landscapes of the Novaya Zemlya eastern coast of. — *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seriya 5, Geografiya*. 6: 87–95. (In Russian) <https://vestnik5.geogr.msu.ru/jour/article/view/262>

БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

ANTIALLERGIC ACTIVITY OF *MATRICARIA DISCOIDEA* HERB (ASTERACEAE)

© 2021 N. V. Lapava*

Vitebsk State Order of People's Friendship Medical University, Vitebsk, Republic of Belarus

*e-mail: natallia_karazhan@tut.by

Received February 22, 2020

Revised July 1, 2021

Accepted September 14, 2021

It has been established that *Matricaria discoidea* herb infusion containing flavonoids and polysaccharides, at doses of 100, 200 and 400 mg/kg, has a pronounced antiallergic effect on compound 48/80-induced model anaphylactoid reaction. The Weigle index in the study groups was 0.7–1.6. The median effective dose (ED_{50}) was 111.7 mg/kg.

Keywords: *Matricaria discoidea* herb, compound 48/80, antiallergic activity

DOI: 10.31857/S0033994621040075

Matricaria discoidea DC. (syn. *Chamomilla suaveolens* (Pursch) Rydb.) is a species widespread in the Republic of Belarus. It is known that the flowers and herb of *M. discoidea* contain essential oils, in which myrcene, β -farnesene and geranylacetate prevail and polysaccharides, coumarins, hydroxycinnamic and chlorogenic acids and flavonoids [1–4] are found.

Whereas the plant raw material is readily available, and its chemical composition has been studied in detail, there is no available data on pharmacological activity of *M. discoidea*.

The presence in *M. discoidea* of flavonoids as one of the dominant groups of biologically active substances suggests that, as in the case of other species [5, 6], it can exhibit anti-allergic activity.

The aim of this work was to study the anti-allergic activity of *M. discoidea* herb infusion on compound 48/80-induced model anaphylactoid reaction.

MATERIALS AND METHODS

The research was focused on the study of *Matricaria discoidea* herb infusion. Plant raw material was harvested at the stage of massive flowering in summer 2018 near the city of Bobruisk (the Republic of Belarus) in a field at least 500–700 m from a local road.

M. discoidea herb infusion was prepared using plant raw material with a particle size of 1 mm and purified water, at plant raw material to water ratio P 1.5 : 100. The herb was infused for 15 minutes. The resulting infusion of *M. discoidea* herb was studied for the content of flavonoids and polysaccharides.

The assay of flavonoids in terms of quercetin was carried out according to the following procedure:

1.0 mL of a 10 g/L aluminum chloride solution in alcohol (95%, v/v) P was added to 2.0 mL of *M. discoidea* herb infusion and diluted with ethanol (95%, v/v) P to a volume of 25.0 mL. After 20 min, the absorbance of the test solution was measured at 430 nm. As compensation liquid, 2.0 mL of the studied infusion adjusted with ethanol (95%, v/v) P to a volume of 25.0 mL was used.

Assay of polysaccharides was carried out as follows: 75 mL of ethanol (95%, v/v) P was added to 25.0 mL of *M. discoidea* herb infusion, mixed and heated in a water bath at 60°C for 5 min. The supernatant was filtered through a pre-weighed filter. The filter with the precipitate of polysaccharides was dried and weighed.

The resulting infusion of *M. discoidea* herb contained 10.41 ± 2.24 mg/mL flavonoids and 4.93 ± 0.57 mg/mL polysaccharides.

To conduct pharmacological studies, the resulting infusion was evaporated. The dry residue was dissolved in purified water P to obtain extract in sample concentrations of 100, 200 and 400 mg/kg. Purified water P was used as a placebo.

Bidens tripartita herb was used for a comparative assessment of the pharmacological activity. This medicinal plant is widely recognized for its anti-allergic properties, and as well as *M. discoidea* herb, contains flavonoids and polysaccharides as main groups of biologically active substances. *B. tripartita* herb infusion was prepared as described for *M. discoidea* herb. The resulting dosage form contained 8.16 ± 1.07 mg/mL of flavonoids and 3.40 ± 0.17 mg/mL of polysaccharides.

The herb infusion of *B. tripartita*, the recognized anti-allergic medicinal plant, was used as a reference medicine in the same doses.

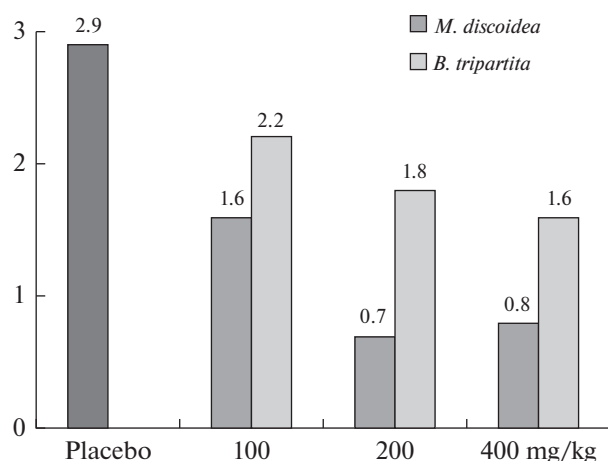


Fig. 1. Weigle index of *Matricaria discoidea* herb infusion, *Bidens tripartita* herb infusion and placebo. X-axis – group of animals; y-axis – Weigle index.

Anti-allergic activity was studied using the model of anaphylactoid reaction induced by compound 48/80 in male outbred mice with weight of 30–35 g, 10 animals in a group [7].

The severity of the anaphylactoid reaction was expressed in Weigle indices (I) [8], which were calculated according to equation:

$$I = \frac{N \times 4 + N1 \times 3 + N2 \times 2 + N3}{N + N1 + N2 + N3 + N4},$$

where: *I* – the Weigle index, *N* – the number of dead animals, *N1* – the number of animals which developed acute anaphylactoid reaction lasting at least 30 minutes, *N2* – the number of animals which developed moderate anaphylactoid reaction lasting more than 15 minutes, but less than 30 minutes, *N3* – the number of animals which developed weak anaphylactoid reaction lasting no more than 15 minutes, *N4* – animals which did not show signs of anaphylactoid reaction.

The animals were obtained from the Rappolovo nursery of the Russian Academy of Medical Sciences and kept in the vivarium of the Vitebsk State Medical University in accordance with the established require-

ments. The work complied with the requirements for humane use of experimental animals.

Statistical processing of the results was carried out using the computer program “Statistica Advanced 10.0”.

RESULTS AND DISCUSSION

In the study groups receiving *M. discoidea* herb infusion, its antiallergic effect was dose-dependent. In group receiving 100 mg/kg of *M. discoidea* herb infusion, two animals were active, showing no signs of anaphylactoid reaction (decreased motor activity, rapid heartbeat, shortness of breath, convulsions). Other animals developed weak to moderate anaphylactoid reaction (Table 1). All animals of this group survived.

In the group receiving 200 mg/kg of *M. discoidea* herb infusion, the effect of compound 48/80 was more easily tolerated: in five animals out of 10, visible changes in the activity were not observed, signs of anaphylactoid reaction were absent. In the remaining animals, signs of weak anaphylactoid reaction prevailed.

Among animals, that received 400 mg/kg of *M. discoidea* herb infusion, signs of anaphylactoid reaction were not observed in 50% of animals, one animal died 15 minutes after administration of compound 48/80, and remaining animals developed a weak anaphylactoid reaction.

In all studied placebo groups, the anaphylactoid reaction was pronounced. The animals developed moderate and strong anaphylactoid reaction, three animals died after 15–30 minutes.

To compare antiallergic effect in groups receiving *M. discoidea* herb infusion and reference medicine, Weigle index was calculated (see the Fig. 1).

An analysis of the results shows that the Weigle index in the groups receiving *M. discoidea* herb infusion was lower than in placebo group and had a dose-dependent character described by second degree polynomial equation ($y = 0.00003x^2 - 0.0165x + 2.9191$; $r = 0.9993$). The median effective dose (ED_{50}) was 111.7 mg/kg.

The Weigle index in groups receiving the reference medicine – *Bidens tripartita* herb infusion, was also

Table 1. The severity of anaphylactoid reaction in animals of different groups

Group		No anaphylactoid reaction	Weak anaphylactoid reaction (5–15 min)	Moderate anaphylactoid reaction (15–30 min)	Severe anaphylactoid reaction (more than 30 min)	Died
<i>Matricaria discoidea</i> herb infusion	100 mg/kg	2	2	4	2	–
	200 mg/kg	5	4	–	1	–
	400 mg/kg	5	4	–	–	1
<i>Bidens tripartita</i> herb infusion	100 mg/kg	–	1	6	3	–
	200 mg/kg	1	4	2	2	1
	400 mg/kg	2	3	3	1	1
Placebo		–	–	4	3	3

lower than in placebo group and had a dose-dependent character described by the second degree polynomial equation ($y = 0.00001x^2 - 0.0079x + 2.8918$; $r = 0.9996$). The median effective dose (ED_{50}) of the reference medicine was 503.8 mg/kg.

Thus, *M. discoidea* herb infusion exceeded the reference medicine 4.5 times by the exhibited antiallergic activity.

CONCLUSION

The antiallergic activity of *Matricaria discoidea* herb infusion was studied using compound 48/80-in-

duced model anaphylactoid reaction. It was shown that *M. discoidea* herb infusion containing flavonoids and polysaccharides in the studied doses has a pronounced anti-anaphylactoid effect, the ED_{50} is 111.7 mg/kg and exceeded that for infusion of *Bidens tripartita* herb by 4.5 times.

ACKNOWLEDGMENTS

The author is grateful to Yu.O. Ovchinnikova for her help in harvesting medicinal raw plant material and performing phytochemical research.

REFERENCES

1. Loomis T.F., Ma C., Daneshmand M. 2004. Medicinal plants and herbs of Newfoundland. Part 1. Chemical constituents of the aerial part of pineapple weed (*Matricaria matricarioides*). — DARU. 12(4): 131–135. <http://daru.tums.ac.ir/index.php/daru/article/view/215>
2. Orav A., Sepp J., Kailas T., Müürisepp M., Arak E., Raal A. 2010. Composition of essential oil of aerial parts of *Chamomilla suaveolens* from Estonia. — Natural Product Communications. 5(1): 133–136. <https://doi.org/10.1177/1934578X1000500131>
3. Raal A., Püssa T., Sepp J., Malmiste B., Arak E. 2011. Content of phenolic compounds in aerial parts of *Chamomilla suaveolens* from Estonia. — Natural Product Communications. 6(8): 1107–1110. <https://doi.org/10.1177/1934578X1100600814>
4. Lopes D., Kolodziejczyk P.P. 2005. Essential oil composition of pineapple-weed (*Matricaria discoidea* DC.) grown in Canada. — J. Essential Oil Bearing Plants. 8(2): 178–182. <https://doi.org/10.1080/0972060X.2005.10643440>
5. Inoue T., Sugimoto Y., Masuda H., Kamei C. 2002. Antiallergic effect of flavonoid glycosides obtained from *Mentha piperita* L. — Biol. Pharm. Bull. 25(2): 256–259. <https://doi.org/10.1248/bpb.25.256>
6. Karazhan N.V., Yanchanka U.V., Buzuk G.N. 2014. Influence flavonoids and polysaccharides of bur-marigold on stabilizing mast cells *in vitro*. — Vestnik farmatsii. 3(65): 100–104. (In Russian). <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=22586330&>
7. Horiuchi M., Seyama Y. 2006. Antiinflammatory and antiallergic activity of *Bidens pilosa* L. var. *radiata* Scherff. — J. Health Science. 52(6): 711–717. <https://doi.org/10.1248/jhs.52.711>
8. Ivashchenko A.V., Kadieva M.G., Kravchenko D.V., Lavrovskii Ya.V., Mit'kin O.D., Saslimov R.M., Fedotov Yu.A. 2010. Antiallergic properties of a new γ -carboline derivative. — Experimental and Clinical Pharmacology. 73(3): 28–30. (In Russian). <http://ekf.folium.ru/index.php/ekf/article/view/478>

Противоаллергическая активность травы *Matricaria discoidea* (Asteraceae)

Н. В. Лапова*

Витебский государственный ордена Дружбы народов медицинский университет, г. Витебск, Республика Беларусь

*e-mail: natallia_karazhan@tut.by

Аннотация—Установлено, что чай из травы *Matricaria discoidea*, содержащий флавоноиды и полисахариды, в дозах 100, 200 и 400 мг/кг обладает выраженным противоаллергическим эффектом на модели анафилактической реакции, индуцированной соединением 48/80. Индекс Weigle в исследуемых группах составил 0.7–1.6. Полуэффективная доза ED_{50} равна 111.7 мг/кг.

Ключевые слова: трава *Matricaria discoidea*, соединение 48/80, противоаллергическая активность

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность Ю.О. Овчинниковой за помощь в сборе лекарственного растительного сырья и проведении фитохимических исследований.