СОДЕРЖАНИЕ

Том 57, вып. 3, 2021

ОБЗОРЫ

Фруктозосодержащие углеводы растений: биологическая активность и использование в медицине

Е. С. Васфилова

195

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Ресурсы полезных растений и растительных сообществ

Влияние эколого-ценотических факторов на ресурсные параметры *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в подзоне южной тайги (Кировская область)

Н. Ю. Егорова, Т. Л. Егошина

211

Урожайность и питательная ценность кормовой массы фитоценозов лесопастбищ на песках Терско-Кумского междуречья

Л. П. Рыбашлыкова, С. Н. Сивцева, Т. Ф. Маховикова

224

Структура популяций растений

Онтогенетическая структура и оценка состояния ценопопуляций *Alyssum lepense* (Brassicaceae) в Центральной Якутии

В. В. Семенова, Н. С. Данилова

233

Интродукция ресурсных видов

Итоги интродукции *Pinus pumila* (Pinaceae) в условиях Карельского перешейка (Ленинградская область)

Л. П. Трофимук, Р. К. Пузанский, А. В. Карамышева

245

Антропогенное воздействие на растительные ресурсы

Мониторинг состояния древесных растений в сосняках черничных при загрязнении выбросами Сыктывкарского лесопромышленного комплекса (Республика Коми)

Е. А. Робакидзе, Н. В. Торлопова, К. С. Бобкова, С. И. Наймушина

260

Компонентный состав ресурсных видов

Фенольные соединения некоторых видов рода *Saussurea* (Asteraceae) Горного Алтая

Е. А. Кастерова, Л. Н. Зибарева, А. С. Ревушкин, Е. А. Пяк

275

История науки

Коллекция деревьев и кустарников Ботанического сада Петра Великого БИН РАН до и после Великой Отечественной войны

Г. А. Фирсов

283

Contents

Vol. 57, issue 3, 2021

REVIEW

Fructose-Containing Carbohydrates from Plants: Biological Activity and Therapeutic Applications

E. S. Vasfilova

195

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Resources of Useful Plants and Plant Associations

Effect of Eco-Coenotic Factors on the Resources of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) in Southern Taiga Subzone (Kirov Region)

N. Yu. Egorova, T. L. Egoshina

211

Forage Productivity and Nutritive Value of Silvopasture Phytocenoses on the Sands of the Terek-Kuma Lowland

L. P. Rybashlykova, S. N. Sivceva, T. F. Mahovikova

224

Structure of Plant Populations

Ontogenetic Structure and Assessment of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) Coenopopulations in the Central Yakutia

V. V. Semenova, N. S. Danilova

233

Introduction of Resource Species

Results *Pinus pumila* (Pinaceae) Introduction in the Karelian Isthmus (Leningrad Region)

L. P. Trofimuk, R. K. Puzansky, A. V. Karamysheva

245

Anthropogenic Influence on Plant Resources

Monitoring the State of Woody Plants in Bilberry Pine Forests Affected by Emissions from Mondi Syktyvkar Timber Industry Complex (Komi Republic)

E. A. Robakidze, N. V. Torlopova, K. S. Bobkova, S. I. Naimushina

260

Component Composition of Resource Species

Phenolic Compounds in Some Rare *Saussurea* (Asteraceae) Species Growing in Mountain Altai

E. A. Kasterova, L. N. Zibareva, A. S. Revushkin, E. A. Pyak

275

History of Science

Collection of Trees and Shrubs in Peter the Great Botanical Garden (BIN RAS) before and after the Second World War

G. A. Firsov

283

ФРУКТОЗОСОДЕРЖАЩИЕ УГЛЕВОДЫ РАСТЕНИЙ: БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МЕДИЦИНЕ

© 2021 г. Е. С. Васфилова*

Ботанический сад Уральского отделения РАН, г. Екатеринбург, Россия

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

Поступила в редакцию 30.12.2020 г.

После доработки 08.02.2021 г.

Принята к публикации 10.05.2021 г.

Проанализированы особенности химического строения фруктозосодержащих углеводов растений (фруктанов) и их распространение в растительном мире. У этих соединений выявлены разнообразные типы биологической активности, что связано с их физико-химическими особенностями. Они влияют на различные физиологические и биохимические процессы в организме человека, приводя к улучшению здоровья и снижению риска многих заболеваний. Наиболее важной физиологической функцией фруктанов является их пребиотическая активность. Они способны улучшать состав микрофлоры толстой кишки и слизистой оболочки кишечника, увеличивая количество полезных для здоровья бактерий и уменьшая количество потенциально вредных микроорганизмов; усиливать физиологические функции микрофлоры; создавать условия для благополучия кишечника и улучшения здоровья организма. Благодаря модификации кишечной микробиоты, а также с помощью некоторых дополнительных механизмов, фруктаны могут оказывать благотворное влияние на иммунную функцию, снижать риск развития различных воспалительных процессов, уменьшать вероятность развития опухолей при воздействии канцерогенов. Эти соединения благотворно влияют на углеводный и липидный обмен, способствуя снижению уровня глюкозы в крови, уменьшая содержание в крови общего холестерина, липопротеинов низкой и очень низкой плотности и повышая уровень липопротеинов высокой плотности. Они являются низкокалорийными пищевыми продуктами, и их использование в пище снижает опасность развития ожирения. Фруктаны способствуют повышению абсорбции кальция и увеличению плотности костной ткани, снижая риск развития остеопороза. Они защищают организм от окислительного стресса, кишечных инфекций и инвазий различных паразитов.

Ключевые слова: фруктаны, инулин, биологическая активность, использование в медицине

DOI: 10.31857/S0033994621030109

Фруктозосодержащие углеводы (фруктаны) — довольно распространенные метаболиты растений, играющие большую роль в их жизнедеятельности, а также представляющие интерес для использования в медицине и пищевой промышленности. Они издавна рассматривались как резервные углеводы, запасные питательные вещества для растений. Это легко мобилизуемый источник энергии, который используется в начальный период развития побегов и листьев или для восстановления нормального метаболизма после повреждения надземной части растения. В последние десятилетия выявлены другие важные функции фруктанов: это многофункциональные молекулы, обеспечивающие ответ на стресс, выполняющие роль сигнальных молекул при стрессовых воздействиях, действующие как стабилизаторы мембран; они имеют большое значение для адаптации растений к неблагоприят-

ным воздействиям среды, в первую очередь к водному дефициту (засухе), а также к низким температурам и засолению [1, 2 и др.].

Растительные полисахариды широко используются в медицине. Но, если раньше они применялись, главным образом, в качестве вспомогательных средств (формообразователей, загустителей, стабилизаторов, эмульгаторов, наполнителей и т.д.), то в настоящее время они рассматриваются как биологически активные вещества. Фруктаны содержатся примерно в 5% от общего количества официальных в России видов лекарственных растений [3¹]. У них выявлены разнообразные типы фармакологической активности, в связи с чем они находят широкое применение в медицине и

¹ Оленников Д.Н., Кащенко Н.И. 2014. Полисахариды. Современное состояние изученности: экспериментально-научнометрическое исследование. — Химия растительного сырья. 1: 5–26. <https://doi.org/10.14258/jcprpm.1401005>

используются для производства лекарственных и профилактических средств [4²]. Показано, что они влияют на различные физиологические и биохимические процессы в организме человека, приводя к улучшению здоровья и снижению риска многих заболеваний [5].

Фруктаны широко используются и в пищевой промышленности — для модификации текстуры продуктов, как заменители жира, низкокалорийные подсластители и др. [6]. Безопасность этих соединений для использования оценивалась многими законодательными органами во всем мире. В большинстве стран эти соединения считаются ингредиентами, которые можно использовать без ограничений в пищевых рецептурах. Однако в больших дозах (20 г в день) они могут вызвать дискомфорт в кишечнике и способствовать развитию воспалительных процессов и синдрома раздраженного кишечника в связи с накоплением диоксида углерода, водорода, метана (в процессе ферментации кишечными бактериями) и усилением метеоризма [7, 8]. Может наблюдаться также нарушение нормального функционирования печени (холестаз, повреждение гепатоцитов) из-за избыточного накопления ацетата и бутирата. Соответствующие дозы фруктанов варьируются в широких пределах от человека к человеку, а также зависят от типа пищи [9].

Тем не менее, широкий спектр биологической активности фруктанов дает возможность использовать их для лечения и профилактики многих заболеваний и патологических состояний. Целью данной работы явился анализ разнообразных типов биологической активности фруктанов, особенностей и перспектив применения этих соединений в медицине.

Особенности строения и распространение фруктозосодержащих углеводов

Фруктозосодержащие углеводы представляют собой соединения, состоящие из молекул фруктозы, связанных в линейные или разветвленные цепи. Длина такой цепи (степень полимеризации) может колебаться в широких пределах, от 2 до 60 молекул фруктозы, иногда до 200 (у бактерий фруктаны могут состоять из значительного большего количества мономеров, до 20000 и более [10, 11]).

Фруктаны присутствуют примерно у 15% видов покрытосеменных растений мировой флоры [12]. Двудольные растения (из семейств Asteraceae,

Campanulaceae, Boraginaceae и некоторых других), а также некоторые однодольные (из семейств Amaryllidaceae, Asparagaceae) содержат фруктаны типа инулина (inulin-type fructans, ITF), у которых молекулы фруктозы расположены в линейной цепи и связаны между собой $\beta(2-1)$ -связями [1, 10, 13] (табл. 1). Длина такой цепи может быть различной. У олигофруктанов (фруктоолигосахаридов) степень полимеризации (DP) варьирует от 3 до 10, в среднем она равна 4 (некоторые исследователи используют термин фруктоолигосахариды (FOS) только для фруктанов с DP 3–5). У полифруктанов (длинноцепочечный или высокомолекулярный инулин, inulin HP) она колеблется от (10)11 до 60, в среднем равна 25 [11, 14]. Следует отметить, что некоторые авторы под термином “инулин” (inulin) понимают все линейные фруктаны с $\beta(2-1)$ -связями со степенью полимеризации от 2 до 60.

В тех случаях, когда молекулы фруктозы также расположены в линейной цепи, но связаны между собой $\beta(2-6)$ -связями, образуются фруктаны типа левана (levan-type, phlein). При одновременном наличии в молекуле связей $\beta(2-1)$ и $\beta(2-6)$ возникают разветвленные цепи (graminan-type) [1, 10, 13] (табл. 1).

Субстратом для синтеза фруктанов в подавляющем большинстве случаев является сахароза [2] — димер, состоящий из одной молекулы глюкозы и одной молекулы фруктозы. В этих случаях фруктаны всегда содержат молекулу глюкозы. У описанных выше типов фруктанов она является терминальной (концевой), поскольку в процессе синтеза новая молекула фруктозы присоединяется к фруктозному остатку сахарозы. Но у ряда фруктанов новая молекула фруктозы присоединяется к глюкозному остатку молекулы сахарозы, и глюкоза при этом оказывается в середине полимерной цепи [11]. В этом случае образуются линейные фруктаны типа нео-инулина (со связями $\beta(2-1)$), нео-левана (со связями $\beta(2-6)$), а также разветвленные фруктаны со связями обоих типов (агавины, характерные для видов рода *Agave* L.) (табл. 1).

В научной литературе для фруктанов с наличием глюкозы в образующейся полимерной цепи часто используется термин “глюкофруктаны”. Однако, известны фруктаны, не содержащие глюкозы (Fn-type), синтез которых происходит без участия сахарозы (табл. 1).

Разнообразное применение фруктанов связано с их физико-химическими особенностями [15]. В частности, молекулы инулина характеризуются большей эластичностью по сравнению с другими полисахаридами, поскольку состоят из мономеров фруктозы в фуранозной форме, более гибкой, чем пиранозное кольцо. При этом, как считают М.А. Mensink et al. [15], более высокая степень полимеризации определяет повышенное

² 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. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2005/01/krishtanova.pdf>

Таблица 1. Разнообразие химического строения растительных фруктанов
Table 1. Variety in plant fructans chemical structure

Тип фруктанов Fructan types	Характер связи между мономерами фруктозы The type of bond between fructosyl units	Наличие остатка глюкозы Presence of the glucosyl residue	Положение остатка глюкозы Position of the glucosyl residue	Характер полимерной цепи Polymer chain character
Инулин Inulin-type	$\beta(2-1)$	+	Терминальное Terminal	Линейная Linear
Леван Levan-type, phlein	$\beta(2-6)$	+	»	»
Граминан Graminan-type	$\beta(2-1), \beta(2-6)$	+	»	Разветвленная Branched
Нео-инулин Neo-inulin	$\beta(2-1)$	+	Посреди цепи In the middle of the chain	Линейная Linear
Нео-леван Neo-levan	$\beta(2-6)$	+	»	»
Агавин Agavin	$\beta(2-1), \beta(2-6)$	+	»	Разветвленная Branched
Инуло-п-озе (Fn-type)	$\beta(2-1)$	–	Отсутствует Is absent	Линейная Linear

значение полифруктанов (инулина) для медицины, по сравнению с олигофруктанами.

В ряде работ [2, 4, 5, 12, 16, 17 и др.] приводятся сведения о видах, богатых фруктанами (табл. 2). В настоящее время наиболее активно используются фруктаны инулинового типа, основными источниками которых являются корни цикория обыкновенного (*Cichorium intybus* L.) и топинамбура (иерусалимский артишок, подсолнечник клубненосный – *Helianthus tuberosus* L.) [5, 14]. Наряду с этим идет активное изучение новых перспективных видов растений, богатых этими биологически активными веществами, для использования в медицине, фармации, а также пищевой промышленности.

Фруктаны как пребиотики

Наиболее важной физиологической функцией фруктанов является их пребиотическая активность. В организме человека и животных они избирательно стимулируют рост полезных микроорганизмов в кишечнике, действуя как пребиотики [18, 19]. Кишечная микрофлора имеет большое значение для усвоения питательных веществ, детоксикации ряда метаболитов, регуляции моторики желудочно-кишечного тракта, белкового, липидного и углеводного обмена, синтеза витаминов, защиты от канцерогенов и т.д. [20³].

Фруктаны не перевариваются и не усваиваются в верхних отделах желудочно-кишечного тракта,

т.к. пищеварительные ферменты не способны гидролизовать связи между мономерами фруктозы в молекулах фруктанов из-за их β -конфигурации; эти соединения устойчивы к гидролитической активности ферментов слюны и тонкого кишечника, которые специфичны в отношении α -гликозидных связей [5, 6, 14, 21]. Особенностью фруктанов, определяющей их пребиотический эффект как у взрослых, так и у детей, является то, что они избирательно ферментируются микрофлорой толстого кишечника человека, стимулируя рост популяций полезных для здоровья человека бифидобактерий (*Bifidobacterium*), а также лактобактерий (*Lactobacillus*) и способствуя созданию оптимальных условий для их роста и жизнедеятельности [18, 22–24]. Как показал ряд исследователей [25, 26 и др.], благотворное влияние олиго- и полифруктанов обуславливает способность бифидобактерий изменять среду толстой кишки путем ингибирования роста патогенной микрофлоры, успешной конкуренции за субстраты или места адгезии в эпителии кишечника и стимуляции иммунной системы. В частности, рост *Bifidobacterium infantis* подавляет развитие патогенных микроорганизмов: *Escherichia coli*, *Clostridium perfringens* и др., что связано со снижением pH в просвете кишечника в результате ферментации инулина. При этом пребиотический эффект фруктанов проявляется как в отношении микрофлоры просвета кишечника, так и его слизистой оболочки [14].

В работах G.R. Gibson et al. [25], M.B. Roberfroid et al. [27] отмечалось, что бифидогенный эффект в равной степени характерен как для олигофруктанов, со степенью полимеризации от 2 до

³ Бельмер С.В., Гасилина Т.В. 2010. Пребиотики, инулин и детское питание. — Вопросы современной педиатрии. 9(3): 121–125. <https://vsp.spr-journal.ru/jour/article/view/902>

Таблица 2. Важнейшие источники фруктанов
Table 2. Plant species accumulating fructans in significant quantities

Вид Species	Преобладающий тип фруктанов Predominant fructan types
Класс Двудольные Dicotyledones	
Семейство Asteraceae Family Asteraceae	
<i>Arctium lappa</i> – Лопух большой Greater burdock	Инулин Inulin
<i>Cichorium intybus</i> – Цикорий обыкновенный Chicory	»
<i>Cynara scolymus</i> – Артишок посевной Globe artichoke	»
<i>Dahlia pinnata</i> – Георгина перистая Garden dahlia	»
<i>Helianthus tuberosus</i> – Подсолнечник клубненосный Topinambour	»
<i>Taraxacum officinale</i> – Одуванчик лекарственный Dandelion	»
Семейство Boraginaceae Family Boraginaceae	
<i>Symphytum officinale</i> – Окопник лекарственный Comfrey	»
Семейство Campanulaceae Family Campanulaceae	
Виды родов Колокольчик, Колокольник <i>Campanula</i> spp., <i>Codonopsis</i> spp.	»
Класс Однодольные Monocotyledones Семейство Amaryllidaceae Family Amaryllidaceae	
Виды рода Лук (<i>Allium</i>) <i>Allium</i> spp.	Нео-инулин, нео-леван Neo-inulin, neo-levan
Семейство Asparagaceae Family Asparagaceae	
<i>Asparagus officinalis</i> – Спаржа лекарственная Garden asparagus	Инулин, нео-инулин Inulin, neo-inulin
Виды рода Агава (<i>Agave</i>) <i>Agave</i> spp.	Агавин, нео-инулин, нео-леван Agavin, neo-inulin, neo-levan

Таблица 2. Окончание

Вид Species	Преобладающий тип фруктанов Predominant fructan types
Семейство Asphodelaceae Family Asphodelaceae	
<i>Aloe vera</i> – Алоэ настоящее True aloe	Инулин, нео-инулин, нео-леван Inulin, neo-inulin neo-levan
Семейство Poaceae Family Poaceae	
<i>Avena sativa</i> – Овес посевной Oats	Нео-инулин, нео-леван Neo-inulin, neo-levan
Виды рода Райграс (<i>Lolium</i>) <i>Lolium</i> spp.	Нео-леван Neo-levan
<i>Triticum aestivum</i> – Пшеница мягкая Wheat	Граминан Graminan

6–7, так и для суммы фруктанов со степенью полимеризации от 2 до 60. Однако, по данным E. Asto et al. [28], высокомолекулярные фруктаны оказывали значительно более выраженное положительное влияние на кишечную микрофлору, увеличивая ее разнообразие и ацидификационную активность, чем олигофруктаны (со степенью полимеризации от 2 до 8). По мнению G. Kelly [6], степень полимеризации оказывает определенное влияние на метаболические процессы; ферментация олигофруктанов, по-видимому, происходит, главным образом, в проксимальной части толстой кишки, где они более метаболически активны [29, 30], тогда как длинноцепочечные фруктаны ферментируются и оказывают выраженное влияние на популяции бактерий в дистальной части толстой кишки. Ряд исследователей рекомендуют использовать комбинацию фруктанов с различной степенью полимеризации для достижения наибольшего пребиотического эффекта [19].

В результате деятельности бифидо- и лактобактерий фруктаны превращаются в короткоцепочечные жирные кислоты (SCFA) и молочную кислоту. Эти продукты представляют собой субстрат для полезной кишечной микрофлоры, а также ослабляют гнилостные процессы в кишечнике [31], способствуют синтезу фолиевой кислоты, витаминов группы В [21].

Эффективность фруктанов при заболеваниях желудочно-кишечного тракта

Исследования на животных моделях и на людях показали, что пребиотическое действие фруктанов типа инулина снижает риск развития различных воспалительных процессов в желу-

дочно-кишечном тракте, гастроэнтеритов, а также кишечных инфекций; уменьшает частоту аллергических симптомов, таких как атопическая экзема [26, 32, 33].

Изменение состава кишечной микрофлоры под действием фруктанов, связанное с увеличением количества бактерий, продуцирующих короткоцепочечные жирные кислоты (ацетат, пропионат, бутират), и соответствующим возрастанием их концентрации обуславливает противовоспалительное действие. Исследования на животных моделях показывают пользу $\beta(2-1)$ -фруктанов для лечения воспалительных процессов кишечника [32] и алкогольной болезни печени [34]. Воспаление, вызванное диетой с высоким содержанием жиров, связано с секрецией эндотоксина; инулин может снизить эндотоксемию за счет увеличения доли *Bifidobacterium* и *Lactobacillus* и ингибирования ими секреции эндотоксина, что может препятствовать развитию воспалительного процесса [35]. При этом действие фруктанов с высокой степенью полимеризации является более выраженным, чем олигофруктанов.

Продукты жизнедеятельности бифидо- и лактобактерий оказывают также выраженное слабительное действие, увеличивая частоту и массу стула, регулируя его консистенцию, понижая pH [25, 26, 36].

Показано, что фруктаны типа инулина из корней *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. оказывали противоязвенное действие, ингибируя развитие вызванной этанолом острой язвы желудка у крыс, что, очевидно, было связано с усилением антиоксидантных и противовоспалительных эффектов [37].

Использование фруктанов типа инулина оказалось эффективным для лечения язвенного колита, причем в достаточно высоких дозах — 15 г ежедневно [38]. Улучшение состояния больных было связано с общим увеличением продукции короткоцепочечных жирных кислот и их производных, в частности бутирата, что отрицательно коррелировало с интенсивностью воспалительного процесса. Наблюдалось также увеличение численности *Bifidobacteriaceae* и *Lachnospiraceae*, но эти сдвиги не коррелировали с улучшением показателей заболевания. Вероятно, изменение метаболизма микробиоты кишечника под действием пребиотиков оказалось более существенным для лечения язвенного колита, чем изменение ее состава.

He et al. [39] изучали влияние фруктанов инулинового типа с различной степенью полимеризации на лечение экспериментально индуцированного острого панкреатита у мышей. Длинноцепочечные фруктаны уменьшали повреждения поджелудочной железы: понижались уровни амилазы и липазы в сыворотке, активность поджелудочной миелопероксидазы, восстанавливалась ассоциированная с острым панкреатитом дисфункция кишечного барьера.

Использование инулина способствует повышению устойчивости к бактериальным и вирусным инфекциям пищеварительной системы, а также к инвазиям различных паразитов [32, 40]. Так, олигофруктаны корней ячменя способны предотвратить кишечную инфекцию, вызванную *Salmonella typhimurium* у мышей [41]; этот эффект, очевидно, связан с усилением неспецифического иммунитета (улучшением иммунологического кишечного барьера).

Добавление фруктоолигосахаридов (FOS) к культурам *Pseudomonas aeruginosa* штамма PAO1 ингибировало их рост и образование биопленки, которая определяет устойчивость этого патогенного микроорганизма к антибиотикам; выработка основного фактора вирулентности экзотоксина А снижалась при обработке FOS, что позволяет предположить, что FOS может влиять на синтез и/или секрецию экзотоксинов [42].

Существуют убедительные доказательства того, что фруктаны инулинового типа могут снизить частоту и продолжительность некоторых инфекций у младенцев и детей; у взрослых они могут давать положительные результаты при назначении в качестве синбиотика больным в критическом состоянии или хирургическим пациентам [32].

Со степенью полимеризации фруктанов может быть связано наличие побочных эффектов: олигофруктаны с большей вероятностью, чем инулин, вызывают желудочно-кишечные побочные эффекты в аналогичных дозах, а инулин может вызывать немного больше побочных эффек-

тов, чем инулин НР, не содержащий олигофруктанов [6].

Иммуномодулирующее действие

Благодаря модификации кишечной микробиоты, а также с помощью некоторых дополнительных механизмов фруктаны инулинового типа могут оказывать благотворное влияние на иммунную функцию и предотвращать развитие ряда заболеваний, связанных с нарушением защитных функций желудочно-кишечного тракта [32, 43, 44].

Подтверждены иммунологические эффекты, связанные с приемом фруктанов типа инулина у экспериментальных животных и у людей. А. Mishra et al. [45] приводят данные о стимуляции неспецифического иммунитета у крыс, инфицированных *Candida albicans*, под влиянием фруктанов, выделенных из *Inula racemosa*, *Bombax ceiba* и *Allium sativum*.

Иммуномодулирующие свойства фруктанов могут быть связаны с несколькими факторами или сочетанием факторов и осуществляться как через косвенные, так и прямые механизмы. Косвенные механизмы включают стимуляцию роста и активности бифидобактерий и молочнокислых бактерий, но также могут быть вызваны продуктами их ферментации, то есть короткоцепочечными жирными кислотами (SCFA).

Е. Dobrange et al. [46] отмечают прямое иммуномодулирующее, а также противовирусное действие фруктанов. Оно связано со способностью фруктанов усиливать выработку оксида азота — NO (являющегося ингибитором репликации вирусов) и других иммуностимулирующих факторов, например, интерлейкина-1-β, интерлейкина-6, интерлейкина-10, γ-интерферона, фактора некроза опухоли-альфа. И олиго-, и полифруктаны обладают способностью усиливать экспрессию фукозилтрансферазы-2 (FUT2) — фермента, ответственного за фукозилирование эпителиальных клеток кишечника и, как предполагают, играющего основную роль в иммуномодуляции [47]; этот эффект не связан с изменениями состава микробиоты кишечника или с изменением продукции короткоцепочечных жирных кислот.

Прямой механизм иммуномодулирующей активности фруктанов может заключаться и во взаимодействии с иммунными клетками в просвете кишечника [48]. Инулин и олигофруктаны активируют иммунные клетки, повышая продукцию цитокинов (интерлейкина-10), иммуноглобулина А, а также активность естественных киллеров (НК-клеток) в селезенке [44, 49]. Показано, что регулярное употребление фруктанов влияет на активность Т-лимфоцитов, НК-клеток, фагоцитов, секрецию противовоспалительных цитокинов [14, 20³].

Противоопухолевая активность

Фруктаны типа инулина рассматриваются как отрицательные модуляторы процесса канцерогенеза. По данным В.Л. Pool-Zobel [50], эти соединения и соответствующие продукты их ферментации снижали риск развития рака толстой кишки, уменьшая частоту возникновения химически индуцированных предопухолевых поражений и опухолей в толстой кишке у крыс и мышей, что подтверждает их антиканцерогенные свойства. Этот исследователь предлагает следующие механизмы благотворного влияния фруктанов инулинового типа при колоректальном раке: 1) уменьшение воздействия генотоксических канцерогенов в кишечнике; 2) торможение роста; 3) модуляция экспрессии генов; 4) снижение активности метастазирования опухолевых клеток толстой кишки. Снижение частоты возникновения опухолей может быть связано также с усилением цитотоксичности NK-клеток в кишечной лимфоидной ткани (GALT) [51].

Фруктаны могут предотвращать и ингибировать рост опухолей толстого кишечника [5, 52, 53] путем изменения состава и активности кишечной микрофлоры (пребиотический эффект), особенно в связи с анаэробной ферментацией, осуществляемой кишечной микрофлорой, и продукцией бутирата [14, 25]. Бифидобактерии, рост которых стимулируется в присутствии фруктанов, могут связывать конечный канцероген и удалять его с фекалиями. Включение в рацион животных фруктанов и увеличение при их применении количества бактерий, продуцирующих молочную кислоту, снижает активность ферментов, участвующих в канцерогенезе (β -глюкуронидазы, азоредуктазы, нитроредуктазы) и уменьшает концентрацию аммиака в слепой кишке [7, 54]. Продукты ферментации фруктанов ингибируют рост опухолевых клеток, модулируют дифференцировку и снижают активность метастазирования. Кроме того, фруктаны типа инулина усиливают и стимулируют защитные функции желудочно-кишечного тракта и особенно иммунитет кишечника — два эффекта, которые улучшают устойчивость к развитию опухолей.

Исследования R. Mazraeh et al. [55] показали, что фруктаны оказывают антиканцерогенное действие, снижая в сыворотке крови концентрацию глюкозы, необходимой для роста раковых клеток; возможные положительные эффекты инулина и олигофруктанов включают улучшение консистенции стула после абдоминальной радиотерапии и повышенное содержание в стуле бутирата, который участвует в контроле пролиферации опухолевых клеток и апоптоза.

Более выраженные эффекты в отношении частоты возникновения опухолей были достигнуты благодаря использованию синбиотиков (смеси

пробиотиков и пребиотиков), а также длинноцепочечных фруктанов по сравнению с короткоцепочечными [14]. Это может быть связано с тем, что олигофруктаны ферментируются в проксимальном отделе толстой кишки и не достигают ее дистального отдела. Полифруктаны и их смесь с олигофруктанами уменьшают количество и массу поражений при прогрессировании рака, а также снижают вероятность развития этих поражений до злокачественных новообразований.

Таким образом, потребление фруктанов связано с потенциально полезными физиологическими изменениями в отношении риска развития опухолей и частоты предраковых поражений толстой кишки после воздействия канцерогенов.

Влияние на углеводный обмен

Сахарный диабет является одним из самых распространенных заболеваний в мире. Основной причиной его осложнений, поражающих различные органы — глаза, почки, нервы, сердце, кровеносные сосуды — является гипергликемия. Эффективный контроль уровня глюкозы в крови необходим для предотвращения и устранения диабетических осложнений и улучшения качества жизни больных диабетом. Многие используемые синтетические препараты имеют нежелательные побочные эффекты. Поэтому в настоящее время растет интерес к растительным источникам соответствующих лекарственных средств из-за их менее частых побочных эффектов.

В литературе приводятся данные о гипогликемических свойствах растительных фруктанов. Инулин способствует синтезу гликогена, улучшая утилизацию глюкозы. Показано, что использование порошка клубней топинамбура, содержащего фруктаны инулинового типа, снижает у крыс уровень глюкозы в крови при острой гипергликемии и экспериментальном аллоксановом диабете [56⁴, 57]. По данным В.С. Park, использование экстрагированного из топинамбура инулина в рационе крыс приводило также к снижению содержания в крови триглицеридов, общего холестерина, липопротеинов низкой плотности и атерогенного индекса; при этом содержание липопротеинов высокой плотности значительно увеличилось [57].

Известно, что гормон поджелудочной железы глюкогон обладает гипергликемическими свойствами, действуя противоположно инсулину и повышая резистентность к нему. Инсулин является гипогликемическим гормоном; он усиливает поглощение глюкозы чувствительными к инсу-

⁴ *Файзева З.Т.* 2009. Изучение влияния глюкоинувита на течение экспериментальной гипергликемии. — Сибирский медицинский журнал (Иркутск). 85(2): 99–100. <http://smj.ismu.baikal.ru/index.php/osn/issue/view/68/2009-2>

лину клетками и превращает ее в гликоген (в печени и мышцах) и в жир (в жировой ткани). В нормальных гликемических состояниях гормоны инсулин и глюкагон взаимодействуют, поддерживая уровень глюкозы в крови в пределах нормы. При сахарном диабете наблюдается аномальное повышение уровня глюкагона в крови относительно уровня инсулина. При введении в рацион фруктанов инулинового типа происходит их ферментации под действием микрофлоры толстого кишечника и стимулируется образование глюкагоноподобного пептида-1 (GLP-1) [58], подавляющего образование глюкагона и стимулирующего секрецию инсулина, что приводит к снижению уровня глюкозы в крови. Применение фруктанов у крыс с экспериментальным диабетом увеличивало уровень GLP-1 и снижало уровень интерлейкина-6 в сыворотке крови, что приводило к уменьшению толерантности к инсулину, снижало уровень глюкозы в крови натощак и уровень липидов в крови [59]. Кроме того, нормализовался состав кишечной микробиоты: увеличилось количество полезных бактерий, включая бактерии, продуцирующие SCFA, и уменьшилось количество бактерий, продуцирующих липополисахариды в кишечнике. По данным N. Kok et al. [60], у крыс, в рацион которых включались олигофруктаны, наблюдалось повышение в сыворотке крови концентрации пептидов, регулирующих выделение инсулина после еды и оказывающих прямое инсулиноподобное действие.

Исследование M.W. Girgiss et al. [61] показало, что у страдающих ожирением женщин с диабетом второго типа (инсулиннезависимым) в результате приема инулина наблюдалось значительное снижение среднего уровня глюкагона и уровня триглицеридов в сыворотке и уменьшение резистентности к инсулину.

При использовании фруктанов типа инулина у большого количества пациентов с преддиабетом и сахарным диабетом второго типа [62, 63] наблюдалось значительное снижение содержания в крови глюкозы и инсулина натощак, а также гликозилированного гемоглобина (следует отметить, что высокий уровень последнего показателя является фактором риска осложнений диабета). При этом наиболее эффективным использование фруктанов оказалось у женщин. По результатам исследования L. Wang et al. [63] рекомендовано применение глюкофруктанов в ежедневной дозе 10 г в течение 6 недель и более.

Для лечения сахарного диабета используются, в частности, ингибиторы α -гликозидаз (ключевых ферментов, обеспечивающих переваривание углеводов) — для ограничения всасывания углеводов в тонком кишечнике и, следовательно, снижения содержания глюкозы в крови после приема пищи. Однако для таких препаратов опи-

саны неблагоприятные побочные эффекты, что определяет поиск новых безопасных лекарственных средств, в том числе растительного происхождения. При включении в рацион мышей фруктанов клубней топинамбура отмечалось ингибирование активности α -гликозидазы, приводившее к снижению уровня глюкозы и инсулина в крови и уменьшению всасывания углеводов в тонком кишечнике [64]; при этом содержание в крови липопротеинов высокой плотности повышалось, а триглицеридов, свободных жирных кислот и общего холестерина значительно снижалось.

Влияние на липидный метаболизм

В предыдущем разделе уже отмечалось, что фруктаны типа инулина не только благотворно влияют на углеводный обмен, но и оказывают положительное влияние на содержание липидов в крови у экспериментальных животных. Показано, что олиго- и полифруктаны регулируют метаболизм липидов, уменьшая содержание триглицеридов, общего холестерина, а также липопротеинов низкой и очень низкой плотности в сыворотке крови у грызунов, а содержание липопротеинов высокой плотности при этом повышается [57, 60, 64]. Этот эффект, очевидно, связан с уменьшением синтеза в печени триглицеридов и липопротеинов низкой и очень низкой плотности в результате пониженной активности липогенных ферментов [65]. Влияние на липогенез в печени можно также объяснить избирательным воздействием на печень повышенного количества пропионовой кислоты, образующейся в толстой кишке при ферментации полисахаридов типа инулина; снижение уровня холестерина в плазме крови также может быть связано с ингибирующим влиянием пропионовой кислоты на его синтез [66].

По данным F. Liu et al. [62], у людей с инсулиннезависимым сахарным диабетом использование фруктанов инулинового типа снижало содержание липопротеинов низкой плотности и повышало содержание липопротеинов высокой плотности, уменьшая, таким образом, риск развития атеросклероза. Показана более высокая эффективность полифруктанов, по сравнению с олигофруктанами, в снижении содержания триглицеридов [14, 66], однако у животных различий в эффективности олиго- и полифруктанов не обнаружено [67]. Положительное влияние инулина, в отличие от олигофруктанов, на липидный обмен у пациентов с гиперлипидемией отмечает также G. Kelly [68].

Следует отметить, что снижение содержания триглицеридов в плазме крови наблюдалось у людей только в случаях повышенного липогенеза печени: диета с высоким содержанием углеводов,

ожирение, гипертриглицеридемия [66]. Так, по данным J. Luo et al. [69], ведение в питание фруктоолигосахаридов снижало содержание в сыворотке крови общего холестерина и липопротеинов низкой плотности у пациентов с инсулиннезависимым диабетом (второго типа), однако у здоровых людей этот эффект не наблюдался.

Применение при избыточном весе

В связи с тем, что фруктаны не гидролизуются и не метаболизируются в верхних отделах желудочно-кишечного тракта, они являются низкокалорийными пищевыми продуктами (1–1.5 ккал/г). Во многих странах они используются в качестве заменителей жира (полифруктаны) и сахара (олигофруктаны) в различных продуктах питания [14, 67, 70⁵]. Их использование в пище приводит к снижению ее калорийности и уменьшает опасность развития ожирения в связи с активизацией процесса утилизации жиров, связанного с перевариванием глюкозы [40]. Кроме того, нейтральный вкус инулина не оставляет послевкуся [67]. Показано, что фруктаны играют роль в лечении ожирения, благодаря их способности стимулировать секрецию эндогенных желудочно-кишечных пептидов, участвующих в регуляции аппетита [65]. Выше уже упоминалось о стимулирующем влиянии фруктанов инулинового типа на образование глюкагоноподобного пептида-1 (GLP-1), который снижает субъективное чувство голода, способствуя уменьшению потребления пищи.

E. Franco-Robles et al. [71] отмечают роль фруктанов в лечении ожирения, обусловленную их антиокислительным потенциалом и снижением повреждений, связанных с избыточным потреблением жиров.

Таким образом, фруктаны могут использоваться в рационе лиц с избыточным весом. Многочисленные данные подтверждают положительное влияние определенных пищевых продуктов с пребиотическими свойствами на энергетический гомеостаз, регуляцию сытости и массу тела [5, 26]. Проведенные исследования свидетельствуют, что состав кишечной микробиоты (особенно количество бифидобактерий) может способствовать модуляции метаболических процессов, связанных с ожирением.

Влияние на минеральную абсорбцию

Ряд авторов отмечает, что фруктаны способствуют повышению абсорбции кальция (участвующего в построении и поддержании структуры зубов и костей) у людей и животных и увеличе-

нию плотности костной ткани, снижая риск развития остеопороза [5, 72, 73]. Фруктоолигосахариды увеличивали также поглощение магния и железа и концентрацию гемоглобина у крыс с железodefицитной анемией [74].

В литературе приводятся данные о стимуляции усвоения кальция и повышения в связи с этим минеральной плотности костной ткани у подростков при применении олигофруктанов [75] и смеси фруктанов инулинового типа с низкой и высокой степенью полимеризации [76]. При этом прием фруктанов оказался наиболее эффективным у подростков с низким исходным содержанием кальция.

Как известно, дефицит эстрогена в период менопаузы снижает всасывание кальция в кишечнике, способствуя отрицательному балансу кальция и потере костной массы. Показано положительное влияние смеси олиго- и полифруктанов на абсорбцию кальция и магния и маркеры костного обмена, усиление формирования кости у женщин в постменопаузе [77]. Выраженный эффект от применения фруктанов наблюдался у женщин с наиболее низкой минеральной плотностью кости поясничного отдела позвоночника, и именно у них отмечались изменения маркеров костного обмена. Наибольшее влияние инулина на абсорбцию кальция у подростков и у женщин в перименопаузе отмечает также G. Kelly [68].

Увеличение поглощения кальция может быть связано с повышением его доступности в результате переноса из тонкого кишечника в толстый и действием поли- и олигофруктанов, транспортирующих воду в толстый кишечник и повышающих его растворимость [5]. Одной из причин может быть снижение рН кишечника, поскольку ферментация инулина приводит к образованию короткоцепочечных жирных кислот и других органических кислот [73]. Понижение рН увеличивает биодоступность кальция, что приводит к улучшению его поглощения путем пассивной диффузии в тонком кишечнике и верхнем отделе толстого кишечника. V. Soham [73] отмечает, что при приеме фруктанов в комбинации с изофлавонами, они могут способствовать поддержанию и коррекции костной массы у людей, влияя на биодоступность фитоэстрогенов. Тем не менее, механизм влияния фруктанов на минеральную абсорбцию пока еще не вполне ясен.

Антиоксидантные свойства

Как уже было показано, с пребиотической активностью фруктанов связаны разнообразные полезные эффекты; к ним относится и снижение окислительного стресса. Ряд исследователей отмечает сильные антиоксидантные свойства фруктанов [24, 44, 46, 78]. В вакуолях клеток растений

⁵ Надежкина М.С., Сагина О.А. 2020. Инулин: свойства, применение. мировой рынок инулина. — Modern Science. 1–2: 76–80. <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42315930>

эти соединения могут играть решающую роль в механизмах антиоксидантной защиты от стрессовых воздействий [79]. В организмах животных они также прямо и косвенно влияют на баланс активных форм кислорода (reactive oxygen species, ROS) — супероксидный анион, гидроксильный радикал, перекись водорода — и противодействуют сильному окислительному повреждению ДНК и других макромолекулярных структур [2]. Известно, в частности, что окислительный стресс вызывает воспаление (врожденный иммунный ответ), связанное с серьезными аутоиммунными расстройствами. Фруктаны могут действовать как акцепторы активных форм кислорода, обеспечивая повышение антиоксидантной защиты частично за счет активации эндогенных систем детоксикации ROS. Отмечалось, что инулин может защищать слизистую оболочку толстой кишки, выступая в качестве барьера, препятствующего окислительному стрессу [48].

Возможно, эффективность фруктанов как антиоксидантов зависит от их количества и степени полимеризации; предположительно наиболее эффективную защиту ДНК обеспечивают фруктаны с высокой степенью полимеризации [46, 78].

Другие области применения фруктанов

Установлено, что фруктаны эффективно снижают уровень мочевины и мочевой кислоты в крови, поддерживая баланс азота. Экстракты корней цикория, богатые фруктанами, способны ингибировать фермент ксантиноксидазу, участвующий в синтезе мочевой кислоты, и, таким образом, могут использоваться при лечении подагры [5].

Инулин применяется в медицине как средство диагностики функции почек [80]; его вводят внутривенно, после чего он выводится почками. Поскольку инулин изначально не присутствует в организме и не метаболизируется в кровотоке, его количество, выделяемое с мочой, дает информацию о функции почек.

Инулин используется также в качестве переносчика лекарственных средств [17], в частности, плохо растворимых в воде препаратов со сниженной биодоступностью [81]. Гели и покрытия на основе инулина не гидролизуются в желудочно-кишечном тракте до тех пор, пока не достигнут толстого кишечника, где инулин ферментируется, что приводит к контролируемому высвобождению лекарственного средства именно в толстом кишечнике. Для этих целей используется химически модифицированный инулин, с целью снижения растворимости в воде соответствующих покрытий и обеспечения их стабильности в условиях желудка. Применяются, в частности, фрук-

таны, этерифицированные ацетильными и пальмитоильными группами, которые являются подходящими носителями лекарств для доставки их в толстую кишку, обеспечивая стабильность, биодоступность и длительное высвобождение препаратов [82].

Существуют данные о вспомогательной роли инулина в получении иммунного ответа при вакцинации; при этом используются кристаллические типы инулина, которые практически не растворимы при 37 °С. Показано на различных животных моделях, что инулин усиливает иммунные ответы для широкого спектра антигенов [81].

ВЫВОДЫ

Благодаря особенностям своей структуры и физико-химическим свойствам, фруктаны способны улучшать состав микрофлоры толстой кишки и слизистой оболочки кишечника, увеличивая количество полезных для здоровья бактерий и уменьшая количество потенциально вредных микроорганизмов; усиливать физиологические функции микрофлоры; создавать условия для благополучия кишечника и улучшения здоровья организма в целом. Таким образом проявляется пребиотическая активность фруктанов, которая прямо или косвенно является источником большинства их полезных эффектов.

Благодаря модификации кишечной микрофлоры, а также с помощью некоторых дополнительных механизмов фруктаны могут оказывать благотворное влияние на иммунную функцию, снижать риск развития различных воспалительных процессов. Использование фруктанов связано с полезными физиологическими изменениями в отношении риска развития опухолей и частоты предраковых поражений толстой кишки при воздействии канцерогенов. Эти соединения благотворно влияют на углеводный и липидный обмен, способствуя снижению уровня глюкозы в крови (в первую очередь, у людей с преддиабетом и сахарным диабетом второго типа), уменьшая содержание в крови триглицеридов, общего холестерина, а также липопротеинов низкой и очень низкой плотности и повышая уровень липопротеинов высокой плотности. Они являются низкокалорийными пищевыми продуктами, и их использование в пище снижает опасность развития ожирения. Фруктаны способствуют повышению абсорбции кальция и увеличению плотности костной ткани (у подростков и женщин в менопаузе), снижая риск развития остеопороза. Они защищают организм от окислительного стресса, кишечных инфекций и инвазий различных паразитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания АААА-А18-118051600054-7 “Исследование фенотипического и генетического разнообразия флоры и растительности России” Ботанического сада Уральского отделения РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

См. REFERENCES

Fructose-Containing Carbohydrates from Plants: Biological Activity and Therapeutic Applications

E. S. Vasfilova*

Botanical Garden of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia

*e-mail: euvas@mail.ru

Abstract—The features of the chemical structure of fructose-containing carbohydrates (fructans) and their distribution in the plant kingdom are analyzed. In plant organism they are a source of reserve nutrients. In recent decades, other important functions of fructans have been identified: they contribute to the adaptation of plants to adverse environmental conditions, function as signaling molecules in stress responses and act as membrane stabilizers. Fructans are important for medicine, as they affect various physiological and biochemical processes in human body, leading to improved health and decrease in the risk of many diseases. The use of these compounds is attributed to their physicochemical characteristics. Inulin molecules, consisting of fructose monomers in a furanose form, which is more flexible than pyranose ring, are characterized by greater elasticity as compared with other polysaccharides. The most important physiological effect of fructans – their prebiotic activity, is responsible for most of their beneficial action. Fructans improve microflora of the colon and intestinal mucosa, increasing the number of beneficial bacteria and reducing the number of potentially harmful microorganisms. They enhance the physiological functions of microflora, improving intestine and overall body health. By stimulating the growth and activity of the intestinal microbiota, as well as through additional mechanisms (activation of immune cells), fructans have a beneficial effect on the immune function. Their use reduces the risk of developing various inflammatory processes, prevents and inhibits the growth of tumors, and reduces the incidence of precancerous colon lesions when exposed to carcinogens. Fructans help to increase resistance to bacterial and viral infections of the digestive system, as well as to intestinal parasites invasions. These compounds have a beneficial effect on carbohydrate and lipid metabolism, helping to lower blood glucose level (primarily in people with prediabetes and type 2 diabetes mellitus). They regulate lipid metabolism by decreasing level of blood triglycerides, total cholesterol, low and very low density lipoproteins and increasing high density lipoproteins, which reduce the risk of atherosclerosis. Fructans are low-calorie foods, and their consumption reduces the risk of obesity. They promote increased calcium absorption and increase in bone density (in adolescents and menopausal women), reducing the risk of osteoporosis. They protect the organism from oxidative stress by acting as reactive oxygen species (ROS) scavengers, providing increased antioxidant defense in part by activating endogenous ROS detoxification systems.

Key words: fructans, inulin, biological activity, use in medicine

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project АААА-А18-118051600054-7 “Investigation of the phenotypic and genetic diversity of flora and vegetation in Russia” of the Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

REFERENCES

1. *Vijn I., Smeekens S.* 1999. Fructan: More Than a Reserve Carbohydrate? – *Plant Physiology*. 120(2): 351–360. <https://doi.org/10.1104/pp.120.2.351>
2. *Van den Ende W.* 2013. Multifunctional fructans and raffinose family oligosaccharides. – *Front. Plant Sci.* 4. Art. n. 247. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00247>
3. *Olennikov D.N., Kashchenko N.I.* 2014. Polysaccharides. Current state of knowledge: an experimental and scientometric investigation. – *Khimija rastitel'nogo syr'ja*. 1: 5–26. (In Russian). <https://doi.org/10.14258/jcprm.1401005>

4. *Krishtanova N.A., Safonova M.Yu., Bolotova V.C., Pavlova E.D., Sakanyan E.I.* 2005. Prospects of the use of vegetable polysaccharides as medical and medical and preventive drugs. – Proceedings of Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 1: 212–221. (In Russian) <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2005/01/krishtanova.pdf>
5. *Kaur N., Gupta A.K.* 2002. Applications of inulin and oligofructose in health and nutrition. – J. Biosci. 27(7): 703–714. <https://doi.org/10.1007/BF02708379>
6. *Kelly G.* 2008. Inulin-Type Prebiotics – A Review: Part 1. – Altern. Med. Rev. 13(4): 315–329. <https://altmedrev.com/wp-content/uploads/2019/02/v13-4-315.pdf>
7. *Man S., Liu T., Yao Y., Lu Y., Ma L., Lu F.* 2021. Friend or foe? The roles of inulin-type fructans. – Carbohydr. Polym. 252. Article ID 117155. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2020.117155>
8. *Pejcz E., Spychaj R., Gil Z.* 2020. Technological methods for reducing the content of fructan in rye bread. – Eur. Food Res. Technol. 246: 1839–1846. <https://doi.org/10.1007/s00217-020-03537-5>
9. *Ripoll C., Flourié B., Megnien S., Hermand O., Janssens M.* 2010. Gastrointestinal tolerance to an inulin-rich soluble roasted chicory extract after consumption in healthy subjects. – Nutrition. 26: 799–803. <https://doi.org/10.1016/j.nut.2009.07.013>
10. *Versluys M., Kirte O., Öner E.T., Van den Ende W.* 2018. The fructan syndrome: Evolutionary aspects and common themes among plants and microbes. – Plant Cell Environ. 41: 16–38. <https://doi.org/10.1111/pce.13070>
11. *Salinas C., Handford M., Pauly M., Dupree P., Cardemil L.* 2016. Structural modifications of fructans in *Aloe barbadensis* Miller (*Aloe vera*) grown under water stress. – PLoS One. 11(7): 1–24. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0159819>
12. *Hendry G.A.F.* 1993. Evolutionary origins and natural functions of fructans – a climatological, biogeographic and mechanistic appraisal. – New Phytol. 123(1): 3–14. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1993.tb04525.x>
13. *Livingston D.P. III, Hinch D.K., Heyer A.G.* 2009. Fructan and its relationship to abiotic stress tolerance in plants. – Cell Mol Life Sci. 66: 2007–2023. <https://doi.org/10.1007/s00018-009-0002-x>
14. *Roberfroid M.B.* 2007. Inulin – type fructans: functional food ingredients. – J. Nutr. 137(11): 2493–2502. <https://doi.org/10.1093/jn/137.11.2493S>
15. *Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L.J.* 2015. Inulin, a flexible oligosaccharide I: Review of its physicochemical characteristics. – Carbohydr. Polym. 130: 405–419. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.05.026>
16. *Hendry G.A.F.* 1987. The ecological significance of fructan in a contemporary flora. – New Phytol. 106(s1): 201–216. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1987.tb04690.x>
17. *Pérez-López A.V., Simpson J.* 2020. The Sweet Taste of Adapting to the Desert: Fructan Metabolism in *Agave* Species. – Front. Plant Sci. 11. Art. n. 324. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00324>
18. *Gibson G.R., Probert H.M., Van Loo J., Rastall R.A., Roberfroid M.B.* 2004. Dietary modulation of the human colonic microbiota: updating the concept of prebiotics. – Nutrition 17: 259–275. <https://doi.org/10.1079/nrr200479>
19. *De Vrese M., Schrezenmeier J.* 2008. Probiotics, Prebiotics, and Synbiotics. – Adv. Biochem. Eng. Biotechnol. 111: 1–66.
20. *Bel'mer S.V., Gasilina T.V.* 2010. Prebiotics, inulin and baby foods. – Current pediatrics. 9(3): 121–125. (In Russian) <https://vsp.spr-journal.ru/jour/article/view/902>
21. *Niness K.R.* 1999. Inulin and oligofructose: What are they? – J. Nutr. 129: 1402S–1406S. <https://doi.org/10.1093/jn/129.7.1402S>
22. *Harmsen H.J.M., Raangs G.C., Franks A.H., Wildeboer-Veloo C.M., Welling G.W.* 2002. The effect of the prebiotic inulin and the probiotic *Bifidobacterium longum* on the fecal microflora of healthy volunteers measured by FISH and DGGE. – Microb. Ecol. Health Dis. 14(4): 211–219. <https://doi.org/10.1080/08910600310002091>
23. *Fu Y.P., Li L.X., Zhang B.Z., Paulsen B.S., Yin Z.Q., Huang C., Feng B., Chen X.F., Jia R.R., Song X., Ni X.Q., Jing B., Wu F.M., Zou Y.F.* 2018. Characterization and prebiotic activity *in vitro* of inulin-type fructan from *Codonopsis pilosula* roots. – Carbohydr. Polym. 193: 212–220. <https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2018.03.065>
24. *Bala E., Singha S., Patra S.* 2019. Polysaccharides from leafy vegetables: chemical, nutritional and medicinal properties. – In: Natural Polysaccharides in Drug Delivery and Biomedical Applications. Academic Press. P. 567–588. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817055-7.00025-X>

25. Gibson G.R., Beatty E.R., Wang X., Cummings J.H. 1995. Selective stimulation of bifidobacteria in the human colon by oligofructose and inulin. — *Gastroenterology*. 108: 975–982. [https://doi.org/10.1016/0016-5085\(95\)90192-2](https://doi.org/10.1016/0016-5085(95)90192-2)
26. Roberfroid M.B., Gibson G.R., Hoyles L., McCartney A.L., Rastall R.A., Rowland I.R., Wolvers D., Watzl B., Szajewska H., Stahl B., Guarner F., Respondek F., Whelan K., Coxam V., Davicco M.J., Léotoing L., Wittrant Y., Delzenne N.M., Cani P.D., Neyrinck A.M., Meheust A. Prebiotic effects: Metabolic and health benefits. — *Br. J. Nutr.* 2010. 104(S2): S1–S63. <https://doi.org/10.1017/S0007114510003363>
27. Roberfroid M.B., Van Loo J., Gibson G.R. 1998. The bifidogenic nature of chicory inulin and its hydrolysis products. — *J. Nutr.* 128(1): 11–19. <https://doi.org/10.1093/jn/128.1.11>
28. Asto E., Mendez I., Rodrigues-Prado M., Cuñé J., Espadaler J., Farran-Codina A. 2019. Effect of the Degree of Polymerization of Fructans on *Ex Vivo* Fermented Human Gut Microbiome. — *Nutrients*. 11(6). Art. n. 1293. <https://doi.org/10.3390/nu11061293>
29. Rumessen J.J., Bodé S., Hamberg O., Gudmand-Høyer E. 1990. Fructans of Jerusalem artichokes: intestinal transport, absorption, fermentation, and influence on blood glucose, insulin, and C-peptide responses in healthy subjects. — *Am. J. Clin. Nutr.* 52(4): 675–681. <https://doi.org/10.1093/ajcn/52.4.675>
30. Van de Wiele T., Boon N., Possemiers S., Jacobs H., Verstraete W. 2007. Inulin-type fructans of longer degree of polymerization exert more pronounced *in vitro* prebiotic effects. — *J. Appl. Microbiol.* 102(2): 452–460. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2006.03084.x>
31. Tecucianu A.-C., Oancea S. 2019. Ultrasound-assisted and enzyme-assisted extraction of fructans and phenolics from parsnip (*Pastinaca sativa* L.). — *Current Trends in Natural Sciences*. 8(15): 29–34.
32. Lomax A.R., Calder P.C. 2009. Prebiotics, immune function, infection and inflammation: a review of the evidence. — *Brit. J. Nutr.* 101(5): 633–658. <https://doi.org/10.1017/S0007114508055608>
33. Bărboi O.-B., Ciortescu I., Chirilă I., Anton C., Drug V. 2020. Effect of inulin in the treatment of irritable bowel syndrome with constipation (Review). — *Exp. Ther. Med.* Art. n. 185. <https://doi.org/10.3892/etm.2020.9315>
34. Wang Z., Zhang X., Zhu L., Yang X., He F., Wang T., Bao T., Lu H., Wang H., Yang S. 2020. Inulin alleviates inflammation of alcoholic liver disease via SCFAs-inducing suppression of M1 and facilitation of M2 macrophages in mice. — *Int. Immunopharmacol.* 78. Article ID 106062. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2019.106062>
35. Li L., Wang Y., Zhu L., Liu Z., Ye C., Qin S.. 2020. Inulin with different degrees of polymerization protects against diet-induced endotoxemia and inflammation in association with gut microbiota regulation in mice. — *Sci. Rep.* 10. Art. n. 978. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58048-w>
36. Cummings J.H., Macfarlane G.T., Englyst H.N. 2001. Prebiotic digestion and fermentation. — *Am. J. Clin. Nutr.* 73(2): 415s–420s. <https://doi.org/10.1093/ajcn/73.2.415s>
37. Li J., Wang T., Zhu Z., Yang F., Cao L., Gao J. 2017. Structure Features and Anti-Gastric Ulcer Effects of Inulin-Type Fructan CP-A from the Roots of *Codonopsis pilosula* (Franch.) Nannf. — *Molecules*. 22(12): 2258–2268. <https://doi.org/10.3390/molecules22122258>
38. Valcheva R., Koleva P., Martínez I., Walter J., Gänzle M.G., Dieleman L.A. 2019. Inulin-type fructans improve active ulcerative colitis associated with microbiota changes and increased short-chain fatty acids levels. — *Gut Microbes*. 10(3): 334–357. <https://doi.org/10.1080/19490976.2018.1526583>
39. He Y., Wu C., Li J., Li H., Sun Z., Zhang H., de Vos P., Pan L.L., Sun J. 2017. Inulin-Type Fructans Modulates Pancreatic–Gut Innate Immune Responses and Gut Barrier Integrity during Experimental Acute Pancreatitis in a Chain Length-Dependent Manner. — *Front. Immunol.* 8. Art. n. 1209. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.01209>
40. Barkhatova T.V., Nazarenko M.N., Kozhukhova M.A., Khripko I.A. 2015. Obtaining and identification of inulin from jerusalem artichoke (*Helianthus tuberosus*) tubers. — *Foods and Raw Materials*. 3(2): 13–22. <https://doi.org/10.12737/13115>
41. Velez E., Castillo N., Meson O., Grau A., Bibas Bonet M.E., Perdigón G. 2013. Study of the effect exerted by fructo-oligosaccharides from yacon (*Smallanthus sonchifolius*) root flour in an intestinal infection model with *Salmonella Typhimurium*. — *Br. J. Nutr.* 109: 1971–1979. <https://doi.org/10.1017/S0007114512004230>
42. Ortega-González M., Sánchez de Medina F., Molina-Santiago C., López-Posadas R., Pacheco D., Krell T., Martínez-Augustin O., Abdelali D. 2014. Fructooligosaccharides Reduce *Pseudomonas aeruginosa* PAO1 Pathogenicity through Dis-

- tinct Mechanisms. — PLoS One. 9(1). Article ID e85772.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085772>
43. Wilson B., Whelan K. 2017. Prebiotic inulin-type fructans and galacto-oligosaccharides: definition, specificity, function, and application in gastrointestinal disorders. — J. Gastroenterol. Hepatol. 32(S1): 64–68.
<https://doi.org/10.1111/jgh.13700>
44. Vogt L., Meyer D., Pullens G., Faas M., Smelt M., Venema K., Ramasamy U., Schols H.A., De Vos P. 2015. Immunological properties of inulin-type fructans. — Crit. Rev. Food Sci. 55(3): 414–436.
<https://doi.org/10.1080/10408398.2012.656772>
45. Mishra A., Thakur M., Alok S. 2016. Evaluation of immunomodulatory activity of polysacchride fraction of *Inula racemosa*, *Bombax ceiba* and *Allium sativum*. — Int. J. Pharm. Sci. Res. 7(9): 3749–3755.
[https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.7\(9\).3749-55](https://doi.org/10.13040/IJPSR.0975-8232.7(9).3749-55)
46. Dobrange E., Peshev. D., Loedolff B., Van den Ende W. 2019. Fructans as Immunomodulatory and Antiviral Agents: The Case of Echinacea. — Biomolecules. 9: 615–626.
<https://doi.org/10.3390/biom9100615>
47. Franssen F., Sahasrabudhe N.M., Elderman M., Bosveld M., El Aidy S., Hugenholtz F., Borghuis T., Kousemaker B., Winkel S., van der Gaast-de Jongh C., de Jonge M.I., Boekschoten M.V., Smidt H., Schols H.A., de Vos P. 2017. β 2 $\rightarrow$ 1-fructans modulate the immune system *in vivo* in a microbiota-dependent and -independent fashion. — Front. Immunol. 8. Art. n. 154.
<https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.00154>
48. Franco-Robles E., López M.G. 2015. Implication of Fructans in Health: Immunomodulatory and Antioxidant Mechanisms. — Sci. World J. Article ID 289267.
<https://doi.org/10.1155/2015/289267>
49. Roller M., Rechkemmer G., Watzl B. 2004. Prebiotic Inulin Enriched with Oligofructose in Combination with the Probiotics *Lactobacillus rhamnosus* and *Bifidobacterium lactis* Modulates Intestinal Immune Functions in Rats. — J. Nutr. 134(1): 153–156.
<https://doi.org/10.1093/jn/134.1.153>
50. Pool-Zobel B.L. 2005. Inulin-type fructans and reduction in colon cancer risk: review of experimental and human data. — Brit. J. Nutr. 93(S1): S73–S90.
<https://doi.org/10.1079/bjn20041349>
51. Watzl B., Girrbach S., Roller M. 2005. Inulin, oligofructose and immunomodulation. — Brit. J. Nutr. 93(S1): S49–S55.
<https://doi.org/10.1079/BJN20041357>
52. Reddy D.S., Hamid R., Rao C.V. 1997. Effect of dietary oligofructose and inulin on colonic preneoplastic aberrant crypt foci inhibition — Carcinogenesis. 18(7): 1371–1374.
<https://doi.org/10.1093/carcin/18.7.1371>
53. Ivanova V., Gavrailov S., Pashkoulova V. 2018. Purification of an exo-inulinase from *Bacillus* sp. SG7. — Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences (JMBFS). 8(1): 685–691.
<https://doi.org/10.15414/jmbfs.2018.8.1.685-691>
54. Rowland I.R., Rumney C.J., Coutts J.T., Lievense L.C. 1998. Effect of *Bifidobacterium longum* and inulin on gut bacterial metabolism and carcinogen-induced aberrant crypt foci in rats. — Carcinogenesis. 19(2): 281–285.
<https://doi.org/10.1093/carcin/19.2.281>
55. Mazraeh R., Azizi-Soleiman F., Jazayeri S.M.H.M., Noor S.M.A. 2019. Effect of inulin-type fructans in patients undergoing cancer treatments: A systematic review. — Pak. J. Med. Sci. 35(2): 575–580.
<https://doi.org/10.12669/pjms.35.2.701>
56. Fajziyeva Z.T. 2009. Study of glucoinvit influence on the course of experimental hyperglycemia. — Sibirskij medicinskij zhurnal (Irkutsk). 85(2): 99–100. (In Russian) <http://smj.ismu.baikal.ru/index.php/osn/issue/view/68/2009-2>
57. Park B.S. 2011. Effect of oral administration of Jerusalem artichoke inulin on reducing blood lipid and glucose in STZ-induced diabetic rats. — J. Anim. Vet. Adv. 10(19): 2501–2507.
<https://doi.org/10.3923/javaa.2011.2501.2507>
58. Cani P.D., Lecourt E., Dewlf E.M., Sohet F.M., Pachikian B.D., Naslain D., De Backer F., Neyrinck A., Delzenne N. 2009. Gut microbiota fermentation of prebiotics increases satietogenic and incretin gut peptide production with consequences for appetite sensation and glucose response after a meal. — Am. J. Clin. Nutr. 90: 1236–1243.
<https://doi.org/10.3945/ajcn.2009.28095>
59. Zhang Q., Yu H., Xiao X., Hu L., Xin F., Yu X. 2018. Inulin-type fructan improves diabetic phenotype and gut microbiota profiles in rats. — PeerJ. 6. Article ID e4446
<https://doi.org/10.7717/peerj.4446>

60. Kok N., Roberfroid M., Robert T., Delzenne N. 1996. Involvement of lipogenesis in the lower VLDL secretion induced by oligofructose in rats. — *J. Nutr.* 76.(6): 881–890.
<https://doi.org/10.1079/BJN19960094>
61. Girgiss M.W., Nicola W.G., El-Arab A.M., E, Habib D.F., Ahmed N.M., Youness E.R. 2019. Inulin Might Exceed Incretin Based Drugs in the Treatment of Type 2 Diabetes Mellitus. — *Biomed. Pharmacol. J.* 12(3): 1033–1038.
<https://dx.doi.org/10.13005/bpj/1732>
62. Liu F., Prabhakar M., Ju J., Long H., Zhou H.-W. 2017. Effect of inulin-type fructans on blood lipid profile and glucose level: a systematic review and meta-analysis of randomized controlled trials. — *Eur. J. Clin. Nutr.* 71(1): 9–20.
<https://doi.org/10.1038/ejcn.2016.156>
63. Wang L., Yang H., Huang H., Zhang C., Zuo, Xu P., Niu Y.M., Wu S.-S. 2019. Inulin-type fructans supplementation improves glycemic control for the prediabetes and type 2 diabetes populations: results from a GRADE-assessed systematic review and dose-response meta-analysis of 33 randomized controlled trials. — *J. Transl. Med.* 17. Art. n. 410.
<https://doi.org/10.1186/s12967-019-02159-0>
64. Wang Z., Hwang S.H., Lee S.Y., Lim S.S. 2016. Fermentation of purple Jerusalem artichoke extract to improve the α -glucosidase inhibitory effect *in vitro* and ameliorate blood glucose in db/db mice. — *Nutr Res. Pract.* 10(3): 282–287.
<https://doi.org/10.4162/nrp.2016.10.3.282>
65. Delzenne N.M., Cani P.D., Daubioul C., Neyrinck A.M. 2005. Impact of inulin and oligofructose on gastro-intestinal peptides. — *Brit. J. Nutr.* 93(S1): S157–S161.
<https://doi.org/10.1079/BJN20041342>
66. Beylot M. 2005. Effects of inulin-type fructans on lipid metabolism in man and in animal models. — *Brit. J. Nutr.* 93(S1): S163–S168.
<https://doi.org/10.1079/bjn20041339>
67. Shoaib M., Shehzad A., Omar M., Rakha A., Raza H., Sharif H.R., Shakeel A., Ansari A., Niazi S. 2016. Inulin: Properties, health benefits and food applications. — *Carbohydr. Polym.* 147: 444–454.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2016.04.020>
68. Kelly G. 2009. Inulin-Type Prebiotics: A Review (Part 2). — *Altern. Medi. Rev.* 14(1): 36–55.
<https://altmedrev.com/wp-content/uploads/2019/02/v14-1-36.pdf>
69. Luo J., Rizkalla S.W., Alamovitch C., Boussairi A., Blayo A., Barry J.L., Laffitte A., Guyon F., Bornet F.R., Slama G. 1996. Chronic consumption of short chain fructooligosaccharides by healthy subjects decreased basal hepatic glucose production but had no effect on insulin-stimulated glucose metabolism. — *Am. J. Clin. Nutr.* 63(6): 939–945.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/63.6.976>
70. Nadezhkina M.S., Sagina O.A. 2020. [Inulin: properties, application, world inulin market]. — *Modern Science.* 1-2: 76–80. (In Russian) <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=42315930>
71. Franco-Robles E., Ramírez-Emiliano J., López M.G. 2019. Agave fructans and oligofructose decrease oxidative stress in brain regions involved in learning and memory of overweight mice. — *Nat. Prod. Res.* 33(10): 1527–1530.
<https://doi.org/10.1080/14786419.2017.1423297>
72. Coudray C., Bellanger J., Castiglia-Delavaud C., Rémésy C., Vermorel M., Rayssiguier Y. 1997. Effect of soluble or partly soluble dietary fibres supplementation on absorption and balance of calcium, magnesium, iron and zinc in healthy young men. — *Eur. J. Clin. Nutr.* 51(6): 375–380.
<https://doi.org/10.1038/sj.ejcn.1600417>
73. Coxam V. 2005. Inulin-type fructans and bone health: state of the art and perspectives in the management of osteoporosis. — *Brit. J. Nutr.* 93(S1): S111–S123.
<https://doi.org/10.1079/bjn20041341>
74. Ohta A., Ohtsuki M., Baba S., Takizawa T., Adachi T., Kimura S. 1995. Effects of fructooligosaccharides on the absorption of iron, calcium and magnesium in iron-deficient anemia rats. — *J. Nutr. Sci. Vitaminol.* 41(3): 281–291.
<https://doi.org/10.3177/jnsv.41.281>
75. Van den Heuvel E.G.H.M., Muys T., Van Dokkum W., Schaafsma G. 1999. Oligofructose stimulates calcium absorption in adolescents. — *Am. J. Clin. Nutr.* 69(3): 544–548.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/69.3.544>
76. Abrams S.A., Griffin I.J., Hawthorne K.M., Liang L., Gunn S.K., Darlington G., Ellis K.J. 2005. A combination of prebiotic short- and long-chain inulin-type fructans enhances calcium absorption and bone mineralization in young adolescents. — *Am. J. Clin. Nutr.* 82(2): 471–476.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/82.2.471>
77. Holloway L., Moynihan S., Abrams S.A., Kent K., Hsu A.R., Friedlander A.L. 2007. Effects of oligofructose-enriched inulin on intestinal absorption of calcium and magnesium and bone turnover markers in postmenopausal women. — *Brit. J. Nutr.* 97(2): 365–372.
<https://doi.org/10.1017/S000711450733674X>

78. *Dobrange E., Xonti A., Peshev. D., Van den Ende W., Loedolff B.* 2019. Fructans and their potential role as paradoxical antioxidants in *Echinacea* products. – F1000research. 8:1650 (poster).
<https://doi.org/10.7490/f1000research.1117505.1>
79. *Stoyanova S., Geuns J., Hideg E., Van den Ende W.* 2011. The food additives inulin and stevioside counteract oxidative stress. – Int. J. Food Sci. Nutr. 62(3): 207–214.
<https://doi.org/10.3109/09637486.2010.523416>
80. *Inulin* clearance. Encyclopaedia Britannica. <http://www.britannica.com/science/inulin-clearance>
81. *Mensink M.A., Frijlink H.W., van der Voort Maarschalk K., Hinrichs W.L.J.* 2015. Inulin, a flexible oligosaccharide. II: Review of its pharmaceutical applications. – Carbohydr. Polym. 134: 418–428.
<https://doi.org/10.1016/j.carbpol.2015.08.022>
82. *Miramontes-Corona C., Escalante A., Delgado E., Corona-González R.I., Vázquez-Torres H., Toriz G.* 2020. Hydrophobic agave fructans for sustained drug delivery to the human colon. – React. Funct. Polym. 146. Article ID 104396.
<https://doi.org/10.1016/j.reactfunctpolym.2019.104396>

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
НА РЕСУРСНЫЕ ПАРАМЕТРЫ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (ERICACEAE)
В ПОДЗОНЕ ЮЖНОЙ ТАЙГИ (КИРОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Н. Ю. Егорова^{1,2}, Т. Л. Егошина^{1,2,*}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт охотничьего хозяйства и звероводства
им. проф. Б.М. Житкова, г. Киров, Россия

²Вятский агротехнологический университет, г. Киров, Россия

*e-mail: etl@inbox.ru

Поступила в редакцию 09.06.2020 г.

После доработки 20.01.2021 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

Показаны эколого-фитоценотические особенности *Vaccinium vitis-idaea* L. в условиях южно-таежного фрагмента ареала. Приведена эдафическая характеристика основных местообитаний вида: тип почвы, кислотность, содержание органического вещества. Определен диапазон экологического ареала вида. Установлено, что по большинству шкал экологические условия изученных местообитаний занимают центральное положение от потенциально возможных. На основе данных фитоиндикации, в соответствии со значением индекса дискомфорта выявлено, что наиболее благоприятные условия эдафо- и климатотопа для *V. vitis-idaea* складываются в сосняке бруснично-сфагновом и сосняке с примесью березы бруснично-чернично-долгомошном. Установлены достоверные связи параметров продуктивности *V. vitis-idaea* с экологическими режимами фитоценозов, а также таксационными характеристиками древостоя. Наиболее высокопродуктивные ценопопуляции вида выявлены в елово-пихтово-сосновом бруснично-зеленомошном лесу и сосняке чернично-брусничном.

Ключевые слова: *Vaccinium vitis-idaea* L., ценопопуляция, эколого-фитоценотическая приуроченность, запас надземной фитомассы

DOI: 10.31857/S0033994621030031

В условиях повсеместной антропогенной трансформации природных местообитаний пищевых и лекарственных видов растений одним из приоритетных направлений современного периода в области ботанического ресурсоведения является оценка ресурсных параметров этих видов.

Vaccinium vitis-idaea L. (брусника обыкновенная) имеет обширный голарктический ареал, который охватывает большую часть Европы — от Скандинавии (71°7' с.ш.) до Балкан и от Пиренеев до Урала, встречается в Японии, Северной Америке (от Аляски до Лабрадора и Гренландии). Вид отмечен более чем в 20 странах [1].

Брусника обыкновенная является важнейшим компонентом бореальных лесных экосистем, зачастую доминируя или содоминируя в травяно-кустарничковом ярусе. *V. vitis-idaea*, образуя микоризы арбускулярного типа, способствует повышению доступности азота, фосфора и калия в экосистемах [2], выполняет трофическую функцию, являясь кормовым объектом многих животных [3]. *V. vitis-idaea* — ценное пищевое лекар-

ственное растение, востребованное в России. В медицинских целях используются листья [4].

Для оценки средообразующей роли брусники в экосистемах и разработки основ неистощительного использования ресурсов необходимы данные не только о продуктивности, количественном участии вида в сложении растительных сообществ, но и об эколого-фитоценотических особенностях вида.

Сведения о запасах фитомассы *V. vitis-idaea* фрагментарны и приведены для некоторых областей европейской части России [5, 6], Большого Кавказа [7], Уральского региона [8, 9], Восточной Сибири [10, 11], Дальнего Востока [12]. Наибольшие запасы лекарственного сырья сосредоточены в Западной и Восточной Сибири — не менее 100 тыс. т [6]. Биологический запас надземной фитомассы *V. vitis-idaea* на Дальнем Востоке оценивается в 1200 тыс. т (сырой вес) [12], в Кировской обл. — 8623 т [13].

Согласно литературным данным величина надземной фитомассы *V. vitis-idaea* значительно варьирует в зависимости от географических и

фитоценологических условий. Так, запас надземной фитомассы в сосняках Якутии, по данным Л.К. Позднякова [14], достигает 949–1505 кг/га воздушно-сухой массы, в лиственничниках бруснично-разнотравно-зеленомошных Средне-Сибирской области его величина составляет всего 156 кг/га [15]. В Карелии [16], в средней полосе европейской части России [13, 17–19] по величине надземной фитомассы самыми урожайными (от 297 до 710 кг/га воздушно-сухой массы) являются сосняки брусничные.

Цель исследования – ресурсная оценка ценопопуляций (ЦП) *Vaccinium vitis-idaea* L. в подзоне южной тайги на территории Кировской обл.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в течение вегетационных периодов 2005–2009 гг. Всего выполнено 110 геоботанических описаний растительных сообществ, в которых *V. vitis-idaea* является доминантом или субдоминантом. В работе отражены эколого-ценотические параметры наиболее типичных (часто встречающихся и фитоценологически однородных) в рассматриваемом регионе биотопов исследуемого вида. Также учитывали преимущественно фитоценозы перспективные для организации и проведения заготовок лекарственного сырья.

Оценка экологических условий местообитаний проводилась по составу видов в сообществах с использованием метода средневзвешенной середины интервала по десяти амплитудным шкалам Д.Н. Цыганова [20] с применением методов анализа экологического разнообразия растений, разработанных Л.А. Жуковой с соавторами [21].

Коэффициент реализованной экологической валентности вида определяли по формуле:

$$REV = (A_{\max} - A_{\min} + 0.01)/n,$$

где REV – коэффициент реализованной экологической валентности, $A_{\max}$ и $A_{\min}$ – максимальные и минимальные значения ступеней шкалы, n – общее число баллов (ступеней в шкале).

Для всех местообитаний вида определены значения коэффициента экологической пластичности и индекса экологического дискомфорта – D [22], который рассчитан на основе экологических шкал и результатов фитоиндикации по формуле:

$$D = \frac{\sum_{i=1}^n D_i}{n},$$

где D – индекс экологического дискомфорта; D_i – модуль разницы значений экологического фактора в данном сообществе и оптимального значения фактора для конкретного вида в экологических

шкалах; n – количество учитываемых экологических факторов.

Эколого-фитоценологическая характеристика исследуемых фитоценозов приведена в табл. 1, 2. В работе использовали общепринятые методы отбора почвенных образцов [23]. Определение химических показателей почвенных проб ($C_{\text{орг.}}$, $N_{\text{общ.}}$, $P_2O_5_{\text{общ.}}$, $K_2O_{\text{общ.}}$, pH_{KCl}) проводилось в независимом аккредитованном испытательном центре ФГБУ ГЦ агрохимической службы “Кировский” г. Киров (аттестат аккредитации N РОСС RU. 0001.21ПШ68 от 27.11.2014 г.).

Оценка изменчивости изучаемых признаков проведена по значению коэффициента вариации (CV) с учетом шкалы изменчивости для кустарничковых жизненных форм: $CV < 7\%$ – очень низкий, $CV = 7–15\%$ – низкий, $CV = 16–25\%$ – средний, $CV = 26–35\%$ – повышенный, $CV = 36–50\%$ – высокий, $CV > 50\%$ – очень высокий уровень [24].

Статистическая обработка данных проведена в соответствии с общепринятыми методами и подходами. Данные достоверны при уровне значимости $P \leq 0.05$. Для оценки влияния условий произрастания на ресурсные показатели ЦП *V. vitis-idaea* применены корреляционный и дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Эколого-фитоценологическая характеристика

В южно-таежной подзоне Кировской обл. *V. vitis-idaea* является доминантом или субдоминантом травяно-кустарничкового яруса сосновых, еловых, березовых и смешанных лесов, а также встречается на свежих вырубках из-под выщеперечисленных насаждений (лесные сообщества классов **Vaccinio–Piceetea** Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 и **Vaccinietea Uliginosi** Tx. 1955) [25]). Возраст древостоя в исследуемых сообществах с *V. vitis-idaea* варьирует от 20 до 110 лет, высота – от 12 до 25 м, сомкнутость крон – от 0.1 до 0.8 (табл. 1).

V. vitis-idaea относится к гемизврибионтным видам. Коэффициент экологической валентности в среднем составляет 60%. Вид в изученных ЦП реализует от 8.15 до 50.10% своих потенциальных возможностей по рассматриваемым факторам. Амплитуда экологического пространства исследованных ценопопуляций *V. vitis-idaea* в условиях южной тайги в пределах Кировской области не выходит за пределы диапазона экологического ареала по шкалам Д.Н. Цыганова [20], однако значения шкалы богатства почв азотом расположены близ максимального предела (табл. 2).

На основе данных фитоиндикации для рассматриваемых биотопов определен показатель дискомфорта, значения которого варьируют в достаточно широком диапазоне – от 0.41 до 1.25

Таблица 1. Характеристика исследуемых фитоценозов
Table 1. Characteristics of the studied plant communities

№ ЦП СР	Тип леса, состав древостоя*, возраст древостоя, относительная сомкнутость крон (ОСК) Forest type, tree stand composition*, tree stand age, relative crown density (RCD)	Травяно-кустарничковый ярус Dwarf-shrub-herb layer		Характеристики эдафотопы Edaphotope characteristics				
		проективное покрытие, % projective cover, %	число видов number of species	основные виды dominating species	тип почв soil type	pH _{KCl}	C _{орг.} , % C _{орг.} , %	N _{общ.} , % N _{tot.} , %
1	Сосняк бруснично-зеленомошный 10С, 100–110 лет, ОСК – 0.4 Lingonberry-green moss pine forest 10P, 100–110 years, RCD – 0.4	60	25	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Solidago virgaurea</i> ; <i>Antennaria dioica</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Diphysastrum complanatum</i> ; <i>Carex leporine</i> ; <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Hieracium umbellatum</i>	Слабо-подзолистая иллювиально-железистая песчаная на древнеаллювиальных песках Podzol ferrous illuvial sabulous soil on ancient alluvial sands	3.6	17.7	0.53
2	Сосняк с примесью березы бруснично-чернично-долгомошный 9С1Б, 60 лет, ОСК – 0.5 Lingonberry-bilberry-moss pine forest with birch 9P1B, 60 years, RCD – 0.5	60	22	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>V. uliginosum</i> ; <i>Ledum palustre</i> ; <i>Eriophorum vaginatum</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i>	Торфяно-глебовая низинная почва Peat-gley lowland soil	2.8	39.8	1.29
3	Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный 10С+Б, 90–100 лет, ОСК – 0.3 Lingonberry-lichen-green moss pine forest 10P+В, 90–100 years, RCD – 0.3	45	26	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Hieracium umbellatum</i>	Подзолистая иллювиально-гумусово-железистая песчаная на древнеаллювиальных песках Podzol ferrous illuvial-humus sabulous soil on ancient alluvial sands	3.7	7.1	0.30
4	Березняк вейниково-бруснично-костяничный 10Б, 20 лет, ОСК – 0.2 Chee reedgrass-lingonberry-stone bramble birch forest 10В, 20 years, RCD – 0.2	80	29	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Solidago virgaurea</i>	Подзолистая иллювиально-железистая песчаная на водно-ледниковых отложениях Podzol ferrous illuvial sabulous soil on glaciofluvial deposits	3.7	18.4	0.78
5	Сосняк бруснично-сфагновый 10С, 65 лет, ОСК – 0.5 Lingonberry-sphagnum pine forest 10P, 65 years, RCD – 0.5	50	15	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Vaccinium uliginosum</i> ; <i>Ledum palustre</i> ; <i>Eriophorum vaginatum</i>	Торфяная олиготрофная типичная Typical oligotrophic peat soil	2.6	46.0	1.34
6	Сосняк брусничный 10С, 60 лет, ОСК – 0.5 Lingonberry pine forest 10P, 60 years, RCD – 0.5	60	23	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Festuca ovina</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i>	Подзолистая иллювиально-железистая песчаная почва на древнеаллювиальных песках Podzol ferrous illuvial sabulous soil on ancient alluvial sands	3.9	8.7	0.46

Таблица 1. Продолжение

№ ЦП СР	Тип леса, состав древостоя*, возраст древостоя, относительная сомкнутость крон (ОСК) Forest type, tree stand composition*, tree stand age, relative crown density (RCD)	Травяно-кустарничковый ярус Dwarf-shrub-herb layer			Характеристики эдафотона Edaphotone characteristics			
		проективное покрытие, % projective cover, %	число видов пшмет of species	основные виды dominating species	тип почв soil type	pH _{KCl}	C _{орг.} , % C _{орг.} , %	N _{общ.} , % N _{tot.} , %
7	Сосняк бруснично-зеленомошный, 10С, 40 лет, ОСК – 0.5 Lingonberry-green moss pine forest, 10P, 40 years, RCD – 0.5	30	26	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Diphysastrum complanatum</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> ; <i>Pyrola rotundifolia</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Antennaria dioica</i>	Подзолистая иллювиально-железистая песчаная на водно-ледниковых отложениях Podzol ferrous illuvial sabulous soil on glaciofluvial deposits	3.4	7.8	0.41
8	Елово-пихтово-сосновый бруснично-зеленомошный лес 5СЗП2Е + Б, 70 лет, ОСК – 0.5 Lingonberry-green moss spruce-fir-pine forest 5P3A2S + В, 70 years, RCD – 0.5	45	31	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Orthilia secunda</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Luzula pilosa</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Solidago virgaurea</i>	Подзолистая иллювиально-железистая супесчаная на водно-ледниковых отложениях Podzol ferrous illuvial sabulous soil on glaciofluvial deposits	3.6	14.3	0.67
9	Сосняк чернично-брусничный 5СЗЕП1Б, 60 лет, ОСК – 0.4 Bilberry-lingonberry pine forest 5P3S1A1B, 60 years, RCD – 0.4	80	27	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Fragaria vesca</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Maianthemum bifolium</i>	Подзолистая иллювиально-железистая супесчаная на водно-ледниковых отложениях Podzol ferrous illuvial sabulous soil on glaciofluvial deposits	4.0	14.3	0.72
10	Ельник чернично-бруснично-зеленомошный 10Е + С, 60 лет, ОСК – 0.8 Bilberry-lingonberry-green moss spruce forest 10S + P, 60 years, RCD – 0.8	35	33	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Linnaea borealis</i> ; <i>Carex sylvatica</i> ; <i>Oxalis acetosella</i> ; <i>Orthilia secunda</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Luzula pilosa</i> ; <i>Solidago virgaurea</i> ; <i>Maianthemum bifolium</i>	Подзолистая иллювиально-железистая песчаная на водно-ледниковых отложениях Podzol ferrous illuvial sabulous soil on glaciofluvial deposits	3.3	16.6	0.63
11	Вырубка из-под сосняка бруснично-зеленомошного с примесью ели, ОСК – 0.1 Clearcut of lingonberry-green moss pine forest with spruce, RCD – 0.1	55	11	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> ; <i>Luzula pilosa</i> ; <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Melampyrum sylvaticum</i> ; <i>Rubus saxatilis</i> ; <i>Vaccinium myrtillus</i> ; <i>Chaemaenerion angustifolium</i>	–	–	–	–

Примечание: “–” нет данных.

*А – *Abies sibirica* Ledeb.; Б – *Betula* spp.; П – *Pinus sylvestris* L.; Е – *Picea obovata* Ledeb.

Note: “–” no data.

*А – *Abies sibirica* Ledeb.; В – *Betula* spp.; Р – *Pinus sylvestris* L.; S – *Picea obovata* Ledeb.

Таблица 2. Характеристика исследуемых местообитаний по экологическим шкалам А.Д. Цыганова [20]
Table 2. Characteristics of the studied plant communities according to A.D. Tsyganov ecological scales [20]

№ ЦП СР	Экологические шкалы Ecological scales										Индекс дискомфорта (D) Discomfort Index (D)
	Tm	Kn	Om	Cr	Hd	Tr	Rc	Nt	fH	Lc	
1	7.0	8.76	8.79	6.76	12.6	4.56	4.93	4.05	4.73	4.48	0.94
2	6.32	8.87	9.13	6.26	14.2	4.28	4.27	3.83	3.36	4.41	0.57
3	6.90	8.69	8.76	6.63	12.4	4.6	5.20	4.12	4.73	4.15	1.00
4	7.13	8.92	8.61	6.63	12.9	5.21	5.66	4.63	4.81	4.27	1.08
5	5.66	8.95	9.73	5.88	14.3	4.04	3.56	3.35	2.73	4.14	0.41
6	6.70	8.76	8.98	6.46	12.6	4.84	5.37	4.10	4.35	4.00	0.90
7	6.89	8.88	8.97	6.51	12.5	4.69	5.01	3.86	4.25	4.48	0.82
8	6.85	9.09	8.85	6.36	13.1	4.99	5.23	4.41	4.28	5.02	0.89
9	6.83	9.05	8.85	6.33	13.1	5.14	5.43	4.56	4.50	4.91	0.93
10	7.22	8.72	8.81	6.84	13.1	4.81	5.46	5.02	4.30	5.20	1.08
11	7.79	8.65	8.77	6.87	12.79	5.24	6.35	5.17	4.86	4.56	1.25

Примечание. Экологические шкалы: Tm – термоклиматическая, Kn – континентальности климата, Om – омброклиматическая аридности-гумидности, Cr – криоклиматическая, Hd – увлажнения почвы, Tr – солевого режима почв, Nt – богатства почв азотом, Rc – кислотности почв, fH – переменности увлажнения, Lc – освещенности-затенения.

Note. Ecological scales: Tm – thermo-climatic, Kn – climatic continentality, Om – ombroclimatic aridity-humidity, Cr – cryoclimatic, Hd – soil moisture, Tr – salt regime of soils, Nt – soil nitrogen content, Rc – soil acidity, fH – soil moisture variability, Lc – shade density.

(табл. 2). В соответствии со значением индекса дискомфорта (в скобках) изученные ЦП распределились следующим образом: ЦП 11 (1.25) < ЦП 4, 10 (1.08) < ЦП 3 (1.00) < ЦП 1 (0.94) < ЦП 9 (0.93) < ЦП 6 (0.90) < ЦП 8 (0.89) < ЦП 7 (0.82) < ЦП 2 (0.57) < ЦП 5 (0.41). В большей степени соответствуют оптимальным экологическим показателям для произрастания вида заболоченные бореальные леса: сосняк бруснично-сфагновый и сосняк с примесью березы бруснично-чернично-долгомошный (ЦП 5, 2). Наименее благоприятные условия для развития *V. vitis-idaea* складываются в ЦП 11 (вырубка из-под сосняка с примесью ели бруснично-зеленомошного) и ЦП 4, 10 (березняк вейниково-бруснично-костяничный и ельник чернично-бруснично-зеленомошный), здесь отмечены наибольшие значения индекса дискомфорта 1.25 и 1.08 соответственно.

Наиболее распространенными типами почв в местообитаниях *V. vitis-idaea* являются подзолистые иллювиально-железистые почвы, преимущественно песчаные, реже супесчаные. Отмечено также произрастание вида и на торфяных почвах (табл. 1). Результаты анализа почв показали, что *V. vitis-idaea* обитает на почвах с высокой кислотностью, пределы варьирования pH составляют от 2.6 до 4.0 (табл. 1). Близкие данные по кислотности почв в местообитаниях *V. vitis-idaea* приводит Z. Bandzaitiene [26] для Литвы. В Подмосковье вид встречается на почвах с pH 5.0–6.2 [27]. Более широкие пределы pH (2.8–5.5), переносимые этим видом, указывает А.Б. Горбунов [28].

Результаты определения органического углерода показали, что его содержание в подзолистых

почвах колеблется от 7.1 до 18.4%; значительно выше оно в болотных почвах (ЦП 2, 5) – 39.8–46.0% (табл. 1). Химический анализ свидетельствует о сравнительно низкой обеспеченности подзолистых почв азотом 0.30–0.78%. Более высоким содержанием общего азота характеризуются болотные почвы – 1.29–1.34% азота. Установлено, что наименее благоприятные типы местообитаний, в соответствии с индексом дискомфорта, отличаются меньшей обеспеченностью органическим углеродом и общим азотом.

Корнеобитаемый слой подзолистых почв отличается хорошей обеспеченностью общим фосфором и низким содержанием общего калия. Так, содержание в лесной подстилке P_2O_5 колеблется от 0.10 до 0.24%, а K_2O от 0.11 до 0.20%. В нижележащем подзолистом горизонте содержание этих элементов заметно снижается и составляет: P_2O_5 – 0.02–0.12%, K_2O – 0.06–0.20%. Торфяная олиготрофная типичная почва содержит 0.12–0.18% фосфора, 0.06–0.10% калия, у низинной болотной почвы эти показатели выше – общего фосфора 0.18–0.24%, общего калия 0.14–0.15%, что согласуется с приводимыми в литературе данными [29]. Следует отметить низкое содержание калия в болотных почвах, особенно мало его в торфяной олиготрофной типичной почве.

Ресурсная характеристика

Величины основных ресурсных параметров *V. vitis-idaea* в разных типах местообитаний существенно различаются (табл. 3). Одним из значи-

Таблица 3. Ресурсные показатели популяций *Vaccinium vitis-idaea* в различных типах сообществ
 Table 3. Resource parameters of *Vaccinium vitis-idaea* coenopopulations in different plant communities

ЦП CP	Тип фитоценоза Plant community	Высота парциального образования, см Partial structure height, cm		Плотность парциальных образований, экз./м ² Partial structure density spec./m ²		Проективное покрытие, % Projective cover, %		Плотность запаса надземной фитомассы (сырая масса), г/м ² Aboveground phytomass (fresh weight), g/m ²		Плотность запаса листьев (воздушно-сухая масса), г/м ² Leaves stock density (air dry weight), g/m ²	
		$\frac{M \pm m}{\min - \max}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\min - \max}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\min - \max}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\min - \max}$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
1	Сосняк бруснично-зеленомошный Lingonberry-green moss pine forest	$\frac{19 \pm 1}{8.1-30.1}$	24.8	$\frac{450 \pm 26}{308.0-676.0}$	22.3	$\frac{49 \pm 4}{25.0-85.0}$	35.4	$\frac{371 \pm 25}{249.6-591.6}$	26.4	144 ± 10.8	28.7
2	Сосняк с примесью березы бруснично-чернично-долгомошный Lingonberry-bilberry-moss pine forest with birch	$\frac{17 \pm 1}{6.6-37.0}$	32.5	$\frac{170 \pm 19}{80.0-348.0}$	43.9	$\frac{18 \pm 3}{8.0-30.0}$	44.4	$\frac{203 \pm 27}{80.0-429.2}$	51.4	78 ± 12	53.2
3	Сосняк бруснично-лишайниково-зеленомошный Lingonberry-lichen-green moss pine forest	$\frac{14 \pm 1}{5.6-26.4}$	29.9	$\frac{218 \pm 27}{124.0-452.0}$	48.1	$\frac{31 \pm 4}{7.0-58.0}$	54.8	$\frac{190 \pm 20}{108.0-354.4}$	40.8	74 ± 11	48.4
4	Березняк войничково-бруснично-костяничный Chee reedgrass-lingonberry-stone bramble birch forest	$\frac{13 \pm 0}{75.9-25.}$	26.9	$\frac{330 \pm 26}{144.0-492.0}$	30.3	$\frac{24 \pm 4}{1.0-62.0}$	62.9	$\frac{244 \pm 26}{105.2-406.4}$	40.5	95 ± 13	56.7
5	Сосняк бруснично-сфагновый Lingonberry-sphagnum pine forest	$\frac{17 \pm 1}{6.3-29.9}$	35.2	$\frac{220 \pm 19}{112.0-316.0}$	32.7	$\frac{29 \pm 5}{8.0-59.0}$	66.4	$\frac{302 \pm 37}{138.0-528.0}$	47.5	117 ± 16	59.3
6	Сосняк брусничный Lingonberry pine forest	$\frac{154 \pm 1}{6.1-27.3}$	31.4	$\frac{2510 \pm 23}{136.0-404.0}$	28.8	$\frac{50 \pm 6}{17.0-78.0}$	35.5	—	—	127 ± 13	21.4

Таблица 3. Продолжение

ЦП СР	Тип фитоценоза Plant community	Высота парциального образования, см Partial structure height, cm		Плотность парциальных образований, экз./м ² Partial structure density spec./m ²		Проективное покрытие, % Projective cover, %		Плотность запаса надземной фитомассы (сырая масса), г/м ² Aboveground phytomass stock density (fresh weight), g/m ²		Плотность запаса листьев (воздушно- сухая масса), г/м ² Leaves stock density (air dry weight), g/m ²	
		$\frac{M \pm m}{\text{min-max}}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{min-max}}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{min-max}}$	CV, %	$\frac{M \pm m}{\text{min-max}}$	CV, %	$M \pm m$	CV, %
7	Сосняк бруснично-зеленомошный с пятнами кладонии Lingonberry-green moss pine forest with <i>Cladonia</i>	$\frac{16 \pm 0}{6.0-26.4}$	24.5	$\frac{251 \pm 21}{120.0-392.0}$	32.8	$\frac{21 \pm 3}{5.0-43.0}$	57.7	$\frac{206 \pm 22}{94.8-448.0}$	40.6	807 ± 11	43.4
8	Елово-пихтово-сосновый бруснично-зеленомошный лес Lingonberry-green moss spruce-fir-pine forest	$\frac{16 \pm 0}{8.1-23.2}$	22.6	$\frac{648 \pm 61}{388.0-1152.0}$	36.7	$\frac{49 \pm 7}{17.0-85.0}$	47.9	$\frac{431 \pm 39}{276.0-740.8}$	34.7	167 ± 18	37.3
9	Сосняк чернично-брусничный Bilberry-lingonberry pine forest	$\frac{14 \pm 1}{5.2-25.2}$	34.0	$\frac{522 \pm 52}{216.0-740.0}$	31.2	$\frac{49 \pm 7}{19.0-83.0}$	44.1	$\frac{428 \pm 49}{203.6-665.2}$	36.5	166 ± 22	39.5
10	Ельник чернично-бруснично-зеленомошный Bilberry-lingonberry-green moss spruce forest	$\frac{14 \pm 1}{6.6-26.9}$	30.9	$\frac{137 \pm 17}{40-244}$	47.4	—	—	$\frac{86 \pm 11}{36.4-190.8}$	49.0	33 ± 6	51.7
11	Вырубка из-под сосняка с примесью ели бруснично-зеленомошного Clearcut of lingonberry-green moss pine forest with spruce	$\frac{14 \pm 0}{8.3-24.0}$	25.8	$\frac{305 \pm 25}{64.0-564.0}$	41.4	$\frac{22 \pm 3}{3.0-60.0}$	71.0	$\frac{212 \pm 21}{27.7-484.8}$	49.4	82 ± 10	53.2

Примечание: “—” нет данных.
Note: “—” no data.

мых показателей ценопопуляций, определяющих их ресурсный потенциал, является плотность парциальных побегов [30]. Данный признак изменяется в достаточно широких пределах от 40 до 1152 экз./м². При этом при близких значениях проективного покрытия, например, в ЦП 1 и 8 – 48%, плотность парциальных побегов существенно различается, достигая в среднем 648 экз./м² в ЦП 8 и 449.6 экз./м² в ЦП 1. Это связано, вероятнее всего, с особенностями размещения вида по площади ценоза и отличиями эдафотопических условий, что отмечали и Л.В. Афанасьева с соавторами [10].

Величина запаса надземной фитомассы в среднем изменяется от 86 ± 11 до 431 ± 39 г/м² (табл. 3). Высокий запас фитомассы *V. vitis-idaea* отмечен в ЦП 1, 8, 9: соответственно 371 ± 25, 431 ± 39 и 428 ± 49 г/м². Это объясняется высокой плотностью парциальных побегов в данных местообитаниях. Низкая величина запаса надземной фитомассы зафиксирована в ЦП 10, где плотность парциальных образований составляет лишь 137 ± 17 экз./м².

Установлена достоверная связь между запасом надземной фитомассы *V. vitis-idaea* и плотностью парциальных побегов ($r = 0.72$; $p < 0.05$), а также между запасом фитомассы и высотой парциальных побегов ($r = 0.60$; $p < 0.05$). Кроме того, выявлена тесная корреляционная связь между запасом надземной фитомассы и проективным покрытием *V. vitis-idaea* ($r = 0.91$, $P = 0.0015$), которая описывается линейным регрессионным уравнением:

$$Y = 57.0631 + 7.1205x,$$

где: Y – запас надземной фитомассы, г; x – проективное покрытие, %.

Наличие зависимости между фитомассой *V. vitis-idaea* и проективным покрытием при линейном характере связи отмечали и другие исследователи [31–33].

Выявлена отрицательная зависимость высоты парциальных побегов от солевого режима почв, кислотности почв и обеспеченности азотом ($r = -0.70$ – -0.76 , $P < 0.01$ – 0.05). Связи запаса надземной фитомассы и плотности парциальных побегов с баллом освещенности не выявлено, на что обращали внимание исследователи и в других регионах [11, 33]. Это обусловлено, вероятно, узким диапазоном варьирования уровня освещенности в исследованных сообществах.

Согласно результатам дисперсионного анализа, в отношении влияния на высоту парциальных побегов солевого режима ($K-W = 4.8$, $p < 0.05$), кислотности ($K-W = 7.0$, $p < 0.01$) и обеспеченности почв азотом ($K-W = 7.0$, $p < 0.01$) установлено следующее. При уровне солевого режима 4.8–5.2 балла высота побегов составляет 14.2 ± 0.4 см, при уровне от 4 до 4.7 баллов – 16.6 ± 0.8 см. При уров-

не кислотности 5.4–6.4 балла (слабо кислые почвы) высота побегов составляет 13.6 ± 0.3 см, при уровне от 3.6 до 5.2 балла (кислые почвы) – 16.2 ± 0.6 см. При уровне обеспеченности азотом 4.6–5.2 балла (бедные азотом почвы) высота побегов составляет 13.6 ± 0.3 см, при уровне 3.3–4.4 балла (очень бедные азотом почвы) – 16.2 ± 0.6 см. Таким образом, в высоту брусника лучше растет на более бедных и кислых почвах, на которых, по-видимому, она более конкурентоспособна.

Следует отметить, что по результатам прямых измерений уровня кислотности ($pH_{\text{сол}}$ – от 2.6 до 4.0) и содержания в почве общего азота ($N_{\text{общ}}$ – от 0.3 до 1.34%) (табл. 1) не выявлено достоверного влияния этих факторов на высоту парциальных побегов брусники.

Уровень варибельности ресурсных показателей изменяется от среднего до очень высокого (табл. 3). Варибельность высоты парциальных побегов по шкале С.А. Мамаева и Н.М. Чуйко [24] соответствует среднему уровню в ЦП 1, 7, 8, 11 (22.6–25.8%), в остальных местообитаниях – повышенному (26.9–35.2%). Варибельность плотности парциальных образований изменяется от средней в ЦП 1 (22.3%) до высокой в ЦП 3–5, 7, 10, 11 (36.7–48.1%). Ценопопуляции 4, 5, 7 отличаются повышенной изменчивостью данного признака – от 30.3 до 32.8%. Наиболее высоким уровнем варибельности отличаются проективное покрытие и запас надземной фитомассы: от повышенного до очень высокого. Ни один из изученных признаков не проявляет очень низкого или низкого уровня изменчивости.

Кластерный анализ по средним значениям вышеперечисленных параметров продуктивности показал разделение ЦП *V. vitis-idaea* на два кластера (рис. 1). В первый кластер вошли ЦП 1, 8, 9, остальные ЦП образуют второй кластер. Первый кластер подразделяется на два субкластера, один из которых включает ЦП 1 и 9 и объединяет такие типы леса, как сосняк бруснично-зеленомошный (ЦП 1) и сосняк чернично-брусничный (ЦП 9). Обособленный субкластер представляет собой ЦП 8 в елово-пихтово-сосновом бруснично-зеленомошном лесу. Ценопопуляции, входящие в первый кластер, отличаются высокой плотностью, проективным покрытием и наибольшим запасом надземной фитомассы, по сравнению с ЦП, относящимися ко второму кластеру.

Второй кластер также распадается на два субкластера. В качестве самостоятельного субкластера выделяется ЦП 10, исследованная в ельнике чернично-бруснично-зеленомошном. Она имеет наименьшее сходство с остальными в силу эколого-ценотических отличий, что отражается и на ресурсных показателях, имеющих здесь минимальные значения. Внутри второго субкластера выделяются подкластеры, отражающие связь ЦП 3, 6, 7

Рис. 1. Распределение ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* на группы по ресурсным показателям по результатам кластерного анализа.

По горизонтали – номер ценопопуляции, %; по вертикали – межкластерное расстояние.

Fig. 1. Grouping of *Vaccinium vitis-idaea* coenopopulations by resource indicators based on the results of cluster analysis. X-axis – coenopopulation number; y-axis – intercluster distance.

и ЦП 4, 11. Две последние ценопопуляции сформировались в ранне-сукцессионных сообществах: соответственно в березняке вейниково-бруснично-костяничном и на вырубке.

Таксационные параметры древесного яруса фитоценозов с доминированием *V. vitis-idaea* в травяно-кустарничковом покрове также являются значимым фактором, определяющим ресурсный потенциал конкретного типа леса. Полнота древостоя – один из лимитирующих показателей, определяющих возможность произрастания вида и его продуктивность. От полноты насаждения зависит поступление под полог леса световой, тепловой энергии и количества осадков, а также состав и развитие растений, которые могут создавать конкуренцию ягодным кустарничкам [34]. Так, при высокой полноте отмечается низкое проективное покрытие растений, что связано с недостатком солнечной энергии и низкой интенсивностью фотосинтеза. При низкой полноте, напротив, появляется большое количество конкурентных видов, которые вытесняют виды ягодных кустарничков. По данным некоторых авторов, наиболее продуктивные заросли *V. vitis-idaea* отмечаются в насаждениях с полнотой 0.3–0.5 и на открытых местах [35], что отчасти подтверждают и результаты нашего исследования. Согласно данным дисперсионного анализа, достоверно более высокий ($F = 5.61$, $p < 0.05$) запас надземной фитомассы *V. vitis-idaea* наблюдается при сомкнутости крон древостоя 0.4–0.5 (323 ± 37 г/м²), при более низкой (0.1–0.3) и бо-

лее высокой (0.8) сомкнутости величина запаса составляет в среднем 183 ± 46 г/м².

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных в южнотаежной подзоне на территории Кировской области исследований по определению эколого-фитоценологических и ресурсных параметров *Vaccinium vitis-idaea* L. установлено следующее.

Все рассматриваемые ресурсные показатели (проективное покрытие, высота и плотность парциальных образований, плотность запаса сырья) в большинстве изученных ценопопуляций отличаются преимущественно повышенным или высоким уровнем изменчивости. Наиболее продуктивными в обследованном регионе являются ценопопуляции *V. vitis-idaea* в елово-пихтово-сосновом бруснично-зеленомошном лесу (ЦП 8) и сосняке чернично-брусничном (ЦП 9), для которых отмечены максимальные показатели величины надземной фитомассы (431 ± 39 и 428 ± 49 г/м² соответственно).

Установлены достоверные связи ресурсных параметров *V. vitis-idaea* с экологическими режимами фитоценозов. Наибольшее влияние на высоту парциальных образований оказывают солевая режим, кислотность и обеспеченность почв азотом. В лесах на более бедных (уровень обеспеченности азотом от 3.3 до 4.4 балла) и кислых (уровень кислотности 3.6–5.2 балла) почвах формируются более высокие побеги (16–16.5 см), чем

БЛАГОДАРНОСТИ

в сообществах на более богатых (уровень обеспеченности азотом 4.6–5.2 балла) и слабо кислых (уровень кислотности 5.4–6.4 балла) почвах (13.5–14 см). Более высокий запас надземной фитомассы ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* (323 ± 37 г/м²) характерен для сосновых лесов со средними значениями сомкнутости крон (0.4–0.5). В сообществах с более высокой и более низкой сомкнутостью величина запаса является в 1.5–2 раза более низкой.

Работа выполнена в рамках государственного задания 0766-2014-0002 “Разработка системы мониторинга биологических ресурсов охотничьего хозяйства для совершенствования методов их сохранения и рационального использования” (этап 18.1; пункт Программы ФНИ 18) Всероссийского научно-исследовательского института охотничьего хозяйства и звероводства им. проф. В.М. Житкова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Penhallegon R.* 2006. Lingonberry production guide for the Pacific Northwest. – PNW 583-E. Oregon State University. 12 p. <https://catalog.extension.oregonstate.edu/sites/catalog/files/project/pdf/pnw583.pdf>
2. Дьяков Б.Т. 1997. Грибы и их значение в жизни природы и человека. – Соросовский образовательный журнал. 3: 38–45. http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9703_038.pdf
3. Егошина Т.Л., Егорова Н.Ю., Лугинина Е.А., Оботнин С.И., Ярославцев А.В., Гудовских Ю.В., Кислицына А.В., Капустина Н.В., Сулейманова В.Н. 2017. Значение дикорастущих ягодников в питании охотничьих животных. – Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 19(2–2): 255–260. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_255_260.pdf
4. Брусники обыкновенной листья. 2018. – В кн.: Государственная фармакопея Российской Федерации, XIV издание. Т. IV. М. С. 5933–5941. http://resource.rucml.ru/feml/pharmacopia/14_4/HTML/index.html
5. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. 1976. М. 340 с.
6. Брусника. 1986. В.Ф. Юдина, К.Г. Колупаева, Т.В. Белоногова и др. М. 80 с.
7. Черчесова Э.Ю. 2017. Характеристика брусники обыкновенной в РСО-Алания. – В сб.: Актуальные проблемы ботаники и охраны природы: Мат. Международной научно-практической конференции, посвященной 150-летию со дня рождения профессора Г.Ф. Морозова. Под редакцией Котова С.Ф. Симферополь. С. 314–319.
8. Касьянов З.В., Турьшев А.Ю., Агафонцева А.В. 2013. Ресурсоведческая характеристика брусники обыкновенной в Коми-Пермяцком округе Пермского края. – Вестник ВГУ, Серия: Химия, Биология, Фармация. 2: 186–190.
9. Панин И.А., Залесов С.В. 2017. Ресурсы лекарственных растений ельников Североуральского растительного округа. – Научная жизнь. 12: С. 56–64.
10. Афанасьева Л.В., Рупышев Ю.А., Харнухаева Т.М. 2017. Структура и продуктивность ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в светлых лесах Икатского хребта (Северное Прибайкалье). – Раст. ресурсы. 53(4): 495–513.
11. Самбуу А.Д. 2019. Оценка запасов основных видов лекарственных растений восточной и северо-восточной части Тувы. – Бюллетень науки и практики. 5(1): 51–58.
12. Нечаев А.А. 2007. Ресурсы брусники на Дальнем Востоке. – В сб.: Лесные биологически активные ресурсы (березовый сок, живица, эфирные масла, пищевые, технические и лекарственные растения): Мат. Третьей Международной конференции. Хабаровск. С. 77–82.
13. Егошина Т.Л., Колупаева К.Г., Рычкова Н.Н., Скопин А.Е., Скрябина А.А. 2005. Ресурсы *Vaccinium vitis-idaea* L. в Кировской области. Сообщения 1. Биологические особенности и запасы. – Раст. ресурсы. 4(1): 72–82.
14. Поздняков Л.К. 1963. Гидроклиматический режим лиственных лесов Центральной Якутии. М. 145 с.
15. Кутафьев В.П., Митрофанов Д.П. 1973. Лесоводственная характеристика объектов исследования. – В кн.: Исслед. биол. ресурсов средней тайги Сибири. Красноярск. С. 11–20.
16. Белоногова Т.В. 1973. Биологическая продуктивность нижних ярусов растительности сосновых фитоценозов южной Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск. 23 с.
17. Трёмбаля Я.С. 1975. Запасы листа брусники в средней полосе европейской части СССР. – В кн.: Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР. М. Вып. 3. С. 179–182.
18. Трёмбаля Я.С. 1977. Ресурсная характеристика брусники в пределах средней полосы Европейской части СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 16 с.
19. Косицын В.Н., Курлович Л.Е. 1997. Определение продуктивности дикорастущих лекарственных растений в сосняках Нижегородского Заволжья. – В кн.: Проблемы организации многоцелевого лесопользования. М. С. 143–147.
20. Цыганов Д.Н. 1983. Фитоиндикация режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М. 198 с.
21. Жукова Л.А., Дорогова Ю.А., Турмухаметова Н.В., Гаврилова М.Н., Полянская Т.А. 2010. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография. Йошкар-Ола. 368 с.
22. Клименко Г.О. 2012. Особливості екологічних умов у місцезростаннях рідкісних видів рослин. – In: Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин: II Міжнародна наукова конференція, 9–12 жовтня 2012 р. (Національний дендрологічний парк “Софіївка” НАН України): матеріали конф. Умань: С. 107–110.
23. Аринушкина Е.В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. Издание 2-е, перераб. и доп. М. 487 с.

24. Мамаев С.А., Чуйко Н.М. 1975. Индивидуальная изменчивость признаков листьев у дикорастущих видов ко-
стяники. — В кн.: Индивидуальная эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск. С. 114–118.
25. Чиркова Н.Ю. 2007. Фитоценоотические и экологические характеристики местообитаний *Vaccinium vitis-idaea* L.
в условиях Кировской области. — В сб.: Флора Урала в пределах бывшей Пермской губернии и ее охрана: Мат.
межрегиональной конференции, посвященной 140-летию со дня рождения П.В. Сюзева. Пермь. С. 131–133.
26. Bandzaitiene Z. 1999. Influence of growth conditions on lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) yielding and yield fore-
cast. — *Botanica Lithuanica*. 5 (1): 3–12.
27. Баландина Т.П., Вахрамеева М.Г. 1978. Брусника обыкновенная. — В кн.: Биологическая флора Московской
области. М. Вып. 4. С. 167–178.
28. Горбунов А.Б. 1974. Семейство брусничные — *Vacciniaceae* Lindl. — В кн.: Плодовые, ягодные и орехоплодные
растения Сибири. Новосибирск. С. 139–154.
29. Тюлин В.В., Гущина А.М. 1991. Особенности почв Кировской области и их использование при интенсивном
земледелии. Киров. 92 с.
30. Злобин Ю.А. 1989. Принципы и методы изучения ценоотических популяций растений. Казань. 146 с.
31. Пихлик У.К. 1987. Биологические основы изучения ресурсов брусники (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и толокнянки
(*Arctostaphylos uva-ursi* L.) в сосняках Эстонии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту. 25 с.
32. Созинов О.В. 2014. Ресурсная характеристика ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) в Гродненской
области (Республика Беларусь). — *Раст. ресурсы*. 50(3): 337–346.
33. Созинов О.В., Бузук Г.Н. 2017. Определение ресурсных показателей растений: регрессионные зависимости и
проективный вес *Vaccinium vitis-idaea*. — *Социально-экологические технологии*. 4: 9–26.
34. Малиновских А.А. 2017. Влияние уровня освещенности под пологом леса на урожайность черники в условиях
Средне-обского бора Алтайского края. — *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*.
6(152): 87–92.
35. Горбеев В.А., Славский В.А. 2013. Недревесная продукция леса. Воронеж. 169 с.

Effect of Eco-Coenotic Factors on the Resources of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) in Southern Taiga Subzone (Kirov Region)

N. Yu. Egorova^{a, b}, T. L. Egoshina^{a, b, *}

^aRussian Research Institute of Game Management and Fur Farming, Kirov, Russia

^bVyatka Agrotechnological University, Kirov, Russia

*e-mail: etl@inbox.ru

Abstract—Due to wide-spread human transformation of natural habitats of medicinal plants, estimation of the status and productivity of their key habitats became of high priority in botanical resource studies. *Vaccinium vitis-idaea* L. — is an important component of photogenic medium, a valuable forage and medicinal plant, and a pharmacopeia species [5]. This study focuses on resource characteristics of the species communities in southern taiga subzone of the Kirov region. Materials were collected over the vegetative seasons of 2005–2009, 11 plant communities were studied. The relevés of plant communities with *V. vitis-idaea* were accomplished with common geobotanical survey methods. Ecological conditions of the habitats were evaluated by species composition in the community according to D.N. Tsyganov's 10 ecological scales [25]. Ecological discomfort index was determined for each habitat [27]. Resources of *V. vitis-idaea* were estimated according to accepted methods and approaches [29–32]. Variability of the studied parameters was defined by variation coefficient according to life-form variability scale for dwarf shrubs [33]. Data were processed statistically. In the Kirov region *V. vitis-idaea* is a dominant or sub-dominant species of herbaceous-shrub layer of pine, spruce, birch and mixed forests, and is also present on fresh clearcuts of the mentioned stands (forest communities of *Vaccinio-Piceetea* Br.-Bl. in Br.-Bl., Siss. et Vlieger 1939 and *Vaccinietea uliginosi* Tx. 1955 classes). Based on phytoindication and discomfort index, lingonberry-sphagnum pine forest and lingonberry-bilberry-moss pine forest with birch coincide with optimum habitat ecological parameters for the species. The least favourable conditions for *V. vitis-idaea* are formed on the clearcut of lingonberry-green moss pine forest with spruce and bilberry-lingonberry-green moss spruce forest. Productivity parameters of *V. vitis-idaea* differ significantly in various habitat types. Highly relevant correlation between productivity of above-ground phytomass and parameters of the species' participation in community: density, height, foliage projective cover of partial structures, and between *V. vitis-idaea* productivity parameters and ecological regimes of plant communities were observed. There is also medium-strength negative correlation between tree stand density and productivity of above-ground phytomass. So, there is a noticeable decrease of yield when the crown density increases up to 0.7. Maximum productivity is marked in tree stands with 0.3 crown density.

Keywords: *Vaccinium vitis-idaea* L., plant community, confinement, productivity, southern taiga, Kirov region

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out within the framework of the state assignment 0766-2014-0002 “Developing system for monitoring of biological resources in game management to improve conservation methods and rational use” (stage 18.1; item 18 of FNI Program) to Professor Zhitkov Russian Research Institute of Game Management and Fur Farming.

REFERENCES

1. *Penhallegon R.* 2006. Lingonberry production guide for the Pacific Northwest. — PNW 583-E. Oregon State University. 12 p. <https://catalog.extension.oregonstate.edu/sites/catalog/files/project/pdf/pnw583.pdf>
2. *Dyakov B.T.* 1997. Fungi and their role in nature and human life. — *Sorosovskiy obrazovatelnyy zhurnal*. 3(3): 38–45. http://www.pereplet.ru/nauka/Soros/pdf/9703_038.pdf (In Russian)
3. *Egoshina T.L., Egorova N.Yu., Luginina E.A., Obotnin S.I., Yaroslavtsev A.V., Gudovskikh Yu.V., Kislitsina A.V., Kapustina N.V., Suleimanova V.N.* 2017. Importance of wild-growing berries in the nutrition of hunting animals. — *Izvestia of Samara Scientific Center RAS*. 19(2–2): 255–260. http://www.ssc.smr.ru/media/journals/izvestia/2017/2017_2_255_260.pdf (In Russian)
4. *Vaccinii vitis-idaea* folia. 2018. — In: [State Pharmacopeia of Russian Federation]. XIVth ed. Vol. IV. Moscow. P. 5933–5941. http://resource.rucml.ru/feml/pharmacopia/14_4/HTML/index.html (In Russian)
5. [Atlas of ranges and resources of medicinal plants in USSR]. 1976. Moscow. 340 p. (In Russian)
6. *Yudina V.F., Kolupayeva K.G., Belonogova T.V.* 1986. [Cowberry]. Moscow. 80 p. (In Russian)
7. *Cherchesova E.Yu.* 2017. [Characteristics of common cowberry in Alania]. — In: [Actual problems of botany and nature protection: collection of articles of the international scientific and practical conference]. Simferopol. P. 314–319. (In Russian)
8. *Kasyanov Z.V., Turyshev A.Yu., Agafontseva A.V.* 2013. Resources characteristics of common cowberry in Komi-Permyatsky district and Permskiy krai. — *Vestnik VGU. Khimiya, Biologiya, Farmatsiya*. 2: 186–190. (In Russian)
9. *Panin I.A., Zalesov S.V.* 2017. Resources of medicinal plants in spruce forests of Northern Urals district. — *Nauchnaya zhizn*. 12: 56–64. (In Russian)
10. *Afanasyeva L.V., Rupyshev Yu.A., Kharpuksheva T.M.* 2017. Structure and productivity of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) coenopopulations in light coniferous forests of Ikatsky Mountain Range (Northern Baikal). — *Rastitelnye resursy*. 53(4): 495–513. (In Russian)
11. *Sambu A.D.* 2019. Estimation of resources of main medicinal plants of eastern and north-eastern part of Tuva. — *Bulleten nauki i praktiki*. 5(1): 51–58. (In Russian)
12. *Nechayev A.A.* 2007. [Resources of cowberry in the Far East]. — In: [Forest biologically active resources (birch sap, resin, essential oils, food, industrial and medicinal plants): Proceedings of the Third International Conference]. Khabarovsk. P. 77–82. (In Russian)
13. *Egoshina T.L., Kolupayeva K.G., Rychkova N.N., Skopin A.E., Skryabina A.A.* 2005. Resources of *Vaccinium vitis-idaea* L. in Kirov region. Biological stock. — *Rastitelnye resursy*. 41(1): 72–82. (In Russian)
14. *Pozdnyakov L.K.* 1963. [Hydroclimatic regime of larch forests of Central Yakutia]. Moscow. 145 p. (In Russian)
15. *Kutafyev V.P., Mitrofanov D.P.* 1973. [Forestry characteristics of studied objects]. — In: [Research of biological resources of the middle taiga of Siberia]. Krasnoyarsk. P. 11–20. (In Russian)
16. *Belonogova T.V.* 1973. [Biological productivity vegetation of the lower tiers pine phytocenoses of South Karelia: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Petrozavodsk. 23 p. (In Russian)
17. *Trembalya Ya.S.* 1975. [Stocks of cowberry leaves in European part of Russia]. — In: [Resources of wild-growing medicinal plants of the USSR]. 3. P. 179–182. (In Russian)
18. *Trembalya Ya.S.* 1977. [Resources characteristics of cowberry within middle area of European part of USSR: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Moscow. 16 p. (In Russian)
19. *Kositsin V.N., Kurlovich L.E.* 1997. [Definition of wildgrowing medicinal plants' productivity in pine forests of Nizhegorodskoye Zavolzhye]. — In: [Problems of the organization of multipurpose forestry]. Moscow. P. 143–147. (In Russian)
20. *Tsyganov D.N.* 1983. [Regimes' phytoindication within coniferous-broadleaved forests subzone]. Moscow. 198 p. (In Russian)
21. *Zhukova L.A., Dorogova Yu.A., Turmukhametova N.V., Gavrilova M.N., Polyanskaya T.A.* 2010. [Ecological scales and methods of analyses of plant ecological diversity]. Yoshkar-Ola. 368 p. (In Russian)
22. *Klimenko G.O.* 2012. Ecological peculiarities of rare plants. *Roslinniy svit Chervoniy knizhi Ukayni: materialy mezhnunarodnoy konferentsii*. Uman. P. 107–110. (In Russian)
23. *Arinushkina E.V.* 1970. [Soil chemical analyses guide]. Moscow. 488 p. (In Russian)
24. *Mamaev S.A., Chuiko N.M.* 1975. Individual variation of leaves parameters of wildgrowing stone bramble species. — In: [Individual ecological and geographical variability of plants]. Sverdlovsk. P. 114–118. (In Russian)

25. Chirkova N.Yu. 2007. [Phytocoenotic and ecological characteristics of *Vaccinium vitis-idaea* L. habitats in conditions of Kirov region]. – In: [Flora of the Urals within the former Perm province and its protection: Mat. interregional conference dedicated to the 140th anniversary of the birth of P.V. Suzeva]. Perm. P. 131–133. (In Russian)
26. Bandzaitiene Z. 1999. Influence of growth conditions on lingonberry (*Vaccinium vitis-idaea* L.) yielding and yield forecast. – Botanica Lithuanica. 5(1): 3–12.
27. Balandina T.P., Vakhrameeva M.G. 1978. Common cowberry. Biological flora of Moscow region. Iss. 4. Moscow. P. 167–178. (In Russian)
28. Gorbunov A.B. 1974. Family *Vacciniaceae* Lindl. – In: [Fruit, berry and nut-bearing plants of Siberia]. Novosibirsk. P. 139–154. (In Russian)
29. Tyulin V.V., Guschina A.M. 1991. [Peculiarities of soils and their use in intensive soil development]. Kirov. 92 p. (In Russian)
30. Zlobin Yu.A. 1989. [Principles and methods of coenotic studies of plants' populations]. Kazan. 146 p. (In Russian)
31. Pikhlik U.K. 1987. [Biological bases of studies of *Vaccinium vitis-idaea* L. and *Arctostaphylos uva-ursi* L. resources in pine forest of Estonia: Abstr. ... Dis. Cand. (Biology) Sci.]. Tartu. 25 p. (In Russian)
32. Sozinov O.V. 2014. Resources characteristics of *Vaccinium vitis-idaea* (Ericaceae) coenopopulations in Grodno region (Belarus Republic). – Rastitelnye resursy. 50(3): 337–346. (In Russian)
33. Sozinov O.V., Buzuk G.N. 2017. Detection of plants' resources parameters: regression dependences and projective weight of *Vaccinium vitis-idaea*. – Sotsialno-ekologicheskiye tekhnologii. 4: 9–26. (In Russian)
34. Malinovskikh A.A. 2017. Influence of light level under forest cover on bilberry productivity in conditions of Sredneobskiy Forest of Altaisky krai. – Vestnik Altaiskogo gosudarstvennogo universitets. 6 (152): 87–92. (In Russian)
35. Gorobets V.A., Slavskiy V.A. 2013. [Non-wood forest products]. Voronezh. 169 p. (In Russian)

РЕСУРСЫ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

УРОЖАЙНОСТЬ И ПИТАТЕЛЬНАЯ ЦЕННОСТЬ КОРМОВОЙ МАССЫ
ФИТОЦЕНОЗОВ ЛЕСОПАСТБИЩ НА ПЕСКАХ
ТЕРСКО-КУМСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ

© 2021 г. Л. П. Рыбашлыкова¹*, С. Н. Сивцева², Т. Ф. Маховикова²

¹Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения РАН, г. Волгоград, Россия

²Северо-Кавказский филиал Федерального научного центра агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения РАН, Ставропольский край, с. Ачикулак, Россия

*e-mail: ludda4ka@mail.ru

Поступила в редакцию 22.09.2020 г.

После доработки 01.02.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Представлены материалы мониторинговых исследований растительного покрова на лесопастбищах с широкополосными, узкополосными и изреженными насаждениями из *Ulmus pumila* L. (Ulmaceae) и *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae). Изучена сезонная динамика продуктивности и качества корма лесопастбищных угодий. В основу исследований положены результаты полевых опытов. На восьми изолированных учетных площадках размером 16 м² проведены геоботанические описания и определена урожайность фитомассы в течение вегетационного периода (весна, лето, осень). За 2018–2020 гг. отмечено снижение урожайности и видового богатства кормовых трав. Ведущими семействами являются *Asteraceae* – 9 видов (30.0%), *Poaceae* – 7 видов (23.3%). Малый спектр ведущих семейств с небольшим числом видов отражает существенную нарушенность растительного покрова. Фитоценозы развиваются по эфемерово-разнотравному типу, что свидетельствует о длительном воздействии неблагоприятных экологических факторов (климатических, антропогенных). Исключение животноводческой нагрузки на растительный покров приводит в первый год изоляции к увеличению кормовой продуктивности лесопастбищных фитоценозов в 2 раза. Пастбищный корм имеет достаточно высокое содержание протеина в зеленой массе, обеспеченность кормовой единицы перевариваемым протеином (39.90–70.17) соответствует зоотехническим требованиям.

Ключевые слова: лесопастбища, видовой состав, кормовые растения, продуктивность, питательная ценность

DOI: 10.31857/S0033994621030079

Пастбища и лесопастбища в Терско-Кумском междуречье (Старопольский край Нефтекумский р-н, 44.4806–44.5526 с.ш., 45.0971–45.1727 в.д.) расположены на песках, которые имели разную степень зарастания после выполнения крупномасштабных работ по их фитомелиорации в 70–90-е гг. [1–3]. Однако в настоящее время под влиянием двух значимых экологических факторов: зонально-эдафического и пасторально-хозяйственного, структура и видовое разнообразие сообществ лесопастбищ изменились. В результате неурегулируемого выпаса и большой нагрузки угодья деградируют, из травостоя в первую очередь выпадают хозяйственноценные из сем. *Poaceae* – р. *Elytrigia*, *Agropyron*, *Bromopsis*; из сем. *Fabaceae* – р. *Kochia* и другие [4–6]. Улучшить состав пастбищного корма, повысить урожайность можно за счет снятия пастбищной нагрузки [7]. Путем ре-

гулируемой пастбы урожайность повышается на 15–20% [8]. Природные кормовые угодья являются основной ресурсной базой развития животноводства Кизлярских пастбищ, расположенных на территории Терско-Кумской низменности [9, 10]. Пастбищный корм естественных травостоев имеет большое значение в кормовом рационе сельскохозяйственных животных. Данные о химическом составе растительных кормов, их переваримости, минеральном составе, содержании витаминов послужат материалом для определения кормовой емкости пастбищ, составления обоснованных кормовых балансов [11–14]. Биомониторинг растительности лесопастбищ ведется с 2004 г.

Цель работы – изучить сезонную динамику урожайности и качество травостоя лесопастбищ на песках Терско-Кумского междуречья.

Рис. 1. Схема расположения площадок на участках с разными типами насаждений (*Ulmus pumila*, *Robinia pseudoacacia*). Условные обозначения: *a* – широкополосные насаждения (50 м); *b* – узкополосные насаждения (15 м); *c* – редкостойные насаждения саванного типа; *d* – открытое естественное пастбище; □ – изолированные площадки площадью 16 м².
Fig. 1. Location of sample plots with different types of plantings (*Ulmus pumila*, *Robinia pseudoacacia*). Symbols: *a* – wide-row plantings (50 m); *b* – narrow-row plantings (15 m); *c* – sparse savanna-type plantings; *d* – open natural pasture; □ – isolated sample plots 16 m².

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на пастбищах с широкополосными, узкополосными и разреженными насаждениями из *Ulmus pumila* L. и *Robinia pseudoacacia* L. Терского и Бажиганского песчаных массивов Терско-Кумского междуречья. Территория характеризуется высокой теплообеспеченностью (абсолютный летний максимум 45 °С), дефицитом осадков (250–340 мм/год) и низким уровнем залегания грунтовых вод (2–10 м). Продолжительность безморозного периода в среднем 180 дней, испаряемость – 800 мм/год, гидротермический коэффициент 0.5–0.6. Рельеф холмисто-грядовый. Почвы пустынно-степного типа, светло-каштановые песчаные и супесчаные, характеризуются однородностью механического состава и сложены, в основном, мелкозернистыми многофазными и среднезернистыми кварцево-полевошпатовыми песками, имеют очень низкую обеспеченность гумусом 0.2–0.5%.

Для изучения растительного покрова были заложены стационарные пробные площади (ПП) размером 25 × 25 м² в каждом типе лесопастбищ на всю ширину кулис и лесополос. Геоботанические описания были выполнены на 8 изолированных площадках размером 4 × 4 м²: по 2 пробные площадки на участках лесопастбищ с широкополосными насаждениями (50 м), узкополосными насаждениями (15 м), редкостойными насаждениями саванного типа и на открытом пастбище (рис. 1). Учет урожайности травостоя проводили укосным методом [15] на площадках размером 1 м² в 3 кратной повторности [16]. Учетные площади при определении урожайности в весенне-летний и осенний периоды менялись.

Названия растительных сообществ даны по доминантным видам растений в травостое. Но-

менклатура видов приведена по сводке С.К. Черепанова [17]. Обилие видов определено по шкале О. Друдэ: “Soc.” – массово, фоновое; “Cop.” – много, обильно; “Sp.” – умеренно; “Sol.” – единично; “Un.” – единственный экземпляр.

Сомкнутость крон определяли с использованием методики по таксации древостоев [18]. Оценка качества корма лесопастбищ по питательности и компонентному составу проведена в агрохимической лаборатории “Прикумская” г. Буденновск согласно ОСТ 10.243.2000 и методическим указаниям по оценке качества и питательности кормов [19]. Обработка экспериментальных данных выполнена методами описательной статистики [20].

Метеоусловия периода проведения исследований охарактеризованы по данным метеостанции г. Нефтекумск. Рост и развитие растений на аридной территории определяют в основном атмосферные осадки, количество которых за 2018 г. составило 119.5 мм, из них 59.5 мм – за холодный период и 59.4 мм – за теплый. Распределение осадков в течение теплого периода (апрель–октябрь) было очень неравномерным. Май–июнь и август–октябрь 2018 г. оказались засушливыми (0.6–3.2 мм; рис. 2) Сумма осадков в 2019 г. составила 120 мм, за холодный период выпало 40.5 мм, за теплый – 100 мм. Метеоусловия 2020 г. оказались наиболее засушливыми и неблагоприятными для развития пастбищных растений. Количество осадков за весь период составило всего 93.6 мм, что ниже средних многолетних данных (233 мм) на 40%. При этом за холодный период выпало 28.1 мм, за теплый – 63.8 мм. Влагообеспеченность июня–сентября 2020 г. стала самой низкой за последние 3 года и составила 1.5–12 мм. Для данной территории характерно неустойчивое и неравномерное количество осадков как по месяцам, так и по годам.

Рис. 2. Динамика суммы осадков по месяцам в период проведения исследований.

По горизонтали – месяцы; по вертикали – сумма осадков, мм.

Fig. 2. Monthly precipitation dynamics over the study period.

X-axis – months; y-axis – precipitation, mm.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав сообществ Терско-Кумского междуречья на мониторинговых участках представлен 51 видом сосудистых растений из 15 семейств. С высоким постоянством (90%) за все годы отмечены 9 видов, массово (Soc.) и обильно (Cop.) на всех пастбищах присутствуют: мятлик луковичный *Poa bulbosa* L., мятлик луговой *Poa pratensis* L., костер ржаной *Bromus secalinus* L., ковыль волосатик *Stipa capillata* L., ковыль Лессинга *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr, вейник наземный *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., полынь однолетняя *Artemisia annua* L., полынь Лерхе *Artemisia lercheana* Web., верблюжья колючка *Alhagi pseudalhagi* M. bieb. Fisch., свиной пальчатый *Cynodon dactylon* (L.) Pers. Первые три вида являются основными доминантами в травостое. Высокое постоянство (70–80%) имеют: солодка голая *Glycyrrhiza glabra* L., пырей средний *Elytrigia intermedia* Host., аистник цикutowый *Erodium cicutarium* L., бурачок пустынный *Alyssum desertorum* Stapf. Все эти виды обеспечивают устойчивость пастбищных экосистем. Видовая насыщенность, проективное покрытие травостоя и ход динамики урожая во многом определяется варьированием количества осадков в течение вегетационного периода.

Низкая влагообеспеченность почвенного горизонта, высокая температура воздуха и пастбищная нагрузка являются лимитирующими факторами роста и развития растительности пастбищ. Урожайность трав находится на пике в весенний период, когда развиваются эфемеры и эфемероиды: мятлик луковичный *Poa bulbosa*, костер ржаной *Bromus secalinus*, бурачок пустынный *Alyssum desertorum* и полынь Лерхе *Artemisia lercheana*. В дальнейшем увеличение растительной мас-

сы на пастбищах приостанавливается. Осенью происходит отрастание отавы многолетних злаков и полыни.

В ходе биомониторинга лесопастбищ выявлено влияние сомкнутости древесного яруса на урожайность травостоя. Кормовая масса пастбищных трав в весенний период имеет несущественную разницу между участками под древесным пологом и на открытом месте по вариантам, но урожайность в широкополосных насаждениях на 0.6 т/га выше по сравнению с узкополосными и на 0.44–0.70 т/га больше, чем на редкостойных участках саванного типа (табл. 1).

На участках редкостойных насаждений под пологом деревьев при сомкнутости крон 0.2 в весенний период в состав пастбищного травостоя входили такие виды как: щетинник низкий *Setaria pumila* Poir (Soc.), эгилопс цилиндрический *Aegilops cylindrica* (Sp.), подмаренник настоящий *Galium verum* (Sp.), ромашка *Matricaria* sp. (Sol.), козелец *Scorzonera* sp. (Sol.). В летний период кормовая масса пастбищных трав в широкополосных насаждениях под древесным пологом снизилась на 1.0 т/га, в межкулидном пространстве на 0.69 т/га по сравнению с весенним периодом. На участках узкополосных насаждений под древесным пологом снижение массы летом составило 0.39 т/га, на участках насаждений саванного типа – на 0.29 т/га под кронами и на 0.23 т/га на открытом месте. На широкополосных и узкополосных насаждениях летом разница между вариантами составила ~0.5 т/га.

В летний период в узкополосных насаждениях в подкороновом пространстве деревьев вяза и акации встречались массово (Cop.) и основную кормовую массу составляли растения мятлика лугового *Poa pratensis*, эгилопса цилиндрическо-

Таблица 1. Урожайность кормовой массы фитоценозов лесопастбищных угодий за 2018–2020 гг.
Table 1. Forage yield of silvopasture phytocenoses in 2018–2020

Участок Location	Весна Spring		Лето Summer		Осень Autumn		
	сообщество community	урожайность, т/га yield, t/ga	сообщество community	урожайность, т/га yield, t/ga	сообщество community	урожайность, т/га yield, t/ga	разница difference
Широкополосные насаждения Wide-row plantings							
Под кронами деревьев Under tree crowns	Эфемерово-злаковое Ephemeral-gramineous	1.17 ± 0.09	Разнотравное Mixed-herb	0.10 ± 0.03	Разнотравное Mixed-herb	0.47 ± 0.05	0.14
Открытое место Open area	Эфемерово-злаковое Ephemeral-gramineous	1.33 ± 0.11	Разнотравное Mixed-herb	0.64 ± 0.08	Разнотравно-злаковое Mixed-herb-gramineous	0.61 ± 0.08	
Узкополосные насаждения Narrow-row plantings							
Под кронами деревьев Under tree crowns	Злаково-разнотравное Gramineous-mixed-herb	0.57 ± 0.06	Разнотравно-злаковое Mixed-herb-gramineous	0.18 ± 0.04	Разнотравное Mixed-herb	0.64 ± 0.08	0.15
Открытое место Open area	Злаково-разнотравное Gramineous-mixed-herb	0.71 ± 0.09	Разнотравно-полынное Mixed-herb-sagebrush	0.68 ± 0.08	Полынно-разнотравное Sagebrush-mixed-herb	0.79 ± 0.05	
Редкостойные насаждения саванного типа Sparse plantings (savanna type)							
Под кронами деревьев Under tree crowns	Злаково-разнотравное Gramineous-mixed-herb	0.62 ± 0.08	Злаково-разнотравное Gramineous-mixed-herb	0.33 ± 0.06	Злаково-полынное Gramineous-sagebrush	0.56 ± 0.03	0.03
Открытое место Open area	Злаково-разнотравное Gramineous-mixed-herb	0.72 ± 0.09	Полынно-злаковое Sagebrush-gramineous	0.49 ± 0.05	Злаково-полынное Gramineous-sagebrush	0.53 ± 0.06	

го *Aegilops cylindrica*, щетинника сизого *Setaria pumila*, костра ржаного *Bromus secalinus*. В межполосном пространстве при большем общем обилии растений преобладали василек раскидистый *Centaurea diffusa* Lam., полынь Лерхе *Artemisia lercheana*, верблюжья колючка *Alhagi pseudalhagi*, единично прутняк распростертый *Kochia prostrata* (L.) Schrad.

В межкулисом пространстве широкополосных насаждений травостой был представлен соломкой голой *Glycyrrhiza glabra* (Сор.), аистником цикутovým *Erodium cicutarium* (Сор.), верблюжьей колючкой *Alhagi pseudalhagi* (Sp.), молочаем лозным *Euphorbia virgata* Waldst. (Сор.), гелиотропом душистым *Heliotropium suaveolens* M. Bieb. (Sp.). На пастбище саванного типа под кронами кормовая масса составила 0.33 т/га за счет высокого обилия (Сор.) свиного пальчатого *Cynodon dactylon*, житняка узкоколосого *Agropyron fragile* Roth., костра ржаного *Bromus secalinus*, полыни однолетней *Artemisia annua*, вейника наземного *Calamagrostis epigeios*.

В осенний период отмечено нарастание кормовой массы на подкороновых участках по всем вариантам, в узкополосных насаждениях за счет таких растений, как полынь однолетняя *Artemisia annua*, ковыль тырса *Stipa capillata*, тысячелистник обыкновенный *Achillea millefolium* L.

Продуктивность кормовых трав на естественных пастбищах, ввиду обедненности видового состава растений, гораздо ниже в количественном и качественном отношении, урожайность травостоя на участках без выпаса составила: весной — 0.5 т/га, летом — 0.34 т/га, осенью — 0.47 т/га; на участках с выпасом: весной — 0.32 т/га, летом — 0.20 т/га, осенью — 0.38 т/га.

Для качественного корма большое значение имеет не только питательность, но и качественный состав. В результате наблюдений выявлено, что поедаемость растений зависит от видового состава, состояния растений и пастбища в целом, а также от нагрузки поголовья. Исследования питательности и компонентного состава кормовой массы растительных сообществ показали, что смесь трав № 4 состоящая из подмаренника настоящего *Galium verum* L., аистника цикутového *Erodium cicutarium*, люцерны малой *Medicago minima* и эфемеров *Poa bulbosa* наиболее питательна: содержание сырого протеина составило 12.31% (среднее по России по И.В. Ларину [15] — 10.4%), жира — 2.42%, переваримого протеина — 70.17 г, кальция — 8 г, фосфора — 2.4 г (табл. 2). Содержание протеина и других веществ в растениях зависит от множества факторов, начиная от принадлежности к семейству, виду, фазы развития, состава фитоценоза и заканчивая режимом использования [15].

Содержание сырой клетчатки в составе кормовой массы исследуемых пастбищ (33.05 — 35.98%) является благоприятным для переваривания животными (среднее по России по И.В. Ларину составляет 31.2%). Содержание обменной энергии в 1 кг корма до 8.1 Мдж, сырого жира до 2.42%. Наименьшее количество жира содержится в составе травостоя № 6: пырей средний *Elytrigia intermedia* + ковыль волосатик *Stipa capillata* + солодка голая *Glycyrrhiza glabra* (1.60%) (среднее по России по И.В. Ларину — 2.9%). Низкое содержание сырого протеина (7.00—8.56%) в смешанных травостоях № 3, 5, 6, 7 обусловлено почвенной и воздушной засухой в период вегетации растений, ранним наступлением генеративной фазы и огрублением трав.

При сомкнутости древесного яруса в широкополосных насаждениях — от 0.7 до 0.8, в узкополосных — от 0.2 до 0.4, в саванновых — от 0.1 до 0.2 качество корма в течение вегетационного периода по сравнению с открытыми пространствами не улучшилось, так как в травостое отсутствовали ценные виды, такие как люцерна гибридная *Medicago × varia* Martyn), астрагал песчаный *Astragalus arenarius* L., прутняк распростертый *Kochia prostrata*, эспарцет *Onobrychis sp.* и другие, в результате чего кормовая масса отнесена ко 2 и 3 классу (ОСТ 10.243.2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинговые исследования растительности лесопастбищ, созданных при помощи лесной мелиорации (широкополосные, узкополосные и разреженные саванного типа насаждения), показали их мелиоративную функциональность, долговечность и кормоемкость в условиях аридной зоны (Терско-Кумское междуречье, Старопольский край, Нефтекумский р-н).

Лесопастбищные угодья разного типа по кормовой продуктивности имеют превосходство перед открытым степным участком, где процессы деградации, приводящие, в первую, очередь к снижению видового богатства и обилия видов в естественных фитоценозах и снижению запаса кормовых растений, продолжаются ускоренными темпами.

Типы лесопастбищных угодий по количеству кормовой массы имеют различия. Широкополосные насаждения по урожайности в 2 раза превосходят узкополосные и разреженные насаждения (саванного типа).

На основных природных пастбищах запас сухой поедаемой массы колеблется по годам от 0.2 до 0.5 т/га. В широкополосных насаждениях в весенний период урожайность кормовой массы под древесным пологом на 0.67 т/га, а в межполосном пространстве — на 0.83 т/га выше, чем на изолиро-

Таблица 2. Кормовая ценность растительности лесопастбищ, 2020 г.
Table 2. Forage value of silvopasture vegetation, studies of 2020

Состав кормовой массы Forage composition	Компонентный состав, % Component composition, %					Содержание в 1 кг натурального корма Content in 1 kg of natural forage						Класс Class
	влага moisture	сырой протеин crude protein	сырой жир crude fat	сырая клетчатка crude fiber	сырая зола crude ash	кормовых единиц, кг forage units, kg	энерг. ценность, Мдж energ. value, MJ	переварив. протеин, г digestible protein, g	кальций, г calcium, g	фосфор, г phosphorus, g	каротин, мг carotene, mg	
1. <i>Glycyrrhiza glabra</i> L. + <i>Aegilops cylindrica</i> Host + <i>Artemisia lercheana</i> Weber ex Stechm. + <i>Alhagi pseudalhagi</i> M. bieb. Fisch.	16.03	10.50	2.13	33.66	6.50	0.47	8.0	59.85	6.0	1.7	26	2
2. <i>Glycyrrhiza glabra</i> L. + <i>Artemisia lercheana</i> Weber ex Stechm. + <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	16.88	8.88	1.98	34.34	7.62	0.43	7.9	50.62	5.9	1.6	29	2
3. <i>Glycyrrhiza glabra</i> L. + <i>Artemisia lercheana</i> Weber ex Stechm.	17.49	8.56	2.30	35.26	7.49	0.43	7.8	48.79	8.4	1.3	30	3
4. <i>Galium verum</i> L. + <i>Erodium cicutarium</i> L. + <i>Medicago minima</i> (L.) Bartal. + <i>Poa bulbosa</i> L.	16.54	12.31	2.42	33.05	10.66	0.44	8.1	70.17	8.0	2.4	26	2
5. <i>Stipa capillata</i> L.	14.66	7.00	1.80	34.83	4.93	0.47	7.9	39.90	3.3	1.1	25	3
6. <i>Elytrigia intermedia</i> Host. + <i>Stipa capillata</i> L. + <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	16.13	7.38	1.60	35.13	5.47	0.44	7.8	42.07	4.3	1.1	29	3
7. <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers	14.69	8.19	1.90	35.98	9.90	0.42	7.7	46.68	2.8	1.7	14	3

ванной площадке природного пастбища (0.5 т/га). В межкулисных и в межполосных пространствах урожайность фитомассы выше, чем под кронами древостоя на 0.1–0.5 т/га.

На химический состав и питательную ценность кормовой массы фитоценозов влияет их видовой состав и климатические условия. Анализ компонентного состава позволил установить, что питательная ценность растений по всем исследованным смесям составляет 0.42–0.47 кормовых единиц, при этом в 1 кг корма содержится 39.90–

70.17 г перевариваемого протеина, что соответствует зоотехническим требованиям.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания № 0713-2019-0002 ФНЦ агроэкологии РАН по теме “Разработать научные основы, новые методы, модели и технологии эффективного лесомелиоративного освоения и многоцелевого использования низкопродуктивных и деградированных земель засушливой зоны Российской Федерации”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Манаенков А.С., Кулик А.К. 2016. Закрепление и облесение песков Засушливой зоны. Волгоград. 55 с.
2. Манаенков А.С. 2018. Лесомелиорация арен засушливой зоны. 2-е издание переработанное и дополненное. Волгоград. 428 с.
3. Сурхаев Г.А., Сурхаев И.Г., Кулик К.Н., Стародубцева Г.П. 2019. Опыт лесомелиорации экосистем песчаных массивов Терско-Кумского междуречья. – Экосистемы. Экология и динамика. 3(4): 5–23. <http://ecosystemsdynamic.ru/wp-content/uploads/2019/12/1-Surkhaev-article.pdf>
4. Туманян А.Ф., Тютюма Н.В., Булахтина Г.К. 2015. Влияние величины нагрузки животных на потенциал самовосстановления растительного покрова аридных пастбищ Северного Прикаспия. – Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. 4(25): 11–17. http://www.nitu.ru/tppark/15_4.pdf
5. Петров В.И., Кулик А.К., Власенко М.В. 2018. Природный потенциал песчаных земель Терско-Кумского междуречья. – Пути повышения эффективности орошаемого земледелия. 1(69): 6–11. <http://www.rosniipm.ru/izdan/2018/1692018.pdf>
6. Рыбашлыкова Л. П., Сивцева С.Н. 2018. Интродуцированные виды трав и их сорта для улучшения деградированных пастбищ Восточного Предкавказья. – Вестник Марийского государственного университета. Серия “Сельскохозяйственные науки. Экономические науки”. 4(1): 35–40. <http://agro-econom.vestnik.marsu.ru/view/journal/article.html?id=1577>
7. Тютюма Н.В., Егорова Г.С., Булахтина Г.К. 2017. Прием биологической рекультивации деградированных естественных пастбищ в аридной зоне Северного Прикаспия Волгоград. 96 с.
8. Петров В.И., Воронина В.П. 2007. Фитоструктура аэротопа пастбищных экосистем Северо-Западного Прикаспия. – Доклады РАСХН. 1: 22–25.
9. Muratchaeva P.M.-S. 2014. Monitoring of the condition of tree species in artificial plantings of the Terek-Kuma lowland. – Arid Ecosyst. 4(1): 35–38. <https://doi.org/10.1134/S2079096114010053>
10. Radochinskaya L.P., Kladiyev A.K., Rybashlykova L.P. 2019. Production Potential of Restored Pastures of the North-western Caspian. – Arid Ecosyst. 9(1): 51–58. <https://doi.org/10.1134/S2079096119010086>
11. Тореханов А.А., Алимаев И.И., Орозбаев С.А. 2008. Лугопастбищное кормопроизводство. Алматы. 446 с.
12. Гребенников В.Г., Шипилов И.А., Турун И.П. 2016. Приемы ускоренного восстановления деградированных стародавних пастбищных экосистем в сухостепной зоне Приманьчской степи. – Овцы, козы, шерстяное дело. 1: 47–49. <http://elib.timacad.ru/dl/full/oik-17-2016-01.pdf>
13. Смаилов К.Ш., Стыбаев Г.Ж., Исаева Ж.Б., Ногаев А.А. 2017. Использование природных пастбищ в условиях Жамбылской области. – Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С. Сейфуллина. 1(92): 51–56. <https://kazatu.edu.kz/assets/i/science/vn1701-agro08.pdf>
14. Бедарева О.М., Троян Т.Н., Мурачёва Л.С., Кондрацкая А.А. 2019. Продуктивно-энергетический потенциал сельскохозяйственных культур при создании экологически безопасных кормов. – Известия КТГУ. 54: 11–19. https://kltgu.ru/upload/science/magazine/news_kstu/archiv/Izvestiy_KGTU_54.pdf
15. Ларин И.В. 1956. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.: Т. 3. 877 с.
16. Общесоюзная инструкция по проведению геоботанического исследования природных кормовых угодий и составлению крупномасштабных геоботанических карт. 1984. М.: Колос. 77 с.
17. Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
18. Анучин Н.П. 1982. Лесная таксация: М.: лесная промышленность. 552 с.
19. Методические указания по оценке качества и питательности кормов. 2002. М. 25 с.
20. Доспехов Б.А. 1985. Методика полевого опыта. Москва. 352 с.

Forage Productivity and Nutritive Value of Silvopasture Phytocenoses on the Sands of the Terek-Kuma Lowland

L. P. Rybashlykova^{a, *}, S. N. Sivceva^b, T. F. Mahovikova^b

^aFederal Research Centre of Agroecology, Amelioration and Protective Afforestation of Russian Academy of Sciences, Volgograd, Russia

^bNorth Caucasian Branch of the Federal Research Centre of Agroecology, Amelioration and Protective Afforestation Russian Academy of Sciences, Stavropol Krai, Achikulak, Russia

*e-mail: ludda4ka@mail.ru

Abstract—The article presents the materials of monitoring studies of vegetation cover on artificial silvopastures with wide-row, narrow-row and sparse plantings of *Ulmus pumila* L. (Ulmaceae) and *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae). The seasonal dynamics of productivity and feed quality of the silvopastures was studied. The analysis of forage yielding capacity is important for understanding the ecological state, pasture resistance to climatic and anthropogenic factors, and developing the most appropriate model of their phytoreclamation. The forage plants growing on the reclaimed areas of pastures were studied. The research was based on field experiments and laboratory tests. The relevés were carried out for eight isolated sample plots, 16 m² each, and the phytomass yield was determined throughout the growing season (spring, summer, autumn). There was a decrease in productivity and species abundance of forage grasses, and an increase in weeds and poisonous plants in 2018–2020. The most represented plant families are *Asteraceae* with 9 species (30.0%) and *Poaceae* with 7 species (23.3%). The presence of few leading families with a small number of species in each, confirm the disturbance of the flora. The observed phytocenoses develop by the ephemeral-mixed-herbs type, indicating a long-term impact of adverse environmental factors. Excluding livestock load on the vegetation cover (providing rest periods) leads to the changes in dominant species in vegetation layers, an increase in the projective cover by 5% in the first year of isolation, and a 2-fold increase in the feed productivity of silvopasture phytocenoses. The largest percentage is accounted for by ephemera, and a smaller — by mixed grasses. The pasture forage has fairly high content of the herbage protein, and availability of the digestible proteins per forage unit (39.90–70.17) meets the zootechnical requirements.

Keywords: forest pastures, species composition, forage plants, productivity, nutritional value

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out in fulfilment of the State assignment 0713-2019-0002 to “Developing scientific foundation, new methods, models and technologies for effective forest-reclamation development and multi-purpose use of low-productive and degraded lands of the arid zone of the Russian Federation”.

REFERENCE

1. Manaenkov A.S., Kulik A.K. 2016. [Sands stabilization and afforestation in the Arid zone]. Volgograd. 55 p. (In Russian)
2. Manaenkov A.S. 2018. [Forest reclamation of dry zone arenas]. Volgograd. 428 p. (In Russian)
3. Surkhaev G.A., Surkhaev I.G., Kulik K.N., Starodubtseva G.P. 2019. Forest reclamation experience in sandy massifs ecosystems of the Terek-Kuma interfluvium. — *Ecosystems. Ecology and dynamics*. 3(4): 5–23. <http://ecosystemsdynamic.ru/wp-content/uploads/2019/12/1-Surkhaev-articel.pdf> (in Russian)
4. Tumanyan A.F., Tyutyuma N.V., Bulakhtina G.K. 2015. Influence of animal load value on the arid pastures potential of self-healing in Northern Caspian. — *Teoreticheskiye i prikladnyye problemy agropromyshlennogo kompleksa*. 4(25): 11–17. http://www.nitu.ru/tppapk/15_4.pdf (In Russian)
5. Petrov V.I., Kulik A.K., Vlasenko M.V. 2018. Natural potential of the Terek-Kuma interfluvium sandy soils. — *Puti povysheniya effektivnosti orishayemogo zemledeliya*. 1(69): 6–11. <http://www.rosniipm.ru/izdan/2018/1692018.pdf> (In Russian)
6. Rybashlykova L.P., Sivtseva S.N. 2018. Role of induced types of herbs and their varieties for improvement of degraded pastures of the Eastern Pre-Caucasus. — *Vestnik of the Mari State University. Agriculture. Economics*. 4(1): 35–40. <http://agro-econom.vestnik.marsu.ru/view/journal/article.html?id=1577> (In Russian)
7. Tyutyuma N.V., Egorova G.S., Bulakhtina G.K. 2017. [Method of biological reclamation of degraded natural pastures in the arid zone of the Northern Caspian region]. Volgograd. 96 p. (In Russian)
8. Petrov V.I., Voronina V.P. 2007. Phytostucture of the aerotop of pasture ecosystems of the Northwestern Caspian area. — *Russ. Agricult. Sci*. 33(1): 27–30. (In Russian) <https://doi.org/10.3103/S1068367407010107>

9. *Muratchaeva P.M.-S.* 2014. Monitoring of the condition of tree species in artificial plantings of the Terek-Kuma lowland. — *Arid Ecosyst.* 4(1): 35–38.
<https://doi.org/10.1134/S2079096114010053>
10. *Radochinskaya L.P., Kladiev A.K., Rybashlykova L.P.* 2019. Production Potential of Restored Pastures of the Northwestern Caspian. — *Arid Ecosyst.* 9(1): 51–58.
<https://doi.org/10.1134/S2079096119010086>
11. *Torekhanov A.A., Alimaev I.I., Orozbaev S.A.* 2008. [Grassland forage production.] Almaty. 446 p. (In Russian)
12. *Grebennikov V.G., Shipilov I.A., Turun I.P.* 2016. [Methods for accelerated restoration of degraded old pasture ecosystems in the dry steppe zone of the Manych steppe]. — *Sheep, Goats and Woolen Production.* 1: 47–49.
<http://elib.timacad.ru/dl/full/oik-17-2016-01.pdf> (In Russian)
13. *Smailov K.Sh., Stybaev G.Zh., Isaeva Zh.B., Nogaev A.A.* 2017. [The use of natural pastures in the Zhambyl region]. — *Science Bulletin of S.Seifullin Kazakh Agrotechnical University.* 1(92): 51–56 p.
<https://kazatu.edu.kz/assets/i/science/vn1701-agro08.pdf> (In Russian)
14. *Bedareva O.M., Troyan T.N., Muracheva L.S., Kondratskaya A.A.* 2019. Productive-energy potential of agricultural crops in the creating ecologically safe fodder]. — *KSTU News.* 54: 11–19 p.
https://klgtu.ru/upload/science/magazine/news_kstu/archiv/Izvestiy_KGTU_54.pdf (In Russian)
15. *Larin I.V.* 1956. [Forage plants of the hayfields and pastures of the USSR]. Vol. 3. Moscow. 877 p. (In Russian)
16. [All-Union instruction for geobotanical studies of the natural fodder resources and compilation of the large-scale geobotanical maps]. Moscow. 1984. (In Russian)
17. *Cherepanov S.K.* 1995. [Vascular Plants of Russia and Neighboring Countries]. St. Petersburg. 990 p. (In Russian).
18. *Anuchin N.P.* 1982. [Forest taxation]. Moscow. 552 p. (In Russian)
19. [Methodology guidelines for assessing the quality and nutritional value of feed]. 2002. Moscow. 25 p. (In Russian)
20. *Dospikhov B.A.* 1985. [Field experiment technique]. Moscow. 352 p. (In Russian)

СТРУКТУРА
ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *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 30.11.2020 г.

После доработки 03.02.2021 г.

Принята к публикации 31.05.2021 г.

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. (Brassicaceae) в Якутии распространен в долине р. Лены, начиная с верховьев до 70° с.ш.. Обычно произрастает в степях и по каменистым склонам, реже в сухих сосновых лесах. Изученные в Центральной Якутии ценопопуляции *Alyssum lenense* являются нормальными, неполноценными, молодыми. Ценопопуляции с левосторонним типом онтогенетического спектра формируются на сухих степных склонах коренного берега р. Лена, в основном на охраняемой территории, где отсутствует антропогенное воздействие и на надпойменной террасе в сосновом лесу в условиях затененности и относительной увлажненности. Центрированный тип онтогенетического спектра отмечается на степных участках на склоне коренного берега и надпойменной террасе, подвергающихся интенсивному выпасу, а также на искусственном откосе с осыпающейся почвой. Оценка состояния ценопопуляций *Alyssum lenense* по организменным и популяционным признакам показала, что наиболее благоприятные условия для ценопопуляций складываются на участках, свободных от выпаса, приуроченных к охраняемым местообитаниям. Воздействие выпаса негативно сказывается на плотности особей в ценопопуляции, а также на их организменных параметрах. При этом менее устойчивы к выпасу ценопопуляции, расположенные на сухих склонах коренного берега. Онтогенетическая стратегия выживания *A. lenense* определена как стрессовая.

Ключевые слова: *Alyssum lenense*, Центральная Якутия, ценопопуляции, онтогенетическая структура, состояние, условия местообитания

DOI: 10.31857/S0033994621030080

Бурачок ленский *Alyssum lenense* Adams. – ранццветущий вид из сем. Brassicaceae. Реликт плейстоценовых лесостепных ландшафтов, его местообитания приурочены к степным склонам коренных берегов рек, реже к сухим сосновым лесам и их опушкам. Встречается довольно широко в Центральной, Южной и Юго-Западной Якутии, а также на северо-востоке – в долинах рек Яны и Индигирки. Общий ареал вида охватывает Восточную Европу, Сибирь, Монголию и Северный Китай [1]. В западной части ареала *A. lenense* встречается реже, внесен в Красные книги 10 регионов России [2–4].

A. lenense известен как медонос [5], используется как декоративное растение, рекомендуется для каменистых садов весеннего направления [6].

Цель работы – изучение структуры и оценка состояния ценопопуляций *A. lenense* в Центральной Якутии.

Исследование включало: выявление и описание растительных сообществ с участием *A. lenense*; изучение онтогенетической структуры цено-

популяций *A. lenense* в Центральной Якутии; определение возрастности и характерного онтогенетического спектра ценопопуляций изучаемого вида; определение плотности ценопопуляций и продолжительности жизненного цикла особей в ценопопуляциях в зависимости от условий произрастания; оценку состояния ценопопуляций *A. lenense* по организменным и популяционным признакам; определение онтогенетической стратегии выживания *A. lenense*.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение ценопопуляций *A. lenense* проводили в 2019 г. в пределах Центральной Якутии в окр. г. Якутска на природной территории Якутского ботанического сада (далее ЯБС, ЦП 1–5), в окр. с. Немюгюнцы (ЦП 6–7) и с. Улахан (ЦП 8–10) Хангаласского р-на. Описания растительных сообществ выполнены согласно общепринятым геоботаническим методам [7]. Краткая характеристика условий местообитания и растительных сообществ представлена в табл. 1.

Таблица 1. Характеристика ценопопуляций *Alyssum lenense*
Table 1. Characteristics of *Alyssum lenense* coenopopulations

№ ЦП СР	Местонахождение ЦП CP location	Сообщество/доминирующие виды Community/dominant species	Тип почвы, характер субстрата Soil type, nature of substrate	ОПП/ПП % TRC/PC %	Антропогенная нагрузка Anthropogenic load
1	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (40°), на высоте 15–20 м. N 62°1'6.6", E 129°36'7.1" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (40°), at a height of 15–20 m. N 62°1'6.6", E 129°36'7.1"	Верониково-типчаково-ковыльная степь/ <i>Veronica-Festuca-Stipa</i> steppes: <i>Stipa capillata</i> L. (cop ₁), <i>Festuca lenensis</i> Drob. (cop ₁), <i>Veronica incana</i> , L. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow- Chernozem soil, compacted at the surface	30/5	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
2	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (60°), на высоте 15–20 м. N 62°1'6.2", E 129°36'6.9" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (60°), at a height of 15–20 m. N 62°1'6.2", E 129°36'6.9"	Житняковая степь/ <i>Agropyron</i> steppes: <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow- Chernozem soil, compacted at the surface	60/12–15	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
3	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (25°), на высоте 5 м. N 62°1'8.6", E 129°36'8.7" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (25°), at a height of 5 m. N 62°1'8.6", E 129°36'8.7"	Простреловая степь/ <i>Pulsatilla</i> steppes: <i>Pulsatilla multifida</i> (G. Pritz.) Juz. (cop ₃), <i>Potentilla nivea</i> L. (sp), <i>Festuca lenensis</i> (sp), <i>Alyssum lenense</i> (sp)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow- Chernozem soil, compacted at the surface	50/1–2	Ежегодные весенние палы Annual spring grass fires
4	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (60°), на высоте 80–85 м. N 62°1'6.8", E 129°36'5.4" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (60°), at a height of 80–85 m. N 62°1'6.8", E 129°36'5.4"	Типчаково-простреловая степь/ <i>Festuca-Pulsatilla</i> steppes: <i>Festuca lenensis</i> (cop ₁), <i>Pulsatilla multifida</i> (cop ₂), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁), <i>Agropyron cristatum</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности рыхлая, осыпающаяся Permafrost meadow- Chernozem soil, loose at the surface, sloughing	30/10–15	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load
5	Центральная Якутия, окр. г. Якутска, склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (40°), на высоте 15–20 м. N 62°1'7.1", E 129°36'7.4" Central Yakutia, suburbs of Yakutsk, the slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (40°), at a height of 15–20 m. N 62°1'7.1", E 129°36'7.4"	Замещающепопыльная степь/ <i>Artemisia commutata</i> steppes: <i>Artemisia commutata</i> (cop ₁), <i>Artemisia frigida</i> Willd. (cop ₁), <i>Alyssum lenense</i> (cop ₁)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности рыхлая, осыпающаяся Permafrost meadow- Chernozem soil, loose at the surface sloughing	30–40/7–10	Нет антропогенной нагрузки No anthropogenic load

Таблица 1. Продолжение

№ ЦП СР	Местонахождение ЦП CP location	Сообщество/доминирующие виды Community/dominant species	Тип почвы, характер субстрата Soil type, nature of substrate	ОПП/ППП % TRC/PC %	Антропогенная нагрузка Anthropogenic load
6	Центральная Якутия, окр. с. Немлюгонцы, Хангаласского р., склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (25°–30°), на высоте 5–25 м. N 61°35'40", E 129°8'31" Central Yakutia, Khangalassky district, village Nemlyuguntsy outskirts, slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (25°–30°), at a height of 5–25 m. N 61°35'40", E 129°8'31"	Холоднополюнная степь/Artemisia frigida степе: <i>Artemisia frigida</i> (cop), <i>Potentilla bifurca</i> L. (cop), <i>Astragalus lenensis</i> Shpetova, Schaulo et Lomon (cop)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с выходами каменистых пород Permafrost meadow- Chernozem soil with rocky outcrops	15/2	Выпас лошадей, крупного рогатого скота Horse and cattle grazing
7	Центральная Якутия, окр. с. Немлюгонцы, Хангаласского р., склон коренного берега р. Лены, южная экспозиция (38°), на высоте 15–25 м. N 61°35'45", E 129°8'49" Central Yakutia, Khangalassky district, village Nemlyuguntsy outskirts, slope of the bedrock bank of the Lena River, southern exposure (38°), at a height of 15–25 m. N 61°35'45", E 129°8'49"	Тересконовая степь/Krascheninnikovia степе: <i>Artemisia frigida</i> (cop), <i>Alyssum lenense</i> (cop), <i>Krascheninnikovia lenensis</i> (cop)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с выходами каменистых пород Permafrost meadow- Chernozem soil with rocky outcrops	30/5–7	Запыление от грунтовой дороги Dust burden from dirt road
8	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена. N 61°37'44", E 129°14'53" Central Yakutia, Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River. N 61°37'44", E 129°14'53"	Сосняк разнотравный со степными видами/Forbs pine forest with steppe species: <i>Pinus sylvestris</i> L., <i>Carex duriviscula</i> C.A. Mey. (sp), <i>Alyssum lenense</i> (sp), <i>Veronica incana</i> (sp)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow- Chernozem soil, compacted at the surface	20/1–2	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация. Выпас крупного рогатого скота Motorway pollution. Recreation. Cattle grazing
9	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена, склон к берегу озера (10°). N 61°37'41", E 129°14'52" Central Yakutia Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River, slope towards the lake shore (10°). N 61°37'41", E 129°14'52"	Опушка соснового леса/The edge of a pine forest: <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Thymus sibiricus</i> (Serg.) Kloke. et Shost. (cop), <i>Carex duriviscula</i> C.A. Mey. (cop), <i>Alyssum lenense</i> (cop)	Почва мерзлотная лугово-черноземная, с поверхности уплотненная Permafrost meadow- Chernozem soil, compacted at the surface	40/10	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация. Выпас лошадей, крупного рогатого скота Pollution from the motorway. Recreation. Horse and cattle grazing
10	Центральная Якутия, окр. с. Улахан, Хангаласского р., 2-я надпойменная терраса р. Лена, на искусственном откосе высотой 2.5–3.0 м, северная экспозиция (45°). N 61°37'39", E 129°14'46" Central Yakutia, Khangalassky district, village Ulakhan outskirts, second terrace of the Lena River, artificial slope 2.5–3.0 m high, northern exposure (45°). N 61°37'39", E 129°14'46"	Искусственный песчаный откос в начальной стадии зарастания/Artificial sandy slope in the initial stage of overgrowing: <i>Ephedra monosperma</i> C.A. Mey (cop), <i>Alyssum lenense</i> (cop)	Почва супесчаная, рыхлая, осыпавшаяся Sandy loam soil, sloughing	10/8	Загрязнение от автомобильной трассы. Рекреация Motorway pollution. Recreation

Примечание: ОПП – общее проективное покрытие, ППП – проективное покрытие *A. lenense*.
Note: TRC – the total projective cover, PC – the projective cover of *A. lenense*.

Климат Центральной Якутии характеризуется резкой континентальностью. Размах абсолютных минимальных и максимальных температур составляет 102 °С, от –64 °С в январе, до 38 °С в июле. По количеству выпадающих осадков (140–180 мм) регион приближен к степным и полупустынным районам Средней Азии [8].

Изучение онтогенетической структуры ценопопуляций *A. lenense* проводили по общепринятым методикам [9, 10]. В изученных ценопопуляциях закладывались от 12 до 124 площадок размером 0.25 м². Для выявления возрастной популяций использована классификация “дельта–омега” [11, 12]. Л.А. Животовским [11] была предложена система подразделения популяций на шесть категорий на основе соотношения индекса возрастности популяции (Δ) [12] и индекса эффективности (ω) [11]:

- молодые популяции $\Delta < 0.35$, $\omega < 0.60$;
- переходные популяции $\Delta 0.35–0.54$, $\omega < 0.70$;
- зреющие популяции $\Delta < 0.35$, $\omega > 0.60$;
- зрелые популяции $\Delta 0.35–0.54$, $\omega > 0.70$;
- стареющие популяции $\Delta > 0.55$, $\omega > 0.60$;
- старые популяции $\Delta > 0.55$, $\omega < 0.60$.

Комплексную оценку состояния ценопопуляций осуществляли по организменным и популяционным признакам [13]. В качестве организменных признаков выбраны высота зрелых генеративных растений, число генеративных побегов в растении, число цветков на растении; в качестве популяционных признаков – плотность особей на 0.25 м², доля прегенеративных особей ($j-v$), доля генеративных особей (g_1-g_3). Объем выборки для изучения организменных признаков составил 30 средневозрастных особей в каждой ценопопуляции. Диапазон каждого признака разбивался на пять классов с одинаковым объемом по равномерной шкале; затем каждому классу присваивался соответствующий балл; наибольший балл соответствовал наибольшему показателю. Результаты отображены в виде полигональных диаграмм.

Онтогенетическую стратегию выживания вида определяли по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по коэффициенту детерминации признаков (среднему значению квадратов коэффициентов попарной корреляции признаков – R_m^2) на экоклинне индекса виталитета (IVC) ценопопуляций. Характер изменения морфологической целостности растений в условиях нарастания стресса позволяет выделить 4 типа онтогенетических стратегий растений [14]:

1. Защитная онтогенетическая стратегия – с усилением стресса происходит усиление коорди-

нации развития растений (повышается морфологическая целостность растения).

2. Стрессовая онтогенетическая стратегия – с усилением стресса ослабляется координация развития (снижается морфологическая целостность растения).

3. Защитно-стрессовая онтогенетическая стратегия – при нарастании стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление координации развития растений (чередование защитной и стрессовой компонент).

4. Стрессово-защитная онтогенетическая стратегия – при нарастании стресса сначала происходит ослабление, а затем усиление координации развития (чередование стрессовой и защитной компонент).

При сравнении онтогенетических спектров ценопопуляций *A. lenense* использовали однофакторный дисперсионный анализ с оценкой достоверности различий по критерию F Фишера (при уровне значимости $\alpha = 0.05$) [15].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

A. lenense – стержнекорневое растение, полукустарничек, размножается семенным путем. Продолжительность его онтогенеза 7–11 лет, что соотносится с данными Л.Б. Заугольной [12], которая также отмечает небольшую длительность жизни *A. lenense* (7–9 лет). Нами не выделено иматурного онтогенетического состояния, особи из ювенильного состояния сразу переходят в виргинильное. Жизненный цикл завершается в старом генеративном онтогенетическом состоянии, редко достигая субсенильного.

Все изученные ценопопуляции *A. lenense* в Центральной Якутии нормальные, неполночленные. Во всех ценопопуляциях отсутствуют особи сенильного и в некоторых – старого генеративного и субсенильного состояний (табл. 2). Онтогенетические спектры левосторонние и центрированные, по классификации “дельта–омега” все ценопопуляции относятся к молодым. Характерный онтогенетический спектр у *A. lenense* как и у стержнекорневых монокарпических видов с простым онтогенезом – левосторонний или центрированный с невыраженным или коротким периодом старения, у большинства ценопопуляций онтогенетический спектр *A. lenense* также левосторонний, но базовый спектр центрированный.

По данным Л.Б. Заугольной [12] онтогенетические спектры *A. lenense* левосторонние с максимумом на ювенильной группе, в спектре представлены особи от ювенильного до старого генеративного состояния. Интенсивность возобновления резко варьирует по годам, подъемы связаны с благоприятными по увлажнению годами. Вид реаги-

Таблица 2. Онтогенетический спектр нормальных ценопопуляций *Alyssum lenense*
Table 2. Ontogenetic spectrum of normal coenopopulations of *Alyssum lenense*

ЦП СР	Доля участия, % Proportion, %							M	ω	Δ	IVC
	j	v	g ₁	g ₂		g ₃	ss				
				*	**						
1	20.3	30.5	23.2	15.9	10.1	0	0	1.3	0.37	0.12	1.21
2	39.3	22.0	20.7	15.9	2.1	0	0	2.3	0.29	0.9	1.45
3	25.0	11.1	41.7	22.2	0	0	0	0.7	0.39	0.12	0.89
4	4.9	35.2	35.8	24.1	0	0	0	5.8	0.41	0.12	1.66
5	8.0	12.9	53.4	25.1	0	0.6	0	3.7	0.46	0.14	1.58
6	28.6	16.0	15.1	39.4	0	0.9	0	1.8	0.43	0.14	0.62
7	23.0	34.0	11.0	30.4	0	0.5	1.1	3.0	0.38	0.12	0.58
8	15.1	48.3	14.5	22.1	0	0	0	3.9	0.33	0.1	0.66
9	32.7	15.5	9.4	41.6	0	0.8	0	20.4	0.43	0.14	0.6
10	22.0	12.3	3.8	11.9	50.0	0	0	39.8	0.54	0.18	0.75
Среднее Mean	21.9	23.8	22.8	24.9	6.2	0.3	0.1	—	—	—	—

Примечание. Онтогенетические группы особей: j – ювенильная, v – виргинильная, g₁ – молодая генеративная, g₂ – зрелая генеративная, g₃ – старая генеративная, ss – субсенильная; M – средняя плотность особей, экз./0.25 м²; ω – индекс эффективности; Δ – индекс возрастности; IVC – индекс виталитета; * – цветущие; ** – временно не цветущие. Прочерк означает, что параметр не определялся.

Note. Ontogenetic groups of individuals: j – juvenile, v – virginal, g₁ – young generative, g₂ – mature generative, g₃ – old generative, ss – sub-senile; M – average density of individuals, ind./m²; ω – efficiency index, Δ – age index; IVC – vitality index; * – blooming; ** – temporarily not blooming. A dash means that the parameter was not defined.

рует на экстремальные условия резким снижением численности, автор отмечает в неблагоприятные годы высокую вероятность отмирания особей – за 10 лет практически обновляется вся ценопопуляция. Наоборот, на сильно нарушенных участках участие вида резко возрастает, плотность его достигает 5 экз./0.25 м², в то время как на типовых степных участках плотность особей вида невысока (1–3 особи).

В условиях Центральной Якутии плотность особей *A. lenense* является более высокой, на типичных степных участках, в среднем, она достигает 6 экз./0.25 м², а на нарушенном участке отмечается взрывное ее возрастание до 40 экз./0.25 м². Влияние условий произрастания на плотность особей существенно ($P < 0.05$).

Левосторонний тип онтогенетического спектра установлен у 7 ценопопуляций (ЦП 1–5, 7 и 8, табл. 2). Соотношение онтогенетических групп в этих ценопопуляциях динамично, максимумы в онтогенетическом спектре могут находиться на группах ювенильных (ЦП 2), виргинильных (ЦП 1, 7–8) или молодых генеративных особей (ЦП 3–5).

Центрированный тип онтогенетического спектра выявлен в ЦП 6, 9 и 10. Максимумы при-

ходятся на группу зрелых генеративных особей (39–62%). В ценопопуляциях наблюдается также достаточно высокая доля ювенильных особей (22–33%).

Динамичность соотношений онтогенетических групп в ценопопуляциях связана с особенностями условий произрастания, влиянием ценологических и антропогенных факторов.

Ценопопуляции 1, 2 и 3 произрастают на охраняемой территории Якутского ботанического сада (в отсутствие антропогенного воздействия), в степных сообществах на склонах коренного берега южной экспозиции, в условиях избытка солнечной радиации и дефицита влаги, на плотных супесчаных субстратах. В этих условиях наблюдается низкая плотность особей (0.7–2.3 экз./0.25 м²). Ценопопуляции 1 и 2 расположены на крутых склонах (40°–60°) на высоте 15–20 м, плотная почва способствует закреплению молодых растений, в связи с чем максимумы в онтогенетических спектрах локализованы на ювенильных и виргинильных особях. У части зрелых генеративных особей в этих ценопопуляциях (соответственно 10 и 2%) крайние условия произрастания вызывают переход во временно нецветущее состояние. Ценопо-

пуляция 3 обитает на менее крутом склоне (25°) на высоте 5 м, и проводимый здесь ежегодный весенний пал способствует увеличению доли молодых генеративных особей в ее составе (~42%).

На крутых склонах (40° и 60°) коренного берега южной экспозиции на рыхлых, осыпающихся супесчаных субстратах, на участках с невысоким проективным покрытием травостоя (30%) произрастают ЦП 4 и 5. В их онтогенетических спектрах преобладает группа молодых генеративных особей (соответственно ~36 и 53%) и зафиксировано самое низкое участие ювенильной фракции (~5 и 8%). Вероятно, рыхлый субстрат, невысокое проективное покрытие травостоя при наличии высоких температур и недостатка влаги приводят к гибели части всходов. Выжившие особи в условиях невысокой конкуренции в фитоценозе и в отсутствии антропогенного воздействия успешно переходят во взрослые группы, при этом их жизненный цикл в ряде случаев (ЦП 5) удлиняется до старого генеративного состояния. Общая плотность особей в ценопопуляциях повышается в среднем до 3.7 и 5.8 экз./0.25 м².

Ценопопуляции 6 и 7 произрастают в окр. с. Немююнцы, на склоне коренного берега южной экспозиции (25° – 38°) р. Лена на супесчаном субстрате с выходами каменистых пород. В ЦП 6 регулярный выпас крупного рогатого скота и лошадей способствует снижению общей плотности особей до ~2 экз./0.25 м² и накоплению зрелых генеративных растений (39%). ЦП 7 свободна от выпаса, что приводит к небольшому повышению общей плотности особей (3 экз./0.25 м²). В составе ценопопуляции преобладают особи виргинильной и зрелой генеративной групп (34 и 30%). Выходы каменистых пород задерживают осыпание субстрата и служат для растений своеобразной защитой от выпаса, что приводит к увеличению продолжительности онтогенеза в ЦП 6 до старого генеративного, а в ЦП 7 – до субсеньильного состояния.

Ценопопуляции 8, 9 и 10 произрастают в окр. с. Улахан на второй надпойменной террасе р. Лены, в рекреационной зоне. Местообитанием ценопопуляции 8 является сосновый лес на плотной супесчаной почве. Интенсивный выпас и вытаптывание, затененность участка являются причиной относительно низкой плотности особей, которая в среднем составляет ~4 экз./0.25 м². В ценопопуляции преобладают виргинильные особи (48%). Ценопопуляция 9 произрастает на опушке соснового леса, расположенного на юго-западном склоне к озеру, на плотной супесчаной почве. Благодаря небольшому уклону участка (10°) и близости озера плотность особей в ЦП увеличивается в среднем до 20 экз./0.25 м²; преобладающей является группа зрелых генеративных

особей (~42%). Онтогенез может продолжаться до старого генеративного состояния.

Ценопопуляция 10 произрастает на северном склоне (45°) искусственного холма, высотой 1.5–2.0 м, сооруженного из излишков речного песка после ремонтных дорожных работ. Склон находится в начальной стадии зарастания, в покрове отмечено всего 2 вида – *Ephedra monosperma* и *Alyssum lenense*. В условиях низкой фитоценотической конкуренции (ОПП 10%) и отсутствия выпаса в онтогенетическом спектре ЦП выявляются два максимума, которые приходятся на группы ювенильных и зрелых генеративных особей (22 и ~62%). Большая доля зрелых генеративных особей во временно нецветущем состоянии (50%) свидетельствует о стрессовых условиях произрастания. Плотность особей резко увеличивается и достигает в среднем 39.8 экз./0.25 м². Это связано как с низким общим покрытием участка на начальной стадии зарастания, так и с его нарушенностью. На увеличение плотности *A. lenense* на нарушенных участках также указывает Л.Б. Заугольнова [12].

Оценка состояния изученных ценопопуляций по сумме популяционных и организменных признаков показала, что наиболее оптимальные условия сложились на степных склонах, свободных от выпаса и приуроченных к охраняемой территории (ЦП 1–2, 4–5; рис. 1, табл. 3), в основном за счет высоких значений организменных признаков (по 11 и 12 баллов). В ЦП 1 отмечаются высокие значения высоты растения и числа цветков (10.7 см и 45 шт.), а в остальных ценопопуляциях – числа генеративных побегов и цветков (табл. 3, рисунок). В ЦП 6, 7, 9 показатели организменных признаков резко снижаются вследствие интенсивного выпаса и вытаптывания (по 3 балла), а на охраняемой территории в ЦП 3 снижение количества баллов (5 баллов) происходит в результате влияния ежегодного весеннего пала. По показателям индекса виталитета минимальные и максимальные значения также совпадали с организменными показателями ЦП (табл. 2).

Наиболее высокие показатели состояния ценопопуляций по популяционным признакам отмечаются на надпойменной террасе в ЦП 9 и 10 (9 и 11 баллов), это достигается за счет высоких значений плотности (20 и 40 особей на 0.25 м²), доли молодых (48.2% ЦП 9) и генеративных особей (65.7% ЦП 10). В остальных ценопопуляциях суммы баллов одинаковы и в среднем более низкие (7 баллов) за счет низких показателей плотности особей.

Оценка онтогенетической стратегии выживания *A. lenense* в различных условиях произрастания получена по результатам исследования морфологических параметров. Для *A. lenense* онтогенетическая стратегия была определена как

Таблица 3. Организменные и популяционные характеристики *Alyssum lenense*
 Table 3. Organismal and population characteristics of *Alyssum lenense*

Параметр Parameter	Ценопопуляции Coenopopulations									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Высота растения, см Plant height, cm	10.7 ± 0.3*	8.8 ± 0.4	7.0 ± 0.2	8.3 ± 0.3	8.3 ± 0.3	7.0 ± 0.1	7.3 ± 0.3	8.2 ± 0.5	7.2 ± 0.2	8.2 ± 0.3
Число генеративных побегов, шт. Number of generative shoots, pcs.	28.8 ± 2.4	67.1 ± 1.7	28.8 ± 2.0	92.3 ± 3.1	83.4 ± 1.8	6.9 ± 0.3	7.3 ± 0.6	5.8 ± 0.5	4.1 ± 0.2	16 ± 1
Число цветков, шт. Number of flowers, pcs.	45 ± 3	39 ± 1.	29 ± 2	38 ± 4	39 ± 2	24 ± 1	20 ± 1	24.2 ± 0.6	25 ± 2	23 ± 0.8
Организменные признаки g ₂ особей Organismal traits of g ₂ individuals										
Популяционные признаки Population traits										
Плотность особей/ 0.25 м ² /число площадок Density of individuals/ 0.25 м ² /number of sites	1.3 ± 0.3/52	2.3 ± 0.4/56	0.7 ± 0.1/108	5.8 ± 0.7/28	3.7 ± 0.4/44	1.8 ± 0.2/124	3.0 ± 0.3/64	3.9 ± 0.8/44	20 ± 2/12	40 ± 6/12
Доля j-г, % Proportion of j-г, %	50.7	61.4	36.1	40.1	20.9	44.6	57.1	63.4	48.2	34.3
Доля g ₁ -g ₃ , % Proportion of g ₁ -g ₃ , %	49.3	38.6	63.9	59.9	79.1	55.4	41.9	36.6	51.8	65.7

Примечание: * – среднее арифметическое значение признака и стандартная ошибка.
 Note: * – the arithmetic mean of the trait and the standard error.

Рис. 1. Балльная оценка состояния ценопопуляций (1–10) *Alyssum lenense*.

Организменные признаки: 1 – высота растения; 2 – число генеративных побегов; 3 – число цветков. Популяционные признаки: 4 – плотность особей; 5 – доля прегенеративных особей; 6 – доля генеративных особей.

Fig. 1. Point assessment of the states of the coenopopulations (1–10) of *Alyssum lenense*.

Organismic signs: 1 – plant height; 2 – the number of generative shoots; 3 – the number of flowers. Population signs: 4 – the density of individuals; 5 – the proportion of pregenerative individuals; 6 – the proportion of generative individuals.

Рис. 1. Окончание

Рис. 2. Зависимость морфологической интеграции особей *Alyssum lenense* от условий произрастания. По горизонтали – индекс витальитета (IVC); по вертикали – коэффициент детерминации (R_m^2). Точками обозначены ценопопуляции.
 Fig. 2. Dependence of the morphological integration of *Alyssum lenense* individuals on the growing conditions. X-axis – the vitality index (IVC); y-axis – the coefficient of determination (R_m^2). The dots indicate coenopopulations.

стрессовая (рис. 2). Максимальные значения индекса витальитета (1.45 и 1.66) и коэффициента детерминации (0.14 и 0.17) наблюдались в ЦП 2 и 4, произрастающих на охраняемой территории в отсутствии вытаптывания и выпаса. Минимальные значения этих показателей (0.6 и 0.01 соответственно) были выявлены в ЦП 6 и 9, испытывающих интенсивное вытаптывание и выпас крупного рогатого скота.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненного исследования охарактеризованы 10 ценопопуляций *Alyssum lenense* Adams., произрастающих в степных и лесных сообществах Центральной Якутии. Вид распространён как на открытых, так и на затенённых участках, на крутых склонах коренного берега и на надпойменной террасе, на плотных и рыхлых, а также каменистых супесчаных почвах.

Изученные ценопопуляции являются нормальными, неполночленными. По классификации “дельта–омега” все ценопопуляции опреде-

лены как молодые. Характерный онтогенетический спектр *A. lenense*, как и у стержнекорневых монокарпических видов с простым онтогенезом — левосторонний или центрированный с невыраженным или коротким периодом старения, в большинстве ценопопуляций онтогенетический спектр *A. lenense* левосторонний, но базовый спектр — центрированный. Левосторонний тип онтогенетического спектра формируется на сухих степных склонах в отсутствии антропогенного воздействия и в сосновом сообществе в условиях затененности и относительной увлажненности, центрированный — является реакцией на стрессовые условия произрастания (рекреация, интенсивный выпас, близость автомобильной трассы).

A. lenense показал себя очень пластичным видом, чутко реагируя на изменения окружающей среды колебаниями жизненного цикла и плотности. На склоне с выходами каменистых пород и на надпойменной террасе на открытых участках, где субстраты более или менее неподвижные, *A. lenense* увеличивает продолжительность своего жизненного цикла до старого генеративного, иногда до субсенильного онтогенетического состояния. *A. lenense* естественно сокращает свою численность в неблагоприятных для его произрастания местообитаниях: на склонах с уплот-

ненной почвой, а также под влиянием конкуренции с другими видами, выпаса, пала. Одним из проявлений пластичности вида является способность быстро занимать свободные нарушенные участки, увеличивая свою численность и переходя во временно нецветущее состояние.

Оценка состояния ценопопуляций *A. lenense* по организменным и популяционным признакам показала, что наиболее благоприятные для вида условия складываются на участках, свободных от выпаса, приуроченных к охраняемым территориям.

Онтогенетическая стратегия выживания *A. lenense* определена как стрессовая. В крайне неблагоприятных условиях на открытом месте на фоне вытаптывания и выпаса происходит падение уровня детерминации по сравнению с охраняемыми территориями.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта VI.52.1.8. “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии” (0376-2018-0001; рег. № АААА-А17-117020110056-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флора Сибири. Т.7. Verberidaceae—Grossulariaceae. 1994. Новосибирск. 312 с.
2. Саксонов С.В., Голуб В.Б., Задульская О.А., Иванова А.В., Ильина В.Н., Ильина Н.С., Конева Н.В., Лысенко Т.М., Матвеев В.И., Плаксина Т.И., Родинова Г.Н., Розно С.А., Симонова Н.И., Устинова А.А., Юрицына Н.А. 2006. Гвоздикоцветные (Caryophyllales, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae), гречихоцветные (Polygonales, Polygonaceae), кермиковые (Plumbaginales, Limoniaceae), верескоцветные (Ericales, Ericaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae), первоцветные (Primulales, Primulaceae) и каперсоцветные (Capparales, Brassicaceae) в Красной книге Самарской области — Фиторазнообразие Восточной Европы. 1: 176–211. <https://www.phytodiveuro.org/2006>
3. Ефимик Е.Г., Зенкова Н.А. 2016. Бурачок ленский (*Alyssum lenense* Adams, Brassicaceae) в Пермском крае. — Вестник Пермского ун-та. Биология. 1: 7–11. <http://press.psu.ru/index.php/bio/article/view/1781/1337>
4. Лысенко Т.М., Иванова А.В., Трантина Е.В., Васюков В.М. 2018. Новые флористические находки в Самарской, Саратовской и Ульяновской областях. — Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 3: 71–77. <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2018/03/2018-03-11.pdf>
5. Верещагин В.И., Соболевская К.А., Якубова А.И. 1959. Полезные растения Западной Сибири. М.—Л. 348 с.
6. Данилова Н.С., Борисова С.З., Иванова Н.С. 2012. Декоративные растения Якутии. Атлас—определитель. М. 248 с.
7. Корчагин А.А. 1964. Видовой состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л. С. 39–62.
8. Гаврилова М.К. 1973. Климат Центральной Якутии. Якутск. 120 с.
9. Работнов Т.А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах — Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 6: 7–197.
10. Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. М. 217 с
11. Животовский Л.А. 2001. Онтогенетическое состояние, эффективная плотность и классификация популяций — Экология. 1: С. 3–7.
12. Уранов А.А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов — Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 2: 7–34.
13. Заугольнова Л.Б. 1994. Структура популяций семенных растений и проблемы их мониторинга: Автореф. дис. ... док. биол. наук. СПб. 70 с.

14. Ишибирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений. — В сб: Методы популяционной биологии: Матер. докл. VII Всеросс. популяц. семинара. Ч.2. Сыктывкар. 113–120.
15. Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2013. Элементарная биометрия: учеб. пособие. — 3-е изд., испр. и доп. — Петрозаводск. 110 с. <https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=4830>

Ontogenetic Structure and Assessment of *Alyssum lenense* (Brassicaceae) Coenopopulations in the Central Yakutia

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

^aInstitute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS, Yakutsk, Russia

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

Abstract—*Alyssum lenense* Adam. is an early flowering species in Brassicaceae family. In Yakutia, it is distributed along the Lena river valley from its upper reaches and up to 70 degrees north. It usually grows occurs from the steppes and on rocky slopes, rarely in dry pine forests. The studied *Alyssum lenense* coenopopulations from the Central part of the Yakutia are normal, incomplete and young. Coenopopulations with left-handed ontogenetic spectra (with predominance of virginile individuals) are formed on dry steppe slopes of the bedrock bank of the Lena River mostly in a protected area, with no anthropogenic impact, and also on floodplain terrace in pine forest in shady and relatively humid conditions. The centered type of ontogenetic spectra (with predominance of generative individuals) is observed in steppe parts on the slopes of the bedrock bank of the river and on the floodplain terrace exposed to intensive grazing, and also on artificial slope with sloughing soil. Assessment of the state of *Alyssum lenense* coenopopulations according to organismal and population features showed that the most favourable conditions for the coenopopulations are found in ungrazed areas and related to the protected habitats. Grazing negatively affects species growth density and their organismal features. Thus, the coenopopulations growing on the dry slopes of the bedrock river bank are less resistant to grazing. The ontogenetic survival strategy of *A. lenense* is defined as stressful.

Keywords: *Alyssum lenense*, Central part of Yakutia, coenopopulation, structure of coenopopulation, assessment of the state, ontogenetic spectra

ACKNOWLEDGEMENTS

The present study was carried out with the financial support of the 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 no. AAAA-A17-117020110056-0).

REFERENCES

1. [Flora of Siberia. T.7. Berberidaceae—Grossulariaceae]. 1994. Novosibirsk. 312 p. (In Russian)
2. Saksonov S.V., Golub V.B., Zadul'skaja O.A., Ivanova A.V., Ilyina V.N., Ilyina N.S., Koneva N.B., Lysenko T.M., Matveev T.B., Plaksina T.I., Rodionova G.N., Rozno S.A., Simonova N.I., Ustinova A.A., Yuritsyna N.A. 2006. [Caryophyllaceae (Caryophyllales, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae), Polygonaceae (Polygonales, Polygonaceae), Plumbaginaceae (Plumbaginales, Limoniaceae), Ericaceae (Ericales, Ericaceae, Pyrolaceae, Monotropaceae), and Primulaceae (Primulales, Primulaceae) and Brassicaceae (Capparales, Brassicaceae) in the Red Data Book of the Samara region]. — Biorazonnobraziye vostochnoy Evropy. 1: 176–211. (In Russian) <https://www.phytodiveuro.org/2006>
3. Efimik E.G., Zenkova N.A. 2016. *Alyssum lenense* (*Alyssum lenense* Adams, Brassicaceae) in the Perm Region — Bulletin of Perm University. Biology. 1: 7–11. (In Russian) <http://press.psu.ru/index.php/bio/article/view/1781/1337>
4. Lysenko T.M., Ivanova A.V., Trantina E.V., Vasjukov V.M. 2018. New floristic finds in Samara, Saratov and Ulyanovsk regions. — Bulletin of the Voronezh State University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy. 3: 71–77. (In Russian) <http://www.vestnik.vsu.ru/pdf/chembio/2018/03/2018-03-11.pdf>
5. Vereshchagin V.I., Sobolevskaja K.A., Jakubova A.I. 1959. [Useful plants of Western Siberia]. Moscow-Leningrad. 348 p. (In Russian)
6. Danilova N.S., Borisova S.Z., Ivanova N.S. 2012. [Ornamental plants of Yakutia. Key to plants and atlas]. Moscow. 248 p. (In Russian)
7. Korchagin A.A. 1964. [Species composition of plant communities and methods of its study]. — In: [Field Geobotany]. Vol. 3. Moscow; Leningrad. P. 39–62. (In Russian)

8. *Gavrilova M.K.* 1973. [Climate of Central Yakutia]. 120 p. (In Russian)
9. *Rabotnov T.A.* 1950. [The life cycle of perennial herbaceous plants in meadow coenoses]. — Trudy Bot. Inst. AN SSSR. Ser. 3. 6: 7–197. (In Russian)
10. [Plant coenopopulations (Basic concepts and structure)]. 1976. Moscow. 217 p. (In Russian)
11. *Zhivotovskij L.A.* 2001. Ontogenetic states, effective density, and classification of populations. — Russian Journal of Ecology. 32(1): 1–5. (In Russian)
<https://doi.org/10.1023/A:1009536128912>
12. *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)
13. *Zaugolnova L.B.* 1994. [Seed plants population structure and problems of their monitoring: Abstr. ... Dis. Doct. (Biology) Sci.]. St. Petersburg. 70 p. (In Russian)
14. *Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M.* 2004. [Adaptive morphogenesis and ecological and coenotic survival strategies of herbaceous plants]. — In: [Methods of population biology: Proceedings of the VII All-Russian population workshop. Part 2]. Syktyvkar. P. 113–120. (In Russian)
15. *Ivanter E.V., Korosov A.V.* 2013. [Elementary biometrics: study book]. — Petrozavodsk. 110 p. (In Russian)
<https://elibrary.karelia.ru/book.shtml?id=4830>

ИНТРОДУКЦИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ *PINUS PUMILA* (PINACEAE) В УСЛОВИЯХ КАРЕЛЬСКОГО ПЕРЕШЕЙКА (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2021 г. Л. П. Трофимук¹, *, Р. К. Пузанский¹, А. В. Карамышева¹

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

*e-mail: radoste@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.12.2020 г.

После доработки 08.02.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel успешно акклиматизирован на Научно-опытной станции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Отрадное” (НОС “Отрадное”) на северо-востоке Карельского перешейка в Приозерском р-не Ленинградской обл. Это самая долгоживущая (64 года) и вторая по численности растений (22 растения) популяция кедрового стланика в Ленинградской обл. Кедровый стланик выращен из семян, привезенных из мест его естественного произрастания. Есть генеративное и вегетативное потомство из местных растений. Проведено обследование этой популяции с анализом данных в группах, различающихся по происхождению семян или черенков. Выделены экотипы кедрового стланика, пригодные для использования в озеленении на Северо-Западе России.

Ключевые слова: Кедровый стланик, *Pinus pumila*, акклиматизация, научно-опытная станция “Отрадное”, Ленинградская область

DOI: 10.31857/S0033994621030092

Научно-опытная станция Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Отрадное” (НОС “Отрадное”) расположена на северо-востоке Карельского перешейка в Приозерском р-не Ленинградской обл. (60°49'02" N 30°13'28" E) вблизи пос. Плодовое, на 100 км севернее г. Санкт-Петербурга и на 25 км южнее г. Приозерска, на северном берегу оз. Отрадное (финское название Рухäjärgvi), на площади 69 га. Она основана в 1946 г. Тогда же был основан дендрарий, в настоящее время занимающий территорию более 5 га.

На протяжении истории существования НОС “Отрадное” интродукции хвойных (Coniferae) уделялось значительное внимание, что отображено в работах [1–4]. В книге О.А. Связевой с соавт. [5] приводятся данные по таксономическому составу коллекции на основании данных инвентаризации 1998–1999 гг. Наиболее подробное описание коллекции хвойных растений приведено в работе Л.В. Орловой с соавторами [6].

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel это перспективная культура для озеленения на Северо-Западе России [7]. В настоящее время мы имеем ограниченное число примеров успешной интродукции этого растения в г. Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. Особый интерес представ-

ляет опыт интродукции *P. pumila*, проведенный в НОС “Отрадное”. Первые посевы семян кедрового стланика, полученных из лесхоза “Алексеевский” (Приморский край), были проведены осенью 1955 г. В 1956 г. были получены обильные всходы *P. pumila* (более 3000 экз.) [5, с. 27, 222]. В настоящее время сохранившиеся экземпляры кедрового стланика в НОС “Отрадное” в возрасте 64 лет являются самыми старыми растениями в г. Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. Следующими по возрасту являются растения в Ботаническом саду Петра Великого Ботанического института имени В.Л. Комарова РАН в г. Санкт-Петербурге на участках 101 и 128. Их возраст составляет 48 лет [7]. В последующие годы неоднократно проводился посев семян *P. pumila* из природного ареала: в 1980 г. посеяны семена с берегов р. Амга (Алданский р-н, Якутия), в 1983 г. — семена из Магаданской обл. [5, с. 222]. Так же неоднократно проводился посев местных семян. *P. pumila* начал регулярно плодоносить с 1969 г., и его семена высевались 5 раз с 1969 по 1986 гг. [5, с. 125–126]. В 1980–1985 гг. Ю.А. Лукс неоднократно экспериментировал с вегетативным размножением кедрового стланика черенками с использованием стимуляторов укоренения (гетероауксин). Выход укорененных черенков составил от 5 до 10% [5, с. 99].

Рис. 1. Кедровый стланик (*Pinus pumila*) на территории НОС “Отрадное”.
 Fig. 1. Dwarf Siberian pine (*Pinus pumila*) at the Otradnoe Scientific Experimental Station.

В настоящее время сохранилось одно растение, выращенное из черенков. Всего сохранилось 22 экземпляра *P. pumila*. Авторы статьи [6] выделили в НОС “Отрадное” форму с сизой хвоей, проявляющуюся у отдельных особей – кедровый стланик, ф. сизая *Pinus pumila* (Pall.) Regel f. *glauca* Regel.

Цель данной работы – провести оценку современного состояния коллекции *Pinus pumila* в НОС “Отрадное” с попыткой выделения экотипов, пригодных для использования в озеленении на Северо-Западе России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектами исследования являлись 22 растения *Pinus pumila* в коллекции научно-опытной станции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН “Отрадное” (рис. 1). Кедровый стланик в НОС “Отрадное” растет на средних и тяжелых суглинках, тяжелых глинах, под пологом других растений или имеет частичное притенение. Почвы кислые и слабокислые с pH 4.5–6.2. В засушливые годы наблюдается глубокое пересыхание и растрескивание почвы.

Оценку жизненного состояния растений проводили по методике В.А. Алексеева [8]: 1 – здоровые, 2 – поврежденные (ослабленные), 3 – сильно поврежденные (сильно ослабленные), 4 – отмирающие, 5а – свежий сухостой, 5б – старый сухостой. Оценка обмерзания проводилась по

шкале П.И. Лапина [9]. Высоту растений определяли нивелирной рейкой. Обследование растений проводилось в весенне-летние периоды 2017–2020 гг. Высота растений до 3.00 м измерялась мерной нивелирной рейкой с точностью до 0.01 м, свыше 3.0 м до 5.30 м – с точностью до 0.1 м. Диаметр ствола измерялся на высоте 1.3 м от корневой шейки. Замеры средних годовых приростов проводилось в 4 точках по сторонам света в трехкратной повторности.

Глазомерную оценку семеношения проводили по методике В.Г. Каппера [11, 12] по шестиступенчатой шкале, где 0 – пыления и урожая нет, 1 – очень слабое пыление или очень плохой урожай, 2 – слабое пыление и слабый урожай, 3 – среднее пыление или средний урожай, 4 – хорошее пыление или хороший урожай, 5 – очень хорошее пыление или очень хороший урожай. Качество семян предварительно оценивалось рентгенографическим методом на аппаратно-программном комплексе на основе передвижной рентгенодиагностической установки ПРДУ-02 [10]. Коэффициент увеличения изображения составлял 3.0× для рентгеновской съемки. Организация-разработчик и предприятие-изготовитель: ЗАО “ЭЛТЕХ-Мед”, Санкт-Петербург, Россия.

При определении степени поражения растений сибирским кедровым хермесом (*Pineus cembrae*) использовалась лесопатологическая методика [15]. Степень поражения оценивалась по

шкале: 0 – отсутствует, 1 – единично, 2 – слабо, 3 – умеренно, 4 – сильно, 5 – очень сильно [16].

Статистическую обработку данных проводили в среде языка R 3.6 (R Core Team R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2020, URL <https://www.R-project.org/>). Данные проверяли на нормальность распределения (тест Шапиро–Уилка) и однородность дисперсий (тест Флигнера–Киллена), для сравнения нескольких выборок применяли дисперсионный анализ (ANOVA) и апостериорный тест Тьюки.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время в коллекции НОС “Отрадное” сохранилось 22 экземпляра кедрового стланика. Здесь растения *Pinus pumila* представляют собой куст или небольшое дерево, имеющее 1–6 стволов. Самое большое растение имеет высоту 5.1 м, самая большая экспозиция кроны 6.5×7.0 м. Максимальный годовой прирост составил $153 \pm \pm 44$ мм (замерялись приросты 2016–2020 гг.). Средняя продолжительность жизни хвои 2–4 года. В 2019 г. семеношение наблюдалось у 59% растений, в 2020 г. у 18% растений. В 2021 г. урожай семян будет у 41% растений (по однолетним незрелым шишкам). Морозостойкость всех растений *P. pumila* по П.И. Лапину [9] – 1.

Мы разделили все растения на 5 групп по происхождению семян или черенков, из которых они были выращены:

1-ая группа выращена из семян, полученных Ю.А. Луксом из Магаданской обл., посев весна 1984–1985 гг. Включает 2 растения возрастом 35 и 36 лет, одно из которых имеет форму многоствольного дерева высотой 5.1 м при диаметре стволов до 90 мм. Такая биоморфа кедрового стланика характерна для Магаданской обл. [17]. Другое растение кустообразной формы. Окраска хвои светло-голубая.

2-ая группа выращена из семян, собранных в НОС “Отрадное”, посев 1984–1986 гг. Информация о маточных растениях *P. pumila*, с которых собраны семена, утрачена. Это второе генеративное поколение *P. pumila*, представлено двумя растениями кустообразной формы возрастом 34 и 36 лет. Окраска хвои светло-голубая.

3-я группа выращена из семян лесхоза “Алексеевский”, Приморский край. Посев семян проводился осенью 1955 г. Всходы появились в июне 1956 г. Возраст растений 64 года. Это самые долгоживущие экземпляры *P. pumila* в Ленинградской обл. Группа представлена 12 растениями кустообразной формы. Группа уникальна тем, что

кедровый стланик проявил свое естественное свойство образования придаточных корней на стволе и ветвях с отмиранием основного стелющегося ствола [13, 14]. За время жизни некоторые растения продвинулись в направлениях С → Ю и С → ЮВ на 1.4–2.1 м. Такого явления больше нигде в Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. не обнаружено. Окраска хвои голубая. В 2019 г. 2 растения усохли.

4-я группа выращена из черенков, которые отбирались в НОС “Отрадное”. Это второе вегетативное поколение *P. pumila*, представленное двумя растениями кустообразной формы возрастом 30 и 39 лет. Окраска хвои сизая. Это форма *P. pumila* f. *glauca*, выделенная авторами статьи [6].

5-я группа выращена из семян, собранных в Якутии. Посеяны весной 1980 г. после стратификации. Группа состоит из 4 растений кустообразной формы возрастом 40 лет. Окраска хвои от зеленой до сизой.

Групповые параметры растений *P. pumila* в НОС “Отрадное” приведены в табл. 1. Проанализированы различия между пятью группами растений *P. pumila* в НОС “Отрадное”. Сравнительный анализ средних значений высоты (рис. 2a) показал, что растения пяти исследованных групп не различаются по данному параметру (ANOVA $p = 0.48$). Отсутствие значимых различий (ANOVA $p = 0.21$) показал и анализ площади кроны (рис. 2b). Растения из группы 3 (Приморский край) имели высокие средние значения этого параметра, но при этом продемонстрировали сравнительно большой разброс значений. Аналогичная ситуация наблюдалась и при анализе доли сухих ветвей (рис. 2c). Можно предположить, что высокая вариабельность площади кроны растений из Приморского края связана, по крайней мере частично, с неравномерным распределением количества сухих ветвей в кронах. Об этом свидетельствует наличие корреляции между площадью кроны и долей сухих ветвей ($r = 0.54, p = 0.01$).

Анализ величин годового прироста за 2016–2020 гг. (рис. 3) выявил их достоверное различие (ANOVA $p < 0.001$). Согласно апостериорному тесту Тьюки, прирост в группе 3 (Приморский край) ниже, чем в других группах. Кроме того, наблюдался более высокий прирост у растений, выращенных из семян, собранных в Магаданской обл. (группа 1), по сравнению с растениями из семян Якутии (группа 5) и растениями из семян НОС (группа 2) в 2017 г.

Анализ величин суммарного прироста за 2016–2020 гг. (рис. 4) также показал наличие достоверных различий (ANOVA $p < 0.001$). По апостериорному тесту Тьюки прирост в группе 3 (Примор-

Таблица 1. Характеристика групп растений *Pinus pumila* в НОС “Отрадное”
Table 1. Characteristics of *Pinus pumila* plant groups at the Otradnoe Scientific Experimental Station

Параметры Criteria	Группа Group				
	1	2	3	4	5
Количество экземпляров Number of specimens	2	2	12	2	4
Возраст, лет Age, years	35–36	34–36	64	30–39	40
Жизненное состояние, балл ¹ Vitality group, points ¹	1	1–2	2–3*	1	1–2
Максимальная высота, м Maximum height, m	5.1	2.9	3.3	3.9	4.0
Средняя высота, м Average height, m	3.75 ± 1.35	2.85 ± 0.15	2.87 ± 0.72	3.20 ± 0.70	3.22 ± 0.67
Максимальная проекция кроны, м Maximum crown projection, m	2.7 × 3.7	2.8 × 3.2	6.5 × 7.0	3.1 × 3.9	3.2 × 4.4
Среднее количество стволов, шт. Average number of trunks, pcs.	2.5	2.0	5.7	4.5	4.0
Максимальный диаметр ствола, мм Maximum diameter of trunk, mm	90	65	125	55	70
Средний диаметр стволов, мм Average diameter of trunks, mm.	58 ± 27	44 ± 21	56 ± 38	43 ± 12	44 ± 25
Доля сухих ветвей, % Proportion of dry branches, %	3.5	5	20.6*	5.5	6.5
Средняя длина хвои, мм Average length of needles, mm	65 ± 5	70 ± 5	58 ± 7*	68 ± 6	69 ± 6
Балл семеношения в годы исследований ² Seed yield in the years of the study ² , points					
2017	2	1	1	0	1
2018	3	0	1	1	2
2019	4	2	1	2	2
2020	2	2	0*	1	1
2021**	2	1	1*	1	1
Средний линейный прирост побегов в годы исследований, мм Average shoot length increment in the years of the study, mm					
2016	136 ± 38	98 ± 24	55 ± 21	112 ± 31	109 ± 27
2017	138 ± 42	83 ± 26	52 ± 22	97 ± 23	83 ± 20
2018	125 ± 32	91 ± 28	51 ± 26	91 ± 22	93 ± 33
2019	113 ± 35	98 ± 24	54 ± 30*	92 ± 25	86 ± 26
2020	110 ± 31	92 ± 25	50 ± 21*	90 ± 28	82 ± 25
Балл поражения сибирским кедровым хермесом (<i>Pineus cembrae</i>) ³ Infestation by Siberian cedar hermes (<i>Pineus cembrae</i>) ³ , points	2	1	1–2	1	1

Таблица 1. Окончание

Параметры Criteria	Группа Group				
	1	2	3	4	5
Время жизни хвои, лет. Needle life span, years.	3	3–4	2–3	3–4	3

Примечания: ¹ 1 – здоровые; 2 – поврежденные (ослабленные); 3 – сильно поврежденные (сильно ослабленные). ² 0 – пыления и урожая нет; 1 – очень слабое пыление или очень плохой урожай; 2 – слабое пыление и слабый урожай; 3 – среднее пыление или средний урожай; 4 – хорошее пыление или хороший урожай. ³ 1 – единично; 2 – слабо. * не учтены 2 растения, усохшие в 2019 г. ** учтены мегастробилы урожая 2021 г.

Notes: ¹ 1 – healthy; 2 – damaged (weakened); 3 – severely damaged (severely weakened). ² 0 – no pollen shedding and no yield; 1 – very weak pollen shedding or very low yield; 2 – weak pollen shedding and low yield; 3 – medium pollen shedding or medium yield; 4 – good pollen shedding or good yield. ³ 1 – single; 2 – low. * two plants that died off in 2019 are not considered. ** the megastrobili of 2021 are taken into account.

Рис. 2. Высота (a), площадь кроны (b) и доля сухих ветвей (c) особей *Pinus pumila* на территории НОС Отрадное (средние значения и стандартное отклонение).

a. По горизонтали – Группы особей; по вертикали – Высота, м.

b. По горизонтали – Группы особей; по вертикали – Площадь кроны, м².

c. По горизонтали – Группы особей; по вертикали – Доля сухих ветвей, %.

Fig. 2. Height (a), crown area (b), and proportion of dry branches (c) of *Pinus pumila* individuals at the Otradnoe Scientific Experimental Station (mean values and standard deviation).

a. X-axis – Groups of individuals; y-axis – Height, m.

b. X-axis – Groups of individuals; y-axis – Crown area, m².

c. X-axis – Groups of individuals; y-axis – proportion of dry branches, %.

Рис. 3. Линейные годовые приросты особей *Pinus pumila* на территории НОС “Отрадное” за последние 5 лет (средние значения и стандартное отклонение).

По горизонтали – группы особей; по вертикали – годичный прирост, мм.

Fig. 3. Annual length increment of *Pinus pumila* individuals at the Otradnoe Scientific Experimental Station over the last 5 years (mean values and standard deviation).

X-axis – groups of individuals; y-axis – annual increment, mm.

ский край) был достоверно ниже, чем во всех остальных группах ($p \leq 0.01$).

Обычно *P. pumila* представляет собой многоствольный кустарник или небольшое многоствольное дерево. Многоствольное растение имеет более декоративную форму. Поэтому мы проанализировали в группах различия по количеству стволов у каждого растения (рис. 5a) и по их среднему диаметру (рис. 5b). Ни количество стволов, ни их средний диаметр не показали статистиче-

ски значимых различий (ANOVA $p > 0.1$). Вновь можно отметить высокую гетерогенность популяции 3 (Приморский край).

Анализ семеношения *P. pumila* показал, что бал семеношения по В.Г. Капперу почти всегда невысокий (табл. 1). Это обусловлено неблагоприятными условиями произрастания кедрового стланика – тяжелыми кислыми почвами, частичным притенением, повреждением хермесом. В засушливые годы мегастробилы частично опадают, что

Рис. 4. Суммарный прирост за 2016–2020 гг. особей *Pinus pumila* на территории НОС “Отрадное” (средние значения, интервалы – стандартное отклонение (SD)).

По горизонтали – группы особей; по вертикали – суммарный прирост, мм.

Fig. 4. Cumulative increment of *Pinus pumila* individuals in 2016–2020 at the Otradnoe Scientific Experimental Station (mean values, intervals – standard deviation (SD)).

X-axis – groups of individuals; y-axis – total growth, mm.

Рис. 5. Количество (a) и средний диаметр стволов (b) особей *Pinus pumila* на территории НОС “Отрадное” (средние значения и стандартное отклонение).

а. По горизонтали – группы особей; по вертикали – количество стволов, шт.

б. По горизонтали – группы особей; по вертикали – средний диаметр ствола, мм.

Fig. 5. Number (a) and the average diameter of the trunks (b) of *Pinus pumila* individuals at the Otradnoe Scientific Experimental Station (mean values, intervals – standard deviation (SD)).

a. X-axis – groups of individuals; y-axis – number of trunks, pcs.

b. X-axis – groups of individuals; y-axis – average diameter of trunks, mm.

снижает урожай. Как в 2019 г., когда растения показали наибольший урожай, так и в целом с 2017 по 2021 гг. уровень семеношения был наиболее высоким в группе 1, наименьшим – в группе 3, а группы 2, 4 и 5 показали сходный уровень семеношения (рис. 6, 7).

Сбор семян *P. pumila* проводился в последние 3 года. Так как уже в июле семена полностью съе-

дались белками, весной незрелые шишки закрывались 2 слоями тонкой металлической сетки (рис. 8). Таким образом, удавалось собрать некоторое количество семян. Характеристики шишек и семян приведены в табл. 2.

Для изучения качества семян *P. pumila* проведено их рентгенографическое исследование. Были исследованы семена урожая 2019 г. в трех из

Рис. 8. а – Шишки *Pinus pumila* 17.06.2017 г. б – Укрытие шишек от поедания белками 02.07.2020 г.
 Fig. 8. а – Cones of *Pinus pumila*, June 17, 2017. б – Cones protected from being eaten by squirrels, July 2, 2020.

Таблица 2. Характеристики шишек и семян *Pinus pumila*, собранных на территории НОС “Отрадное”
 Table 2. Characteristics of cones and seeds of *Pinus pumila* collected at the Otradnoe Scientific Experimental Station

Параметры Criteria	Группа Plant groups				
	1	2	3	4	5
Дата сбора Collection date	22.08.2019	04.09.2020	22.08.2019	22.08.2019	04.09.2020
Собрано шишек шт. Number of collected cones pcs.	6	3	5	2	5
Средняя масса шишки, г Average cone weight, g	7.91 ± 0.37	3.44 ± 0.19	4.16 ± 0.22	5.95 ± 0.30	3.03 ± 0.15
Средняя длина шишки, мм Average cone length, mm	57 ± 12	39 ± 7	42 ± 7	35 ± 5	38 ± 8
Средняя ширина шишки, мм Average cone width, mm	30 ± 7	25 ± 4	24 ± 5	26 ± 5	24 ± 6
Средняя масса семенных чешуй, г Average weight of seed scales, g	2.93 ± 0.27	2.29 ± 0.14	1.65 ± 0.17	1.92 ± 0.24	2.17 ± 0.12
Число семян в шишке, шт. Number of seeds in a cone, pcs.	32	11	31	14	10
Масса 1000 шт. семян, г 1000 seed weight, g	101.59	72.42	62.12	114.81	53.19

Рис. 9. Результаты рентгенографического исследования семян *Pinus pumila* из НОС “Отрадное”.

По горизонтали: *a* – Группа 1 НОС “Отрадное”; *b* – Группа 4 НОС “Отрадное”; *c* – Группа 3 НОС “Отрадное”; *d* – Гора Красная, окрестности Южно-Сахалинска, остров Сахалин.

По вертикали: Ряд 1 – внешний вид семян; Ряд 2 – рентгенограммы семян; Ряд 3 – результаты проращивания семян (зеленым отмечены проросшие семена).

Fig. 9. X-ray examination of the *Pinus pumila* seeds from the Otradnoe Scientific Experimental Station.

X-axis: *a* – Group 1, SES Otradnoe; *b* – Group 4, SES Otradnoe; *c* – Group 3, SES Otradnoe; *d* – Mount Krasnaya near Yuzhno-Sakhalinsk, Sakhalin Island.

Y-axis: row 1 – seeds appearance; row 2 – radiographs of seeds; row 3 – results of seed germination (germinated seeds are marked in green).

пяти группах: 1-ой, 4-ой и 3-ей. Для контроля качества были использованы семена из природного ареала, собранные в 2019 г. на горе Красная в окр. Южно-Сахалинска, о. Сахалин.

По результатам рентгенографии была определена полнозернистость семян (рис. 9). Наружных повреждений семян нет, как нет и повреждений энтомофитов. У семян выявлены следующие скрытые дефекты: пустозернистость, несформированность эндосперма и зародыша, невыполненность. После проведения исследования семена были посеяны в ящики в том порядке, как

они представлены на рентгенограмме (посев 19.03.2020). Результаты испытаний представлены в табл. 3. Как было показано в предыдущих работах [18, 19], качественные показатели семян, собранных в г. Санкт-Петербурге и Ленинградской обл., несколько уступают показателям семян, собранных в природном ареале *P. pumila*. Это еще раз подтвердилось на примере семян из НОС “Отрадное” (табл. 3).

При обследовании посадок в ноябре 2018 г. около 3-ей группы растений был обнаружен самосев в количестве 5 экземпляров, высотой 50–

Рис. 10. Кедровый стланник поврежденный сибирским кедровым хермесом (*Pineus cembrae*). НОС “Отрадное” 02.07.2020 г.

Fig. 10. Dwarf Siberian pine tree damaged by Siberian cedar herms (*Pineus cembrae*). Otradnoe Scientific Experimental Station, July 2, 2020.

200 мм, в возрасте 4–7 лет. Два растения были перенесены на питомник (табл. 4).

Растения умеренно повреждены сибирским кедровым хермесом (*Pineus cembrae*) (рис. 10). Максимальный бал поражения не более 3. Повре-

ждения хермесом обнаружены у 36% растений. При обследовании в 2018 г. на двух растениях было обнаружено незначительное поражение пузырчатой ржавчины сосны (возбудитель гриб *Cronartium ribicola*) и на трех растениях болезнь

Таблица 3. Качественные показатели семян *Pinus pumila* из НОС “Отрадное” (А, В, С) и природного ареала (D)
Table 3. Qualitative indicators of *Pinus pumila* seeds from the Otradnoe Scientific Experimental Station (A, B, C) and from the natural habitat (D)

Опыт Experiment	Полнозернистость, % Seed fullness, %	Абсолютная всхожесть, % Absolute germination, %	Грунтовая всхожесть, % Ground germination, %	Средняя высота сеянцев, мм* Average height of seedlings, mm*
A	17	33.3	5.7	31 ± 2
B	37	20.0	7.4	32 ± 4
C	0	0	0	–
D	43	33.3	14.3	44 ± 7

Примечания: * определена 25.11.2020.
 Notes: * observation of November 25, 2020.

Таблица 4. Характеристика сеянцев *Pinus pumila*, перенесенных на питомник в 2018 г.**Table 4.** Characteristics of *Pinus pumila* seedlings transferred to the nursery in 2018

No	Высота на 20.06.2020, мм Height on June 20, 2020, mm	Прирост 2019 г., мм Increment in 2019, mm	Прирост 2020, мм Increment in 2020, mm	Цвет хвои Needle color	Длина хвои, мм Needle length, mm
1	160	52 ± 16	55 ± 18	Голубая Blue	59 ± 5
2	220	58 ± 24	60 ± 22	Зеленая Green	62 ± 7

усыхания хвои и побегов (возбудитель гриб *Votryosphaeria ribis*). После удаления поврежденных побегов и обработки раствором медного купороса болезни не возобновились.

Все измеренные и проанализированные параметры в 5-ти группах кедрового стланика указывают на его успешную акклиматизацию в НОС “Отрадное”. Наилучшие результаты показала первая группа растений, выращенная из семян, полученных из Магаданской обл. Эта группа отличается наиболее высоким уровнем жизненного состояния, наиболее высокой скоростью роста и регулярным обильным семеношением. У растений 2-ой группы (второе генеративное поколение в НОС “Отрадное”), 4-ой группы (второе вегетативное поколение в НОС “Отрадное”) и 5-ой группы, выращенной из семян, собранных в Якутии, приблизительно одинаковые показатели. Наиболее низкие параметры выявлены у растений 3-ей группы, выращенных из семян лесхоза “Алексеевский”, Приморский край. Это самая долгоживущая группа (возраст растений 64 года). Результаты сильно ухудшают 2 экземпляра, усохших в 2019 г. и несколько ослабленных растений. В то же время, можно сказать, что и эта группа успешно акклиматизирована. Это единственная группа, в зоне произрастания которой найден самосев. Рентгенографическое исследование с последующим проращиванием семян показало их жизнеспособность. Хотя качественные показатели семян *P. pumila* собранных в НОС “Отрадное” уступают аналогичным показателям семян, собранных в природном ареале.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За годы существования НОС “Отрадное” был поставлен масштабный и самый длительный опыт по акклиматизации *Pinus pumila* в условиях Северо-Запада России. По данным обследований в течении 5-ти лет, самой долгоживущей (64 года) и второй по численности (22 экземпляра) группы растений кедрового стланика в Ленинградской обл., выращенной из семян, привезенных из мест его естественного произрастания, а также генератив-

ному и вегетативному потомству из местных растений, можно сделать вывод о позитивном результате этого опыта. Все измеренные и проанализированные параметры растений указывают на успешную акклиматизацию кедрового стланика в НОС “Отрадное”. Все 5 выделенных нами групп растений устойчивы к неблагоприятным условиям на северном берегу оз. Отрадное. Кедровый стланик в условиях НОС “Отрадное” абсолютно зимостоек. Он имеет регулярное семеношение, есть генеративное и вегетативное потомство. Это позволяет создать независимую от мест естественного произрастания популяцию *P. pumila* для использования в озеленении на Северо-Западе России, в частности в г. Санкт-Петербурге и Ленинградской обл. По результатам наших исследований мы считаем кедровый стланик перспективной культурой для использования в озеленении в качестве парковых посадок на Северо-Западе России.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановым темам “Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова – история, современное состояние, перспективы использования” (№ АААА-А18-118032890141-4) и “Оценка изменений корреляционной структуры метаболитных сетей в процессе роста и развития грибов и растений с позиции системной биологии” (№ АААА-А18-118032390136-5).

Авторы выражают глубокую благодарность сотрудникам ФГБНУ Агрофизического научно-исследовательского института Н.С. Прияткину, М.В. Архипову, Л.П. Гусаковой и П.А. Шукиной за помощь в рентгенографическом исследовании семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лукс Ю.А., Самбук С.Г. 2002. Коллекции научно-опытной станции “Отрадное” – Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова. СПб. 191–227.
2. Фирсов Г.А., Орлова Л.В. 2008. Хвойные в Санкт-Петербурге. СПб. 336 с.

3. Фирсов Г.А., Васильев Н.П., Бялт В.В., Орлова Л.В., Волчанская А.В. 2009. Древесные растения “Красной книги” России на научно-опытной станции “Отрадное” Ботанического института РАН. — Научное обозрение. 6: 14–21.
4. Лукс Ю.А. 1990. Интродукционный питомник Ботанического сада БИН АН СССР на Карельском перешейке. — Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 157: 99–103.
https://www.gbsad.ru/science/doc/biulleten_gbs_1990_157.pdf
5. Связева О.А., Лукс Ю.А., Латманнизова Т.М. 2011. Интродукционный питомник Ботанического института им. В.Л. Комарова на северо-востоке Карельского перешейка (Ленинградская область). СПб. 343 с.
6. Орлова Л.В., Фирсов Г.А., Васильев Н.П., Бялт В.В., Волчанская А.В. 2014. Хвойные (Coniferae) научно-опытной станции Отрадное Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. — Вестник СПбГУ. Сер. 3(2): 66–76.
<https://biosomm.spbu.ru/article/view/1136/990>
7. Орлова Л.В., Фирсов Г.А., Трофимук Л.П., Карамышева А.В. 2019. Кедровый стланик (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) — история изучения, современное состояние в ботанических садах Санкт-Петербурга и перспективы его использования в озеленении на Северо-Западе России — Hortus Botanicus. 14: 73–93,
<https://doi.org/10.15393/j4.art.2019.6445>
8. Алексеев В.А. 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев — Лесоведение. 4: 51–57.
9. Ланин П.И. 1967. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции — Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР. 65: 13–18.
https://www.gbsad.ru/science/doc/biulleten_gbs_1967_065.pdf
10. Архипов М.В., Прияткин Н.С., Гусакова Л.П., Карамышева А.В., Трофимук Л.П., Потрахов Н.Н., Бессонов В.Б., Шукина П.А. 2020. Методика микрофокусной рентгенографии для выявления скрытой дефектности семян древесных лесных пород и других видов сосудистых растений. — Журн. техн. физики. 90(2): 338–346.
<https://doi.org/10.21883/JTF.2020.02.48830.178-19>
11. Каннер В.Г. 1930. Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород. — Труды по лесному опытному делу. Вып. 8. С. 103–139.
12. Редько Г.И., Мерзленко М.Д., Бабич Н.А. 2016. Лесные культуры. В 2 ч. Часть 1: учебник для академического бакалавриата 2-е издание, исправленное и дополненное. М. 225 с.
13. Серебряков И.Г. 1962. Экологическая морфология растений. М. 378 с.
14. Нешатаева В.Ю. 2011. Сообщества кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) полуострова Камчатка — Растительность России. СПб. 19: 71–100.
<https://doi.org/10.31111/vegus/2011.19.71>
15. Мозолевская Е.Г., Катаев О.А., Соколова Э.С. 1984. Методы лесопатологического обследования очагов стволовых вредителей и болезней леса. М. 152 с.
16. Фирсов Г.А., Варфоломеева Е.А., Хмарик А.Г. 2017. Хвойные растения, поражаемые семейством Хермесовые (Adelgidae), и меры борьбы с его представителями в Санкт-Петербурге. — Вестник Удмуртского университета, Серия биология. Науки о Земле. 27(4): 473–480.
17. Москалюк Т.А. 2018. Типы ирразновидности экобиоморф *Pinus pumila* (Pinaceae) в производных каменистых берегах Магаданской области. — Russian journal of Ecosystem Ecology. 3(4): 1–16.
<https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-3>
18. Карамышева А.В., Фирсов Г.А., Трофимук Л.П., Орлова Л.В. 2019. Особенности и способы размножения кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) в Санкт-Петербурге. — Вестник Удмуртского университета, Серия биология. Науки о Земле. 29(2): 181–189.
<https://doi.org/10.35634/2412-9518-2019-29-2-181-189>
19. Лебедев П.А., Трофимук Л.П., Карамышева А.В., Пузанский Р.К. 2020. Успешный опыт акклиматизации кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) на севере Ленинградской области. — Биосфера. 12(4): 196–205.
<https://doi.org/10.24855/biosfera.v12i4.553>

Results *Pinus pumila* (Pinaceae) Introduction in the Karelian Isthmus (Leningrad Region)

L. P. Trofimuk^{a, *}, R. K. Puzansky^a, A. V. Karamysheva^a

^aKomarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: radoste@yandex.ru

Abstract—The Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) was successfully acclimatized at the Otradnoe Scientific Experimental Station of the Komarov Botanical Institute RAS (SES Otradnoe) in the north-east

of the Karelian Isthmus in Priozersk district of the Leningrad region. This is the longest-living (64 years old) and the second largest population of Siberian dwarf pine (22 plants) in the Leningrad Region. The plants were grown from seeds originating from the species' natural habitats. There are also generative and vegetative offspring from local plants. For the purpose of population studies and statistical evaluation of the data, plants were grouped by the origin of seeds or cuttings. The ecotypes of Siberian dwarf pine suitable for the landscaping in the North-West of Russia were identified.

Keywords: dwarf Siberian pine, *Pinus pumila*, acclimatization, Otradnoe Scientific Experimental Station, Leningrad Region

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out within the framework of the institutional research project AAAA-A18-118032890141-4 “Living collections of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (history, modern state, prospects of development and use)” and AAAA-A18-118032390136-5 “Assessment of changes in the correlation structure of metabolic networks during the growth and development of fungi and plants from the perspective of systems biology”.

The authors express their deep gratitude to the staff of the Agrophysical Research Institute, N.S. Priyatkin, M.V. Arkhipov, L.P. Guskova and P.A. Shchukina for their assistance in X-ray examination of seeds.

REFERENCES

1. Luks Yu.A., Sambuk S.G. 2002. Collections of Scientific Experimental Station “Otradnoe” In: [Open Ground Plants in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute]. St. Petersburg. 191–227. (In Russian)
2. Firsov G.A., Orlova L.V. 2008. [Conifers in St. Petersburg]. SPb. 336 p. (In Russian)
3. Firsov G.A., Vasiliev N.P., Byalt V.V., Orlova L.V., Volchanskaya A.V. 2009. Woody plants of the Russian Red Book at the research and experimental station of RAS Botanical Institute ‘Otradnoe’. – Nauchnoe Obozrenie. 6: 14–21. (In Russian)
4. Luks Yu.A. 1990. [Introduction nursery of the Botanical Garden of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR on the Karelian Isthmus]. – Byullyuten’ Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR. 157: 99–103. https://www.gbsad.ru/science/doc/biulleten_gbs_1990_157.pdf (In Russian)
5. Svyazeva O.A., Luks Yu.A., Latmanizova T.M. 2011. [Introduction nursery of the Komarov Botanical Institute in the north-east of the Karelian Isthmus (Leningrad region)]. St. Petersburg. 343 p. (In Russian)
6. Orlova L.V., Firsov G.A., Vasiliev N.P., Byalt V.V., Volchanskaya A.V. 2014. Conifers (Coniferae) of V.L. Komarov Botanical Institute Otradnoje Research Station. – Vestnik SPbGU. Ser. 3. Biologiya. 2: 66–76. <https://biocomm.spbu.ru/article/view/1136/990> (In Russian)
7. Orlova L.V., Firsov G.A., Trofimuk L.P., Karamysheva A.V. 2019. Dwarf Siberian pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, Pinaceae) – history of study, current state in the botanical gardens of St. Petersburg and the perspectives of its use in greening in the North-West of Russia. – Hortus Botanicus. 14: 73–93. <http://hb.karelia.ru/journal/article.php?id=6445> (In Russian)
8. Alekseev V.A. 1989. [Diagnostics of the vital status of trees and forest stands]. – Lesovedenie. 4: 51–57. (In Russian)
9. Lapin P.I. 1967. [Seasonal rhythm of woody plants development of and its significance for introduction]. – Byullyuten’ Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR. 65: 13–18. https://www.gbsad.ru/science/doc/biulleten_gbs_1967_065.pdf (In Russian)
10. Arkhipov M.V., Priyatkin N.S., Guskova L.P., Karamysheva A.V., Trofimuk L.P., Potrakhov N.N., Bessonov V.B., Shchukina P.A. 2020. Microfocus X-ray method for detecting hidden defects in seeds of woody forest species and other types of vascular plants. – Tech. Phys. 65(2): 324–332. <http://dx.doi.org/10.1134/S1063784220020024> (In Russian)
11. Kapper V.G. 1930. [On the organization of annual systematic observations on the fruiting of tree species]. – Trudy po Lesnomu Opytnomu Delu. 8: 103–139. (In Russian)
12. Redko G.I., Merzlenko M.D., Babich N.A. 2016. [Forest cultures. Part 1: textbook]. Moscow. 225 p. (In Russian)
13. Serebryakov I.G. 1962. [Ecological morphology of plants]. Moscow. 378 p. (In Russian)
14. Neshataeva V.Yu. 2011. Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) communities in the Kamchatka Peninsula. – Vegetation of Russia. 19: 71–100. <https://doi.org/10.31111/vegus/2011.19.71> (In Russian)
15. Mozolevskaya E.G., Kataev O.A., Sokolova E.S. 1984. [Methods for examination of stem pests and forest diseases foci]. Moscow. 152 p. (In Russian)

16. *Firsov G.A., Varfolomeeva E.A., Khmarik A.G.* 2017. Conifers affected by the Adelgid aphids (*Adelgidae*) at Saint-Petersburg and measures of their control. — Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences. 27(4): 473–480. <https://journals.udsu.ru/biology/article/view/1888/1876> (In Russian)
17. *Moskalyuk T.A.* 2018. Types and varieties of *Pinus pumila* (*Pinaceae*) ecobiomorphs in the derived stone-birch forests of the Magadan region. — Russian J. Ecosystem Ecology. 3(4): 1–16. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2018-4-3> (In Russian)
18. *Karamysheva A.V., Firsov G.A., Trofimuk L.P., Orlova L.V.* 2019. Peculiarities and methods of seed propagation of dwarf Siberian pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) at Saint-Petersburg. — Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences. 29(2): 181–189. <https://doi.org/10.35634/2412-9518-2019-29-2-181-189> (In Russian)
19. *Lebedev P.A., Trofimuk L.P., Karamysheva A.V., Puzanskiy R.K.* 2020. A successful attempt to acclimatize the Siberian dwarf pine (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) in the north of Leningrad region. — Biosfera. 12(4): 196–205. <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v12i4.553> (In Russian)

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ

МОНИТОРИНГ СОСТОЯНИЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СОСНЯКАХ ЧЕРНИЧНЫХ ПРИ ЗАГРЯЗНЕНИИ ВЫБРОСАМИ СЫКТЫВКАРСКОГО ЛЕСОПРОМЫШЛЕННОГО КОМПЛЕКСА (РЕСПУБЛИКА КОМИ)

© 2021 г. Е. А. Робакидзе¹, *, Н. В. Торлопова¹, К. С. Бобкова¹, С. И. Наймушина¹

¹Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук,
г. Сыктывкар, Россия

*e-mail: robakidze@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 14.08.2020 г.

После доработки 17.02.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Исследовано влияние загрязнения среды выбросами целлюлозно-бумажного производства (АО “Монди Сыктывкарский лесопромышленный комплекс”), функционирующего с 1969 г, на жизненное состояние древостоев и подростов в сосняках зеленомошной группы типов, расположенных на разном расстоянии от источника эмиссии. Выявлено, что за последние 20 лет (1998–2018 гг.) в сосновых лесах, в связи со снижением объема аэротехногенных выбросов, отмечается улучшение жизненного состояния древесных растений. В 1998 г. древостои сосняков зоны действия выбросов по индикационным признакам были охарактеризованы как слабо- и среднеповрежденные, в 2004 г. — слабоповрежденные, в 2009 г. — здоровые. В 2014 и 2018 гг. они отнесены к здоровым и слабоповрежденным. Древостои сосновых лесов в фоновом районе в период наблюдений с 1998 по 2018 гг. по индикационным показателям были здоровыми. В сосняках загрязненной территории лесовозобновительный процесс неудовлетворительный, количество подростов хвойных составляет 39–1064 экз./га. В 2018 г. по сравнению с 1998 г. количество подростов ели в сосняках черничных в зоне действия выбросов в среднем уменьшилось в 1.6 раза, при этом его состояние улучшилось.

Ключевые слова: мониторинг, аэротехногенное загрязнение, сосновые леса, древостой, подрост, дефолиация, дехромация, жизненное состояние, индекс поврежденности

DOI: 10.31857/S0033994621030067

Проблема оценки влияния атмосферного загрязнения на фитоценозы и отдельные виды растений и их ценопопуляции, произрастающие в конкретных экологических условиях достаточно актуальна [1–4]. Одним из условий устойчивого управления лесами является изученность их состояния. Система контроля природной среды складывается из экологического мониторинга и анализа полученных данных, на основе которых принимаются решения о перспективах функционирования и практического использования экосистем [5]. Проведение регулярного мониторинга состояния бореальных лесов является важной задачей охраны окружающей среды. В настоящее время этот аспект исследований приобрел особую актуальность в связи с существенным сокращением объема атмосферных выбросов загрязняющих веществ [6–8].

Сосна обыкновенная занимает одну из ведущих позиций в формировании лесных биогеоценозов на Европейском северо-востоке России. Способность создавать значительную биомассу в

условиях непригодных для других видов древесных растений — свидетельство ее больших адаптивных возможностей [9]. Благодаря большой величине листовой поверхности, сосновые фитоценозы являются хорошим поглотителем аэрозольных загрязнений из атмосферного воздуха и могут накапливать значительные количества примесей, служа естественным их аккумулятором и препятствуя распространению загрязнений в окружающей среде [10].

В последнее время при оценке состояния лесных фитоценозов используется концепция виталитетной структуры древостоя. Распределение деревьев по категориям состояния (виталитета) получило название виталитетного спектра. По отношению к сосновым лесам эта концепция реализована в работе В.Т. Ярмишко с соавторами [11], выполненной на территории Кольского полуострова. Использование этого понятия и соответствующих методов анализа позволяет определить особенности каждого древостоя и проводить

сравнительный анализ их состояния на определенной территории.

Из всех органов растений листья являются самыми чувствительными к действию атмосферного загрязнения [12, 13]. Воздушное загрязнение негативно влияет на возрастную структуру [1, 14] и метаболическую активность [2, 3, 10] хвои сосны. Установлено, что в зоне атмосферного загрязнения выбросами целлюлозно-бумажного производства у хвойных происходит уменьшение содержания в листьях пигментов. В хвое сосен выявлено увеличение соотношения хлорофиллов *a* и *b* [15].

АО “Монди Сыктывкарский лесопромышленный комплекс” (“Монди СЛПК”) является крупнейшим предприятием целлюлозно-бумажного производства в Европейской части России. Вместе с тем, он является источником выбросов в атмосферу разнообразных загрязнителей. СЛПК функционирует с 1969 г., среди его атмосферных выбросов сероорганические соединения, оксиды серы, азота, углерода, щелочная пыль. По данным публичных экологических отчетов предприятия, суммарное количество выбросов в 1998 г. составило 31 тыс. т, в 2006 – 20 тыс. т, в 2010 – 17 тыс. т, в 2015 – 10 тыс. т [16].

В настоящее время для определения состояния лесов широкое распространение получил разработанный IUFRO метод мониторинга лесов на региональном и локальном уровнях в процессе выполнения программы ICP-Forests [17, 18]. Мониторинг состояния лесов успешно проводится и в странах Европы [19–21].

Цель данной работы – оценить изменения состояния древостоев и подроста сосновых фитоценозов средней тайги в зоне длительного загрязнения атмосферными выбросами целлюлозно-бумажного производства АО “Монди СЛПК”.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение жизненного состояния сосновых фитоценозов, произрастающих на загрязненной выбросами целлюлозно-бумажного производства “Монди СЛПК” территории, проводилось с 1998 по 2018 гг. В сосновых насаждениях черничного ряда заложены постоянные пробные площади (ППП), расположенные на разном расстоянии к северо-востоку от источника загрязнения (в направлении доминирующей составляющей региональной розы ветров). Сосновые леса на фоновой территории (ППП 23, 24) находятся на расстоянии 48.5–50 км от источника эмиссии, на загрязненной территории сосняки расположены на расстоянии 1.3, 6.5, 11.0, 11.2 км от источника выбросов, соответственно ППП 3, 19, 15, 18 (табл. 1).

Сосняки черничные (*Pinetum myrtillosum*) на фоновой территории и разнотравные (*Pinetum*

herbosum) (исходно черничные) на загрязненной территории произрастают на иллювиально-гумусовых железистых подзолах. Они представляют собой фитоценозы послерубочного и послепожарного происхождения с разновозрастными и условно-одновозрастными древостоями. Древесный ярус состоит из сосны *Pinus sylvestris* L., осины *Populus tremula* L., березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh., березы повислой *B. pendula* Roth и ели сибирской *Picea obovata* Ledeb. В подлеске в незначительном количестве присутствуют можжевельник *Juniperus communis* L., рябина *Sorbus aucuparia* L., ивы *Salix* sp. Подрост представлен в основном елью, изредка встречаются сосна, береза и пихта. Травяно-кустарничковый ярус с общим проективным покрытием (ОПП) 40–70% формируют более 20 видов растений, среди которых доминируют черника *Vaccinium myrtillus* L., брусника *Vaccinium vitis-idea* L., щучка извилистая *Avenella flexuosa* L. и ожика волосистая *Luzula pilosa* (L.) Willd. В мохово-лишайниковом покрове с общим проективным покрытием 60–90% преобладают *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br., Sch et Cmb и *Polytrichum commune* Hedw.

Выбор экспериментальных участков для проведения исследований предусматривал сопоставимость насаждений, расположенных в зоне воздействия выбросов АО “Монди СЛПК” и фоновом районе по основным лесоводственно-таксационным характеристикам и лесорастительным условиям. Таксационные параметры древостоев определяли согласно методам лесной таксации [22, 23]. Обработку материалов проводили по “Лесотаксационному справочнику...” [24]. Определение жизненного состояния деревьев сосны в древостоях выполнено согласно “Руководству...” [17, 18].

Внешний вид дерева определяется совокупностью признаков, каждый из которых может быть достаточен для оценки поврежденности. С помощью бинокля (БПЦ 2 12 × 45М, Россия) с расстояния, равного высоте дерева, у всех живых деревьев на ППП оценивали в баллах: степень дехромации (изменение цвета хвои), которая является важным признаком и первым из визуальных индикаторов изменения состояния дерева. Информативным признаком, характеризующим состояние дерева, является и степень дефолиация, т.е. степень изреживания кроны по отношению к абсолютно здоровому дереву. Известно, что в зоне аэротехногенного загрязнения снижается продолжительность функционирования хвои. В естественных сосняках средней тайги продолжительность жизни хвои достигает 8 лет [25] и с 5-летнего возраста начинается ее интенсивный опад, тогда как в условиях загрязнения выбросами целлюлозно-бумажно-

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев исследуемых сосновых лесов
Table 1. Silvicultural and mensurational characteristics of the studied pine forest stands

Номер ППП (расстояние от Монди СЛПК, км) Sample plot (distance from Mondi SLPK, km)	Тип леса Forest type	Год наблюдений Year of observation	Состав древостоя Composition of tree stand	Возраст, лет Age, years	Средние Average		Бонитет Forest capacity	Общий запас, м ³ /га Total stock, m ³ /hectare	
					высота, м height, m	диаметр, см diameter, cm		растущие growing	сухие dry
Сосновые леса в зоне действия выбросов АО "Монди СЛПК" Pine forests in the zone affected by Mondi SLPK emissions									
3 (1.3)	Разноправный Mixed herbs	1998 2018	9P1S + B 8P1S1B	65–85 75–105	25.0 26.1	24.6 28.0	I II	413.0 416.5	22.5
19 (6.5)	Черничный влажный Wet bilberry	1998 2018	10P + S, sinB 10P + S, sinB	85–100 95–120	14.6 17.0	14.0 20.0	IV IV	210.0 262.0	2.9
18 (11.0)	Черничный свежий Fresh bilberry	1998 2018	9P1B 9P1B	75–100 85–120	19.0 21.7	16.4 18.0	III IV	309.0 342.3	4.2
15 (11.2)	Черничный свежий Fresh bilberry	1998 2018	9P1B + S 9P1B + S	85–100 95–120	20.0 23.3	17.3 22.5	III III	308.7 354.0	11.0
Сосновые леса фонового района Pine forests in the reference area									
23 (48.5)	Черничный свежий Bilberry fresh	1998 2018	9P1B + A,S 9P1B + A,S	55–75 65–95	18.8 20.9	15.1 20.0	II III	258.0 417.5	20.3
24 (49.0)	Разноправно-чернич- ный Mixed herbs bilberry	1998 2018	9P1B + A,S 9P1B + A,S	50–70 60–90	19.7 20.4	20.6 25.1	I II	237.0 322.0	8.4

Примечание: P – *Pinus sylvestris*, S – *Picea obovata*, A – *Populus tremula*, B – *Betula* spp.
Note: P – *Pinus sylvestris*, S – *Picea obovata*, A – *Populus tremula*, B – *Betula* spp.

го производства в этом регионе продолжительность жизни хвой сосны составляет 3–4 года [14].

По степени дехромации хвой и дефолиации деревья распределяли по четырем классам, используя следующую шкалу: 0 – потеря или дехромация хвой <10%, 1 – 11–25%, 2 – 26–60%, 3 – 61–99%, 4 – 100%. Кроме того, учитывали долю крупных сухих ветвей 1-го порядка в кроне по шкале: 0 – < 10%, 1 – 11–25%, 2 – 26–50%, 3 – 51–99% и отдельно состояние вершины, как наиболее важной части дерева (0 – живая, 1 – поврежденная, 2 – усыхающая и 3 – сухая). Повреждения вершин могут быть вызваны как длительным воздействием высоких концентраций загрязняющих веществ в воздухе, так и разовыми выбросами.

Важнейшее значение при организации и проведении мониторинга состояния лесов и индикации качества окружающей природной среды имеет распределение деревьев по классам повреждения – экологическая структура насаждения [7]. Согласно А.В. Яблокову [26], экологическая структура популяции – это расчленение древостоя на пространственно обособленные группы деревьев, находящиеся в специфических взаимосвязях с биотическими и абиотическими факторами среды. При антропогенном загрязнении биотопа популяция распадается на группировки особей, находящихся в различном состоянии жизнедеятельности [27].

С учетом степени дефолиации, дехромации, доли сухих сучьев в кроне и состояния вершины, каждому дереву в исследуемых сосняках был присвоен класс повреждения:

– 0 класс – здоровое дерево, не имеет внешних признаков повреждения кроны и ствола, любые повреждения хвой составляют <10% по отношению ко всей массе ассимиляционного аппарата и не сказываются на состоянии дерева;

– I класс – слабо поврежденное дерево, повреждение по одному или сумме всех признаков составляет 11–25%;

– II класс – средне поврежденное дерево (повреждение составляет 26–60%);

– III класс – сильно поврежденное (отмирающее) дерево (повреждение составляет 61–99%);

– IV класс – отмершее дерево (повреждение составляет 100%).

Отмершие деревья делятся на два подкласса: IVa (свежий сухостой) и IVб (старый сухостой: хвоя отсутствует, постепенно опадают ветви и кора). Согласно В.А. Алексеву [28], старый сухостой практически не влияет на поврежденность древостоя в целом, но при расчете необоснованно снижает его жизненное состояние, поэтому мы при анализе жизненного состояния учитывали только свежий сухостой.

Для оценки жизненного состояния древостоев рассчитывали индекс их поврежденности по формуле, предложенной А.С. Алексеевым [7]. Индекс поврежденности является интегральным показателем состояния, на основании которого можно сравнивать разные по составу древостои. Интегральные индексы поврежденности каждого из основных древостоев рассчитаны на основе доли участия в них деревьев разной степени поврежденности.

Для получения более точных результатов за основу расчета брали не число, а стволовой запас древесины деревьев разных классов поврежденности [28]:

$$I = \left(\sum_{I=0}^4 i w_I \right) / W,$$

где I – индекс поврежденности древостоя, баллы; i – классы повреждения деревьев (от 0 до 4); w_i – стволовой запас древесины деревьев i -го класса повреждения, м³/га; W – общий запас древостоя, м³/га. С учетом величины индекса поврежденности древостои классифицировали по А.С. Алексеву [7] на следующие категории: здоровый древостой ($I = 0–0.5$), ослабленный древостой ($I = 0.6–1.5$), сильно ослабленный древостой ($I = 1.6–2.5$), отмирающий древостой ($I = 2.6–3.5$) и сухостой ($I = >3.6$).

На ППП проведен сплошной переучет подроста. К подросту отнесены древесные растения высотой более 0.25 м с диаметром до 6 см [29]. Учитывали общее количество растений подроста по породам, их высотную структуру, состояние. Подрост подразделяли на здоровый, сомнительный, усыхающий и сухой. Жизненное состояние подроста определяли по В.А. Алексеву [28]. Количественную оценку жизненного состояния подроста находили по формуле:

$$C = (100n_1 + 70n_2 + 30n_3) / N,$$

где C – показатель жизненного состояния подроста в момент наблюдения; n_1, n_2, n_3 – число соответственно здоровых, ослабленных (сомнительных) и усыхающих особей подроста; N – общее количество подроста, включая сухостой. При $C = 100–80\%$ подрост считали здоровым, при $79–50\%$ – ослабленным, при $49–20\%$ – сильно ослабленным и при $<20\%$ – разрушенным.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мониторинг изученных древостоев сосняков черничных в период с 1998 по 2018 гг. не выявил значительных изменений в составе древостоев, но показал изменение их таксационных показателей. Во всех сосняках происходит увеличение

Рис. 1. Параметры состояния деревьев сосны в сосняках фонового района. Степень дехромации, дефолиации и доля сухих сучьев: 0 – < 10%, 1 – от 11 до 25%, 2 – от 26 до 60%, 3 – от 61 до 99%, 4 – 100% повреждений.

Состояние вершины дерева: 0 – живая, 1 – поврежденная, 2 – усыхающая, 3 – сухая.

По горизонтали – год наблюдений; по вертикали – доля деревьев, %.

Fig. 1. Parameters of Scots pine tree state in the pine forests of the reference area.

Degree of discoloration, defoliation and proportion of dry branches: 0 – < 10%, 1 – 11–25%, 2 – 26–60%, 3 – 61–99%, 4 – 100% damage.

State of tree top: 0 – living, 1 – damaged, 2 – drying out, 3 – dry.

X-axis – year of observation; y-axis – proportion of trees, %.

среднего диаметра, высоты и запаса древесины (табл. 1).

Параметры древостоев фонового района

Дехромация. В сосняках черничных III–IV классов возраста, расположенных в фоновом районе на расстоянии 48–50 км от источника эмиссии в

древостоях доминируют деревья без признаков дехромации хвои (62–94%) (рис. 1). Наиболее высокая доля таких деревьев отмечена в начале исследования. В 2004, 2009 и 2014 гг. число деревьев без признаков дехромации несколько уменьшилось, но к 2018 г увеличилось до 76%. Практически исчезли деревья со средней степенью дехромации. Во все годы наблюдений отсутствовали

деревья 3 и 4 класса дехромации, кроме 2009 г., когда они были представлены в незначительной доле – 1%.

Дефолиация кроны. Доля деревьев 0 класса дефолиации в древостоях сосняков на фоновой территории в 1998 г. в среднем составила 42%, к 2018 г. она увеличилась в 2 раза (рис. 1). За исследованный период в древостоях доля деревьев 1 класса дефолиации снизилась. Совсем немного было деревьев со средней степенью дефолиации кроны (2 класс). Деревья с сильной степенью дефолиации практически отсутствовали.

Состояние вершин. Доля деревьев сосны с неповрежденной вершиной за период с 1998 по 2018 гг. уменьшилась с 93 до 82% (рис. 1). Это произошло, видимо, за счет повреждения деревьев сосны энтомовыми вредителями. Достоверных данных об особенностях поражения ими деревьев мы к настоящему времени не имеем.

Доля сухих ветвей. В фоновом районе основная часть деревьев в сосняках не имела сухих сучьев в кроне: здоровые особи составляли 40–88%. Количество таких деревьев в период с 1998 по 2018 гг. в древостоях увеличилось в 2.2 раза.

Таким образом, как показали 20-летние наблюдения, в древостоях сосняков черничных и разнотравно-черничных фоновых районов преобладают особи с нормально развитой кроной. Изменения показателей состояния кроны свидетельствуют об улучшении состояния древостоев и, следовательно, продукционных процессов. Как видно из табл. 1, в исследуемых сосновых фитоценозах фоновой территории происходит интенсивное накопление стволовой древесины.

Параметры древостоев зоны загрязнения

Дехромация. В исследуемых сосняках этот показатель в среднем в 2014 и 2018 гг. по сравнению с 1998 г. ухудшился за счет увеличения почти в 2 раза доли деревьев со средней степенью дехромации кроны (рис. 2). В 2018 г. количество деревьев без дехромации уменьшилось и составило 50%. С 1998 г. значительно (в 8 раз) уменьшилась доля деревьев с сильной степенью дехромации (26–60%), которая составила 2% в 2009, 2014 и 2018 гг. Следует отметить что, несмотря на снижение объема атмосферных выбросов, в последние годы наблюдений (2014, 2018 гг.) в сосновых древостоях зоны аэротехногенного загрязнения было значительно больше деревьев 1 класса дехромации, чем в древостоях сосняков фоновой зоны. Так, доля участия деревьев этого класса дехромации в 2014 г. на загрязненной территории составила 50%, на фоновой – 35%. В 2018 г. – 48 и 24% соответственно.

Дефолиация кроны. В древостоях сосняков черничного ряда в 2018 г. по сравнению с 1998 г.

доля деревьев сосны без потерь хвои в среднем увеличилась в 2.8 раза и составила 85% (рис. 2). Участие деревьев со средней степенью дефолиации (11–26%) за рассматриваемый период уменьшилось в 3.5 раза и составило в 2018 г. 13%. Доля деревьев с сильно выраженной потерей хвои в 2018 г. по сравнению с 1998 г. существенно снизилась (до 2%). Эти изменения указывают на то, что по степени дефолиации крон состояние древостоев за исследуемый период улучшилось. В 2018 г. улучшились показатели, отражающие долю участия деревьев со средней и сильной степенью потери хвои.

Доля сухих ветвей. В сосняках зоны влияния выбросов доля деревьев без сухих сучьев в 2018 г. по сравнению с 1998 г. в среднем увеличилась в 4 раза и достигла 87% (рис. 2). Участие деревьев, имеющих 10–25% сухих сучьев, за этот период уменьшилось в 5 раз и составило 10%, кроме того, уменьшилась доля деревьев, имеющих 61–99% сухих сучьев.

Состояние вершин. Доля деревьев со здоровой вершиной в 2018 г. по сравнению с 1998 г. уменьшилась в 1.2 раза и составила в среднем 82%. Однако, по сравнению с 2009 г., доля деревьев с поврежденными верхушками уменьшилось в 2 раза, что может быть объяснено как увеличением видимых повреждений, так и переходом деревьев с повреждениями в класс сухостоя.

Виталитетная структура древостоев

Анализ виталитетных спектров господствующей части ценопопуляции (древостоя) выявляет не только естественные процессы ее формирования, развития и самоподдержания, но и отражает воздействие стрессовых факторов, в том числе аэротехногенного загрязнения [8].

Так, распределение деревьев по классам повреждения в древостоях сосняков на фоновых участках (48–50 км от источника загрязнения) изменилось в сторону увеличения доли здоровых деревьев. Если на начало исследований (1998 г.) доля здоровых деревьев составляла 43%, деревьев 1 класса повреждения – 35%, то в 2018 г. количество здоровых деревьев (0 класс) возросло до 79%, а доля слабоповрежденных уменьшилось до 17%. Только в 2014 г. было отмечено незначительное снижение доли здоровых и увеличение доли устойчивых деревьев.

Анализ распределения деревьев сосны по классам повреждения в зоне влияния выбросов целлюлозно-бумажного производства показывает, что состояние древостоев сосняков с 1998 по 2018 гг. улучшилось (рис. 3). По сравнению с 1998 г., в 2004, 2009, 2014 и 2018 гг. распределение деревьев по классам повреждения изменилось в сторону пре-

Рис. 2. Параметры состояния деревьев сосны в сосняках в зоне действия выбросов целлюлозно-бумажного производства (“Монди СЛПК”).

Степень дехромации, дефолиации и доля сухих сучьев: 0 – менее 10%, 1 – от 11 до 25%, 2 – от 26 до 60%, 3 – от 61 до 99%, 4 – 100% повреждений.

Состояние вершины дерева: 0 – живая, 1 – поврежденная, 2 – усыхающая, 3 – сухая.

По горизонтали – год наблюдений, лет, по вертикали – доля деревьев, %.

Fig. 2. Parameters of Scots pine tree state in the pine forests in the zone affected by emissions from pulp and paper mill (Mondi SLPK).

Degree of discoloration, defoliation and proportion of dry branches: 0 – < 10%, 1 – 11–25%, 2 – 26–60%, 3 – 61–99%, 4 – 100% damage.

State of tree top: 0 – living, 1 – damaged, 2 – drying out, 3 – dry.

X-axis – year of observation; y-axis – proportion of trees, %.

обладания здоровых деревьев и уменьшения доли деревьев разной степени поврежденности, что указывает на улучшение состояния сосняков. За этот период произошло увеличение доли участия здоровых деревьев с 43% в 1998 г. до 71% в 2018 г. Однако усиленный отпад деревьев в 2014 г., за счет

снеголома, на ППП 3 и ППП 18 привел к некоторому ухудшению общего состояния древостоев в этих сосняках до слабоповрежденных (ослабленных). Древостои сосны на ППП 15 и 19 остались в категории здоровых. Положительные изменения экологической структуры древостоев сосняков

Рис. 3. Динамика виталитетной структуры сосновых древостоев фонового (а) и загрязненного (b) районов. Классы повреждения: 0 – <10%, I – от 11 до 25%, II – от 26 до 60%, III – от 61 до 99%, IV – 100%.

По горизонтали – год наблюдений, лет, по вертикали – доля деревьев, %.

Fig. 3. Dynamics of Scots pine stands vitality structure in the reference (a) and polluted (b) areas.

Damage classes: 0 – <10%, 1 – 11–25%, 2 – 26–60%, 3 – 61–99%, 4 – 100%.

X-axis – year of observation; y-axis – proportion of trees, %.

этой зоны следует объяснить трехкратным сокращением объемов атмосферных выбросов целлюлозно-бумажного комбината [16].

Индексы поврежденности. В табл. 2 приведена динамика индексов поврежденности древостоев исследуемых сосняков. Согласно А.С. Алексею [7], значение индекса ниже 0.5 характеризует древостой как здоровый. На фоновых участках величины индекса составили 0.27–0.49, что характеризует древостой этой зоны как здоровые. Незначительное ухудшение состояния древостоев в 2014, 2018 гг., по сравнению с 2009 г., обусловлено сломом вершин (снеголом) и усыханием тонкомерных угнетенных деревьев. Величины индекса поврежденности древостоев сосняков импактной зоны в 2018 г. по сравнению с 1998 г. значительно уменьшились, но увеличились по сравнению с 2009 г. В начале периода исследования в сосняках черничных отмечено уменьшение индекса поврежденности древостоев при удалении от комбината. Здоровыми были только древостой фоновых сосняков (ППП 23 и 24). Самым поврежденным был древостой на ППП 3, расположенной в импактной зоне на расстоянии 1.5 км от источника эмиссии. В сосняках зоны загрязнения (ППП 18, 15, 19), растущих в 6.5–11.2 км от комбината, из-

менения индекса поврежденности древостоев свидетельствуют об улучшении их состояния, что можно объяснить, прежде всего, уменьшением суммарных выбросов АО “Монди СЛПК” в 3 раза. За последние годы значительно (в 12 раз) уменьшились выбросы сероводорода и в 2 раза – меркаптанов. Отмечено сокращение эмиссии СО и специфических веществ. Многократное снижение выбросов привело к улучшению состояния крон деревьев и ассимиляционного аппарата и, как следствие, к увеличению доли здоровых деревьев в виталитетном спектре древостоев за счет перехода деревьев сосны из категории ослабленных в категорию здоровых. Следует отметить, что в исследуемых сосняках черничных зоны загрязнения так же, как в фоновых, происходит увеличение запаса древесины (табл. 1).

Таким образом, сравнительный анализ величин индекса поврежденности древостоев в 1998, 2004, 2009, 2014 и 2018 гг. показывает улучшение состояния древостоев сосновых фитоценозов, растущих в зоне воздействия выбросов целлюлозно-бумажного производства. В 1998 г. древостой сосняков в зоне действия выбросов АО “Монди СЛПК” характеризовались как средне- и сильно поврежденные, в 2004–2009 гг. как здоровые и

Таблица 2. Динамика индексов поврежденности* сосновых древостоев в фоновом районе и в условиях загрязнения выбросами целлюлозно-бумажного производства (Монди СЛПК)**Table 2.** Dynamics of Scots pine forest stands damage indexes* in the reference area and in the zone affected by emissions from pulp and paper mill (Mondi SLPK)

Год наблюдений Year of observation	№ ППП и расстояние от АО “Монди СЛПК”, км Sample plot number and distance from Mondi SLPK, km					
	Sample plot 3 (1.3 km)	Sample plot 19 (6.5 km)	Sample plot 8 (11.0 km)	Sample plot 15 (11.2 km)	Sample plot 23 (48.5 km)	Sample plot 24 (49.0 km)
1998 г.	1.2	0.72	0.83	0.89	0.42	0.41
2004 г.	0.79	0.29	0.33	0.77	0.38	0.43
2009 г.	0.69	0.10	0.32	0.33	0.37	0.30
2014 г.	0.64	0.11	0.39	0.39	0.49	0.27
2018 г.	0.57	0.27	0.41	0.37	0.45	0.32

Примечание: * индексы поврежденности древостоев рассчитаны по запасу древесины.

Note: * calculated on the standing crop basis.

слабо поврежденные, в 2014 и 2018 гг. как здоровые и слабо поврежденные. Обобщенная 20-летняя динамика индекса поврежденности показывает, что жизненное состояние древостоев сосняков черничного ряда на загрязненной территории, в связи с снижением выбросов, улучшилось. В древостоях фоновой территории состояние деревьев в период исследований оставалось практически на одном уровне.

Состояние подроста. Важным показателем устойчивого развития лесных фитоценозов является характер естественного лесовозобновления. Состояние подроста характеризует способность лесного сообщества к самовозобновлению и непрерывному развитию. Согласно имеющимся данным [29], подрост хвойных пород в сосняках формируется под пологом древостоя, создавая естественный фонд возобновления. Количество и жизненное состояние подроста под пологом древостоев служат индикаторами экологических и фитоценологических условий в лесных насаждениях.

Молодые деревья, находящиеся в стадии интенсивного роста, остро реагируют на изменение водного и питательного режима почв. В обмен веществ у них активно вовлекаются и химические соединения, находящиеся в окружающей среде даже недолгое время. Техногенное загрязнение является фактором во многом воздействующим на процессы лесовосстановления. Как было показано нами ранее [30], при длительном воздействии выбросов целлюлозно-бумажного производства на экосистему ухудшается общее состояние подроста, снижается интенсивность его роста, уменьшается плотность и жизнеспособность.

Под пологом исследуемых сосняков подрост состоит в основном из ели и березы, в небольшом

количестве встречаются сосна и осина (рис. 4). В сосняке разнотравном (ППП 3), расположенном в 1.3 км от СЛПК, обнаружен только подрост ели в количестве 116 экз. га⁻¹. Наибольшее количество подроста (1050 экз. га⁻¹) среди сосняков, расположенных на загрязненной территории, выявлено в сосняке черничном влажном (ППП 19), где в его составе также преобладает ель. В сосняках черничных свежих (ППП 15 и 18) количество подроста ели меньше, чем на ППП 19, и составляет 242 и 13 экз. га⁻¹ соответственно. Подрост сосны в исследуемых сосняках присутствует в незначительном количестве или отсутствует. В сосняках на фоновой территории количество подроста варьирует от 640 до 2167 экз. га⁻¹. В условиях загрязнения, по сравнению с фоновой территорией, происходит снижение численности подроста.

Распределение подроста ели по высоте показало, что значительная его часть приходится на особи крупной (более 1.5 м) категории (от 76 до 790 экз. га⁻¹), за исключением ППП 18, где данная категория подроста отсутствует (рис. 5). На ППП 19 большую часть подроста составляют особи средней категории высоты (0.6–1.5 м). В сосняках фоновой территории в 2014 г. отмечалось отсутствие мелкого подроста ели. В 2018 г. на ППП 23 и ППП 24 из самосева ель вышла в состояние подроста до 0.5 м в количестве 195 и 381 экз. га⁻¹ соответственно. Кроме количественных показателей определяли качественные показатели. В табл. 3 представлено распределение подроста сосны и ели по категориям жизненного состояния на фоновой и загрязненной территориях. Как уже отмечалось выше, в исследованных сосняках

Рис. 4. Состав подроста в сосновых фитоценозах в зависимости от удаленности от АО “Монди СЛПК” (2018 г.): 1 – *Pinus sylvestris*, 2 – *Picea obovata*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Betula* spp.
 По горизонтали – расстояние от АО “Монди СЛПК”, км (№ ППП); по вертикали – количество подроста, экз./га.
Fig. 4. Undergrowth composition in Scots pine forests, in relation to the distance from Mondi Syktyvkar (2018): 1 – *Pinus sylvestris*, 2 – *Picea obovata*, 3 – *Populus tremula*, 4 – *Betula* spp.
 X-axis – distance from Mondi Syktyvkar, km (№ sample plots); y-axis – number of undergrowth.

Рис. 5. Распределение подроста ели по грациям высоты в сосновых фитоценозах на загрязненной (ППП 3, 19, 15, 18) и фоновой территориях (ППП 23, 24) (2018 г.).
 По горизонтали – высота, м; по вертикали – количество подроста, экз./га.
Fig. 5. Height distribution of Siberian spruce undergrowth in Scots pine forests in polluted (sample plot 3, 19, 15, 18) and reference areas (sample plot 23, 24) (2018).
 X-axis – height, m; y-axis – number of undergrowth, ind./ha.

Таблица 3. Распределение хвойного подроста (сосна/ель) по категориям состояния в сосновых фитоценозах, экз./га
Table 3. Vitality status distribution of coniferous undergrowth (Scots pine/Siberian spruce) in pine phytocoenoses, ind./ha

Расстояние от Монди СЛПК, км (номер ППП) Distance from Mondi SLPK, km (Sample plot number)	Год наблюдений Year of observation	Всего Total	Жизненное состояние Vitality status			
			здоровый healthy	сомнительный questionable	усыхающий drying	сухой dry
Сосновые леса в зоне действия выбросов АО "Монди СЛПК" Pine forests in the zone affected by Mondi SLPK emission						
3 (1.3)	1998	20/475	10/360	5/50	5/50	0/25
	2014	0/433	0/180	0/173	0/80	0/0
	2018	0/116	0/67	0/29	0/10	0/10
19 (6.5)	1998	—*	—	—	—	—
	2014	50/650	0/550	50/100	0/0	0/0
	2018	13/1051	13/688	0/200	0/125	0/38
18 (11.0)	1998	280/20	0/20	50/0	50/0	180/0
	2014	17/84	0/50	0/0	17/17	0/17
	2018	26/13	13/13	13/0	0/0	0/0
15 (11.2)	1998	320/100	120/50	12/12	13/13	175/25
	2014	0/341	0/158	0/108	0/75	0/0
	2018	60/242	0/192	0/25	0/25	60/0
Сосновые леса фонового района Pine forests in the reference area						
23 (48)	2014	0/640	0/520	0/120	0/0	0/0
	2018	0/1510	0/1445	0/65	0/0	0/0
24 (49)	1998	10/1450	10/1260	0/100	0/90	0/0
	2014	0/2167	0/1767	0/367	0/33	0/0
	2018	0/1733	0/1600	0/121	0/6	0/6

Примечание: * Прочерк означает "нет данных".

Note: * dash – no data.

черничного ряда подрост сосны слабо развит, его количество с 1998 г. постепенно уменьшается. Отмечается большая вариабельность количества подроста ели и его распределения по категориям состояния на отдельных участках. По сравнению с годом начала исследований (1998 г.), общее количество подроста ели в фоновом районе (ППП 23 и ППП 24) увеличилось. В условиях загрязнения на наиболее близком расстоянии от источника выбросов (ППП 3) отмечено уменьшение числа особей подроста от 475 до 116 экз. га⁻¹. На ППП

18 и 15 количество подроста также уменьшилось, но четкой динамики не выявлено. В сосняке черничном влажном (ППП 19) отмечается интенсивный выход ели из самосева в подрост, но вместе с тем происходит ухудшение его состояния – увеличивается количество сомнительных, усыхающих и сухих экземпляров.

Значения индексов жизненного состояния (С) подроста хвойных древесных растений в сосняках фоновой территории ППП 23 и ППП 24 в 2018 г. составили 99 и 97%, что характеризует состояние

Таблица 4. Динамика индекса жизненного состояния (%) подроста ели в сосняках в фоновом районе и в условиях загрязнения выбросами целлюлозно-бумажного производства (“Монди СЛПК”) **Table 4.** Dynamics of spruce undergrowth vitality status index (%) in Scots pine forests in the reference area and in the zone affected by emissions from pulp and paper mill (Mondi SLPK)

Год наблюдений Year of observation	Sample plot 3 (1.3 km)	Sample plot 19 (6.5 km)	Sample plot 18 (11.0 km)	Sample plot 15 (11.2 km)	Sample plot 23 (48 km)	Sample plot 24 (49 km)
1998	85	—	100	63	—	93
2004	—	74	98	83	—	99
2009	—	100	100	83	100	99
2014	75	95	65	75	94	94
2018	78	82	100	87	99	97

Примечание: * Прочерк означает “нет данных”.
Note: * dash – no data.

подроста как “здоровое”. На загрязненных участках ППП 15, ППП 18, ППП 19 при величинах индекса жизненного состояния от 63 до 100% подрост ели характеризуется как здоровый, только в сосняке разнотравном (ППП 3) как ослабленный (табл. 4).

Таким образом, для исследуемых сосняков черничного ряда как на загрязненной территории, так и в фоновом районе характерен слабый лесовозобновительный процесс. Подрост представлен в основном елью при участии березы, реже сосны. Подрост хвойных характеризуется разновысотной структурой. Выявлено, что в 2018 г. количество подроста ели в сосняках черничных в зоне действия выбросов в среднем уменьшилось в 1.6 раза по сравнению с 1998 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мониторинг состава и состояния древесных растений в сосновых лесах черничного типа в условиях Республики Коми на фоновой территории и в зоне воздействия выбросов целлюлозно-бумажного производства (АО “Монди СЛПК”) показал, что с 1998 по 2018 гг. произошли небольшие изменения в составе древостоев. На исследованной территории древесный ярус формирует в основном сосна обыкновенная, при небольшом участии ели сибирской, березы пушистой и повислой, осины. Снижение техногенных выбросов целлюлозно-бумажного производства за период исследований сказалось на состоянии древесных растений в зоне загрязнения. В период с 1998 по 2018 гг. сохранялась слабая дехромация и дефолиация хвои сосны, продолжает увеличиваться доля участия в древостоях деревьев сосны с поврежденными вершинами. Динамика виталитетной

структуры древостоев за этот период отражает увеличение доли участия в их составе здоровых деревьев с одновременным сокращением доли слабо- и сильно поврежденных. Сравнительный анализ индексов поврежденности древостоев в 1998, 2004, 2019, 2014 и 2018 гг. показывает, что в сосновых фитоценозах на загрязненной аэротехногенными выбросами территории жизненное состояние деревьев в период с 1998 по 2018 гг. улучшилось, а на фоновой территории осталось на том же уровне. Древостои сосняков зоны аэротехногенного действия в 1998 г. по индикационным признакам были охарактеризованы как слабо- и среднеповрежденные. В 2004–2009 гг. как здоровые и слабоповрежденные, в 2014 и 2018 гг. они отнесены к здоровым и слабоповрежденным. Древостои сосняков черничных в фоновом районе в период наблюдений с 1998 по 2018 гг. по индикационным показателям характеризуются как здоровые.

Подрост под пологом сосняков представлен елью сибирской, сосной обыкновенной и березой, при доминировании ели. Для фитоценозов как загрязненной территории, так и фоновой района характерен слабый лесовозобновительный процесс. Подрост хвойных характеризуется разновысотной структурой. Выявлено, что в 2018 г. по сравнению с 1998 г. количество подроста ели в сосняках черничных в зоне действия выбросов в среднем уменьшилось в 1.6 раза. При этом количество здорового подроста ели изменилось незначительно, в целом его состояние улучшилось. Согласно индексу состояния, подрост хвойных древесных растений в зоне загрязнения характеризуется как здоровый, лишь в сосняке на расстоянии 1.3 км он ослаблен.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы НИР “Пространственно-временная динамика структуры и продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России” (АААА-А17_117122090014-8) и хозяйственной темы “Оценка долговременного влияния АО “Монди СЛПК” на биологическое разнообразие в районе производства” (договор № 45-2018 от 24 апреля 2018 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ярмишко В.Т. 1997. Сосна обыкновенная и атмосферное загрязнение на европейском Севере. СПб. 210 с.
2. Тарханов С.Н., Прожерина Н.А., Коновалов В.Н. 2004. Лесные экосистемы бассейна Северной Двины в условиях атмосферного загрязнения: диагностика состояния. Екатеринбург. 333 с.
3. Васфилов С.П. 2005. Влияние загрязнения воздуха на сосну обыкновенную. Екатеринбург. 212 с.
4. Цветков В.Ф., Цветков И.В. 2003. Лес в условиях аэротехногенного загрязнения. Архангельск. 354 с.
5. Булгаков Н.Г. 2002. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды: обзор существующих подходов. – Успехи современной биологии. 122 (2): 115–135.
6. Сухих В.И. 1995. Мониторинг лесов – состояние и проблемы. – В кн.: Проблемы мониторинга и моделирования динамики лесных экосистем. М. С. 5–23.
7. Алексеев А.С. 1997. Мониторинг лесных экосистем. С-Пб. 116 с.
8. Динамика лесных сообществ Северо-Запада России. 2009. В.Т. Ярмишко, И.Ю. Баккал, О.В. Борисова, В.В. Горшков, П.Н. Катютин, И.В. Лянгузова, Е.А. Мазная, Н.И. Ставрова, М.А. Ярмишко. – СПб.: ВВМ. 276 с.
9. Леса Республики Коми. 1999. М. 332 с.
10. Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. 1990. Л.: 200 с.
11. Ярмишко В.Т., Горшков В.В., Ставрова Н.И. 2003. Виталитетная структура *Pinus sylvestris* L. в лесных сообществах с разной степенью и типом антропогенной нарушенности. – Растительные ресурсы. 39 (4): 1–19.
12. Гудериан Р. 1979. Загрязнение воздушной среды. М. 200 с.
13. Илькун Г.М. 1978. Загрязнение атмосферы и растения. Киев. 249 с.
14. Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А. 2003. Влияние поллютантов на хвойные фитоценозы (на примере Сыктывкарского лесопромышленного комплекса). Екатеринбург. 147 с.
15. Тужилкина В.В., Ладанова Н.В., Плюснина С.Н. 1998. Влияние техногенного загрязнения на фотосинтетический аппарат сосны. – Экология. 2: 89–93.
16. Экологические отчеты 2006, 2009-2010, 2013-2015. Mondi Сыктывкарский ЛПК. <https://www.mondigroup.com/en/sustainability/sustainability-reports-and-publications/>
17. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. 1994. Hamburg, Prague. 177 p. https://www.icp-forests.org/pdf/manual/1994/ICPForests_Manual_1994.pdf
18. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Part III. 2002. <http://www.icp-forests.net/page/icp-forests-manual>
19. Forêts déperissement et pollution atmosphérique à longue distance: Résultats de la notation 1992 du réseau CEE en France. 1993. – La Forêt Privée. 211: 61–63.
20. Kandler O. Air pollution and forest decline in Central Europe. 1993. – 15th Int. Bot. Cong.: Abstr. Yokogama, P.58.
21. Bullarin-Denti A., Cocucci S.M., Di Girolamo F. 1998. Environmental pollution and forests stress: A multidisciplinary approach study on alpine forest ecosystems. – Chemosphere. 4-5: 1049–1054.
22. Захаров В.К. 1967. Лесная таксация. М. 406 с.
23. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. 1983. М. 60 с.
24. Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР. 1986. Архангельск. 358 с.
25. Бобкова К.С. 1993. Биологический круговорот азота и зольных элементов в сосновых биогеоценозах. – В кн.: Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Севера. Сыктывкар: Коми НЦ РАН. С.127–148.
26. Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М. 303 с.
27. Алексеев А.С. 1990. Анализ экологической структуры популяции *Picea abies* (Pinaceae) в условиях атмосферного загрязнения. – Бот. журн. 75(9): 1277–1284. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19900909&rid=pdf_0005158
28. Алексеев В.А. 1989. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев. – Лесоведение. 4: 51–57.
29. Побединский А.В. 1966. Изучение лесовосстановительных процессов. М.: 64 с.
30. Робакидзе Е.А., Торлопова Н.В. 2014. Состояние подроста ели под пологом еловых древостоев в черничных типах леса в условиях аэротехногенного загрязнения. – Вестник Института биологии. 2: 20–23.

Monitoring the State of Woody Plants in Bilberry Pine Forests Affected by Emissions from Mondi Syktyvkar Timber Industry Complex (Komi Republic)

E. A. Robakidze^{a,*}, N. V. Torloпова^a, K. S. Bobkova^a, S. I. Naimushina^a

^aInstitute of Biology of Komi Science Centre, Ural Branch RAS, Syktyvkar, Russia

*e-mail: robakidze@ib.komisc.ru

Abstract—The results of the observation of the effect of aerial pollution from pulp and paper mill on the viability of tree stands and undergrowth in the green moss pine forests located at different distances of the source of emission are given. The studies were carried out in 1998–2003 around Mondi Syktyvkar Timber Industry Complex (Mondi SLPK), which has been operating since 1969. Over the past 20 years, vitality of woody plants in pine forests improved due to a decrease in aerial emissions. In 1998, according to vitality indicators, pine forest stands in the area around Mondi SLPK were considered as slightly and moderately damaged, in 2004 – as slightly damaged, in 2009 – as healthy. In 2014 and 2018 they were considered as healthy and slightly damaged. The pine stands of the reference area during the observations of 1998–2018 were considered as healthy. In the polluted area, the reforestation of pine forests is unsatisfactory. Coniferous undergrowth density is 39–1064 ind./ha. In 2018, as compared to 1998, the spruce undergrowth density in blueberry pine forests of the contaminated zone decreased by an average of 1.6 times. At the same time, the number of healthy undergrowth remained almost unchanged, while its condition improved.

Keywords: monitoring, aerial anthropogenic pollution, Scots pine forests, stand, undergrowth, defoliation, discoloration, vital state, damage index

REFERENCES

1. Yarmishko V.T. 1997. [Scots pine and atmospheric pollution in the European North]. St. Petersburg. 210 p. (In Russian)
2. Tarkhanov S.N., Prozherina N.A., Konovalov V.N. 2004. [Forest ecosystems of the Northern Dvina River Basin under atmospheric pollution: diagnostics of the status]. Ekaterinburg. 333 p. (In Russian)
3. Vasfilov S.P. 2005. [Effect of air pollution on Scots pine]. Ekaterinburg. 212 p. (In Russian)
4. Tsvetkov V.F., Tsvetkov I.V. 2003. [Forest under air pollution]. Arkhangelsk. 354 p. (In Russian)
5. Bulgakov N.G. 2002. [Indication of the natural ecosystems status and standardization of environmental factors: a review of the existing approaches]. – Uspekhi sovremennoy biologii. 122(2): 115–135. (In Russian)
6. Sukhikh V.I. 1995. [Forest monitoring – state and challenges]. – In: [Problems of monitoring and modelling of forest ecosystems dynamics]. Moscow. P. 5–23. (In Russian)
7. Alekseev A.S. 1997. [Monitoring of forest ecosystems]. St. Petersburg. 116 p. (In Russian)
8. Yarmishko V.T., Bakkal I.Y., Borisova O.V., Gorshkov V.V., Katyunin P.N., Lyanguzova I.V., Maznaya E.A., Stavrova N.I., Yarmishko M.A. 2009. [Dynamics of forest communities in Northwest Russia]. – St. Petersburg. 276 p. (In Russian)
9. [Forests of the Komi Republic]. 1999. Moscow. 332 p. (In Russian)
10. [Forest ecosystems and atmospheric pollution]. 1990. Leningrad. 200 p. (In Russian)
11. Yarmishko V.T., Gorshkov V.V., Stavrova N.I. 2003. [*Pinus sylvestris* L. vital state structure in the tree layer of pine forest with different degree and type of anthropogenic disturbance (Kola Peninsula)]. – Rastitelnye resursy. 39(4): 1–19. (In Russian)
12. Guderian R. 1979. [Air pollution]. Moscow. 200 p. (In Russian)
13. Ilkun G.M. 1978. [Air pollution and plants]. Kyiv. 249 p. (In Russian)
14. Torloпова N.V., Robakidze E.A. 2003. [The effect of pollutants on coniferous phytocenoses (by the example of the Syktyvkar timber complex)]. Ekaterinburg. 147 p. (In Russian)
15. Tuzhilkina V.V., Ladanova N.V., Plyusnina S.N. 1998. [The effect of technogenic pollution on the photosynthetic apparatus of pine]. – Ekologiya. 2: 89–93. (In Russian)
16. Sustainability reports. 2006, 2009–2010, 2013–2015. Mondi Syktyvkar LPK. (In Russian) <https://www.mondigroup.com/en/sustainability/sustainability-reports-and-publications/>
17. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. 1994. Hamburg, Prague. 177 p. https://www.icp-forests.org/pdf/manual/1994/ICPForests_Manual_1994.pdf
18. Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forest. Part III. 2002. <http://www.icp-forests.net/page/icp-forests-manual>
19. Forêts déperissement et pollution atmosphérique à longue distance: Résultats de la notation 1992 du réseau CEE en France. 1993. – La Forêt Privée. 211: 61–63. (In French)
20. Kandler O. 1993. Air pollution and forest decline in Central Europe.— 15th Int. Bot. Cong.: Abctr. Yokogama. P. 58.

21. *Bullarin-Denti A., Cocucci S.M., Di Girolamo F.* 1998. Environmental pollution and forests stress: A multidisciplinary approach study on alpine forest ecosystems. – *Chemosphere*. 4-5: 1049–1054.
22. *Zakharov V.K.* 1967. [Forest mensuration] Moscow. 406 p. (In Russian)
23. *Industry Standard* 56-69-83. [Forest inventory plots. Methods for establishing]. 1983. Moscow. 60 p. (In Russian)
24. [Forest mensuration manual for the Northeast of the European part of the USSR]. 1986. Arkhangelsk. 358 p. (In Russian)
25. *Bobkova K.S.* 1993. [The biological cycle of nitrogen and ash constituents in pine biogeocenoses]. – In: [Environmental and physiological foundation for pine forest productivity]. Syktyvkar. P.127–148. (In Russian)
26. *Yablokov A.V.* 1987. [Population biology]. Moscow. 303 p. (In Russian).
27. *Alekseev A.S.* 1990. Analysis of the ecological structure of the *Picea abies* (Pinaceae) population growing under atmospheric pollution. – *Botanichesky zhurnal*. 75(9): 1277–1284.
http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19900909&rid=pdf_0005158 (In Russian)
28. *Alekseev V.A.* 1989. [Determination of the trees and forest stands vitality]. – *Lesovedenie*. 4: 51–57. (In Russian)
29. *Pobedinsky A.V.* 1966. [Studying forest regeneration processes]. Moscow. 64 p. (In Russian).
30. *Robakidze E.A., Torloпова N.V.* 2014. [The status of spruce undergrowth beneath the canopy of spruce stands in bilberry forests affected by aerial pollution]. – *Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN*. 2: .20–23. (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ФЕНОЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SAUSSUREA* (ASTERACEAE) ГОРНОГО АЛТАЯ

© 2021 г. Е. А. Кастерова¹*, Л. Н. Зибарева¹, А. С. Ревушкин¹, Е. А. Пяк¹

¹Национальный исследовательский Томский государственный университет, г. Томск, Россия

*e-mail: evgenia.kasterova@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.03.2021 г.

После доработки 14.05.2021 г.

Принята к публикации 10.06.2021 г.

Изучение вторичных метаболитов редких видов способствует пониманию необходимости их культивирования не только для реинтродукции, но и получению новой информации о их ценности в качестве источников биологически активных веществ. Проведено исследование состава и содержания фенольных соединений надземной части горькуши Ядринцева *Saussurea jadrinzevii* Krylov, горькуши Крылова *S. krylovii* Schischk. et Serg., горькуши Шаньгина *S. schanginiana* (Wydler) Fisch. ex Serg., произрастающих на территории Горного Алтая. Компонентный профиль *S. jadrinzevii* и *S. krylovii* изучен впервые. Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии установлено высокое содержание фенольных соединений и их значительная межвидовая изменчивость. Наибольшее содержание фенольных соединений определено в *S. schanginiana* (3.7% масс.), в *S. krylovii* – 3.2 мас. %, *S. jadrinzevii* – 3.1 мас. %. Показано, что для всех видов характерно наличие рутина и хлорогеновой кислоты. Кроме того, в *Saussurea jadrinzevii* идентифицирована галловая кислота и сирингин, *S. krylovii* – кверцетин, в *S. schanginiana* обнаружен цинарозид, авикулярин и эриодиктиол.

Ключевые слова: *Saussurea*, фенольные соединения, флавоноиды, ВЭЖХ, Южная Сибирь

DOI: 10.31857/S0033994621030055

Во всем мире активно исследуют компонентный состав представителей рода *Saussurea*. Высокий интерес к видам данного рода обусловлен широким спектром биологических активностей растительных экстрактов горькуш. Виды рода *Saussurea* широко используют в официальной и традиционной медицине [1]. На сегодняшний день наибольшее число исследований горькуш проведено учеными азиатских стран – Китай, Индия, Пакистан, Тайвань [2–5]. В Китайской Народной Республике широко известно растительное лекарственное средство “Снежный лотос”, широко назначаемое для лечения ревматоидного артрита, печени, почек, желудочно-кишечного тракта, диареи, экземе, а также многих других заболеваний [3]. Под данным названием объединяют порядка 12 видов растений рода *Saussurea* (наиболее популярные *Saussurea involucreta* (Kar. et Kir.) Sch. Bip., *S. medusa* Maxim., *S. tridactyla* Sch. Bip. ex Hook.f., *S. laniceps* Hand.-Mazz., *S. gossypiphora* D. Don, *S. stella* Maxim.) [5]. Томскими учеными на основе биологически активных веществ (БАВ) *Saussurea salicifolia* (L.) DC. получен лекарственный препарат “Саусифол”, обладающий высокой противоописторхозной и

противолямблиозной активностью, а также гепатопротекторным и слабым желчегонным действием [6]. Из надземной части ряда видов рода *Saussurea* (*S. salicifolia*, *S. amara* (L.) DC, *S. salsa* (Pall.) Spreng., *S. sumneviszii* Serg., *S. elongata* DC, *S. elegans* Ledeb., *S. amurensis* Turcz. ex DC.) получен фармакологический препарат, обладающий гепатопротекторной активностью и способностью нормализовать функцию печени [7]. Биологическую активность экстрактов горькуш зачастую объясняют наличием фенольных соединений, которые обладают противовоспалительной, антиканцерогенной, противовирусной, антипаразитарной, бактерицидной, а также рядом других активностей [8].

На территории Сибири род *Saussurea* представлен 51 видом [9]. Данные по компонентному составу носят фрагментарный характер. Наиболее изучен состав фенольных соединений в видах: *S. amara*, *S. controversa* DC., *S. frolovii* Ledeb., *S. latifolia* Ledeb., *S. parviflora* (Poir.) DC., *S. pulchella* (Fisch.) Fisch., *S. salicifolia*. Рядом авторов показано, что виды рода характеризуются наличием фенольных кислот (галловая, коричная, кофейная, салициловая), фенилпропаноидов (сирингин),

Таблица 1. Виды рода *Saussurea*, объекты исследования
Table 1. Studied species of the genus *Saussurea*

№	Образцы Samples	Место и дата сбора сырья Geographic origin and collection date of samples
1	<i>S. jadrinzevii</i>	Россия, Республика Алтай, Онгудайский район, Белый Бом, известняковые скалы; высота над ур. моря 983 м; 50°21'31.3" N 87°02'59.5" E; дата сбора 16.07.2016 (ТК) Russia, Republic of Altai, Ongudaysky district, Bely Bom, limestone rocks; elevation above sea level 983 m; 50°21'31.3" N 87°02'59.5" E; collection date 16.07.2016 (TK)
2	<i>S. krylovii</i>	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский район, Южно-Чуйский хребет, долина Жазатор, верхняя граница леса, тундрово-высокогорно-лугово-степные комплексы; высота над ур. моря 2323 м; 49°37' 50.6" N 88°12' 52.9" E; дата сбора 22.07.2016 (ТК) Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach District, South Chuisky Ridge, Zhazator Valley, upper forest boundary, tundra-high-mountain meadow-steppe complexes; elevation above sea level 2323 m; 49°37'50.6" N 88°12'52.9" E; collection date 22.07.2016 (TK)
3	<i>S. schanginiana</i>	Россия, Республика Алтай, Кош-Агачский район, междуречье Жумалы и Жазатор, северные отроги горы Теплый ключ, кобрезиевые пустоши; высота над ур. моря 2695 м; 49°29' 37.7" N 88°08' 06.4" E; дата сбора 21.07.2016 (ТК). Russia, Republic of Altai, Kosh-Agach district, between the Zhumaly and Zhazator rivers, northern spurs of Teply Klyuch mountain, kobresia heaths; elevation above sea level 2695 m; 49°29' 37.7" N 88°08'06.4" E; collection date 21.07.2016 (TK)

двух групп флавоноидов – флавонов (космосиин, генкванин) и флаванолов (кверцетин) [10–13]. В одном из исследований в видах рода было идентифицировано 39 соединений, среди которых присутствуют рутин, лютеолин, акацетин, гиспидулин, апигенин [4]. Помимо фенольных соединений экстракты горькуш содержат сесквитерпеновые лактоны, лигнаны, тритерпены, стероиды, гликозиды [1–3].

В связи с перспективами использования растительных полифенолов в медицине, в настоящее время актуален поиск и изучение растительных источников данной группы веществ. Компонентные профили видов рода *Saussurea* изучены недостаточно, несмотря на использование ряда видов в традиционной медицине.

Целью данного исследования является изучение фенольных соединений трех редких видов: *S. jadrinzevii* Krylov, *S. krylovii* Schischk. et Serg., *S. schanginiana* (Wydler) Fisch. ex Serg., произрастающих на территории Горного Алтая.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служили надземные органы трех видов растений рода *Saussurea*, собранные на территории Республики Алтай в 2016 г. в фазу цветения и плодоношения (табл. 1). Образ-

цы растений высушивали в естественных условиях до воздушно-сухого состояния и измельчали. Измельчение сухого сырья проводили с помощью универсальной роторной ножевой лабораторной мельницы ЛМ 201 с размольной камерой, охлаждаемой водой (ООО Плаун, Россия). Частицы размолотого образца проходят сквозь сито с диаметром отверстий 1 мм. Точную навеску воздушно-сухого сырья массой около 1 г трехкратно экстрагировали 70% этиловым спиртом на водяной бане при температуре 55 °С. Полученные экстракты фильтровали и концентрировали под вакуумом с помощью ротационного испарителя IKA RV 10 (Германия), затем центрифугировали. Полученные экстракты использовали для дальнейшего анализа.

Анализ фенольных соединений выполнен методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе Shimadzu LC-20AD (Япония), диодно-матричный детектор, хроматографическая колонка Perfect Sil Target ODS-3; 4.6 × 250 мм, размер зерна сорбента – 5 мкм. Элюент А: смесь ацетонитрила, изопропилового спирта (5 : 2 v/v); элюент В: 0.1% раствор трифторуксусной кислоты в воде. Время анализа 60 мин. Скорость элюирования 1 мл/мин. Режим элюирования: градиент низкого давления; программа градиента: 0–40 мин 15–

Таблица 2. Состав и содержание фенольных соединений (мас. %) в изученных видах рода *Saussurea* (% на абс. сух. сырье)**Table 2.** Composition and content of phenolic compounds (%) of studied *Saussurea* species (% on dry weight basis)

№	Фенольное соединение Phenolic compounds	t_r , мин time of retention, min	λ_{max} , нм the absorption maximum, nm	<i>Saussurea jadrinzevii</i>	<i>Saussurea schanginiana</i>	<i>Saussurea krylovii</i>
1	Галловая кислота Gallic acid	3.726	270	0.83	—	—
2	Сирингин Syringin	6.980	266	0.22	—	—
3	Хлорогеновая кислота Chlorogenic acid	8.553	326	0.87	0.63	0.8
4	Этилгаллат Ethyl gallat	15.861	274	—	0.04	0.01
5	Салипурпозид Salipurposid	18.370	283	0.02	0.06	—
6	Рутин Rutin	19.853	256/355	0.43	0.36	0.22
7	Цинарозид Cynarosid	20.087	254/346	—	0.05	—
8	Авикулярин Avicularin	25.985	255/352	—	0.08	—
9	Эриодиктиол Eriodictyol	34.728	290	—	0.01	—
10	Кверцетин Quercetin	38.646	254/367	—	—	0.01

Примечание: данные представлены в виде среднего арифметического, стандартная ошибка для соединений составляет $\pm$ (0.01–0.05).

Note: data are expressed as arithmetic mean, for different compounds standard error is $\pm$ (0.01–0.05).

35% элюент А, 40–60 мин 35% элюент А. Объем пробы 5 мкл. Аналитическая длина волны $\lambda_{max} = 272$ нм для регистрации фенольных соединений. Идентификацию сигналов на хроматограммах осуществляли сопоставлением времен удерживания и максимумов поглощения компонентов экстрактов и стандартных образцов. В работе использованы коммерческие образцы веществ сравнения, чистота стандартов составляет более 95%: галловая кислота (>99), сирингин (>99), хлорогеновая кислота (>97), кофейная кислота (>99), этилгаллат (>99), цинарозид (>99), изо-кверцитрин (>98), эриодиктиол (>96), байкалин (>97), коричная кислота (>99), рутин (>94), ди-гидрокверцетин (>91), хризин 7-О-глюкозид (>82) (Lachema, Huike Phytopharm, Geneham Pharmaceutical, Sigma Aldrich).

Содержание биологически активных веществ рассчитывали по площадям пиков образца и соответствующих стандартов с помощью калибровочной кривой, построенной с использованием

программного обеспечения LC Postrun Calibration Curve. Анализ проводили в трех повторностях, статистические расчеты осуществляли в Microsoft Excel, 2007. Данные представлены в виде среднего арифметического и стандартной ошибки. В тексте и таблице указаны средние арифметические значения и их стандартные ошибки ($M \pm m_M$). Сумма выявленных в экстракте фенольных соединений определена как общее содержание.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемые виды отличаются по характеру ареала и эколого-ценотической приуроченности (табл. 1). *S. schanginiana* южно-сибирско-центрально-азиатский вид, встречающийся достаточно часто в травянистых и кустарничково-лишайниковых тундрах Южной Сибири. *S. krylovii* южно-сибирский эндемичный вид, встречающийся на альпийских лугах и каменистых склонах. *S. jadrinzevii* локальный эндемик Центрального Алтая, встречающийся на известковых обна-

Рис. 1. Хроматограммы водно-этанольных экстрактов изученных видов *Saussurea*.

1 – галловая кислота, 2 – синрингин, 3 – хлорогеновая кислота, 4 – этилгаллат, 5 – салипурпозид, 6 – рутин, 7 – кверцетин.

Fig. 1. Chromatograms of hydroethanolic extracts of the studied *Saussurea* species.

1 – gallic acid, 2 – syringin, 3 – chlorogenic acid, 4 – ethyl gallat, 5 – salipurposid, 6 – rutin, 7 – quercetin.

жениях [9]. Сравнение состава и содержания вторичных метаболитов исследуемых видов и литературных данных о родственных видах *Saussurea* позволяет оценить перспективность их использования в качестве источников БАВ.

По результатам проведенного анализа выявлено, что во всех изученных видах *Saussurea* присутствует хлорогеновая кислота и рутин (табл. 2). Следует заметить, что в видах *S. jadrinzevi* и *S. krylovii* впервые изучены фенольные соединения (рис. 1). Показано, что наибольшее число фенольных соединений выявлено в *S. schanginiana*, впервые обнаружены хлорогеновая кислота, этилгаллат, салипурпозид, цинарозид, авикулярин, эриодиктиол. В экстракте *S. jadrinzevii* идентифицированы галловая кислота, синрингин, салипурпозид. Интересно отметить, что в исследованных видах *Saussurea* присутствует либо галловая кис-

лота, как в *S. jadrinzevii*, либо ее этиловый эфир – этилгаллат (в видах *S. schanginiana* и *S. krylovii*). Из литературных данных следует, что галловая кислота и этилгаллат часто встречаются в видах рода *Saussurea* (*S. controversa*, *S. alpina* и др.) [12, 14–16]. Согласно данным ВЭЖХ, в экстрактах присутствуют неидентифицированные фенольные соединения, в том числе и флавоноиды, максимумы поглощения которых свойственны С-гликозидам. Однако из-за отсутствия стандартов пока не представляется возможным идентифицировать все соединения.

Отнесение изучаемых видов к категории редких не позволяет производить сбор большого количества растительного сырья для выделения флавоноидов. В связи с чем актуальна интродукция данных видов с целью выделения индивидуальных фенольных соединений, в том числе не-

идентифицированных веществ, и их идентификации с помощью других физико-химических методов исследования.

Составы экстрактов изученных видов и других видов рода *Saussurea*, собранных на территории Южной Сибири ранее, идентичны по содержанию ряда веществ [14]. Наиболее характерные соединения рода горькуш — хлорогеновая кислота, этилгаллат, рутин и эриодиктиол. Флавоноидный фенотип видов отличается содержанием индивидуальных компонентов, так, уровень хлорогеновой кислоты и рутина выше в *S. jadrinzevii*, чем в двух других изученных видах. Этанольный экстракт *S. schanginiana* отличается наибольшим содержанием салипурпоза и этилгаллата. Содержание фенилпропаноида сирингина в *S. jadrinzevii* составляет 0.2 мас. %, тогда как хлорогеновая кислота в изученных видах варьирует в интервале 0.6–0.9 мас. %. Наибольшее содержание рутина установлено в *S. jadrinzevii* (0.4 мас. %), содержание других флавоноидов — цинарозида, авикулярина, кверцетина не превышает 0.08 мас. %.

Установлено высокое содержание фенольных соединений в надземной части всех изученных видов: в *S. jadrinzevii* — 3.1 мас. %, *S. schanginiana* — 3.7 мас. %, *S. krylovii* — 3.2 мас. %.

Ранее изучено содержание вторичных метаболитов для других видов рода *Saussurea*. Исследование показало, что состав и содержание полифенолов одноименных видов, собранных из географически удаленных популяций, заметно варьирует в зависимости от места произрастания [14]. Таким образом, условия произрастания играют существенную роль в биосинтезе и накоплении растительных полифенолов. Анализ литературных данных позволил выявить яркие примеры данного предположения. Так, в виде *S. amara*, по результатам ряда исследований, определено содержание фенольных соединений в достаточно широком интервале, от 0.5 до 8.6 мас. % [12–15]. Также по результатам исследований вида *S. frolowii* из различных географически удаленных популяций сумма полифенолов варьировала от 0.1 до 3.5%, в виде *S. salicifolia* от 0.7 до 2.7%, *S. controversa* — от 1.2 до 4.5%, *S. parviflora* — от 1.0 до 6.2%, *S. latifolia* — от 4.4 до 4.7% [12–15]. В целом литературные данные о количественном содержании фенольных соединений в видах *Saussurea* не-

многочисленны, показано, что для большинства видов данного рода суммарное содержание фенольных соединений, в том числе флавоноидов, колеблется в интервале 2.5–3.5% [12, 13, 15].

В видах, собранных на территории Южной Сибири, ранее идентифицировано 12 фенольных соединений, наиболее распространенными являются сирингин, содержание которого варьирует в пределах 0.03–0.4%, кофейная кислота (0.04–0.4%), этилгаллат (0.01–0.1%), флавоноиды — рутин (0.03–0.9%), изокверцитрин (0.1–0.3%), нарингенин (0.002–0.1%) и эриодиктиол (0.001–0.05%). В большинстве видов идентифицирована хлорогеновая кислота [14]. В надземной части *S. schanginiana* методом ВЭЖХ были идентифицированы производные флавонона (апигенин 6,8-С-глюкозид, изоориентин, изовитексин, лютеолин-7-галактозид, лютеолин 8-С-галактозид) и производные флавононола (гиперозид, рутин, изокверцетрин) [17].

Ввиду высокого уровня полиморфизма некоторых видов горькуш, получение данных о составе и содержании вторичных метаболитов будет способствовать выяснению целого ряда спорных вопросов о филогенетическом статусе некоторых видов, в связи с тем, что на сегодняшний день флавоноиды являются хемотаксономическими маркерами в ряде семейств [18]. Полученные данные о составе изученных вторичных метаболитов позволят приступить к решению проблемы критических видов, выработке объективных критериев сходства и различия таксонов.

ВЫВОДЫ

1. Полученные данные показали, что изученные виды характеризуются наличием ряда общих веществ (хлорогеновая кислота, рутин), а также видоспецифичных. В экстракте *S. jadrinzevii* обнаружено присутствие галловой кислоты и сирингина, *S. schanginiana* — цинарозида, авикулярина, эриодиктиола, *S. krylovii* — кверцетина. Содержание фенольных соединений в изученных видах *Saussurea* варьирует в интервале 3.1–3.7 мас. %.

2. Состав фенольных соединений изученных видов свидетельствует о перспективности их интродукции, в качестве источников искомым соединений, в том числе флавоноидов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность*. 2013. Т. 5. Семейство Asteraceae (Compositae). СПб.; М. 312 с.
2. Wang Y., Ni Z., Dong M., Cong B., Shi Q., Gu Y., Kiyota H. 2010. Secondary metabolites of plants from the genus *Saussurea*: Chemistry and biological activity. — Chem. Biodivers. 7(11): 2623–2659. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200900406>

3. Qiu J., Xue X., Chen F., Li C., Bolat N., Wang X., Baima Y., Zhao Q., Zhao D., Ma F. 2010. Quality evaluation of snow lotus (*Saussurea*): Quantitative chemical analysis and antioxidant activity assessment. — *Plant Cell Rep.* 29(12): 1325–1337. <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0919-4>
4. Zhao T., Li S., Zhang Z., Zhang M., Shi Q., Gu Y., Dong M., Kiyota H. 2017. Chemical constituents from the genus *Saussurea* and their biological activities. — *Heterocycl. Commun.* 23(5): 331–358. <https://doi.org/10.1515/hc-2017-0069>
5. Kuo C. 2015. In vitro culture and production of syringin and rutin in *Saussurea involucreata* (Kar. et Kir.) — An endangered medicinal plant. — *Bot. Stud.* 56, 12. <https://doi.org/10.1186/s40529-015-0092-8>
6. Анисимов Б.Н., Карбышева Н.В. Способ комплексного лечения больных паразитарными заболеваниями: Пат. 2491936, № 2011128421/15; Заявл. 11.07.11; Опубл. 10.09.13, Бюл. № 25. <https://www1.fips.ru/Archive/PAT/2013FULL/2013.09.10/DOC/RUNWC2/000/000/002/491/936/DOCUMENT.PDF>
7. Нурмухаметова К.А. Средство на основе растений рода *Saussurea* DC., обладающее гепатопротекторным действием: Пат. 2464036, № 2011105238/15; Заявл. 14.02.11; Опубл. 20.10.12, Бюл. № 29. <https://www1.fips.ru/Archive/PAT/2012FULL/2012.10.20/DOC/RUNWC1/000/000/002/464/036/DOCUMENT.PDF>
8. Тараховский Ю.С., Ким Ю.А., Абдралилов Б.С., Музафаров Е.Н. 2013. Флавоноиды: биохимия, биофизика, медицина. Пушино. 310 с. <http://biophenols.ru/wp/wp-content/uploads/2013/11/Tarakhovsky.pdf>
9. Флора Сибири. 1997. Т. 13. Asteraceae (Compositae). Нск. 472 с.
10. Басаргин Д.Д., Горовой П.Г. 2012. *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. (Asteraceae): химический состав, полезные свойства, таксономия. — *Turczaninowia.* 15(2): 102–113. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18253518>
11. Шурупова М.Н., Кукушкина Т.А., Петрук А.А., Щетинин П.П. 2015. Исследование химического состава некоторых видов *Saussurea*. — В сб.: Лекарственные растения: фундаментальные и прикладные проблемы: материалы II Междунар. науч. конф. Новосибирск. С. 131–133. <https://nsau.edu.ru/file/79311/>
12. Avdeeva E., Reshetov Y., Shurupova M., Zibareva L., Borisova E., Belousov M. 2017. Chemical analysis of bioactive substances in seven Siberian *Saussurea* species. — *AIP Conf. Proc.* 1899, 050001. <https://doi.org/10.1063/1.5009864>
13. Погодин И.С., Лукша Е.А., Предейн Н.А. 2014. Химический состав растений рода *Saussurea* DC., произрастающих на территории Сибири (обзор). — *Химия растительного сырья.* 3: 43–52. <https://doi.org/10.14258/jcprgm.1403043>
14. Kasterova E., Zibareva L., Revushkin A. 2019. Secondary metabolites of some Siberian species of plants tribe *Cynareae* (Asteraceae). — *S. Afr. J. Bot.* 125: 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.06.022>
15. Shurupova M.N., Kukushkina T.A., Petruk A.A., Shhetinin P.P. 2016. Content of biologically active substances in the raw materials of some Siberian *Saussurea* species. — *AIP Conf. Proc.* 1772, 050008. <https://doi.org/10.1063/1.4964578>
16. Iwashina T., Smirnov S., Damdinsuren O., Kondo. K. 2010. *Saussurea* species from the Altai Mountains and adjacent area, and their flavonoid diversity. — *Bull. Natl. Mus. Nat. Sci., Ser. B.* 36(4): 141–154. https://www.kahaku.go.jp/research/publication/botany/download/36_4/BNMNS_B360402.pdf
17. Kusano K., Iwashina T., Kitajima J., Mishio T. 2007. Flavonoid diversity of *Saussurea* and *Serratula* species in Tien Shan Mountains. — *Nat. Prod. Commun.* 2(11): 1121–1128. <https://doi.org/10.1177/1934578X0700201115>
18. Высочина Г.И. 2004. Фенольные соединения в систематике и филогении семейства гречишных. Новосибирск. 240 с.

Phenolic Compounds in Some Rare *Saussurea* (Asteraceae) Species Growing in Mountain Altai

E. A. Kasterova^{a,*}, L. N. Zibareva^a, A. S. Revushkin^a, E. A. Pyak^a

^aNational Research Tomsk State University, Tomsk, Russia

*e-mail: evgenia.kasterova@yandex.ru

Abstract—The study investigated the qualitative and quantitative composition of phenolic compounds in the aerial parts of rare *Saussurea* DC. species (*Saussurea jadrinzevii* Krylov, *S. krylovii* Schischk. et Serg., *S. schanginiana* (Wydler) Fisch. ex Serg.) growing in South Siberia. Biologically active substances were determined using a Shimadzu LC-20AD HPLC (Japan) equipped with diode array detector and PerfectSil Target ODS-3 HPLC Column. Two eluents were used: eluent A — mixture of acetonitrile and isopropyl alcohol

(5 : 2 v/v), and eluent B – 0.1% trifluoroacetic acid. Standard samples of phenolic compounds (Lachema, Huike Phytopharm, Geneham Pharmaceutical, Sigma Aldrich; purity $\geq 95.0\%$) were used for identification. Phenolic compounds of *Saussurea jadrinzevii* and *S. krylovii* were studied for the first. Using high performance liquid chromatography (HPLC) method 10 compounds of phenolic nature were identified. It is found that all studied species contain rutin (0.22–0.43%) and chlorogenic acid (0.63–0.87%). Gallic acid (0.83%) and syringin (0.22%) were identified only in *S. jadrinzevii*, quercetin (0.01%) – in *S. krylovii*, cinaroside (0.05%), avicularin (0.08%), and eriodictiol (0.01%) – in *S. schanginiana*. The studied species differ in the character of their natural ranges and typical habitats. *S. schanginiana* is South Siberian–Central Asian species, which often occurs in the herbaceous and shrub-lichen tundra of southern Siberia. *S. krylovii*, is a South Siberian endemic species, found in alpine meadows and rocky slopes. *S. jadrinzevii* is a local endemic of Central Altai, found on limestone outcrops. The results of the study revealed that despite these differences, the sum of phenolic compounds in the studied species is similar and is in the range of 3.11–3.66%. The studied species are the promising source of phenolic compounds; however, it has been noted, that due to the rare growth and small number of natural populations, further research requires their introduction.

Keywords: *Saussurea*, phenolic compounds, flavonoids, HPLC, South Siberia

REFERENCES

- [Plant Resources of Russia: Wild flowering plants and their component composition and biological activity. Family Asteraceae (Compositae)]. 2013. Vol. 5. St. Petersburg; Moscow. 312 p. (In Russian)
- Wang Y., Ni Z., Dong M., Cong B., Shi Q., Gu Y., Kiyota H. 2010. Secondary metabolites of plants from the genus *Saussurea*: Chemistry and biological activity. – Chem Biodivers. 7(11): 2623–2659. <https://doi.org/10.1002/cbdv.200900406>.
- Qiu J., Xue X., Chen F., Li C., Bolat N., Wang X., Baima Y., Zhao Q., Zhao D., Ma F. 2010. Quality evaluation of snow lotus (*Saussurea*): Quantitative chemical analysis and antioxidant activity assessment. – Plant Cell Rep. 29(12): 1325–1337. <https://doi.org/10.1007/s00299-010-0919-4>.
- Zhao T., Li S., Zhang Z., Zhang M., Shi Q., Gu Y., Dong M., Kiyota H. 2017. Chemical constituents from the genus *Saussurea* and their biological activities. – Heterocycl. Commun. 23(5): 331–358. <https://doi.org/10.1515/hc-2017-0069>
- Kuo C. 2015. In vitro culture and production of syringin and rutin in *Saussurea involucreta* (Kar. et Kir.) – An endangered medicinal plant. – Bot. Stud. 56, 12. <https://doi.org/10.1186/s40529-015-0092-8>
- Anisimov B.N., Karbysheva N.V. [Method for complex treatment of patients with parasitic diseases]. Patent 2491936, № 2011128421/15; Declared 11.07.11; Publ. 10.09.13, Bull. № 25. <https://www1.fips.ru/Archive/PAT/2013FULL/2013.09.10/DOC/RUNWC2/000/000/002/491/936/DOCUMENT.PDF> (In Russian)
- Nurmuhametova K.A. [Genus *Saussurea* DC. plants-based remedy with hepatoprotective effect]. Patent 2464036, № 2011105238/15; Declared 14.02.11; Publ. 20.10.12, Bull. № 29. <https://www1.fips.ru/Archive/PAT/2012FULL/2012.10.20/DOC/RUNWC1/000/000/002/464/036/DOCUMENT.PDF> (In Russian)
- Tarakhovskij Yu.S., Kim Yu.A., Abdrasilov B.S., Muzafarov E.N. 2013. [Flavonoids: biochemistry, biophysics, medicine]. Pushchino. 310 p. <http://biophenols.ru/wp/wp-content/uploads/2013/11/Tarahovsky.pdf> (In Russian)
- [Flora of Siberia. Asteraceae (Compositae)]. 1997. Vol. 13. Novosibirsk. 472 p. (In Russian)
- Basargin D.D., Gorovoy P.G. 2012. *Saussurea pulchella* (Fisch.) Fisch. (Asteraceae): chemical composition, useful properties, taxonomy. – Turczaninowia. 15(2): 102–113. <https://elibrary.ru/item.asp?id=18253518> (In Russian)
- Shurupova M.N., Kukushkina T.A., Petruk A.A., Shchetinin P.P. 2015. Study of *Saussurea* species chemical composition. In: [Medicinal plants: fundamental and applied problems: materials of the II International Scientific Conference]. Novosibirsk. C. 131–133. <https://nsau.edu.ru/file/79311/> (In Russian)
- Avdeeva E., Reshetov Y., Shurupova M., Zibareva L., Borisova E., Belousov M. 2017. Chemical analysis of bioactive substances in seven Siberian *Saussurea* species. – AIP Conf. Proc. 1899, 050001. <https://doi.org/10.1063/1.5009864>
- Pogodin I.S., Luksha E.A., Predeyn N.A. 2014. The chemical composition of plants of the genus *Saussurea* DC, growing over Siberian region. – Khimija Rastitel'nogo Syr'ja. 3: 43–52. <https://doi.org/10.14258/jcprm.1403043> (In Russian)
- Kasterova E., Zibareva L., Revushkin A. 2019. Secondary metabolites of some Siberian species of plants tribe *Cynareae* (Asteraceae). – S. Afr. J. Bot. 125: 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2019.06.022>

15. *Shurupova M.N., Kukushkina T.A., Petruk A.A., Shhetinin P.P.* 2016. Content of biologically active substances in the raw materials of some Siberian *Saussurea* species. – AIP Conf. Proc. 1772, 050008.
<https://doi.org/10.1063/1.4964578>
16. *Iwashina T., Smirnov S., Damdinsuren O., Kondo. K.* 2010. *Saussurea* species from the Altai Mountains and adjacent area, and their flavonoid diversity. – Bull. Natl. Mus. Nat. Sci. Ser. B. 36(4): 141–154.
https://www.kahaku.go.jp/research/publication/botany/download/36_4/BNMNS_B360402.pdf
17. *Kusano K., Iwashina T., Kitajima J., Mishio T.* 2007. Flavonoid diversity of *Saussurea* and *Serratula* species in Tien Shan Mountains. – Nat. Prod. Commun. 2(11): 1121–1128.
<https://doi.org/10.1177/1934578X0700201115>
18. *Vysochina G.I.* 2004. [Phenolic compounds in the taxonomy and phylogeny of the family Polygonaceae]. Novosibirsk. 240 p. (In Russian)

КОЛЛЕКЦИЯ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ПЕТРА ВЕЛИКОГО БИН РАН ДО И ПОСЛЕ ВЕЛИКОЙ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ВОЙНЫ

© 2021 г. Г. А. Фирсов*

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

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

Поступила в редакцию 08.08.2020 г.

После доработки 05.11.2020 г.

Принята к публикации 10.03.2021 г.

К началу Великой Отечественной войны в парке Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН было представлено 654 таксона древесных растений. За период 1941–1945 гг. коллекция сократилась на 198 видов, что составляет 30% ее довоенного состава. По данным инвентаризации В.С. Турукина 1945–1947 гг., сохранившиеся в парке деревья и кустарники после окончания Великой Отечественной войны представляли 456 видов и форм, всего 5891 экземпляр, из которых 43% были в хорошем состоянии, 52% в удовлетворительном и 5% в слабом. Многие сотрудники Сада ушли на фронт или были эвакуированы, оставшиеся жили на военном положении в условиях блокады и выполняли тяжелейшую работу по спасению и сохранению коллекции. Помимо недостаточного ухода, сокращение коллекции связано с воздействием аномально суровой зимы 1941/42 гг., самой холодной зимы XX столетия. Зима оказалась рекордной по многим метеорологическим показателям и была очень продолжительной. После войны состав коллекции парка вновь начинает пополняться. В конце 1948 г. в парке имелось уже 506 видов деревьев и кустарников, к концу 1950 г. их число возросло до 562. Массовое, как повторное, так и новое испытание видов древесных растений и пополнение коллекции, начавшееся во второй половине 1940-х гг., было продолжено в 1950–60-х гг. куратором парка Б.Н. Замятниным.

Ключевые слова: Ботанический сад Петра Великого, история ботаники, дендрологические коллекции, Санкт-Петербург

DOI: 10.31857/S0033994621030043

Парк-дендрарий находится на территории Ботанического сада Петра Великого БИН РАН на Аптекарском острове в Санкт-Петербурге. Ботанический сад Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН) имеет богатейшую более чем трехвековую историю.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы раскрыть и осветить малоизвестные страницы исторического развития дендрологической коллекции до и после Великой Отечественной войны, показать роль куратора Владимира Васильевича Уханова и садовода Василия Степановича Турукина в пополнении и сохранении коллекции Ботанического сада. Используются опубликованные и архивные данные по коллекции, которые хранятся в Ботаническом саду Петра Великого.

В 1936 г. Владимиром Васильевичем Ухановым был опубликован первый путеводитель по Парку Ботанического института Академии наук СССР [1], с кратким описанием дендрологической коллекции. Автор справедливо отмечал [1, с. 5], что

“Немного городов в СССР, которые имели бы столь богатые ботанические парки, как имеет город Ленинград. Ленинград богат парками, и в числе их он имеет два парка всеююзного значения, из которых один – это парк Ботанического института Академии Наук СССР...”. Парк Ботанического института и тогда выделялся богатством, видовым разнообразием, количеством и давностью культивирования растущих в нем древесных пород. Далее автор сообщает [1, с. 8–9]: “В начале XX столетия общее число растущих пород в парке считалось около 600, а в настоящее время эта цифра значительно возросла, хотя точно ее пока назвать нельзя, поскольку инвентаризация парка, начатая в последние годы, еще не закончена. Сейчас в парке преобладают лиственные породы (учтено более 500 пород), из которых относительно богато представлены клены (более 30 пород), березы (более 20 пород), орех (5 пород), а из кустарников – жимолости (более 30 пород), смородины (более 30 пород), таволги (более 25 пород), боярышники (более 20 пород), розы

(более 20 пород)”. По мнению В.В. Уханова, парк стал приобретать самостоятельное значение в системе института и становиться научной единицей [1, с. 14–16]: “Наряду с тем, что он является музеем большого собрания живых растений, где можно учиться и культурно отдыхать, в нем еще проводится большая научная работа. Богатейшие коллекции парка позволяют уже теперь дать практике ряд важных сведений, касающихся подбора посадочного ассортимента, выращивания и ухода за ним и т.д... Парк должен представлять своеобразную лабораторию, где, с одной стороны, испытываются иноземные и местные деревья, кустарники и травянистые растения на выносливость ими климата, разнообразных почво-грунтов, загрязненности воздуха (напр., дымовыми выделениями) и т.п., с другой – отбираются и создаются новые породы, сорта, ценные в зеленом строительстве, в плодоводстве, лесном хозяйстве и в других отраслях науки и практики. Кроме того, этот парк-лаборатория свою работу должен дополнять массовым разведением этих ценных растений, на чем опытно может разработать методы размножения, культивирования и ухода за ними и чем также представить обильный высокоценный материал для практики”.

Сразу после окончания Великой Отечественной войны, в 1945–1947 гг., Василием Степановичем Турукиным была проведена инвентаризация деревьев и кустарников парка-дендрария Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (в то время АН СССР). Как отмечает О.А. Связева [2, с. 328], В.С. Турукин окончил Лесотехническую академию в 1932 г. по специальности инженер-садовод. Работал с коллекцией древесных растений до 1957 г. Восстанавливал коллекцию парка в трудное послевоенное время. Организовывал инвентаризацию парка в 1938 и 1948 гг. Василий Степанович подготовил статью “Послевоенный состав и состояние деревьев и кустарников в парке БИН АН СССР в 1949–1950 гг.”, однако статья была не опубликована. Списки видов дендрокolleкции, составленные В.С. Турукиным, дают ценный документальный материал о том, как изменялась и развивалась дендрологическая коллекция открытого грунта Ботанического сада Петра Великого.

Перед войной, благодаря усилиям куратора Владимира Васильевича Уханова и сотрудников Сада коллекция развивалась. За 1938–1941 гг. в парк было высажено 1046 шт. растений, и всего в парке насчитывалось 8026 экземпляров. По данным В.В. Уханова [1], в парке к середине 1930-х гг. числилось 507 наименований деревьев и кустарников, представляющих 92 рода. За последующие предвоенные годы было высажено еще более 130 видов и форм. К началу Великой Отечественной войны в парке было представлено 654 таксона древесных растений. Как справедливо отмеча-

ет О.А. Связева [2], начавшийся рост коллекции был прерван двумя холодными зимами (1939/40 и 1941/42 гг.) и войной. Прежде всего, из-за вымерзания растений и отсутствия ухода за ними. Многие растения, особенно хвойные, семена которых были получены в предвоенные годы, были высажены на питомнике в 1940 г. и, вероятно, погибли зимой 1941/42 г.

За годы войны, 1941–1945 гг., выпало 2135 экземпляров, или 26.7%. Несмотря на такой высокий процент убыли, парк не выглядел сильно пострадавшим. Этот отпад маскировался большой насыщенностью пространства парка деревьями и кустарниками. На один гектар зеленой площади парка приходилось в среднем 405 экземпляров деревьев и кустарников, представленных преимущественно крупными и хорошо развитыми особями. При инвентаризации 1945–1947 гг. проводился осмотр каждого растения и оценка его состояния. Было установлено, что 2529 экземпляров (43%) находились в хорошем состоянии, 3046 (52%) в удовлетворительном и 316 (5%) – в слабом. Как известно, богатство коллекции живых растений Сада определяется не общим количеством экспонатов, а таксономическим разнообразием. Подсчет показал, что все сохранившиеся в парке деревья и кустарники после окончания Великой Отечественной войны представляли 456 видов и форм, из которых хвойных было только 28.

За военный период коллекция сократилась на 198 видов, что составляет 30% ее довоенного состава. Эта потеря видового состава является уже более значительной и реально ощутимой, чем гибель общего числа инвентаризационных объектов. Она не только сократила коллекцию, но и унесла с собой большое число видов, над интродукцией которых проводилась большая и кропотливая работа кураторов и садоводов в течение многих лет. Сокращение видового состава деревьев и кустарников парка явилось результатом действия совокупности факторов. Артиллерийские снаряды и авиабомбы уничтожили немало растений в парке. Сильно поредевший коллектив садоводов, работавший в тяжелых условиях блокады, не мог обеспечить должного ухода за растениями. Как писал В.С. Турукин, впервые за все время существования Сада растения были предоставлены самим себе, и особенно остро проявилось действие естественного отбора. Пагубное действие войны не ограничивается гибелью 198 видов: война сократила количество представителей еще 205 видов до 1 экземпляра и этим поставила их сохранность в парке в угрожаемое положение. Большие потери растений усугублялись холодными зимами и разрывами артиллерийских снарядов и бомб, падавших на территории парка. “Но самыми большими и невосполнимыми потерями была гибель людей: в декабре 1941 г., возвращаясь домой из Сада, от истощения в возрасте

33 лет скончался В.В. Уханов” [2, с. 34]. По воспоминаниям С.Я. Соколова [3, с. 14], “За время блокады Ленинграда растения в парке тоже сильно пострадали от разрыва авиабомб и артиллерийских снарядов. Часть деревьев выпала. Расширились куртины кустарников. В парке возникли огороды сотрудников. Сильно разрослись сорняки”.

Помимо отсутствия ухода, сокращение коллекции, несомненно, связано с воздействием аномально суровой зимы 1941/42 гг. Последствия этой зимы и влияние ее на деревья и кустарники в Ленинграде были проанализированы уже после окончания Великой отечественной войны [4]. Нашла отражение эта зима и в воспоминаниях современников — тех сотрудников Ботанического института, кто остался в блокадном Ленинграде [5]. Зиме 1941/42 г. предшествовало очень холодное короткое лето. В рекордно ранние сроки (11 октября) начался переход среднесуточной температуры воздуха через 0 °С: по-существу, за резко оборвавшимся вторым феноэтапом “золотой осени” сразу началась зима. Эта зима оказалась рекордной по сумме отрицательных среднесуточных температур, по ее продолжительности, по температуре самого холодного месяца (январь 1942 г.: –18.7 °С), а также по числу дней со среднесуточной температурой ниже –20 °С. Средняя температура марта 1942 г. (–11.5 °С) — рекордно холодная за весь период наблюдений с 1743 г. (по данным метеостанции Санкт-Петербург). Следующее за ней лето тоже было холодным. Опыт интродукции деревьев и кустарников в Санкт-Петербурге на протяжении трех столетий показал, что для растений как раз особенно опасны такие очень холодные, критические зимы. Они и являются главным фактором отбора [6, 7].

К 1947 г. около половины всех древесных растений в Парке принадлежали только к 15 видам. Вяз гладкий и шершавый (*Ulmus laevis* Pall., *U. glabra* Mill.), клен остролистный (*Acer platanoides* L.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), березы повислая и пушистая (*Betula pendula* Roth, *B. pubescens* Ehrh.) и липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.) составляли основу всего паркового древостоя. В парке преобладали деревья двух категорий возраста: старого, со средним диаметром ствола 32–36 см и совсем молодого, со средним диаметром менее 4 см. В старом насаждении главной породой являлся вяз (*Ulmus laevis* и *U. glabra*). В молодом насаждении главной породой был клен остролистный. Старое насаждение было создано преимущественно в 1820-х гг. и после этого, при переустройстве бывшего Аптекарского огорода в Императорский Санкт-Петербургский Ботанический сад. Растения молодого возраста возникли, очевидно, в результате естественного возобновления и представляли собой самосев. Многие такие молодые деревья были отмечены при инвентаризации в зарослях кустарников.

После войны состав коллекции парка вновь начинает пополняться, вначале медленно, потом все интенсивнее. К концу 1948 г. в парке имелось уже 506 видов деревьев и кустарников, к концу 1950 г. их число возросло до 562, и они представляли 101 род. К этому времени, по данным инвентаризации В.С. Турукина, на 1950 г. в парке было представлено из хвойных — 2 вида рода *Abies*, 9 таксонов *Larix*, 8 таксонов *Pinus*, 4 таксона *Picea*, 3 таксона *Thuja*, 2 таксона *Juniperus*. Из лиственных самыми крупными были рода *Acer* и *Lonicera* (по 35 видов и форм), за которым следовали *Crataegus* (29) и *Betula* (26). Достаточно представительными были рода *Spiraea* (20), *Philadelphus* (19), *Ribes* (16). Очень хорошо был представлен род *Caragana* — 11 видов. На этом фоне можно обратить внимание на коллекцию *Tilia* из 13 видов и *Vitis* (5 видов), а также 12 видов *Euonymus* и 7 видов *Viburnum*. Уже тогда были представлены очень редкие в культуре на Северо-Западе России и даже отсутствующие до сих пор представители родов *Halimodendron* (1), *Kalopanax* (1), *Lycium* (3), *Paulownia* (1). Многие виды деревьев и кустарников тогда признавались перспективными для озеленения Санкт-Петербурга. Они представляли ценный исходный материал для размножения. Некоторые из них сейчас в той или иной степени уже находят применение в озеленении: *Padus serotina* (Ehrh.) Agardh., *Viburnum lentago* L., *Syringa amurensis* Rupr. и др. А ряд других пока так и остались в рекомендациях В.С. Турукина (*Betula davurica* Pall., *Caragana jubata* (Pall.) Poir., *Syringa reflexa* С.К.Сcheid.), не выйдя за пределы ботанических садов.

Объем коллекционных фондов в разные исторические периоды характеризуют данные табл. 1. В таблицу включены представители некоторых родов голосеменных и покрытосеменных деревьев и кустарников, по данным В.В. Уханова [1] и Б.Н. Замятнина [2]. Эти источники характеризуют изменение дендрокolleкции за четверть века, с середины 1930-х гг. по 1959 г.

Как видно из табл. 1, коллекция стала изменяться не только количественно, но и качественно. Появились представители новых родов и семейств: *Ginkgo biloba*, *Metasequoia glyptostroboides*, *Gymnocladus dioica* и другие редкие в культуре и ботанически интересные виды растений.

В конце войны все более важной становилась задача углубленного изучения экзотов. Война заставила ускорить промышленное и сельскохозяйственное освоение восточных районов страны. Возникло много новостроек, расширились прежние населенные пункты и увеличилось их население. Со всей серьезностью встал вопрос о благоустройстве населенных мест и об их озеленении. На повестку дня вставали вопросы о более точных и широких наблюдениях за вводимыми в культуру

Таблица 1. Численность дендрокolleкции Ботанического сада Петра Великого до и после Великой Отечественной войны по отдельным родам**Table 1.** Size of Peter the Great Botanical Garden woody plants collection before and after the Second World War: data for selected genera

Род Genus	Число видов и форм по данным: Number of taxa according to:		Новые виды, появившиеся в Саду после Великой Отечественной войны New species established in the Garden after the Second World War
	Уханов, 1936 [1] Ukhanov, 1936 [1]	Замятнин, 1961 [8] Zamjatnin, 1961 [8]	
Хвойные и голосеменные: Conifers and gymnosperms:			
<i>Ginkgo</i> L.	—	1	<i>Ginkgo biloba</i> L.
<i>Juniperus</i> L.	2	3	<i>Juniperus virginiana</i> L.
<i>Metasequoia</i> Hu et W.C. Cheng	—	1	<i>Metasequoia glyptostroboides</i> Hu et W.C. Cheng
<i>Picea</i> A. Dietr.	8	11	<i>Picea obovata</i> Ledeb., <i>P. omorica</i> (Pancic) Purk., <i>P. orientalis</i> (L.) Peterm.
<i>Pinus</i> L.	6	8	<i>Pinus flexilis</i> E. James, <i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc.
Лиственные деревья и кустарники: Deciduous trees and shrubs:			
<i>Berberis</i> L.	8	14	<i>Berberis aggregata</i> C.K. Schneid., <i>B. bretschneideri</i> Rehd., <i>B. circumserrata</i> C.K. Schneid., <i>B. gilgiana</i> Fedde, <i>B. hookeri</i> Lem., <i>B. integerrima</i> Bunge (<i>B. oblonga</i> (Regel) C.K. Schneid.), <i>B. polyantha</i> Hemsl., <i>B. wilsonae</i> Hemsl.
<i>Carpinus</i> L.	1	5	<i>Carpinus betulus</i> L. var. <i>carpinizza</i> Neillr., <i>C. caroliniana</i> Walt., <i>C. cordata</i> Blume, <i>C. orientalis</i> Mill.
<i>Deutzia</i> Thunb.	1	3	<i>Deutzia amurensis</i> (Regel) Airy-Shaw, <i>D. × lemoinei</i> Lemoine, <i>D. scabra</i> Thunb.
<i>Gymnocladus</i> Lam.	—	1	<i>Gymnocladus dioica</i> (L.) C. Koch

ру экзотами, о разработке однотипных методик для унификации наблюдений за интродуцированными деревьями и кустарниками. В год окончания Великой Отечественной войны была опубликована статья Б.К. Шишкина к 220-летию Академии Наук СССР о Ботаническом институте. Характеризуя деятельность отделов Института, он так отметил Ботанический сад [9, с. 10]: “Ботанический сад (зав. д.б.н. Н.В. Шипчинский) ведет работу по интродукции декоративных растений открытого грунта, по культуре в оранжереях тропических и субтропических растений, а также по распространению ботанических знаний среди широких кругов населения. Он имеет 28 оранжерей, из которых 3, наиболее крупные, пострадали от вражеской бомбы, и

парк с оформленными декоративными участками (16 га). Сад приступил к монографии “Деревья и кустарники, пригодные для озеленения в СССР”. К основным задачам Ботанического института его директор Б.К. Шишкин относил исследование новых дикорастущих полезных растений, изучение влияния внешних условий на рост и развитие растений, изучение вопросов зеленого строительства и пропаганду ботанических знаний. После возвращения в Ленинград и окончания войны Сергей Яковлевич Соколов взялся за приведение в порядок разрушенного хозяйства Сада и восстановление Парка. Массовое, как повторное, так и новое испытание видов древесных растений, начавшееся во второй половине 1940-х гг., было продолжено в 1950–60-х гг.

куратором парка с 1946 по 1969 гг. Борисом Николаевичем Замятниным.

Мы должны помнить о людях, кураторах и садоводах, которые спасали и сохраняли коллекцию Сада в труднейшие военные годы и восстанавливали ее после Великой Отечественной войны. Светлая им память!

БЛАГОДАРНОСТИ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Уханов В.В. 1936. Парк Ботанического Института Академии Наук СССР. М.-Л. 168 с.
2. Связева О.А. 2005. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (К истории введения в культуру). СПб. 384 с.
3. Соколов С.Я. 1955. Аклиматизация растений и культурно-просветительская работа в Аптекарском огороде – Ботаническом саду (к 240-летию Ботанического сада в Ленинграде) – Труды Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова. Сер. 6. Вып. 4: 7–26.
4. Андронов Н.М. 1953. О зимостойкости деревьев и кустарников в Ленинграде. – Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 6. Вып. 3. С. 165–220.
5. Связева О.А. 2007. Сергей Яковлевич Соколов, 1897–1971. М. 158 с.
6. Связева О.А., Комарова В.Н., Сафронова И.А., Фирсов Г.А., Холопова А.В. 1989. Дендрокolleкция парка Ботанического сада Ботанического Института им. В.Л. Комарова АН СССР – Бот. журн. 74(9): 1333–1343. http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19890909&rid=pdf_0005166
7. Фирсов Г.А., Фадеева И.В. 2009. Влияние суровых зим XX века на интродуцированную и аборигенную дендрофлору Санкт-Петербурга на примере хвойных пород. – Научное обозрение. 2: 3–13.
8. Замятнин Б.Н. 1961. Путеводитель по парку Ботанического института. М., Л. 125 с.
9. Шишкин Б.К. 1945. Ботанический институт им. акад. В.Л. Комарова Академии наук СССР (к 220-летию Академии наук СССР) – Советская Ботаника. 13(2): 5–12.

Collection of Trees and Shrubs in Peter the Great Botanical Garden (BIN RAS) before and after the Second World War

G. A. Firsov*

Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

*e-mail: gennady_firsov@mail.ru

Abstract—By the summer of 1941, when the USSR entered the Second World War, there were 654 taxa of woody plants growing in the park of Peter the Great Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute RAS. During the wartime of 1941–1945 the collection has decreased by 198 species or 30%. According to the inventory of 1945–1947 executed by Vasily S. Turukin, after the war the surviving trees and shrubs numbered 456 species and forms, totally 5891 specimens, 43% of which were in good condition, 52% – in moderate condition, and 5% – in poor condition. With the beginning of the war many of the Garden’s staff were conscripted into the army or evacuated. The rest of them, living on war footing under the Siege and suffering of extreme starvation, struggled to save and preserve the living collections. In addition to insufficient care, the collection decrease was associated with abnormally harsh winter of 1941/42, the coldest winter of the XXth century that turned out to be the record-breaker by many weather indicators and was very long. After the war, the park’s collection began to replenish. By the end of 1948, there were 562 taxa in the park. In the late 1940s, the massive, both repeated and original testing of woody species and replenishment of plant collections began. In the 1950s and 60s it was continued by the Curator of the park Boris N. Zamjatnin.

Keywords: Peter the Great Botanic Garden, history of botany, dendrological collections, Saint-Petersburg

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out as part of the institutional research project АААА-А18-118032890141-4 “Living collections of Peter the Great Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (history, modern state, prospects of development and usage)”.

REFERENCES

1. *Ukhanov V.V.* 1936. [Park of the Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR]. Moscow, Saint Petersburg. 168 p. (In Russian)
2. *Svyazeva O.A.* 2005. [Trees, shrubs and lianas of the park of the Botanic Garden of the Komarov Botanical Institute (to the history of introduction into culture)]. Saint Petersburg. 384 p. (In Russian)
3. *Sokolov S.Ya.* 1955. [Acclimatization of plants and cultural and educational work at Aptekarsky Ogorod – Botanical Garden (to the 240th anniversary of Leningrad Botanic Garden) – Tr. Bot. Inst. im. V.L. Komarova. 6(4): 7–26. (In Russian)
4. *Andronov N.M.* 1953. [Winter hardiness of trees and shrubs in Leningrad]. – Tr. Botan. Inst. im. V.L. Komarova AN SSSR. 6(3): 165–220. (In Russian)
5. *Svyazeva O.A.* 2007. [Sergey Yakovlevich Sokolov, 1897–1971]. Moscow. 158 p. (In Russian)
6. *Svyazeva O.A., Komarova V.N., Saphronova I.A., Firsov G.A., Cholopova A.V.* 1989. Arboretum of the Botanical Garden of Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences. – Bot. zhurn. 74(9): 1333–1343. (In Russian) http://arch.botjournal.ru/?t=issues&id=19890909&rid=pdf_0005166
7. *Firsov G.A., Fadeyeva I.V.* 2009. The influence of severe winters of the XX century on introduced and indigenous dendroflora of Saint-Petersburg (based on conifers). – Nauchnoye Obozrenie. 2: 3–13. (In Russian)
8. *Zamjatnin B.N.* 1961. [Guidebook of the park of the Botanical Institute]. Moscow, Leningrad. 125 p. (In Russian)
9. *Shishkin B.K.* 1945. [V.L. Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR]. – Sovetskaya Botanika. 13(2): 5–12. (In Russian)