

СОДЕРЖАНИЕ

Том 56, вып. 1, 2020

К 55-летию журнала “Растительные ресурсы” 3

ОБЗОРЫ

- Факторы снижения семенной продуктивности у цветковых растений
И. И. Шамров 4
- Современное состояние ресурсов *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae)
Л. В. Ветчинникова, А. Ф. Титов 16
-

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ

Интродукция ресурсных видов

- Продуктивность *Rosa cinnamomea* (Rosaceae) в условиях Волгоградской области
А. С. Соломенцева, Л. П. Рыбашлыкова 34
- Семенное размножение *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) при интродукции в Нижнем Поволжье
С. Н. Тимофеева, О. И. Юдакова, А. И. Харитонов, Л. А. Эльконин 42
-

Компонентный состав ресурсных видов

- Элементный состав доминирующих видов растений в среднетаежных сосняках разного возраста (на примере Республики Коми)
Е. А. Робакидзе, К. С. Бобкова, С. И. Наймушина 53
-

История науки

- Роль ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в формировании и развитии ботанического ресурсоведения
А. Л. Буданцев 66
-
-

Contents

Vol. 56, issue 1, 2020

55th anniversary of the Journal Rastitelnye resursy 3

REVIEW

- Factors Reducing Seed Productivity in Flowering Plants
I. I. Shamrov 4
- Current Status of *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) Resources
L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov 16
-

ARTICLES AND COMMUNICATIONS

Introduction of Resource Species

- Productivity of *Rosa cinnamomea* (Rosaceae) in the Volgograd Region
A. S. Solomentseva, L. P. Rybashlykova 34
- Seed Reproduction of *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) Introduced
in the Lower Volga Region
S. N. Timofeeva, O. I. Yudakova, A. I. Kharitonov, L. A. Elkonin 42
-

Component Composition of Resource Species

- Elemental Composition of Dominant Plant Species in Different Aged
Middle-Taiga Pine Forests of the Republic of Komi
E. A. Robakidze, K. S. Bobkova, S. I. Naimushina 53
-

History of Science

- The Role of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences
in the Formation and Development of Botanical Resource Science
A. L. Budantsev 66
-
-

К 55-ЛЕТИЮ ЖУРНАЛА “РАСТИТЕЛЬНЫЕ РЕСУРСЫ”

ГЛУБОКОУВАЖАЕМЫЕ АВТОРЫ И ЧИТАТЕЛИ!

В 2020 г. журналу “Растительные ресурсы” исполняется 55 лет. Такая дата является свидетельством немалого опыта и зрелости научного издания, позволяет обоснованно говорить о его роли в освещении исследований по ботаническому ресурсоведению, подводить некоторые итоги и делать определенные прогнозы дальнейшего развития этой отрасли ботаники.

15 лет назад, к 40-летию журнала, в нем была опубликована обстоятельная обзорная статья главного редактора – А.Л. Буданцева “Фундаментальные направления ботанического ресурсоведения и их развитие” (Растительные ресурсы. 2005. Вып. 1.). Среди вопросов, затронутых в этой работе, рассмотрена роль журнала “Растительные ресурсы” в освещении основных научных успехов, выявлении проблем и дискуссионных вопросов ботанического ресурсоведения. Было охарактеризовано общее количество и тематическое распределение статей, опубликованных в журнале за 4 десятилетия с 1965 (год основания журнала) по 2004 год; перечислен круг основных научных вопросов, рассмотренных авторами в рамках разных направлений. Результаты этого анализа показывают, что до начала 2000-х годов наибольшее количество статей (36%) было посвящено исследованию химического и компонентного состава растений и растительного сырья. До середины 90-х годов значительное внимание уделялось вопросам интродукции (14%), исследованию биологии (9.5%) и биологической активности (7%) ресурсных видов, оценке ресурсного потенциала видов (7–10%) и групп видов (7–9%).

В первые два десятилетия 21-го века сохранила свои позиции тематика исследования ресурсного потенциала видов, а также вопросов фитохимии, для решения которых был предложен ряд новых методов. После значимого роста к концу 20-го века количества и доли (до 20%) статей по биологической активности растений, в последние 5 лет наметился некоторый спад этих показателей (до 10% всех публикаций). Не изменился, к сожалению, за последние годы и тренд снижения публи-

кационной активности по проблемам оценки ресурсов крупных территорий и растительных сообществ (с 3 до 1%).

В то же время существенно возрос интерес к исследованию биологии полезных растений (до 15–20% статей), увеличилась доля публикаций, посвященных экологии видов и сообществ, анализу структуры ценопопуляций ресурсных видов (с 1.5–6 до 10–12%) и оценке воздействия на них антропогенных факторов (с 0.2–0.3 до 8–10%). Эти процессы, по-видимому, можно рассматривать как тенденцию поиска более взвешенных, научно обоснованных критериев для определения состояния и скорости восстановления ценопопуляций ресурсных видов, определения объема и периодичности неистощительной заготовки растительного сырья.

Необходимо отметить и такие важные положительные процессы, как увеличение доли крупных обзорных работ, позволяющих делать важные теоретические и практические обобщения; значимый прогресс в освещении проблем поиска новых методических подходов, которые выводят на новый уровень исследования по ботаническому ресурсоведению. Среди наиболее масштабных и перспективных современных направлений, освещаемых на страницах журнала, можно назвать: анализ биохимического фенотипа (метаболизма) ресурсных растений; разработку принципов использования геоинформационных технологий для ресурсного картографирования; применение динамического моделирования при оценке продуктивности ценопопуляций видов и растительных сообществ в разных экологических условиях.

Все это позволяет говорить о том, что журнал “Растительные ресурсы” продолжает выполнять важную функцию критического обзора и обобщения на современном уровне накопленных ботаническим ресурсоведением научных данных и распространения современных идей и новых методических подходов в этой области ботаники.

*Главный редактор
Н.И. Ставрова*

ФАКТОРЫ СНИЖЕНИЯ СЕМЕННОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

© 2020 г. И. И. Шамров^{1,2, *}

¹Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
Санкт-Петербург, Россия

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия
*e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Поступила в редакцию 14.11.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

На развитие репродуктивных структур влияют различные биогенные и абиогенные факторы. Они могут вызывать различные аномалии в микроспорогенезе и приводить к снижению фертильности пыльцы, участвующей в процессе опыления и оплодотворения. В многосемянных плодах часто обнаруживаются aberrantные семязачатки и семена, в которых выявляются различные морфогенетические отклонения: изменение морфологического типа семязачатка; нарушения пространственно-временной координации в развитии нуцеллуса, интегумента, халазы и фуникулуса; преждевременная дегенерация, отсутствие или образование дополнительных структур. Дегенерации могут подвергаться археспориальные клетки, мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки. В aberrantных семязачатках обнаружены нарушения в транспорте метаболитов. Для их выявления предложены экспресс-тесты. Нарушения в ходе развития семязачатка и семени могут быть вызваны различными факторами (морфогенетическими, генетическими, физиологическими, антропоэкологическими, экологическими) приводящими к снижению семенной продуктивности.

Ключевые слова: aberrantные семязачатки и семена, строение, развитие, нарушения, семенная продуктивность

DOI: 10.31857/S0033994620010057

Центральной проблемой современной эмбриологии растений остается изучение закономерностей дифференциации структур, обеспечивающих нормальное развитие зародыша и эндосперма. Одним из наименее исследованных аспектов этой проблемы является выявление морфогенетических и морфофизиологических корреляций.

Семязачаток и семя являются интегрированными динамическими системами, основные элементы которых определяют специфику развития зародыша и, в конечном счете, семенную репродукцию. Выявление закономерностей их морфогенеза и разработка теоретических основ семенного размножения становятся чрезвычайно актуальными для познания пластичности систем репродукции и являются залогом успешного применения нестандартных технологий в генетике, селекции и семеноводстве, при прогнозировании запасов ресурсных растений. Особенно это крайне важно в связи с практической необходимостью интродукции ряда растений в новые места обитания и выявлением причин, вызывающих нарушения в протекании репродуктивных процессов. На развитие репродуктивных структур влияют биогенные и абиогенные факторы [1]. Они могут вы-

зывать различные отклонения в прохождении эмбриональных процессов, аномалии в строении гамет, зародыша, эндосперма и способствовать появлению aberrantных (остановившихся в развитии) семян, снижающих реальную семенную продуктивность [2, 3]. Одна из причин – воздействие агрессивных факторов окружающей среды (соли тяжелых металлов, SO₂, NO₂, HF, O₃ и др.). Реакция растений на эти воздействия наиболее выражена в критические периоды онтогенеза. Анализ aberrantных семязачатков представляет особый интерес при оценке их фертильности и стерильности. По качеству образующихся семян можно производить отбор урожайных форм растений. Это особенно важно при отдаленной гибридизации, когда получение жизнеспособных гибридов бывает весьма затруднительным.

Нарушения в развитии мужских эмбриональных структур. Наиболее уязвимой стадией развития пыльника является мейоз и образование тетрад гаплоидных микроспор. Нарушения в микроспорогенезе приводят к снижению фертильности пыльцы. У *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae) в зрелом пыльнике наряду с нормальными обнаружены аномальные пыльцевые зерна, отличающиеся

по размерам и строению. Они, как правило, имеют меньшие размеры, часто деформированы, вегетативная клетка со скудной цитоплазмой, а генеративная клетка в них отсутствует либо имеет нехарактерную, подковообразную форму. Для них присуще атипичное расположение борозд. Исследование фертильности пыльцы показало, что на искусственной питательной среде большая часть пыльцевых зерен прорастает и образует пыльцевые трубки. Фертильность пыльцы составила $81.29 \pm 1.94\%$ [4].

При образовании тетрад микроспор у *Poa pratensis*, *P. chaixii* и *P. badensis* (Poaceae) аномалии проявляются в отставании и нерасхождении хромосом во время анафазы первого и второго делений мейоза, появлении Т-образных триад и тетрад вместо изобилатеральных тетрад микроспор. Кроме того, описан механизм отсутствия редукции при образовании микроспор у мятликов, который лежит в основе формирования нередуцированных пыльцевых зерен [5]. У *P. pratensis* во время мейоза, который происходит с нарушениями (в среднем 8.8% микроспороцитов), также обнаружено образование хромосомных мостов, что является причиной появления анеуплоидной пыльцы [6, 7]. Таким образом, в пыльниках у изученных видов *Poa* наряду с нормальными гаплоидными формируются анеуплоидные и диплоидные пыльцевые зерна, что снижает уровень фертильности пыльцы.

До сих пор обсуждается разнообразие типов тетрад микроспор и их взаимосвязь с формой микроспороцитов перед мейозом. В исследовании описано 6 типов тетрад: тетраэдральный (тетраэдрический), изобилатеральный, крестообразный, ромбический, Т-образный, линейный. Считается, что при симультанном типе (характерен преимущественно для двудольных) образуются только тетраэдральные тетрады, а при сукцессивном типе – все формы, кроме тетраэдральных [8]. Изучение различных видов из порядка Asparagales (однодольные) показало, что сукцессивный тип сопровождается большим разнообразием типов тетрад: у *Hosta* sp. образуются тетраэдрические и крестообразные, *Hypoxida mabeensis* – тетраэдрические, *Albuca elsonii* – Т-образные, а у *Moraea aristata* – тетраэдрические и неправильные (линейные, а также тетрады с наклонными перегородками). Изобилатеральные тетрады, которые чаще всего формируются у однодольных, не обнаружены. Сделано заключение, что округлые микроспороциты дают тетраэдральные и крестообразные тетрады, а удлинённые – неправильные тетрады, которые не обязательно становятся аномальными и исключаются из процессов воспроизведения [9].

Под действием различных стрессовых факторов (избыток или недостаток влаги почвы, крайне

высокая или слишком низкая температура окружающей среды) во время мейоза и цветения растений происходят структурные и физиологические нарушения, оказывающие сильное влияние на формирование гамет и последующее развитие зародыша и эндосперма [10–13]. При обработке лукович на стадии мейоза у *Hyacinthus orientalis* (Liliaceae) возникают нарушения в развитии тапетума, что приводит к образованию значительного числа стерильной пыльцы. Из микроспор, возникших в ходе микроспорогенеза, образуются структуры, похожие на зародышевые мешки. Проводились опыты по искусственному оплодотворению таких зародышевых мешков, при этом наблюдалось увеличение числа ядер [14]. Аномальные пыльцевые зерна, похожие по строению на зародышевые мешки, были обнаружены в конце периода массового цветения у *Ceratophyllum platyacanthum* из сем. Ceratophyllaceae [15]. При выявлении причин отсутствия семян у *Chrysanthemum morifolium* (Asteraceae) было обнаружено, что у одного культивара со вскрывающимися пыльниками (Qx-097) эндотеций с фиброзными утолщениями, а у другого культивара (Qx-007) пыльники не вскрываются, так как в эндотеции не формируются фиброзные утолщения. Кроме того, у последнего обнаружено длительное существование тапетума, при этом полностью сохраняются стомум и септа в теке, происходит увеличение размеров клеток пыльника, выявляется сильная гидратация и высокое содержание ионов K^+ , Ca^{2+} . У первого культивара тапетум рано разрушается, размеры клеток в пыльнике не увеличиваются, наблюдается их обезвоживание, потеря содержимого клеток и снижение указанных ионов [16]. Подобный факт был описан у растений с мужской цитоплазматической стерильностью (ЦМС). При длительном существовании тапетума у форм с ЦМС наблюдается абортирование пыльцы, клетки эндотеция не переходят к формированию фиброзных поясков, и пыльники не вскрываются [17].

У *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) под воздействием водного стресса (особенно в случае водного дефицита) увеличивается частота нарушений в процессе мейоза и снижается качество пыльцы. Нарушения особенно выражены у сортов-гибридов [18]. Изучение хлебных злаков в период прохождения мейоза в пыльниках позволило выявить у растений критический период к недостатку или избытку воды в почве. Нарушения во время прохождения этого периода являются причиной черездернницы и пустоколосья, что приводит к резкому снижению урожая [10]. У риса под влиянием низкой температуры в течение длительного периода колошения выявляются изменения в структуре клеток тапетума и аномалии в процессе формирования микроспор [19].

Именно под действием низкой положительной температуры во время предобработки коло-

сьев у пшеницы происходят нарушения в прохождении мейоза и образования мужского гаметофита. При помещении пыльников в культуру *in vitro* возможно получение растений пшеницы из уклоняющихся от обычного хода развития микроспор. Большинство нормальных микроспор разрушаются, а из имеющихся в пыльнике естественных аномалий [20] возникают соматические односемядольные зародыши. Из таких аномалий особое значение приобретают ранние микроспоры (их число обычно не превышает 1%), характеризующиеся признаками меристематических клеток (крупное ядро в центре, большое число мелких вакуолей). Уклоняющиеся микроспоры подобно зиготе делятся на 2 равные или почти равные клетки. В дальнейшем в них идут многочисленные деления, при этом наблюдается либо прямой эмбриогенез, либо на стадии глобулярного зародыша происходит образование каллуса, и из его эпидермальных клеток возникают вторичные соматические зародыши [21].

Нарушения в развитии женских эмбриональных структур. В ходе развития семязачатков в некоторых из них возникают отклонения в форме, строении и функциях. Такие семязачатки дегенерируют полностью (создавая пространство в завязи для развития оставшихся семязачатков) либо сохраняются, трансформируясь в aberrantные семена, которые могут участвовать в процессах диссеминации. Структурные, а часто физиологические различия семян внутри плода, растения или вида (формы, разновидности) являются основой гетероспермии [1, 22, 23].

Аберрантные семязачатки характерны преимущественно для растений с многосемянными плодами. Время появления аномалий, их характер и степень выраженности являются таксоноспецифическими, при этом у разных видов растений деструкции подвержены различные структуры. В aberrantных семязачатках и семенах обнаруживаются, прежде всего, отклонения в развитии. При нарушении пространственно-временной координации аномальные семязачатки отличаются от фертильных меньшими размерами (*Oxalis magnifica*, Oxalidaceae [24]; *Saxifraga cernua*, Saxifragaceae [25]). Это может быть связано с остановкой роста зародышевого мешка в длину (*Prunus avium*, Rosaceae [26]), уменьшением размеров нуцеллуса и увеличением размеров интегументов, что приводит к изменению их соотношения (*Phytolacca americana*, Phytolaccaceae [27]).

Аберрантные семязачатки можно диагностировать по изменению морфологического типа (с анатропного семязачатка в норму — на ортотропный), наличию асимметричного интегумента, который не полностью окружает нуцеллус, а также по отсутствию микропиле или формированию слишком широкого микропиле (*Rhododendron nu-*

tallii, Ericaceae [28]). Абортирование семязачатков может вызываться разрастанием нуцеллуса и выходом его за пределы микропиле (*Saxegothea conspicua*, Rapateaceae [29]; *Rosa* sp., *Cerasus vulgaris*, Rosaceae [30]), дегенерацией фуникулуса (*Pistacia vera*, Anacardiaceae [31–33]) или халазы (*Persea americana*, Lauraceae [34]). В aberrantных семязачатках видов *Vaccinium* (Ericaceae) выявлена смена временных характеристик, запускающих дегенерацию нуцеллуса. В фертильных семязачатках этот процесс происходит на 2- или 4-ядерной стадии развития зародышевого мешка, тогда как в aberrantных — время дегенерации смещалось на 8-ядерную стадию и даже на период после опыления. По мнению ряда авторов [35], длительное сохранение нуцеллуса и сопутствующие процессы преждевременной деструкции интегумента ответственны за женскую стерильность у некоторых клонов *Vaccinium angustifolium*. У *V. myrtillus*, в отличие от *V. angustifolium*, в условиях промышленного загрязнения процессы дегенерации структур семязачатка смещены на самые ранние стадии (образование тетрад мегаспор), и в таких семязачатках формируется 2-слойный эндотелий вместо однослойного, а оболочки клеток гипостазы и интегументальной паренхимы лигнифицируются. Кроме того, в клетках экзотесты преждевременно накапливается слизь [36].

У *Saxifraga cernua* (Saxifragaceae) стерильные семязачатки отличаются от фертильных недоразвитием и дегенерацией нуцеллуса и интегументов, а также отсутствием сформированного микропиле [25]. В неоплодотворенных семязачатках *Daphne arbuscula* (Thymelaeaceae) первые признаки деструкции тканей и клеток обнаруживаются во внутреннем интегументе и нуцеллусе вблизи проводящего пучка, при этом отмечается преждевременная лигнификация клеточных оболочек гипостазы. Затем в этот процесс включаются клетки наружного интегумента, в котором имеется проводящий пучок, идущий из фуникулуса [37]. Очень часто aberrantные семязачатки и семена характеризуются процессами деструкции, начиная с ранних стадий развития. Дегенерации могут подвергаться мегаспороциты, мегаспоры и зародышевые мешки, при этом в последних выявлены нарушения синтеза крахмала в центральной клетке (*Medicago*, *Trifolium*, Fabaceae [38–43]).

Целый комплекс признаков-маркеров для идентификации аномальных семязачатков еще до оплодотворения был обнаружен у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae): увеличение числа слоев и гипертрофия клеток интегументального тапетума и апикальной части внутреннего интегумента, преждевременная дегенерация нуцеллуса в микропиллярной и средней частях семязачатка, преждевременное накопление танинов в клетках наружной эпидермы наружного интегумента, иное строение клеток плацентарного obturatora. В не-

которых сохраняющихся зародышевых мешках таких семязачатков яйцеклетка и синергиды проявляют способность к апомиксису (партеногенез, синергидная апогаметия), при этом вхождение пыльцевых трубок в зародышевые мешки не обнаружено. Возникшие апомиктические зародыши до конца не развиваются и гибнут на ранних стадиях развития по мере деструкции тканей aberrантных семян [44].

Признаками, важными для диагностики aberrантных семязачатков, могут быть не только отклонения в их строении и развитии, но и специфика метаболизма в отдельных тканях. По мнению ряда авторов [45], только один фактор — характер транспорта метаболитов в семязачатке — лежит в основе стерилизации семязачатков. В aberrантных семязачатках еще до оплодотворения клетки халазы, интегументов, нуцеллуса и гипостазы приобретают мощные каллозные оболочки, что приводит к изменению путей транспорта веществ в семязачатке. Задержка лизиса клеток в апикальной части нуцеллуса препятствует проникновению пыльцевых трубок в зародышевый мешок видов семейств Brassicaceae, Fabaceae, Poaceae, Rosaceae, Solanaceae [38–43, 46, 47]. На основании проведенных исследований был предложен экспресс-тест для выявления таких семязачатков: свечение каллозы (Fabaceae, Solanaceae и др. [47]). В aberrантных семязачатках отложение каллозы начинается в халазальной области и обнаруживается затем в интегументе, нуцеллусе и вокруг зародышевого мешка. Данные по аккумуляции каллозы в aberrантных семязачатках, особенно в клетках гипостазы (в сочетании с преждевременной лигнификацией ее клеточных оболочек), свидетельствуют о том, что каллоза функционирует как молекулярный фильтр, препятствующий потоку веществ в зародышевый мешок [46, 47].

Однако исследования семязачатка перед оплодотворением у ряда видов не выявили наличие связи между свечением каллозы и стерильностью семязачатков. Флуоресценция каллозы была обнаружена в нуцеллусе *Oenothera hookeri* и *O. brevistylis* (Onagraceae), причем в местах интенсивных клеточных делений на ранних стадиях развития семязачатка. Кроме того, сильное свечение в халазе было обусловлено не каллозными, а лигнифицированными оболочками. Специфического свечения на каллозу не было обнаружено даже в стерильных семязачатках мутантного растения *O. brevistylis*. В семязачатках *Capsella bursa-pastoris* и *Sisymbrium loselii* (Brassicaceae) тест на каллозу был положительным лишь в микропилярной части, но это не было связано ни с подготовкой семязачатка к оплодотворению, ни со стерильностью. На основании гистохимического исследования были предложены реакции для диагностики фертильных и стерильных семязачатков:

реакции на пектиновые вещества, кислые полисахариды, кислую фосфатазу, липиды и ионы кальция в области микропиле перед оплодотворением [48–50].

Изучение передвижения уранина у *Prunus dulcis* (Rosaceae) после опыления показало, что проникновение этого красителя в abortивные семязачатки блокируется в области халазы, где оканчивается фуникулярный проводящий пучок и часть его ответвляется в наружный интегумент. В фертильных семязачатках уранин продолжает поступать во все ткани семязачатка [51].

Клетки эндотелия интегумента характеризуются признаками передаточных клеток, участвуя в переносе веществ в зародышевый мешок. Аномалии в его строении (увеличение числа слоев и гипертрофия клеток) связаны с нарушениями в метаболизме этой ткани. У ряда представителей рода *Datura* (Solanaceae) при несовместимых скрещиваниях происходит пролиферация клеток эндотелия, что в дальнейшем приводит к гибели гибридных зародышей и abortированию семян (соматопластическая стерильность). Обнаружено, что в разросшихся клетках эндотелия накапливаются вещества, являющиеся ингибиторами роста [52, 53].

Возможные факторы образования aberrантных семязачатков и семян. Анализ литературы свидетельствует о том, что аномалии в ходе развития семязачатка могут быть вызваны различными факторами: морфогенетическими, генетическими, физиологическими, антропоэкологическими, экологическими. Одна из причин связана с положением семязачатков в завязи. В этом случае оплодотворение первого семязачатка и начало развития семени в многосемянных плодах приводит, возможно, к перераспределению в поступлении питательных веществ. Как показало экспериментальное исследование поглощения C^{14} -сахарозы в условиях *in vitro* и влияния гормонов на соцветия *in vivo*, недоразвитие семян в нижней части плода (у *Pongamia pinnata* из сем. Fabaceae 2–3-семянный плод становится односемянным) связано с ингибирующим действием ростовых гормонов на растение после того, как произойдет оплодотворение верхних семязачатков [54]. У других представителей сем. Fabaceae abortированные семязачатки можно обнаружить в различных частях завязи: в базальной части [55], ближе к столбику [56] или на концах завязи [57]. Подобное, вероятно, имеет место и у других растений (например, у *Quercus gambelii*, Fagaceae [58, 59] и *Trapa natans*, Trapaceae [60, 61]). Остановка в развитии зерновки сразу же после опыления может быть вызвана снижением поступления растворимых сахаров в завязь (*Zea mays*, Poaceae [62]). У пшеницы (сорт Capelle Desprez) под влиянием длительной высокой температуры и дефицита

влаги в почве во время цветения происходит снижение веса тысячи зерновок, что, по мнению авторов, обусловлено увеличением скорости накопления веществ в семени и уменьшением времени их аккумуляции. При этом снижается способность таких зерновок к прорастанию [63].

При изучении трех генотипов *Ulmus minor* (Ulmaceae), представляющих собой клоны из разных областей Испании, было выявлено, что в норме (генотип P-VV1) семена развиваются без отклонений и запасные вещества накапливаются в клетках зародыша [64]. У растений генотипов V-JR1 и M-SF1 обнаружены аномалии при формировании эндосперма, отсутствие запасных веществ в зародыше, что приводит к его гибели (у генотипа V-JR1 нарушения начинаются после стадии глобулярного зародыша, а у генотипа M-SF1 — после сердечковидной стадии), при этом в клетках эндосперма очень рано начинают откладываться ШИК-положительные гранулы.

Воспроизведение нового организма и размножение у растений, изменение соотношения аллометрических параметров их структур [65], а также репродуктивный успех в целом реализуются посредством эмбриональных процессов через системы скрещивания: аллогамии, автогамии. Высказано предположение, что эти различия сопряжены с определенными энергетическими затратами на опыление. Эти затраты на опыление одного цветка получили название “соотношение пыльцевых зерен и семязачатков” (англ. *pollen-ovule ratio* — *P/O*). Анализ 86 видов различных цветковых растений показал, что самое низкое значение *P/O* на один цветок (линейная зависимость) характерно для клейстогамных растений (4.7). Этот показатель увеличивается в направлении: облигатные автогамы (27.7) → факультативные автогамы (168.5) → факультативные аллогамы (796.6) → облигатные аллогамы (5859.2). В логарифмической зависимости значение показателя в этом ряду изменяется от 0.65 до 3.65 [66–68].

Определение коэффициента *P/O* становится необходимым элементом стратегии исследований в области репродуктивной биологии. В связи с выявлением факторов, обуславливающих низкую семенную продуктивность у тропических лиан *Combretum farinosum* и *C. fruticosum* (Combretaceae), было показано, что для этих растений характерна самонесовместимость. Они являются перекрестноопыляемыми, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента *P/O* (4569.9). Независимо от активности опылителей степень аутокроссинга у них довольно низкая [69, 70]. У 6 тропических видов *Rhododendron* (Ericaceae), произрастающих в Южном Китае, семена при самоопылении не завязываются или их образуется очень мало. Для них характерны величины *P/O*, сравнимые с показателем *P/O* многих автогамных

растений. Число формирующихся семян лимитировано количеством пыльцы. В случае дополнительного искусственного опыления, когда число пыльцевых зерен (пыльца тетрадная и склеена висциновыми нитями) на семязачаток сильно возрастает, семена образуются, причем их больше всего у растений *R. simiarum* с наиболее высоким показателем *P/O* (1343). У видов с самым низким значением *P/O* (176 у *R. simsii* и 179 у *R. farrerae*) даже при перекрестном опылении величина реальной семенной продуктивности очень низкая. Эти виды отличаются самыми маленькими цветками и самым низким производством нектара [71].

В популяциях растений, особенно многолетних и опыляющихся исключительно перекрестно, накапливается “генетический груз” (рецессивные летальные мутации), что понижает общую жизнеспособность популяции. При конкуренции между семязачатками и плодами дегенерируют прежде всего семена с “вредными” мутациями, которые проявляются на ранних этапах онтогенеза [72]. Аномалии в развитии генеративных органов, в том числе и семязачатков, у некоторых видов рода *Medicago*, Fabaceae [39], а также *Paeonia majko* [73] и *P. lactiflora*, Paeoniaceae [44, 74] рассматриваются как результат гибридного происхождения этих растений.

О влиянии антэкологических факторов на образование aberrантных семязачатков свидетельствуют эксперименты с *Capsicum annuum* (Solanaeae). Оказалось, что при недостатке пыльцы во время цветения завязывается много плодов. Однако в них образуется значительное число abortивных семязачатков и семян. При дополнительном опылении число оплодотворенных семязачатков возрастает, но при этом происходит abortирование плодов, развивающихся вслед за первым [75].

Как уже было отмечено, наличие aberrантных семязачатков в завязи приводит к снижению реальной семенной продуктивности. При изучении гетероспермии у *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae) было выявлено, что морфогенез семязачатков и семян в одном плоде характеризуется асинхронностью [76]. В процессе их развития выявлены различные аномалии: деструкция всего семязачатка или его отдельных структур на разных стадиях формирования; полная дегенерация зародышевых мешков на ядерной стадии развития; разрушение элементов зрелых зародышевых мешков; нарушения в клеткообразовании при формировании эндосперма. Кроме того, выявлено длительное сохранение обеих синергид, отсутствие деления зиготы и образование синергидных зародышей, когда эндосперм был уже почти сформирован. Все рассмотренные явления приводят к гетерогенности семян [23, 77]. В плодах *V. myrtillus*, собранных в период диссеминации, семена (около

100 в одном плоде) различаются по форме, размерам, цвету, наличию или отсутствию зародыша, а также степени формирования зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Условно семена можно разделить на три фракции: крупная, средняя и мелкая. Количество семян в каждой из них варьирует в зависимости от места произрастания и года сбора материала. По данным Анисимовой, для Ленинградской обл. (Кировский р-н) соотношение крупных, средних и мелких семян в плоде составило 38.3 : 56.6 : 5.1 (1997 г.) и 33.6 : 45.7 : 20.7 (2004 г.). Исследование показало, что большинство выполненных семян крупной фракции сформировались после нормального прохождения двойного оплодотворения. Семена средней фракции характеризуются разного рода нарушениями в процессе опыления и оплодотворения. В семенах мелкой фракции процессы дегенерации эмбриональных структур произошли еще до оплодотворения. Таким образом, только семена крупной фракции, имеющие нормально развитые зародыш и эндосперм, способны дать проростки. Семена же средней и мелкой фракций являются aberrantными семенами, находящимися на разных стадиях дегенерации. Однако среди крупных семян были семена с недоразвитым глобулярным зародышем и нормально сформированным эндоспермом с эндоспермальной полостью. Известно, что у видов растений с доразвитием (Ranunculaceae, Papaveraceae) с глобулярной стадии развития вокруг зародыша в результате лизиса клеток эндосперма в центре образуется эндоспермальная полость. Эта полость становится более выраженной на момент опадения семени [44, 78]. Можно предположить, что семена черники с глобулярным зародышем и эндоспермальной полостью образуют почвенный банк семян, доразвитие и прорастание которых произойдет не в год созревания, а позже.

Для *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum*, относящихся как и *Vaccinium myrtillus* к сем. Ericaceae, характерна гетероспермия. В зрелых плодах семени можно разделить на 3 фракции. Семена крупной фракции, как правило, выполнены, микропилярный и халазальный полюса хорошо выражены. Семена средней фракции имеют меньшие размеры, часто деформированы и уплощены. Семена мелкой фракции – пылевидные, их форма соответствует остановившимся в развитии семязачаткам. У семян средней и, особенно, мелкой фракций *R. luteum* часто отсутствует крыловидная кайма, которая имеется у крупных семян этого вида. Семена крупной фракции, как правило, содержат крупный зародыш и эндосперм с эндоспермальной полостью. В семенах средней фракции эндосперм обычно не полностью сформирован, а зародыш часто отсутствует. Мелкие семена представлены в основном сохранившимися клетками интегумента и халазы с утолщенными обо-

лочками, без признаков развития эмбриональных структур. Отмечены аномалии в ходе развития (обычно зародыши останавливаются на стадии зиготы), приводящие к снижению числа полноценных семян крупной фракции: 1. Клетки интегумента вокруг микропилярного эндоспермального гаустория, а также клетки гипостазы приобретают утолщенные оболочки; 2. В слоях интегументальной паренхимы наблюдается преждевременная деструкция клеток, происходит утолщение оболочек некоторых клеток паренхимы интегумента, а также гипостазы; 3. Интегументальный тапетум не формируется, оболочки клеток гипостазы и клеток вокруг гаусториев эндосперма утолщены; 4. Отсутствие эндоспермальной полости. В естественных условиях (Приморский край) в каждом плоде *R. schlippenbachii* 50–175 семян, наиболее выполненные семена находятся в средней части коробочки, а по положению в кроне – в средней части. При интродукции (ботанические сады Санкт-Петербурга) число семян в плоде составляет 46–265. Доля крупных семян составляет в среднем 17% (их прорастание – 89%), средних – 37%, мелких – 46%. У *R. luteum* распределение семян по фракциям следующее: крупных 45% (прорастание 85%), средних 13%, мелких 42% [79].

Виды *Symphytum*, интродуцированные из природной флоры, используются в народном хозяйстве как кормовые, медоносные, лекарственные, пищевые и декоративные растения. Однако введение растений в культуру сдерживается рядом причин: неодновременностью созревания плодов, их осыпаемостью, а также низкой семенной продуктивностью. Выявлена взаимосвязь между семенной продуктивностью и строением семязачатков на разных стадиях развития. Выявлены 4 группы семязачатков: 1 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, развивающиеся в семена; 2 группа – фертильные оплодотворенные семязачатки, но дегенерирующие вследствие нарушений эмбриогенеза и эндоспермогенеза; 3 группа – фертильные неоплодотворенные семязачатки с нарушениями процесса опыления и отсутствием оплодотворения; 4 группа – стерильные семязачатки, в которых обнаружена дегенерация археспориальных клеток, мегаспор, образование зародышевых мешков меньших размеров до опыления, а также слабое развитие нуцеллуса. Соотношение групп семязачатков различается у исследованных видов. В расчете на побег потенциальная семенная продуктивность – 1787.6 (*S. officinale*), 1749.2 (*S. asperum*), 1672.8 (*S. carpaticum*), 984.4 (*S. tanaicense*), реальная семенная продуктивность – 330.7 (*S. officinale*), 42.7 (*S. asperum*), 366.3 (*S. carpaticum*), 199.8 (*S. tanaicense*). Однако коэффициент продуктивности у большинства видов оказался примерно одинаковым (кроме *S. asperum*) и составил 18.5 (*S. officinale*), 2.4 (*S. asperum*), 21.9 (*S. carpaticum*), 20.3 (*S. tanaicense*).

cense) [80]. Таким образом, благодаря высокому потенциалу плодовитости видов, даже при умеренном коэффициенте продуктивности, в конечном счете, образуется большое количество полноценных семян, что дает возможность организации практического семеноводства видов *Symphytum*.

Феномен образования aberrantных семязачатков и семян имеет широкое распространение. Такие семязачатки и семена встречаются преимущественно в многосемянных плодах и часто обнаруживаются у растений, плоды которых расселяются с помощью воды, ветра или животных. При этом уменьшается вес плодов, а в ряде случаев, как например у *Eucalyptus woodwardii* (Myrtaceae), abortируемые семязачатки и семена до конца не разрушаются и вместе с нормальными семенами сохраняют форму плода [45, 81, 82]. У видов *Vicia* (Fabaceae) размер плода коррелирует с общим числом семязачатков в завязи и числом abortируемых семян. Виды с мелкими плодами (*V. hirsuta*, *V. pubescens*) характеризуются небольшими семенами и низкой abortированностью, тогда как у видов с крупными плодами (*V. lutea*, *V. sativa*) наблюдается обратная зависимость [83]. Появление abortивных семязачатков, обусловленное перераспределением питательных веществ из дегенерирующих семязачатков в развивающиеся, рассматривают как способ адаптации к расселению и даже как один из элементов жизненной стратегии в крайних условиях существования [37].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Диагностика aberrantных семязачатков и семян и анализ гетероспермии являются крайне актуальными. Исследования приобретают особое значение в аспекте общей проблемы сохранения биологического разнообразия и в связи с поиском защитных механизмов от воздействия внешних неблагоприятных факторов на репродуктивные структуры и процессы. Выявление признаков-маркеров и разработка экспресс методов для оценки развивающихся семязачатков, особенно к моменту оплодотворения, остаются одной из первостепенных задач при исследовании репродуктивной биологии редких, исчезающих и хозяйственно-ценных видов растений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме АААА-А18-118031690084-9 “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (анализ литературных и оригинальных данных) и Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена (тема ГРНТИ № 34.29.01 “Изучение и сохранение биологического разнообразия растений”) (написание теста статьи).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. 96 с.
2. Шамров И.И. 2005. Транспорт метаболитов и возможные причины образования aberrantных семязачатков. — Бот. Журн. 90(11): 1651–1675.
3. Шамров И.И., 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 356 с.
4. Анисимова Г.М. 2016. Строение пыльника, микроспорогенез и пыльцевое зерно у *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — Бот. Журн. 101(12): 1378–1389. <https://doi.org/10.1134/S0006813616120024>
5. Шакина Т.Н. 2007. Цитоэмбриологическая специфика системы размножения видов рода *Poa* L. (*P. pratensis* L., *P. chaixii* Vill., *P. badensis* Haenke): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 18 с.
6. Юдакова О.И. 2008. Особенности микроспорогенеза у апомиктического *Poa pratensis* L. (Poaceae). — Бот. Журн. 93(2): 299–303.
7. Юдакова О.И., Шишкинская Н.А. 2008. Особенности эмбриологии апомиктических злаков. Саратов. 105 с.
8. Сладков А.Н. 1989. О типах тетрад микроспор покрытосеменных растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол. 94(6): 48–52.
9. Penet L. 2012. Premeiotic microsporocyte cell shape influences shape of tetrad during microsporogenesis. — Int. J. Plant Sci. 173(4): 375–381. <https://doi.org/10.1086/664716>
10. Сказкин Ф.Д. 1971. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве. Л. 80 с.
11. Спицын И.П. 1994. Генетика, цитология, эмбриология вишни. Экология. Тамбов. 107 с.
12. Saini H.S., Lalonde S. 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity. — J. Crop Product. 1: 223–248. https://doi.org/10.1300/J144v01n01_10
13. Saini H.S., Westgate M.E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. — Advances in Agronomy. 68: 59–96. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60843-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60843-3)
14. Nemeč B. 1898. Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. — Rozpr. Cs. Akad. Prag. 7: 17–23.
15. Шамров И.И. 1983. Антэкологическое исследование трех видов *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). — Бот. Журн. 68(10): 1357–1366.
16. Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N. 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and indehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — J. Plant Res. 129(6): 1069–1082. <https://doi.org/10.1007/s10265-016-0854-8>
17. Chauhan S.V.S., Gupta H.K. 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — Phytomorphology. 56(1–2): 10–16.
18. Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. 2006. Фертильность пыльцы *Cerasus vulgaris* и *Cerasus tomentosa* (Rosaceae). — Бот. Журн. 91(2): 208–220.
19. Gothandam K.M., Chung Y.-Y. 2006. Influence of temperature in rice anther development. — In: Book of Ab-

- str. XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Repr. Hungary, Budapest. P. 90.
20. Батыгина Т.Б. 1987. Хлебное зерно. Атлас. Л. 102 с.
 21. Shamrov I.I., Alimova G.K., Koudarov B.R., Dyachuk T.I., Nikiforova I.D., Batygina T.B. 1992. Some morphogenetic aspects of secondary embryoidogeny (somatic embryogeny) in tissue culture. In: Abstr. XIII Congr. Eucarpia, Angers, France. P. 387–388.
 22. Макрушин Н.М. 1989. Основы гетеросперматологии. М. 288 с.
 23. Анисимова Г.М. 2000. Гетероспермия. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 279–286.
 24. Guth C.J., Weller S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. — Amer. J. Bot. 73(2): 246–253.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08527.x>
 25. Капралов М.В., Кутлунина Н.А. 2005. Репродуктивная биология вивипарной камнеломки (*Saxifraga cernua*) на Урале. — Бот. Журн. 90(2): 227–233.
 26. Tukey H.B. 1933. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. — Bot. Gaz. 94(3): 433–468.
<https://doi.org/10.1086/334322>
 27. Mikesell J. 1990. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa. — Bot. Gaz. 151(4): 452–464.
<https://doi.org/10.1086/337845>
 28. Palsler B.F., Rouse J.L., Williams E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (Ericaceae). — Bot. Gaz. 151(1): 73–87.
<https://doi.org/10.1086/337807>
 29. Noren C.O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothea conspicua* Lindl. — Svensk Bot. Tidskr. 2: 101–122.
 30. Савченко М.И. 1959. Об отклонениях в развитии семяпочки некоторых покрытосеменных растений. — Бот. журн. 44(6): 786–804.
 31. Grundwag M., Fahn A. 1969. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (Anacardiaceae). — Phytomorphology. 19(3): 225–235.
 32. Bradley M.V., Crane J.C. 1975. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. — J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100: 461–464.
 33. Shuraki Y.D., Sedgley M. 1996. Fruit development of *Pistacia vera* (Anacardiaceae) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity. — Austr. J. Bot. 44(1): 35–45.
<https://doi.org/10.1071/BT9960035>
 34. Steyn E.M.A., Robbertse P.J., Smith D. 1993. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the “Fuerte” avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion. — Sex. Plant Reprod. 6(1): 87–97.
<https://doi.org/10.1007/BF00227653>
 35. Hall I.V., Aalders L.E., Wood G.W. 1966. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. — Can. J. Gen. Cytol. 7: 296–299.
<https://doi.org/10.1139/g66-036>
 36. Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) under industrial pollution. — В сб.: Мат-лы IV Міжнар. наук. конфер. “Промислова ботаніка: стан та і перспективи розвитку”. Донецк. Україна. С. 169–171.
 37. Erdelská O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula*. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 163–167.
 38. Bingham E.T., Hawkins-Pfeiffer J. 1984. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development. — Heredity. 75(3): 231–233.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109920>
 39. Орел Л.И., Константинова Л.Н., Огородникова В.Ф., Вишнякова М.А., Дзюбенко Н.И., Иванов А.И., Казачковская Е.Б. 1985. Отбор растений люцерны с высокой плодovitостью завязей. Методические указания. Л. 35 с.
 40. Огородникова В.Ф. 1989. Морфология семяпочек и зародышевых мешков клевера лугового (*Trifolium pratense*). — Цитология и анатомия культурных растений. 124: 14–18.
 41. Зимницкая С.А. 1992. Эмбриологические особенности *Trifolium trichocephalum* Vieb. и *Trifolium panonicum* Jacq. при интродукции на Среднем Урале в связи с низкой семенной продуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, СПб. 20 с.
 42. Казачковская Е.Б. 1992. Морфологическое проявление женской стерильности у люцерны. — In: Proc. XI Int. Symp. “Embryology and seed reproduction”, Leningrad, 1990. St. Petersburg. P. 256–257.
 43. Полошкина Е.Н. 1993. Развитие и строение семяпочки, зародышевого мешка фертильных и стерильных цветков сои: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ашгабат. 20 с.
 44. Шамров И.И. 1997. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). — Бот. журн. 82(6): 24–46.
 45. Ganeshiah K.N., Uma Shaanker R. 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? — Curr. Sci. (India). 62(4): 359–365.
 46. Briggs C.L., Westoby M., Selkirk P.M., Oldfield R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. — Ann. Bot. 59(5): 611–619.
 47. Vishnyakova M.A. 1991. Callose as an indicator of sterile ovules. — Phytomorphology. 41(3–4): 245–252.
 48. Chudzik B., Śnieżko R. 1997. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri*, *Oe. brevistylis*-female sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence. — Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 45(2–4): 283–288.
 49. Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis* — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 119–129.
 50. Chudzik B., Śnieżko R. 2003. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. — Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 133–141.
 51. Pimienta E., Polito V.S. 1982. Ovule abortion in “Nonpareil” almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). — Amer. J. Bot. 69(6): 913–920.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13335.x>
 52. Satina S., Rappaport J., Blakeslee A.F. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. — Amer. J. Bot. 37: 576–586.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1950.tb11046.x>

53. *Rietsema J., Satina S., Blakeslee A. F.* 1954. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura*. — Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 40: 424–431. <https://doi.org/10.1073/pnas.40.6.424>
54. *Arathi H.S., Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G.* 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata* (Fabaceae). — Amer. J. Bot. 86(5): 659–662. <https://doi.org/10.2307/2656574>
55. *Bawa K.S., Webb C.J.* 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. — Amer. J. Bot. 71(5): 736–751. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14181.x>
56. *Horovitz A., Meiri L., Beiles A.* 1976. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. — Bot. Gaz. 137(3): 250–254. <https://doi.org/10.1086/336866>
57. *Link A.J.* 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. Alaska. — Phytomorphology. 11(1): 79–84.
58. *Mogensen H.L.* 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). — Amer. J. Bot. 62(2): 160–165. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14047.x>
59. *Челак В.П.* 1998. Особенности опыления, оплодотворения и формирования семян у дуба в связи с плодоношением в дубравах Молдовы. — В сб.: Тез. докл. II (X) съезда РБО “Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков”. СПб. Т. 1. С. 139–140.
60. *Тимова Г.Е., Захарова А.А.* 2000. Адаптивные возможности и репродуктивная стратегия водноореховых (Trapaeeae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 451–469.
61. *Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A.* 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyle. — Bull. Polish. Acad. Sci. 45(2–4): 81–92.
62. *Mäkelä P., McLaughlin J.E., Boyer J.S.* 2005. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. — Ann. Bot. 96(5): 939–949. <https://doi.org/10.1093/aob/mci246>
63. *Jäger K., Fábian A., Barnabás B.* 2006. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.). — In: Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on sexual plant repr. Hungary, Budapest. P. 74–75.
64. *López-Almansa J.C., Yeung E.C., Gil L.* 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 145: 455–467. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00297.x>
65. *Niklas K.J.* 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? — Biol. Rev. 79(4): 871–889. <https://doi.org/10.1017/S1464793104006499>
66. *Cruden R.W.* 1976a. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion — preliminary evidence of ecotypic adaptation. — Ann. Missouri Bot. Gard. 63(2): 277–289. <https://doi.org/10.2307/2395306>
67. *Cruden R.W.* 1976b. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. — In: Variation, breeding and conservation of tropical forest trees / Ed. Burley J. New York: Academic Press. P. 171–178.
68. *Cruden R.W.* 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
69. *Schemske D.W.* 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. — Biotropica. 12(3): 169–181. <https://doi.org/10.2307/2387968>
70. *Bernardello L., Galetto L., Rodriguez I.G.* 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. — Bot. J. Linn. Soc. 114(3): 293–308. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01938.x>
71. *Ng S.C., Corlett R.T.* 2000. Comparative reproductive biology of the six species *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. — Can. J. Bot. 78(2): 221–229. <https://doi.org/10.1139/cjb-78-2-221>
72. *Charlesworth D.* 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds? — Nature. 338(6210): 21–22. <https://doi.org/10.1038/338021a0>
73. *Жгенту Л.П.* 1978. Апомиксис у видов рода *Raeonia*. — Вестн. Груз. бот. общ-ва АН ГССР. 7: 113–126.
74. *Шамров И.И.* 1995. Аберрантность семязачатков у *Raeonia lactiflora*: диагностика и возможные причины. — В сб.: Мат-лы. научн. конф. “Биологическое разнообразие. Интродукция растений”. СПб. С. 61–62.
75. *Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R.* 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annum* L. — Ann. Bot. 79(6): 687–693. <https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0398>
76. *Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В.* 2005. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). — Ботан. Журн. 90(10): 1499–1516.
77. *Анисимова Г.М.* 1997. Гетерогенность семян у *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). — В сб.: Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб. С. 8–9.
78. *Бутузова О.Г.* 2018. Особенности формирования семян у *Pulsatilla vulgaris* и *Helleborus niger* (Ranunculaceae) с доразвитием зародыша. — Бот. Журн. 103(3): 313–330. <https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
79. *Бабро А.А., Шамров И.И., Анисимова Г.М.* 2019. Развитие семени и семенное размножение рододендронов в условиях Санкт-Петербурга. — Научные труды Чебоксарского филиала Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. 13: 108–114.
80. *Найда Н.М.* 2000. Семенная продуктивность видов рода *Symphytum* L. (Boraginaceae). — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб: Мир и семья. Т. 3. С. 262–266.
81. *Augspurger C.K., Hogan K.P.* 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). — Amer. J. Bot. 70(7): 1031–1037. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb07903.x>
82. *Sedgley M.* 1989. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus). — Bot. Gaz. 150(3): 271–280. <https://doi.org/10.1086/337772>
83. *Ortega-Olivencia A., Devesa J.A.* 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17(6): 639–648. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00360.x>

Factors Reducing Seed Productivity in Flowering Plants

I. I. Shamrov^{a, b, *}

^aHerzen State Pedagogical University of Russia, Saint Petersburg, Russia

^bKomarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: ivan.shamrov@gmail.com

Abstract—The development of reproductive structures is influenced by various biogenic and abiogenic factors. They can cause various anomalies in microsporogenesis and lead to a decrease in pollen fertility. In multi-seeded fruits, aberrant ovules and seeds are often found in which various morphogenetic deviations are revealed: a change in the morphological type of ovule; disturbances of spatial and temporal coordination in the development of nucellus, integument, chalaza and funiculus; premature degeneration, absence or formation of additional structures. Degenerations can occur in archesporial cells, megasporocytes, megasporangia, and embryo sacs. In aberrant ovules, disturbances in the metabolite transport were detected. For their identification, rapid tests are proposed. Disturbances in the development of ovules and seeds can be caused by various factors leading to a decrease in seed productivity.

Keywords: aberrant ovules and seeds, structure, development, disturbances, seed productivity

ACKNOWLEDGMENTS

The research was carried out within the framework of the institutional research project “Structural-functional bases of development and adaptation in higher plants” (Komarov Botanical Institute of RAS, state registration № AAAA-A18-118031690084-9 – analysis of literature and original data), and “Study and conservation of plant biological diversity” (Herzen State Pedagogical University of Russia, № 34.29.01 - writing of paper text).

REFERENCES

1. *Levina R.E.* 1981. Reproductive biology of seed plants. Review of the problem. Moscow. 96 p. (In Russian)
2. *Shamrov I.I.* 2005. Metabolite transport and possible reasons of aberrant ovule arising. — *Botanicheskii Zhurnal.* 90(11): 1651–1675. (In Russian)
3. *Shamrov I.I.* 2008. Ovule of flowering plants: structure, functions, origin. Moscow. 356 p. (In Russian)
4. *Anisimova G.M.* 2016. Anther structure, microsporogenesis and pollen grain in *Kalanchoe nyikae* (Crassulaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 101(12): 1378–1389. (In Russian)
<https://doi.org/10.1134/S0006813616120024>
5. *Shakina T.N.* 2007. Cytoembryological specific character of propagation system of species of *Poa* L. (*P. pratensis* L., *P. chaixii* Vill., *P. badensis* Haenke): Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. Saratov. 18 p. (In Russian)
6. *Yudakova O.I.* 2008. Microsporogenesis peculiarities in apomictic *Poa pratensis* L. (Poaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 93(2): 299–303. (In Russian)
7. *Yudakova O.I., Shishkinskaya N.A.* 2008. Embryology peculiarities of apomictic cereals. Saratov. 105 p. (In Russian)
8. *Sladkov A.N.* 1989. Microspore tetrad types of flowering plants. — *Bull. Moscow Soc. of Naturalists. Otd. Biol.* 94(6): 48–52. (In Russian)
9. *Penet L.* 2012. Premeiotic microsporocyte cell shape influences shape of tetrad during microsporogenesis. — *Int. J. Plant Sci.* 173(4): 375–381.
<https://doi.org/10.1086/664716>
10. *Skazkin F.D.* 1971. Critical period in plants relating to water deficit in the soil. Leningrad. 80 p. (In Russian)
11. *Spytsin I.P.* 1994. Genetics, cytology, embryology of cherry-tree. Ecology. Tambov. 107 p. (In Russian)
12. *Saini H.S., Lalonde S.* 1998. Injuries to reproductive development under water stress, and their consequences for crop productivity. — *J. Crop Product.* 1: 223–248.
https://doi.org/10.1300/J144v01n01_10
13. *Saini H.S., Westgate M.E.* 2000. Reproductive development in grain crops during drought. — *Advances in Agronomy.* 68: 59–96.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60843-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60843-3)
14. *Nemeč B.* 1898. Über den Pollen der petaloiden Antheren von *Hyacinthus orientalis* L. — *Rozpr. Cs. Akad. Prag.* 7: 17–23.
15. *Shamrov I.I.* 1983. Anthecological investigation of three species of *Ceratophyllum* (Ceratophyllaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 68(10): 1357–1366. (In Russian)
16. *Fei J., Tan S., Zhang F., Hua L., Liao Y., Fang W., Chen F., Teng N.* 2016. Morphological and physiological differences between dehiscent and in dehiscent anthers of *Chrysanthemum morifolium*. — *J. Plant Res.* 129(6): 1069–1082.
<https://doi.org/10.1007/s10265-016-0854-8>
17. *Chauhan S.V.S., Gupta H.K.* 2006. Suppression of endothecium development by malformed tapetum in the anthers of chemically treated *Lens culinaris*. — *Phytomorphology.* 56(1–2): 10–16.
18. *Yandovka L.F., Shamrov I.I.* 2006. Pollen fertility of *Cerasus vulgaris* and *Cerasus tomentosa* (Rosaceae). — *Botanicheskii Zhurnal.* 91(2): 208–220. (In Russian)
19. *Gothandam K.M., Chung Y.-Y.* 2006. Influence of temperature in rice anther development. — In: *Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on Sexual Plant Repr.* Hungary, Budapest. P. 90.
20. *Batygina T.B.* 1987. Cereal grain. Atlas. Leningrad. 102 p. (In Russian)
21. *Shamrov I.I., Alimova G.K., Koudarov B.R., Dyachuk T.I., Nikiforova I.D., Batygina T.B.* 1992. Some morphogenetic aspects of secondary embryoidogeny (somatic embryogeny) in tissue culture. In: *Abstr. XIII Congr. Eucarpia, Angers, France.* P. 387–388.

22. Makrushin N.M. 1989. The basis of heterospermatology. Moscow. 288 p. (In Russian)
23. Anisimova G.M. 2000. Heterospermy. – In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg. Vol. 3. P. 279–286. (In Russian)
24. Guth C.J., Weller S.G. 1986. Pollination, fertilization and ovule abortion in *Oxalis magnifica*. – Amer. J. Bot. 73(2): 246–253.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb08527.x>
25. Kapralov M.V., Kuitlunina N.A. 2005. Reproductive biology of viviparous *Saxifraga cernua* in Ural. – Botanicheskii Zhurnal. 90(2): 227–233. (In Russian)
26. Tukey H.B. 1933. Embryo abortion in early-ripening varieties of *Prunus avium*. – Bot. Gaz. 94(3): 433–468.
<https://doi.org/10.1086/334322>
27. Mikesell J. 1990. Anatomy of terminal haustoria in the ovule of plantain (*Plantago major* L.) with taxonomic comparison to other angiosperm taxa. – Bot. Gaz. 151(4): 452–464.
<https://doi.org/10.1086/337845>
28. Palsler B.F., Rouse J.L., Williams E.G. 1990. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (Ericaceae). – Bot. Gaz. 151(1): 73–87.
<https://doi.org/10.1086/337807>
29. Noren C.O. 1908. Zur Kenntnis der Entwicklung von *Saxegothea conspicua* Lindl. – Svensk Bot. Tidskr. 2: 101–122.
30. Savchenko M.I. 1959. Abnormalities in ovule development of some flowering plants. – Botanicheskii Zhurnal. 44(6): 786–804. (In Russian)
31. Grundwag M., Fahn A. 1969. The relation of embryology to the low seed set in *Pistacia vera* (Anacardiaceae). – Phytomorphology. 19(3): 225–235.
32. Bradley M.V., Crane J.C. 1975. Abnormalities in seed development in *Pistacia vera* L. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 100: 461–464.
33. Shuraki Y.D., Sedgley M. 1996. Fruit development of *Pistacia vera* (Anacardiaceae) in relation to embryo abortion and abnormalities at maturity. – Austr. J. Bot. 44(1): 35–45.
<https://doi.org/10.1071/BT9960035>
34. Steyn E.M.A., Robbertse P.J., Smith D. 1993. An anatomical study of ovary-to-cuke development in consistently low-producing trees of the “Fuerte” avocado (*Persea americana* Mill.) with special reference to seed abortion. – Sex. Plant Reprod. 6(1): 87–97.
<https://doi.org/10.1007/BF00227653>
35. Hall I.V., Aalders L.E., Wood G.W. 1966. Female sterility in the common lowbush blueberry, *Vaccinium angustifolium* Ait. – Can. J. Gen. Cytol. 7: 296–299.
<https://doi.org/10.1139/g66-036>
36. Shamrov I.I., Anisimova G.M. 2003. Developmental abnormalities during ovule and seed formation in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae) under industrial pollution. – В сб.: Мат-лы IV Міжнар. наук. конфер. “Промислова ботаніка: стан та і перспективи розвитку”. Донецьк. Україна. С. 169–171.
37. Erdelská O. 1999. Successive tissue degeneration in unfertilized ovules of *Daphe arbuscula*. – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 163–167.
38. Bingham E.T., Hawkins-Pfeiffer J. 1984. Female sterility in alfalfa due to recessive trait retarding integument development. – Heredity. 75(3): 231–233.
<https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a109920>
39. Oryol L.I., Konstantinova L.N., Ogorognikova V.F., Vishnyakova M.A., Dzubenko N.I., Ivanov A.I., Kazachkovskaya E.B. 1985. Selection of *Medicago* plants with high fruitification of ovaries. Methodical recommendations. Leningrad. 35 p. (In Russian)
40. Ogorognikova V.F. 1989. Morphology of ovules and embryo sacs in *Trifolium pratense*. – Cytology and anatomy of cultivated plants. 124: 14–18. (In Russian).
41. Zimnitskaya S.A. 1992. Embryological peculiarities of *Trifolium trichocephalum* Bieb. и *Trifolium pannonicum* Jacq. under introduction in Middle Ural in connection with low seed productivity: Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. St. Petersburg. 20 c. (In Russian)
42. Kazachkovskaya E.B. 1992. Morphological manifestation of female sterility in *Medicago*. – In: Proc. XI Int. Symp. “Embryology and seed reproduction”, Leningrad, 1990. St. Petersburg. P. 256–257. (In Russian)
43. Polyushkina E.N. 1993. Development and structure of ovule/ embryo sac of fertile and sterile flowers of soya: Avtoref. dis. ... cand. biol. nauk. Ashgabat. 20 p. (In Russian)
44. Shamrov I.I. 1997. Ovule and seed development in *Paeonia lactiflora* (Paeoniaceae). – Botanicheskii Zhurnal. 82(6): 24–46. (In Russian)
45. Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R. 1992. Frequency distribution of seed number per fruit in plants: a consequence of the self-organizing process? – Curr. Sci. (India). 62(4): 359–365.
46. Briggs C.L., Westoby M., Selkirk P.M., Oldfield R.J. 1987. Embryology of early abortion due to limited material resources in *Pisum sativum* L. – Ann. Bot. 59(5): 611–619.
47. Vishnyakova M.A. 1991. Callose as an indicator of sterile ovules. – Phytomorphology. 41(3–4): 245–252.
48. Chudzik B., Śnieżko R. 1997. Testing the fertility in ovules of *Oenothera hookeri*, *Oe. brevistylis*-female sterile form, *Capsella bursa-pastoris* and *Sisymbrium loeselii* by induction of callose fluorescence. – Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 45(2–4): 283–288.
49. Chudzik B., Śnieżko R. 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe. mut. brevistylis* – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 41: 119–129.
50. Chudzik B., Śnieżko R. 2003. Calcium ion presence as trait of receptivity in tenuinucellar ovules of *Galanthus nivalis* L. – Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 45(1): 133–141.
51. Pimienta E., Polito V.S. 1982. Ovule abortion in “Nonpareil” almond (*Prunus dulcis* [Mill.] D. A. Webb). – Amer. J. Bot. 69(6): 913–920.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1982.tb13335.x>
52. Satina S., Rappaport J., Blakeslee A.F. 1950. Ovular tumors connected with incompatible crosses in *Datura*. – Amer. J. Bot. 37: 576–586.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1950.tb11046.x>
53. Rietsema J., Satina S., Blakeslee A.F. 1954. On the nature of embryo inhibitor in ovular tumors of *Datura*. – Proc. Nat. Acad. Sci. Wash. 40: 424–431.
<https://doi.org/10.1073/pnas.40.6.424>
54. Arathi H.S., Ganeshaiyah K.N., Uma Shaanker R., Hegde S.G. 1999. Seed abortion in *Pongamia pinnata*

- (Fabaceae). — Amer. J. Bot. 86(5): 659–662.
<https://doi.org/10.2307/2656574>
55. Bawa K.S., Webb C.J. 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. — Amer. J. Bot. 71(5): 736–751.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1984.tb14181.x>
56. Horovitz A., Meiri L., Beiles A. 1976. Effects of ovule position in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. — Bot. Gaz. 137(3): 250–254.
<https://doi.org/10.1086/336866>
57. Link A.J. 1961. The morphological development of the fruit of *Pisum sativum* var. Alaska. — Phytomorphology. 11(1): 79–84.
58. Mogensen H.L. 1975. Ovule abortion in *Quercus* (Fagaceae). — Amer. J. Bot. 62(2): 160–165.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1975.tb14047.x>
59. Chelak V.R. 1998. Peculiarities of pollination/ fertilization and seed formation in oak-three in connection of fruitification in oak forest of Moldavia. — In: Abstr. II (X) symposium of RBO “Problems of botany on borders of XX–XXI centuries”. St. Petersburg, Vol.1. P. 139–140. (In Russian)
60. Titova G.E., Zakharova A.A. 2000. Adaptive possibilities and reproductive strategy in Trapaceae. — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg, V. 3. P. 451–469. (In Russian)
61. Titova G.E., Shamrov I.I., Zakharova A.A. 1997. Ovule and seed development in *Trapa natans* L. in connection with the specific embryo sac structure, absence of endosperm and pseudomonocotyly. — Bull. Polish. Acad. Sci. 45(2–4): 81–92.
62. Mäkelä P., McLaughlin J.E., Boyer J.S. 2005. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize. — Ann. Bot. 96(5): 939–949.
<https://doi.org/10.1093/aob/mci246>
63. Jäger K., Fábíán A., Barnabás B. 2006. Effect of heat stress and water deficit on embryo development in wheat (*Triticum aestivum* L.). — In: Book of Abstr. XIXth Int. Congr. on sexual plant repr. Hungary, Budapest. P.74–75.
64. López-Almansa J.C., Yeung E.C., Gil L. 2004. Abortive seed development in *Ulmus minor* (Ulmaceae). — Bot. J. Linn. Soc. 145: 455–467.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00297.x>
65. Niklas K.J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? — Biol. Rev. 79(4): 871–889.
<https://doi.org/10.1017/S1464793104006499>
66. Cruden R.W. 1976a. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion — preliminary evidence of ecotypic adaptation. — Ann. Missouri Bot. Gard. 63(2): 277–289.
<https://doi.org/10.2307/2395306>
67. Cruden R.W. 1976b. Fecundity as a function of nectar production and pollen-ovule ratios. — In: Variation, breeding and conservation of tropical forest trees / Ed. Burley J. New York: Academic Press. P.171–178.
68. Cruden R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. — Evolution. 31(1): 32–46.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
69. Schemske D.W. 1980. Floral ecology and hummingbird pollination of *Combretum farinosum* in Costa Rica. — Biotropica. 12(3): 169–181.
<https://doi.org/10.2307/2387968>
70. Bernardello L., Galetto L., Rodriguez I.G. 1994. Reproductive biology, variability of nectar features and pollination of *Combretum fruticosum* (Combretaceae) in Argentina. — Bot. J. Linn. Soc. 114(3): 293–308.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1994.tb01938.x>
71. Ng S.C., Corlett R.T. 2000. Comparative reproductive biology of the six species *Rhododendron* (Ericaceae) in Hong Kong, South China. — Can. J. Bot. 78(2): 221–229.
<https://doi.org/10.1139/cjb-78-2-221>
72. Charlesworth D. 1989. Why do plants produce so many more ovules than seeds? — Nature. 338(6210): 21–22.
<https://doi.org/10.1038/338021a0>
73. Zhgenti L. P. 1978. Apomixis in species of *Paeonia*. — Vestn. Grus. Bot. obshch AN GSSR. 7: 113–126. (In Russian)
74. Shamrov I.I. 1995. Abberant ovules in *Paeonia lactiflora*: diagnostics and possible reasons. — In: Proc. Sci. Conf. “Biological diversity. Introduction of plants”. St. Petersburg. P. 61–62. (In Russian)
75. Marcelis L.F.M., Baan Hofman-Eijer L.R. 1997. Effects of seed number on competition and dominance among fruits in *Capsicum annuum* L. — Ann. Bot. 79(6): 687–693.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1997.0398>
76. Anisimova G.M., Shamrov I.I., Yakovleva O.V. 2005. Ovule, seed and heterospermy in *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae). — Botanicheskii Zhurnal. 90(10): 1499–1516. (In Russian)
77. Anisimova G.M. 1997. Heterogeneity of seeds in *Vaccinium myrtillus* (Ericaceae). — In: Proc. Intern. Conf. Anat. and Morphol. Plants. St. Petersburg. P. 8–9. (In Russian)
78. Butuzova O.G. 2018. Peculiarities of seed formation in *Pulsatilla vulgaris* and *Helleborus niger* (Ranunculaceae) with embryo postdevelopment. — Botanicheskii Zhurnal. 103(3): 313–330.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618030031>
79. Babro A.A., Shamrov I.I., Anisimova G. M. 2019. Seed development and seed propagation of *Rhododendron* species in St. Petersburg. — Proc. Cheboksary branch of Tsytsyn Main Bot. Garden of RAS. 13: 108–114. (In Russian)
80. Nayda N.M. 2000. Seed productivity in *Symphytum* L. (Boraginaceae). — In: Embryology of flowering plants. Terminology and concepts. St. Petersburg, Vol. 3. P. 262–266. (In Russian)
81. Augspurger C.K., Hogan K.P. 1983. Wind dispersal of fruits with variable seed number in a tropical tree (*Lonchocarpus pentaphyllus*: Leguminosae). — Amer. J. Bot. 70(7): 1031–1037.
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb07903.x>
82. Sedgley M. 1989. Ovule and seed development in *Eucalyptus woodwardii* Maiden (Symphyomyrtus). — Bot. Gaz. 150(3): 271–280.
<https://doi.org/10.1086/337772>
83. Ortega-Olivencia A., Devesa J.A. 1997. Seed set and germination in some wild species of *Vicia* from SW Europe (Spain). — Nord. J. Bot. 17(6): 639–648.
<https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1997.tb00360.x>

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ РЕСУРСОВ *BETULA PENDULA* VAR. *CARELICA* (BETULACEAE)

© 2020 г. Л. В. Ветчинникова^{1, *}, А. Ф. Титов^{2, 3}

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

²Институт биологии ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”, г. Петрозаводск, Россия

³Отдел комплексных научных исследований ФИЦ “Карельский научный центр Российской академии наук”, г. Петрозаводск, Россия

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

Поступила в редакцию 18.07.2019 г.

После доработки 23.10.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

На основании собственных и литературных данных обобщены и систематизированы сведения, касающиеся влияния антропогенных факторов на состояние ресурсов карельской березы (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti). Показано, что в Карелии – на территории, где сосредоточена подавляющая их часть в России – она оказалась среди наиболее пострадавших от антропогенных воздействий древесных растений. Кратко описаны особенности структуры популяций карельской березы, негативные антропогенные воздействия (рубки деревьев, агротехнические мероприятия и др.), которые оказали отрицательное влияние на их численность и структуру. Подчеркивается, что их последствия до сих пор не преодолены. Анализируется также влияние позитивных антропогенных воздействий (организация особо охраняемых природных территорий и лесных культур и др.) на сохранение и/или восстановление генофонда карельской березы. На основании рассмотренных данных сделан вывод, что наиболее перспективной формой сохранения и воспроизводства ресурсов карельской березы на современном этапе является развитие ее плантационного выращивания с использованием современных биотехнологий.

Ключевые слова: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, структура популяций, негативное и позитивное воздействие антропогенных факторов, состояние ресурсов, воспроизводство численности и генофонда

DOI: 10.31857/S0033994620010082

Расширение и интенсификация хозяйственной деятельности, осуществляемой человеком, почти всегда, включая настоящее время, сопровождается усилением антропогенного воздействия на природу и ухудшением экологической ситуации на значительных по площади территориях. Осознание данного факта и понимание масштаба негативных последствий этого для человека привело в XX в. к выработке определенного набора мер и действий, которые составили содержательную основу различных международных, национальных и региональных природоохранных программ, а также нормативно-правовых актов, направленных на сохранение и/или восстановление природной среды и биоразнообразия. Благодаря этому стало возможным говорить не только о негативном, но и позитивном антропогенном воздействии на природу в целом и ее отдельные компоненты (биологические объекты или природные комплексы), особенно те, которые считаются наиболее ценными и/или уникальными. Одним из та-

ких объектов является карельская береза *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, которая в силу особой ценности ее древесины активно эксплуатируется человеком уже многие годы (не менее 500 лет) и в то же время вследствие своих биологических особенностей характеризуется низким уровнем естественного восстановления [1]. Ареал карельской березы носит ограниченный и фрагментированный характер и приурочен к определенным природно-климатическим условиям, которые исторически сложились исключительно на территориях, находящихся в северо-западной части континентальной Европы [2–4].

В России подавляющая часть ресурсов карельской березы в настоящее время находится на территории Республики Карелия [5–7]. Помимо Карелии, единичные экземпляры карельской березы в природных условиях можно встретить в Смоленской, Владимирской, Псковской и, возможно, в Костромской областях. В других регионах России,

где она произрастала ранее, в настоящее время карельская береза или реинтродуцирована как, например, в Ленинградской области, или, что не исключено, уже вообще отсутствует (Ярославская, Калужская, Брянская, Новгородская области). В силу этого именно в Карелии карельская береза всегда была и остается предметом особого внимания. В настоящей работе, основываясь на собственных и литературных данных, нами принята попытка их обобщения и систематизации с целью выявления особенностей структуры популяций карельской березы, а также негативного или позитивного влияния тех или иных антропогенных факторов на состояние ее ресурсов в Карелии и, соответственно, в России.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Как было сказано выше, ареал карельской березы соответствует определенным природно-климатическим условиям и при этом перекрывается с ареалами березы повислой *Betula pendula* Roth и березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. Отметим, что вопросам экологии березы повислой и березы пушистой, являющихся лесообразующими видами, посвящено довольно большое количество работ, но лишь недавно появилась публикация, посвященная их ценологическому распределению и экологическим предпочтениям на территории центральной России [8]. На основании 1414 геоботанических описаний (53 группы ассоциаций) показано, что береза повислая и береза пушистая значительно различаются по отношению к факторам влажности, освещенности, трофности, требовательностью к азотному питанию. В частности, береза повислая предпочитает более сухие, затененные и менее богатые азотом местообитания по сравнению с березой пушистой. При этом береза пушистая является более эвритопным видом, так как охватывает почти 85% фитоценологического пространства, а береза повислая — около 72%. Эти данные позволили сделать вывод о том, что эти два широко распространенных вида — береза повислая и береза пушистая — хотя и имеют в значительной степени перекрывающиеся синэкологические ареалы, но четко различаются по синэкологическим оптимумам.

Карельская береза по таксономическому статусу считается разновидностью березы повислой, однако по сравнению с последней имеет локальный и ограниченный ареал исключительно на территории стран Балтийского региона (в широком смысле его понимании) [9]. Изучение карельской березы в местах естественного произрастания на территории России (Республика Карелия, Ленинградская и Смоленская области), Финляндии, Швеции, Дании, Германии, Латвии, Литве, Польше и Республике Беларусь, позволили

нам выявить ряд важных особенностей структуры ее природных популяций.

Карельская береза не образует лесов, произрастает одиночно или небольшими группами, как правило, изолированными друг от друга. К настоящему времени количество сохранившихся растений карельской березы в одних популяциях исчисляется единицами, а в других — несколькими десятками и редко сотнями, т.е. ресурсы ее весьма ограничены (табл. 1). Более того, за последние десятилетия в границах всего ареала произошло резкое снижение плотности ее популяций, обусловленное не только уменьшением общей численности деревьев, но и занимаемой ими площади (табл. 2). В связи с ограниченностью и локальностью произрастания карельская береза в настоящее время считается редким растением. В соответствии с Красной книгой Российской Федерации и Красного списка МСОП (Международный союз охраны природы) [41] она отнесена к категории 2(EN), т.е. к числу исчезающих, находящихся в опасном состоянии видов (Endangered) [42, 43].

В лесных ценозах карельская береза занимает довольно узкую и специфическую экологическую нишу. Места произрастания карельской березы, как правило, соответствуют опушкам леса и берегам водоемов (~70%), бывшим пашням и пастбищам (~20%). Отдельные деревья и небольшие группы встречаются вдоль придорожной полосы (~10%). При оценке по шкале “освещенность—затенение” она располагается преимущественно в открытых или полукрытых местообитаниях. Известно о внутривидовых взаимоотношениях деревьев карельской березы между собой и с сопутствующими породами, которые существенно влияют на ростовые и формообразовательные процессы, репродукцию и даже продолжительность ее жизни. Установлено, что при высокой плотности насаждений карельская береза до появления признаков узорчатости растет интенсивно и не уступает по высоте березе повислой [44]. Но через 10–15 лет, по мере формирования узорчатой древесины, она снижает темпы роста и переходит в подчиненный ярус, поскольку наблюдается смыкание крон рядом растущих безузорчатых особей или сопутствующих пород [7]. По мере затенения постепенно прекращается и формирование узорчатой текстуры в древесине. К 25–30-ти годам карельская береза не выдерживает конкуренцию с другими более быстрорастущими листовыми породами и, как правило, находится в угнетенном состоянии и даже отмирает. Поэтому в сообществах она предпочитает занимать крайнее относительно конкурентов или пограничное с открытым пространством местоопложение, а в случае усиления фитоценологического влияния для нее характерно изгибание ствола в сторону открытого пространства, что не свойственно березе повислой и березе пушистой.

Таблица 1. Численность популяций *Betula pendula* var. *carelica* в разных частях ее ареала
Table 1. The number of *Betula pendula* var. *carelica* populations in different parts of its range

Страна Country	Количество деревьев, площадь насаждения Number of trees, area	Источник сведений Source of information
Северная Европа Northern Europe		
Финляндия Finland	Единичные Occasional	Heikinheimo, 1951 [10]; Kosonen et al., 2004 [11]
	~100 шт. ~100 ind.	Hagqvist, Mikkola, 2008 [12]; Ветчинникова и др., 2013 [7] Hagqvist, Mikkola, 2008 [12]; Vetchinnikova, 2013 [7]
Швеция Sweden	Единичные Occasional	Johnsson, 1951 [13]; Lindquist, 1954 [14]
	125 шт., 0.5 га 125 ind., 0.5 ha	Martinsson, Vetchinnikova, 1999 [15]
	87 шт. 87 ind.	Emanuelsson, 1999 [16]; Побирушко и др., 1999 [17] Emanuelsson, 1999 [16]; Pobirushko et al., 1999 [17]
	~200 шт. ~200 ind.	Ветчинникова и др., 2013 [7] Vetchinnikova, 2013 [7]
Норвегия Norway	Единичные Occasional	Ruden, 1954 [18]; Hodnebrog, 1996 [19]
Дания Denmark	2	Rönne, 2005, устное сообщение Rönne, 2005, oral communication
	Только в культуре Only in the culture	Ветчинникова и др., 2013 [7] Vetchinnikova, 2013 [7]
Центральная Европа Central Europe		
Польша Poland	8.5 га 8.5 ha	Scholz, 1963 [20]
	Единичные Occasional	Jakuszewski, 1970 [21]
	~100 шт. ~100 ind.	Piroznikow, 2015, устное сообщение Piroznikow, 2015, oral communication
Словакия Slovakia	Единичные Occasional	Scholz, 1963 [20]; Pagan, Paganová, 1994 [22]
Германия Germany	Единичные Occasional	Scholz, 1963 [20]
Чехия Czech	Единичные Occasional	Hejtmanek, 1957 [23]; Vaclav, 1961 [24]
Восточная Европа Eastern Europe		
Эстония Estonia	~100 шт. ~100 ind.	Sibul, 2011 [25]
Латвия Latvia	~400 шт. ~400 ind.	Сакс, Бандер, 1970, 1973, 1974 [26–28]; Бандер, 1959 [29]; Кундзиньш и др., 1972 [30] Saks, Bander, 1970, 1973, 1974 [26–28]; Bander, 1959; Kundzins et al., 1972 [30]

Таблица 1. Окончание

Страна Country	Количество деревьев, площадь насаждения Number of trees, area	Источник сведений Source of information
	Единичные Occasional	Наши данные, 2015 Our data, 2015
Литва Lithuania	Единичные Occasional	Vailionis, 1935 [31]; Сакс, Бандер, 1973 [27]; Наши данные, 2015 Vailionis, 1935 [31]; Saks, Bander, 1973, [27] Our data, 2015
Беларусь Belarus	~ 10 га ~ 10 ha	Соколов, 1959 [32]; Любавская, 1966 [33] Sokolov, 1959 [32]; Lyubavskaya, 1966 [33]
	~ 40 тыс. шт. ~ 40000 ind.	Побирушко, 1992 [34]; Ветчинникова и др., 2013 [7] Pobirushko, 1992 [34]; Vetchinnikova, 2013 [7]
Украина Ukraine	Единичные Occasional	Соколов, 1950 [5] Sokolov, 1950 [5]
	>1000 шт. >1000 ind.	Тарасевич, 2011 [35] Tarasevich, 2011 [35]
Россия Russia		
Республика Карелия Republic of Karelia	>5 тыс шт. >5000 ind.	Соколов, 1950 [5] Sokolov, 1950 [5]
	~1700 шт. ~1700 ind.	Ветчинникова и др., 2013 [7] Vetchinnikova, 2013 [7]
Ленинградская область Leningrad region	Единичные (occasional)	Соколов, 1950 [5] Sokolov, 1950 [5]
	Только в культуре Only in culture	Наши данные, 2017 Our data, 2017
Костромская область Kostroma region	58 шт. 58 ind.	Багаев, 1963 [36] Bagaev, 1963 [36]
Смоленская область Smolensk region	Единичные Occasional	Соколов, 1975 [37] Sokolov, 1975 [37]
	>900 шт. >900 ind.	Евдокимов, 1978 [38] Evdokimov, 1978 [38]
	~400 шт. ~400 ind.	Глушенко, 1988, устное сообщение Glushenko, 1988, oral communication
	14 шт. 14 ind.	Наши данные, 2018 Our data, 2018
Владимирская область Vladimir region	~230 шт., 15 га ~230 ind., 15 ha	Шапкин и др., 1996 [39] Shapkin et al., 1996 [39]
Псковская область Pskov region	~450 шт. ~450 ind.	Николаева, Воробьев, 2016 [40] Nikolaeva, Vorobyov, 2016 [40]
Ярославская область Yaroslavskaaya oblast	Единичные Occasional	http://www.plantarium.ru/page/image/id/222946.html

Результаты исследований свидетельствуют об отсутствии приуроченности карельской березы к определенному типу почв [5, 10, 11, 45–47]. Вероятно, это связано с тем, что почвенное питание у

нее, как и у большинства видов березы, осуществляется преимущественно за счет экотрофной микоризы, которая, как известно, не является видоспецифичной для отдельных древесных пород.

Таблица 2. Площадь, количество деревьев и плотность популяций на примере ботанических заказников *Betula pendula* var. *carelica*, расположенных на территории Республики Карелия

Table 2. Area, number of trees and population density by the example of the botanical nature reserves of *Betula pendula* var. *carelica* located in the Republic of Karelia

Показатель Indicator	Ботанические заказники Botanical nature reserve					
	“Анисимовщина” “Anisimovshchina”		“Каккоровский” “Kakkorovski”		“Спасогубский” “Spasogubskiy”	
	1976 г.*	2005 г.	1976 г.*	2005 г.	1976 г.*	2005 г.
Площадь, га Area, ha	5.7	4.4	26	26	8.3	4.9
Количество деревьев, шт. Number of trees	2168	1639	608	30	375	4
Плотность популяции, число особей на га Population density, ind./ha	380.4	372.5	23.4	1.2	45.2	0.8

Примечание. * – данные Петрозаводской лесосеменной станции.

Note. * – data from the Petrozavodsk forest seed orchard.

Хотя показано, что насыщенность ризосферы микробным населением у карельской березы в 2.5 раза выше, чем у березы повислой [48]. Относительно невысокая требовательность карельской березы к почвенным условиям в местах менее благоприятных для других древесных пород, объясняется, по всей видимости, ее низкой фитосенотической конкурентоспособностью и необходимостью поиска незанятых ниш, причем с достаточно высокой освещенностью [7, 20, 34, 49, 50]. На плодородных почвах она также хорошо растет и развивается, но только при условии отсутствия конкуренции с другими древесными породами [12].

В популяциях карельской березы преобладают средневозрастные (g_2) и старые генеративные (g_3) деревья. На протяжении всего ареала зафиксированы постгенеративные: субсенильные (ss) и даже сенильные (s) особи. Виргинильные (v) и молодые генеративные (g_1) встречаются, но очень редко, поэтому естественное возобновление в границах ареала выражено слабо. Однако средний возраст и общий биологический цикл ее развития в благоприятных условиях примерно соответствует большинству основных видов рода *Betula* (100–140 лет) и является не столь коротким, как считалось ранее (50–60 лет) [51, 52].

Карельская береза характеризуется высоким уровнем полиморфизма и индивидуальной изменчивостью по целому ряду анатомо-морфологических признаков, включая текстуру древесины (от едва заметной волнистости волокон до ярко выраженной), форму роста (от деревьев до кустарников), тип поверхности ствола (от ребристого до шаровидноутолщенного) независимо от

условий и места ее произрастания. Это, прежде всего, отражает биологические особенности данной древесной породы, придает ей дополнительную пластичность и расширяет возможности ее существования в различных экологических условиях. В границах ареала среди жизненных форм преобладает форма дерева. Это довольно крупные растения с четко выраженным главным стволом, часто разветвленным. Высота их может составлять от 1–3 м до 20–25 м, диаметр – от 2–5 см до 20 и даже 45–50 см и более.

Карельская береза, подобно всем представителям рода *Betula*, относится к анемофильным растениям и размножается преимущественно семенами. При высокой концентрации деревьев (например, в специальных теплицах или при контролируемом опылении) доля растений с ярко выраженными признаками, характерными для карельской березы, составляет в потомстве 90% и более. Это говорит об устойчивом характере наследования узорчатости в древесине при семенном размножении карельской березы и, более того, дает основания для предположения об ее генетической обособленности от березы повислой. В условиях же, когда плотность природных популяций карельской березы уже существенно снизилась, при свободном опылении и скрещивании с березой повислой или березой пушистой в потомстве количество особей с узорчатой древесиной резко уменьшается и может составлять всего 2–3%, редко достигая 25% или чуть выше. При вегетативном размножении (порослью, отводками), которое слабо выражено у карельской березы, рисунок

Таблица 3. Количество срубленных стволов* *Betula pendula* var. *carelica* и объемы их древесины в разных лесхозах Республики Карелия (в период с 1994 по 2007 гг.) (По данным Госкомитета Республики Карелия по лесопромышленному комплексу, 2007)

Table 3. The number of felled stems* of *Betula pendula* var. *carelica* and their wood volumes in different forest management enterprises of the Republic of Karelia (from 1994 to 2007) (According to the State Committee of the Republic of Karelia on Forest Industry, 2007)

Лесхоз Forest management enterprise	Количество стволов Number of stems	Объем древесины, м ³ Wood volume, m ³
Заонежский Zaonezhskiy	704	98
Спасогубский Spasogubskiy	70	23
Прионежский Prionezhskiy	320	18
Ладвинский Ladvinskiy	283	~16
Всего Total	1377	~155

Примечание. * С учетом многоствольных деревьев.

Note. * Including multi-stemmed trees.

узорчатой древесины в потомстве сохраняется и соответствует текстуре материнских растений.

Таким образом, из всего вышеизложенного следует, что особенности структуры популяций карельской березы обусловлены целым рядом причин, в том числе и характерным для нее синэкологическим оптимумом, а также стремлением занять свободные экологические ниши. С другой стороны, ее низкая конкурентоспособность вкупе с многочисленными неконтролируемыми рубками привели к настоящему времени к значительному сокращению ее численности и существенному обеднению ее генофонда.

ВЛИЯНИЕ НЕГАТИВНЫХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА РЕСУРСЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

Массовые и выборочные рубки. К негативным антропогенным воздействиям в отношении ресурсов карельской березы прежде всего следует отнести массовые и выборочные рубки, зачастую носящие неконтролируемый характер. Известно, что в районах ее произрастания местное население в течение длительного времени использовало оригинальную и прочную древесину для изготовления различных столярно-токарных изделий и мебели, а также отделочных работ. При этом более высокие и крупные по диаметру стволы употреблялись на изготовление досок и фанеры, а короткоствольные и кустообразные (но обладающие более насыщенной текстурой) — для предметов домашнего обихода. Например, в 1930 г. в Петровском районе (ныне — Кондопожский район) Карелии однократно произвели заготовку 5500 кг

древесины карельской березы, ориентированную на вывоз за пределы республики [53]. Позднее, в 1935 г. в Заонежском районе была организована и действовала на постоянной основе специальная артель-школа “Карельская береза” по изготовлению различных кустарно-художественных изделий и мебели. Добавим, что древесина карельской березы благодаря свилеватости (изогнутости) волокон горит по сравнению с обычной березой дольше и дает больше тепла, поэтому нередко использовалась местным населением в качестве дров.

Непоправимый ущерб карельской березе был нанесен в годы Великой Отечественной войны и временной финской оккупации: интенсивные рубки в этот период привели к значительному сокращению ее численности (хотя оценить это количественно из-за отсутствия соответствующих документов сложно). Особенно сильно при этом пострадали семенные участки в бывших тогда Заонежском, Петровском, Шелтозерском, Ведлозерском и Пряжинском районах Карелии, где наилучшие по высоте и текстуре древесины семенные деревья были вырублены и вывезены в Финляндию [5, 11].

Новая большая волна рубок была зафиксирована в начале 90-х годов, когда из-за повышенного внимания к карельской березе резко возросло браконьерство и объемы незаконных рубок. По официальным данным только за период 1994–2003 гг. на территории Карелии было вырублено около 1.5 тысяч деревьев различных форм роста и узорчатости (табл. 3). К примеру, были утрачены все плюсовые деревья на территории Петрозаводского лесопитомника “Вилга” и в отобранном ранее плюсовом насаждении (вблизи д. Шуньга За-

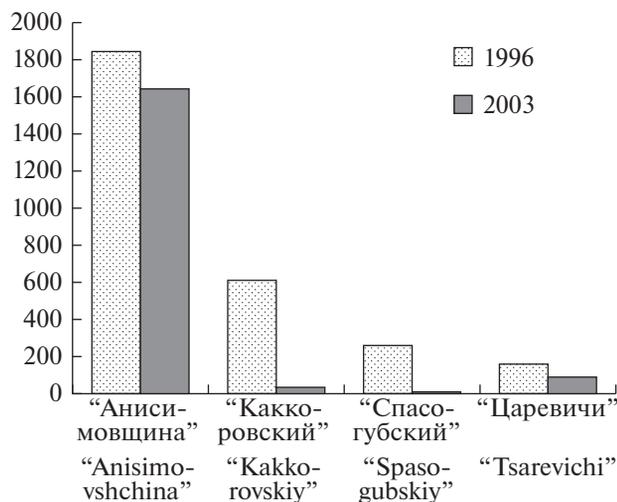


Рис. 1. Изменение численности деревьев *Betula pendula* var. *carelica* в ботанических заказниках Республики Карелия в период с 1996 по 2003 гг. По горизонтали – ботанические заказники; по вертикали – количество деревьев.

Fig. 1. Changes in the number of *Betula pendula* var. *carelica* stems in the botanical nature reserves of the Republic of Karelia between 1996 and 2003. X-axis – botanical nature reserve; y-axis – number of trees.

онежского района), частично – на Петрозаводской лесосеменной плантации (ЛСП), архиве клонов [54], на территории Государственного природного заказника “Кижский”. В этот же период уничтожена значительная часть деревьев в ботанических заказниках “Анисимовщина” (197 из 1836) и “Береза карельская у деревни Царевичи” (70 из 163), а ботанические заказники “Каккоровский” и “Спасогубский” оказались, по сути, на грани полного исчезновения (рис. 1). В целом общая площадь ботанических заказников карельской березы сократилась с 40.4 до 36.4 га, но самое главное, в естественных условиях численность деревьев в Карелии в целом упала более чем в 2 раза – с 3957 до 1703 (по данным инвентаризации 1976 и 2005 годов соответственно).

Таким образом, рубки карельской березы, зафиксированные на территории Карелии в разные годы только в 20-ом столетии, носящие по большей части несанкционированный характер, оказали наибольшее негативное влияние не только на численность, но и качественный состав ее популяций [55]. Сегодня природные популяции карельской березы представлены преимущественно деревьями со слабо выраженной узорчатой текстурой древесины или измененной формой роста, сформированной порослевыми побегими вокруг пней, оставшихся от спиленных или срубленных деревьев. Как уже отмечалось, большинство деревьев по своему возрасту (80 лет и более) находится на поздней генеративной и даже постгенеративной стадиях развития [3]. Вероят-

но, этим, наряду с другими причинами, обусловлено и фактически полное отсутствие у карельской березы жизнеспособного подроста, что ведет к обеднению генофонда и в дальнейшем грозит его полной деградацией.

Агротехнические мероприятия. Судя по разным источникам, отрицательное влияние на ресурсы карельской березы могли оказать и некоторые виды агротехнических мероприятий такие, например, как подсечно-огневое земледелие или обработка территорий, используемых в хозяйственных целях, ядохимикатами. В частности, подсечно-огневое земледелие (одна из примитивных ранних систем земледелия лесной зоны, основанная на выжигании леса и посадке на этом месте сельскохозяйственных растений) сохранялось местами в Северной Европе до XVII–XIX вв. В Карелии к началу 30-х годов 20-го столетия подсечная система земледелия еще использовалась в Сегозерском, Петровском, Кондопожском, Заонежском и Шелтозерском районах [56], т.е. в местах наибольшего распространения карельской березы. Заметим также, что пожары, с одной стороны, оказывали на карельскую березу также, как и на другие виды деревьев губительное влияние, а с другой – отчасти способствовали ее расселению [2, 57].

Выявлены и другие случаи отрицательного влияния агротехнических мероприятий на состояние природных ресурсов карельской березы. Так, в 1968 г. в Карелии при обработке сенокосных угодий гербицидами их воздействию подверглись прилегающие к ним леса, в результате значительно пострадала популяция карельской березы, расположенная в прибрежной зоне оз. Мунозеро (на площади 274 га погибло 125 деревьев), находящегося в Кондопожском районе.

ВЛИЯНИЕ ПОЗИТИВНЫХ АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЙ НА РЕСУРСЫ КАРЕЛЬСКОЙ БЕРЕЗЫ

К позитивным мерам, направленным на сохранение и/или восстановление численности популяций и генофонда карельской березы можно отнести следующие: придание ей статуса особо охраняемого биологического объекта; создание особо охраняемых природных территорий (ООПТ) (включая заповедники и ботанические заказники), организация хозяйств, специализирующихся на разведении карельской березы, и лесных культур; выявление плюсовых (лучших) деревьев и создание на их основе плантаций, развитие и внедрение в практику новых биотехнологий, а также расширение работ по интродукции карельской березы в другие регионы.

Рассмотрим более подробно результаты такого рода деятельности и попробуем оценить их роль в

сохранении и/или восстановлении ресурсов карельской березы.

Статус особо охраняемого биологического объекта и создание ООПТ. В силу ограниченности ресурсов карельской березы и локальности ее произрастания в ряде стран, включая Россию, неоднократно поднимался вопрос о необходимости ее охраны. Так, в 1939 г. вышло специальное постановление Совета народных комиссаров Карельской АССР, в котором она была объявлена особо охраняемой породой. Были запрещены рубки карельской березы, начаты работы по ее инвентаризации и воспроизводству. Заметим, что даже ее санитарные рубки на тот период без специального разрешения Совета Министров Карельской АССР не проводились. В 1985 и 2007 годах карельская береза была включена в 1-е [58] и последнее (3-е) издание Красной книги Республики Карелия с категорией, соответствующей исчезающим, находящимся в опасном состоянии видам [42]. Однако во 2-м издании Красной книги [59] из-за отсутствия таксономического статуса вида она не приводится. В 2010 г. она включена в Красную книгу Владимирской области. Кроме того, карельская береза неизменно входит в перечень видов (пород) деревьев и кустарников, заготовка древесины которых в России запрещена.

В середине прошлого века для сохранения и поддержания генетического разнообразия карельской березы был организован ряд ООПТ [60]. Так, во Владимирской области в 6 км юго-западнее г. Коврова в 1980 г., на землях лесного фонда Ковровского лесничества, создан памятник природы регионального значения “Карельская береза” общей площадью 15 га (охранная зона – 50 га). Карельская береза произрастает здесь единично или небольшими группами. Общее количество деревьев составляет менее 100 в возрасте 60–80 лет и более. Наибольшие ресурсы в России, как уже отмечалось, в настоящее время находятся на территории Карелии, и они обеспечивают здесь сохранение и охрану более 90% ресурсов карельской березы (табл. 4). При этом большая часть деревьев (95%) оказалась сосредоточенной в четырех ботанических заказниках регионального значения: в “Анисимовщине”, “Каккоровском”, “Спасогубском” и “Береза карельская у деревни Царевичи”, которые суммарно занимают не более 0.01% от общей площади всех ООПТ, созданных с участием карельской березы [3, 4]. Заметим также, что первые три ботанических заказника соответствуют по своему местоположению ранее существовавшим природным популяциям карельской березы, описанным еще в 50-е годы [5], а четвертый – создан искусственно в 1934 г. в Прионежском районе под руководством и при непосредственном участии первого в России исследователя карельской березы Н.О. Соколова.

Во второй половине XX в. в Карелии, кроме того, были организованы и до сих пор функционируют территории специального назначения – Заонежская и Петрозаводская ЛСП. Более 1.6 тысяч деревьев, начиная с 1957 г., выращивается на опытных участках Института леса ФИЦ “Карельский научный центр РАН” (ИЛ КарНЦ РАН), расположенных на территории Агробиологической станции Института биологии ФИЦ “Карельский научный центр РАН” (ИБ КарНЦ РАН) (в пригороде г. Петрозаводска) (табл. 4).

Необходимо отметить, что распределение деревьев карельской березы на занимаемой ими территории в различных районах Карелии до организации ботанических заказников было весьма неравномерным [3]. Более 70% от общей численности выявленных к тому времени деревьев находилось на территории Заонежского лесхоза (табл. 5), которая составляла менее 25% от общей площади естественных насаждений карельской березы. Наибольшие площади (65%) зарегистрированы в Прионежском лесхозе, хотя численность деревьев карельской березы на них была в 4 раза ниже, чем в Заонежском.

В настоящее время основные ресурсы карельской березы в Республике Карелия сосредоточены на территории Заонежского полуострова в ботаническом заказнике “Анисимовщина”, который уникален не только по количеству, но и качеству произрастающих здесь деревьев (рис. 2). Такого рода насаждения карельской березы естественного происхождения не встречаются больше нигде в России. Ее появление здесь и сохранение обусловлено целым рядом факторов, включая в первую очередь природно-климатические условия, а также особенности хозяйственного освоения данной территории [56, 61].

Несомненно, ООПТ, созданные на территории Карелии, внесли большой вклад в сохранение генофонда и генетического разнообразия карельской березы и продолжают играть важную роль в этом деле [4]. Необходимо также иметь в виду, что в них представлена основная и наиболее ценная часть генофонда, а ее лучшие деревья являются главным объектом для проведения различных научных исследований и осуществления практических работ по ее воспроизводству и интродукции. Однако по-прежнему имеются серьезные опасения относительно их будущего, так как в последние годы в них не ведутся регулярные уходы. Поэтому сохранение имеющегося генофонда карельской березы, прежде всего за счет правильной организации работы ООПТ (и особенно ботанических заказников) является важной государственной задачей.

Создание лесных культур и отбор плюсовых деревьев. Для России пионерными стали работы по размножению карельской березы семенами, на-

Таблица 4. Численность деревьев *Betula pendula* var. *carelica* на ООПТ и территориях специального назначения, расположенных в Республике Карелия (к началу XXI в.)

Table 4. The number of *Betula pendula* var. *carelica* trees in protected areas and other special purpose territories located in the Republic of Karelia (by the beginning of the 21st century)

Название ООПТ и территории специального назначения Protected areas and other special purpose territory	Количество деревьев Number of trees		
	в природе in nature	в культуре in culture	
		>25 лет >25 years	<15 лет <15 years
Кондопожский район Kondopozhsky district			
ГПЗп “Кивач” “Kivach”, SNR и охранная зона (побережье оз. Мунозеро) and conservation zone (shore of Lake Munozero)	Единичные occasional ~30	90 ~190	5 —
ГБЗк “Спасогубский” “Spasogubskiy”, BNR	4	—	~400
Медвежьегорский район Medvezhyegorsky district			
ГПЗк “Кижский” “Kizhskiy” NR	7	—	~100
ГБЗк “Анисимовщина” “Anisimovshchina”, BNR и урочище Баев Наволок and natural boundary Baev Navolok	~1600 ~100	~1300 —	— —
Заонежская ЛСП “Zaonezhskaya”, FSO	—	~5000	~2500
Прионежский район Prionezhsky district			
ГБЗк “Каккоровский” “Kakkorovskiy”, BNR	~30	~40	~1000
ГБЗк “Береза карельская у деревни Царевичи” “Karelian birch by Tsarevichi village”, BNR	—	93	—
Петрозаводская ЛСП (архив клонов) Petrozavodsk FSO (clone archive)	—	~50	—
Агроботаническая станция ИБ КарНЦ РАН Agrobiological station of IB KarRC RAS	—	~800	~800

Примечание. ГПЗп – Государственный природный заповедник; ГПЗк – Государственный природный заказник; ГБЗк – Государственный ботанический заказник; ЛСП – лесосеменная плантация.

Note. SNR – Strict nature reserve; NR – Nature reserve; BNR – Botanical nature reserve; FSO – forest seed orchard.

чаты в 1931 г. на территории заповедника “Кивач”. В 1934 г. были созданы первые лесные культуры карельской березы на территории Петрозаводского, а в 1939 г. – Заонежского лесхозов. Послевоенный (советский) период характеризовался активизацией в Карелии работ по организации лесных культур карельской березы. Первоначально их создание осуществлялось путем подготовки площадок для содействия естественному возобновлению или посевом семян. Дальнейшее

развитие лесные культуры получили после организации специализированных хозяйств в Заонежском лесхозе, Спасогубском и Рыборецком лесничествах. С тех пор посев семян был заменен на предварительное выращивание посадочного материала, сначала в условиях открытого грунта, а с 1972 г. – в условиях защищенного грунта. Однако следует признать, что лесные культуры, созданные в основном в 70-е и 80-е годы по используемой на тот период технологии (из семян от сво-



Рис. 2. Внешний вид стволовой части лучших деревьев *Betula pendula* var. *carelica*, произрастающих в ботаническом заказнике “Анисимовщина” (Медвежьегорский район, Республика Карелия).

Fig. 2. External appearance of stems of the best *Betula pendula* var. *carelica* trees growing in the botanical nature reserve “Anisimovschina” (Medvezhiegorsk district, Republic of Karelia).

Таблица 5. Количество деревьев *Betula pendula* var. *carelica* естественного происхождения и занимаемая ими площадь в разных лесхозах Республики Карелия к 1976 г.*

Table 5. Number of trees and area occupied by *Betula pendula* var. *carelica* of natural origin in different forest management enterprises of the Republic of Karelia by 1976*

Лесхоз Forest management enterprise	Лесничество Forest ranger station	Количество деревьев Number of trees	Площадь, га Area, ha	Средний возраст, лет Average age
Заонежский Zaonezhskii	Северное North	471	9.4	Не определен Not determined
	Толвуйское Tolvuiskoe	2168	5.7	Не определен Not determined
	Кижское Kizhi	217	2	Не определен Not determined
Всего по лесхозу Total for forest enterprise		2856	17.1	
Прионежский Prionezhsky	Шелтозерское Sheltozero	118	21	50
	Рыборецкое Ryboretsky	608	26	35
Всего по лесхозу Total for forest enterprise		726	47	
Спасогубский Srasogubsky	Спасогубское Srasogubsky	375	8.3	32–35
Всего по лесхозу Total for forest enterprise		375	8.3	
В целом Total		3957	72.4	

Примечание. * по данным Петрозаводской лесосеменной станции.
Note. * according to Petrozavodsk forest seed orchard.

Таблица 6. Годы создания и площадь искусственных насаждений *Betula pendula* var. *carelica* на территории Республики Карелия**Table 6.** Periods of establishment and area of artificial plantations of *Betula pendula* var. *carelica* in the Republic of Karelia

Годы закладки Years of development	Площадь, га Area, ha	Годы закладки Period of establishment	Площадь, га Area, ha
1934–1952	15.5	1970–1986	5202.0
1953–1955	134.5	1987–2003	17.5
1959–1960	9.0	2004–2007	29.4
1961–1969	141.5	2008–2019	1.0

бодного опыления, с высокой нормой посева в питомниках и т. д.) на больших площадях, также не оправдали связанные с ними серьезные ожидания.

Важное значение для воспроизводства ресурсов карельской березы имели работы по отбору плюсовых деревьев, которые в дальнейшем использовались в работах по гибридизации и вегетативному размножению. В период с 1978 по 1981 гг. таких было отобрано 64 дерева, к 1983 г. — 99 [62, 63]. В целом в республиканском реестре было зарегистрировано 167 плюсовых деревьев карельской березы. В дальнейшем для посева стали применяться гибридные семена, полученные в результате контролируемого опыления деревьев, обладающих наиболее выраженными внешними признаками проявления узорчатой древесины, что позволило значительно увеличить количество “узорчатых” особей в потомстве [6, 7, 52, 62]. С участием вегетативного и семенного потомства плюсовых деревьев карельской березы были созданы ЛСП (на площади 42.1 га) и архив клонов (от 40 генотипов), полученных путем прививки (0.4 га).

В целом к 1986 г. в Республике Карелия общая площадь лесных культур составила более 5 тыс. га. Однако в дальнейшем их объемы значительно сократились (табл. 6). Более того, в 90-е годы обозначилась явная тенденция к уменьшению числа плюсовых деревьев и к 2013 г. их сохранилось всего 68. Помимо деревьев, в Карелии были отобраны 6.3 га плюсовых насаждений, из которых 4.2 га позднее были списаны, как несоответствующие требованиям по санитарному состоянию, а насаждение площадью 2.1 га, представленное более чем 1 тыс. деревьев, существенно пострадало в результате незаконных рубок.

Таким образом, современные данные показывают, что для успешного разведения карельской березы целесообразно создавать специализированные хозяйства, но их эффективность будет зависеть главным образом от качества посадочного материала и регулярности проведения агротехнических и лесоводственных мероприятий. В Карелии хорошим примером в этом плане являются

культуры плантационного типа, находящиеся на территории Заонежской ЛСП и на опытных участках ИЛ КарНЦ РАН, расположенных на территории Агробиологической станции ИБ КарНЦ РАН (табл. 1), посадочный материал которых получен из семян от контролируемого опыления, а также в результате прививки или путем клонального микроразмножения с организацией регулярных уходов в течение 7–10 лет от начала их создания.

Развитие и внедрение в практику новых биотехнологий. Важным способом сохранения и воспроизводства ресурсов карельской березы следует признать разработку и внедрение новых биотехнологий, таких как клональное микроразмножение, начало которым положено в 90-е годы. Их использование способствует массовому производству качественного посадочного материала в целях создания культур плантационного типа (рис. 3). Важно, что клональное микроразмножение (на основе культуры апикальной меристемы побегов) позволяет получать растения карельской березы с гарантированными признаками узорчатой текстуры древесины и сохранять растительный материал, поддерживая его в стерильных условиях в течение нескольких десятилетий, формируя коллекцию генотипов лучших деревьев (часть из которых даже уже не существует в природе). Подобная *in vitro* коллекция клонов карельской березы (более 100 генотипов) разного географического происхождения создана нами в ИЛ КарНЦ РАН [64, 65].

Важно и другое, с помощью клонального микроразмножения можно сравнительно быстро увеличить численность популяций и расширить возможности восстановления ресурсов карельской березы вегетативным и семенным путем. По сути, широкое применение современных биотехнологий позволяет перевести лесовосстановление на новый уровень, а следовательно, качественно улучшить культуру ведения лесного хозяйства.

Исходным материалом для дальнейшего пополнения коллекции и получения посадочного



Рис. 3. Основные этапы создания культур *Betula pendula* var. *carelica* плантационного типа на основе клонального микроразмножения: культура побегов *in vitro* (a); укоренение побегов *in vitro* (спустя 3 недели) (b); растения-регенеранты, перенесенные из стерильных условий (*in vitro*) в нестерильные (*ex vitro*) (c); высаженные в специальные кассеты типа Plantek-F (d) и спустя 3 месяца (e) (масштабная линейка a, b, c – 1 см; d, e – 10 см), плантация взрослых деревьев в возрасте 15 лет (f).

Fig. 3. The main stages of the development of *Betula pendula* var. *carelica* plantation type cultures based on micropropagation: *in vitro* shoot culture (a); rooting of shoots *in vitro* (after 3 weeks) (b); regenerated plants transferred from sterile (*in vitro*) to non-sterile (*ex vitro*) conditions (c); planted in Plantek-F seedling trays (d) and after 3 months (e) (scale bar a, b, c – 1 cm; d, e – 10 cm), plantation of 15-year-old adult trees (f).

материала путем клонального микроразмножения могут служить природные популяции, которые, хотя и являются малочисленными (на сегодня их общая численность в Карелии составляет менее 2 тыс. деревьев), но представляют собой наиболее ценную часть генофонда карельской березы, а также искусственные насаждения, в том числе созданные в Карелии преимущественно в 80-е годы, где благодаря этому удалось вырастить к настоящему времени около 7 тыс. деревьев.

Интродукция карельской березы. К деятельности, направленной на увеличение ресурсов карельской березы, также следует отнести работы по ее интродукции. Впервые они были осуществлены в 1947 г. в Московской области из семян карельского происхождения [6]. Позднее, в 50–60-е годы, здесь же из семян, собранных в Карелии и Белоруссии, были созданы опытные культуры общей площадью более 100 га. Самые северные искусственные насаждения карельской березы на-

ходятся в Мурманской области (рис. 4a, b). Посаженные в середине 50-х годов, к 15-летнему возрасту они имели высоту в среднем около 3 м с диаметром у корневой шейки 15 см [66].

В Сибири опыты по выращиванию карельской березы (карельского и ленинградского происхождения) были проведены, к примеру, в Омской области [67]. Морфологические признаки, характерные для карельской березы проявились, у более чем 30% саженцев к шестилетнему возрасту, а у 46% – к девятилетнему. В семилетних культурах максимальная высота растений составила около 3.5 м, диаметр у корневой шейки – 7.8 см.

В Республике Марий Эл культуры карельской березы представлены на четырех участках с общим числом деревьев около 350 (рис. 4c, d).

Со второй половины XX в. карельская береза выращивается также на Урале [68], в Башкортостане [69], в Воронежской [70], Костромской [71] и Ульяновской [72] областях и ряде других регионов.

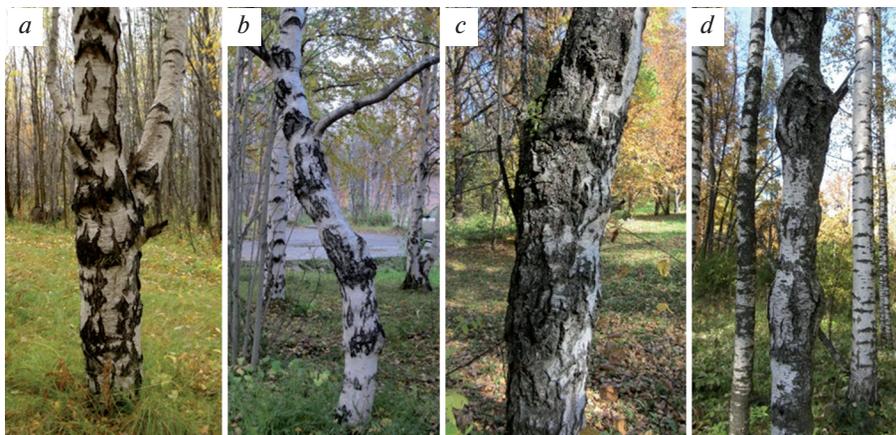


Рис. 4. Примеры деревьев *Betula pendula* var. *carelica* (внешний вид стволовой части), интродуцированных в Мурманскую область (a, b) и в Республику Марий Эл (c, d).

Fig. 4. External appearance of *Betula pendula* var. *carelica* trees (stem part) introduced to the Murmansk region (a, b) and the Republic of Mari El (c, d).

Необходимо подчеркнуть, что потомство карельской березы при интродукции в другие регионы России, даже если природно-климатические условия существенно отличаются от таковых на территории естественного ареала, сохраняет характерные для нее декоративные признаки узорчатой текстуры древесины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленные в данной работе материалы позволяют нам констатировать, что карельская береза в Республике Карелия — на территории, где сосредоточена наибольшая часть ее ресурсов в России — оказалась среди древесных растений наиболее подверженных негативным антропогенным воздействиям, а ее численность в природных популяциях, как и по всему ареалу, существенно сократилась. Вместе с тем становится все более очевидным, что основой сохранения и воспроизводства карельской березы на современном этапе может и должно стать развитие плантационного выращивания этой ценной породы, а применение новых биотехнологий позволит существенно расширить реализацию этих возможностей.

С экономической точки зрения наиболее оправдано осуществлять производственное (массовое) выращивание карельской березы по двум сценариям, дополняющим друг друга: долгосрочному — создание искусственных насаждений (плантационных культур) для использования древесины в промышленных целях и краткосрочному — выращивание посадочного материала для озеленения населенных пунктов и интродукции в другие регионы.

Однако пока оба сценария реализуются в очень незначительной степени, что объясняется существованием целого ряда серьезных проблем:

во-первых, нормативно-правовых; во-вторых, финансовых (отсутствуют необходимые государственные и/или частные инвестиции); в-третьих, организационных (отсутствует эффективная система государственного администрирования); в-четвертых, кадровых (не ведется обучение и подготовка специалистов соответствующего профиля).

Решение указанных проблем является важной государственной задачей. И от того, с какой полнотой и как быстро они будут решены зависит удастся ли нам сохранить и улучшить генофонд карельской березы, а также увеличить в перспективе ее ресурсы до объемов, позволяющих использовать этот уникальный и высокоценный биологический объект в промышленных целях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа осуществлялась из средств федерального бюджета в рамках выполнения государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук» (Институт леса КарНЦ РАН, Институт биологии КарНЦ РАН и Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. 2019. Карельская береза — уникальный биологический объект — Успехи совр. биологии. 139(5): 412–433. <https://doi.org/10.1134/S0042132419050107>
2. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. 2016. Происхождение карельской березы: эколого-генетическая гипотеза. — Экологическая генетика. 14(2): 3–18. <https://doi.org/10.17816/ecogen1423-18>
3. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф. 2018а. Ботанические заказники карельской березы в Республике Карелия: история, современное состояние и про-

- блемы. — Ботан. журн. 103(2): 256–265.
<https://doi.org/10.1134/S0006813618020096>
4. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф.* 20186. Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении генофонда карельской березы. — Труды КарНЦ РАН, серия Экологические исследования. 10: 3–10.
<https://doi.org/10.17076/eco912>
 5. *Соколов Н.О.* 1950. Карельская береза. Петрозаводск. 116 с.
 6. *Любавская А.Я.* 1978. Карельская береза. М. 158 с.
 7. *Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Кузнецова Т.Ю.* 2013. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск. 312 с.
<http://elibrary.krc.karelia.ru/235/>
 8. *Понов С.Ю.* 2017. Ценотическое распределение и экологические предпочтения *Betula pendula* и *Betula pubescens* в Центральной России. — Журн. общ. биологии. 78(2): 61–73.
 9. *Корнеевец В.* 2008. Понятия “страны Балтийского региона” и “Балтийский регион”. — Космополис. 2(21): 68–77.
 10. *Heikinheimo O.* 1951. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta. — Commun. Inst. Forest. Fenn. 39(5): 1–26.
 11. *Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väli-talo H.* 2004. Visakoivu. Curly Birch. Metsälehti Kustannus. 208 p.
 12. *Hagqvist R., Mikkola A.* 2008. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Hameenlinna. 168 s.
 13. *Johnsson H.* 1951. Avkommor av masurbjörk. — Svenska Skogsvf. Tidskr. 49(1): 34–45.
 14. *Lindquist B.* 1954. Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. 2: 89–108.
 15. *Martinsson O., Vetchinnikova L.* 1999. Management, reproduction and protection of Karelian birch in Fennoscandia. — Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the cover in Eastern Fennoscandia. Intern. conf. Petrozavodsk. P. 64–65.
 16. *Emanuelsson J.* 1999. The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.) in Sweden: Examensarbete i ämnet skogsskötsel. Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet. Umeå. 54 p.
 17. *Побирушко В.Ф., Мартинссон У., Эмануэльссон Е.* 1999. Распространение и изменчивость карельской березы в юго-восточной Швеции — В сб. Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. междунар. конф. Петрозаводск. С. 43–44.
 18. *Ruden T.* 1954. Om valbjörk og endel andre unormale veddannelser hos björk. — Medd. Foren. Det. Norske Skogforsoksv. 43: 451–505.
 19. *Hodnebrog T.* 1996. Utvalg av kloner valbjörk (*Betula pendula* f. *carelica*). — Norsk Landbruks forskning. 10(2): 101–106.
 20. *Scholz E.* 1963. Das Verbreitungsgebiet der Braunmasebirke. — Archiv für Forstwesen. 12(12): 1243–1253.
 21. *Jakuszewski T.* 1970. Nowe stanowisko brzozy czeczotowatej *Betula verrucosa* Ehrh. var. *carelica* K. Mer-clin w Beskidzie Sadeckim. — Rocz. Sek. Dendrol. PTB. 24: 31–33.
 22. *Pagan J., Paganová V.* 1994. Breza biela svalcovita (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.). — Technická univerzita vo Zvolen. 10. 75 s.
 23. *Hejtmánek G.* 1957. *Betula pendula* var. *carelica* Socolov v Československu. — Preslia. 29: 264–268.
 24. *Václav E.* 1961. Rozšíření, vlastnosti a pěstování svalcovité břízy v ČSSR. — Přírodovědecký časopis slezský. 22(2): 151–171.
 25. *Sibul I., Habicht K.-L., Ploomi A.* 2011. Curly birch stands and cultivation results in Estonia. — In: Structural and Functional Deviations from Normal Growth and Development of Plants Under the Influence of Environmental Factors: Material of intern. conf. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 310–313.
 26. *Сакс К.А., Бандер В.Л.* 1970. Опыт по выращиванию карельской березы в Латвийской ССР. — В сб.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск. С. 294–300.
 27. *Сакс К.А., Бандер В.Л.* 1973. Новое в разведении березы карельской. — Лесн. хоз-во. 1: 40–41.
 28. *Сакс К.А., Бандер В.Л.* 1974. Исследования по выращиванию узорчатой карельской березы. — Тр. Латв. с.-х. акад. Вып. 75. С. 11–14.
 29. *Бандер В.Л.* 1959. Карельская береза в Латвийской ССР. — Тр. Латв. с.-х. акад. Рига. С. 364–365.
 30. *Кундзиньш А.В., Игаунис Т.А., Гайлис Я.Я., Пирагс Д.М., Роне В.М., Ронис Э.Я., Сарма В.П., Смилга Я.Я.* 1972. Лесная селекция. М. 200 с.
 31. *Vailionis L.* 1935. Lietuvos berzu reta. Referat: Die Wisakrankheit in den Wäldern Litauens. — Kaunas Sr. Hort. bot. Univ. 3: 5–36.
 32. *Соколов Н.О.* 1959. Карельская береза. Л.: Изд. науч.-иссл. сектора ЛТА. 36 с.
 33. *Любавская А.Я.* 1966. Селекция и разведение карельской березы. М. 124 с.
 34. *Побирушко В.Ф.* 1992. Распространение и изменчивость березы карельской в Беларуси. — В кн.: Ботаника. Минск. Вып. 31. С. 31–39.
 35. *Тарасевич А.В.* 2011. Популяционные разновидности рода *Betula* L. и их оценка для использования в Полесье Украины. — Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Материалы междунар. конф. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 337–346, 379–391.
 36. *Багаев С.Н.* 1963. Карельская и капокорешковая береза в лесах Костромской области. — Лесн. хоз-во. Вып. 6. С. 20–22.
 37. *Соколов Н.О.* 1975. Отбор карельской березы в лесах и культурах Северо-Запада. — В кн.: Закономерности внутривидовой изменчивости лиственных древесных пород. Свердловск: УНЦ РАН. С. 111–114.
 38. *Евдокимов А.П.* 1978. Эколого-биологические свойства и обоснование методов выращивания карельской березы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л. 20 с.
 39. *Шапкин О.М., Погиба С.П., Казанцева Е.В.* 1996. Популяционно-генетический анализ карельской

- березы и вегетативное размножение ее ценных форм. — Лесохозяйственная информация Фед. службы лесн. хоз-ва ВНИИЦ лесресурс. М. Вып. 9. С. 4–15.
40. Николаева Н.Н., Воробьев В.В. 2016. Итоги инвентаризации генетического резервата карельской березы в НП “Себежский”. — В сб.: Научные исследования в заповедниках и национальных парках России: Тезисы Всерос. научно-практ. конф. с междунар. участием, посвященной 25-летию юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО “Национальный парк “Водлозерский”. Петрозаводск: КарНЦ РАН. С. 164.
 41. IUCN Red List Categories and Criteria. 2012. Version 3.1. IUCN. 32 p.
 42. Красная книга Республики Карелия. 2007. Петрозаводск. С. 45–46.
 43. Красная книга Владимирской области. 2010. Владимир. С. 95.
 44. Евдокимов А.П. 1989. Биология и культура карельской березы. Л. 228 с.
 45. Heikinheimo O. 1933. Visakoivumetsien perustaminen ja kasvattaminen. — Suomen metsänhoitoyhdistyksen vuosikirja. P. 27–46.
 46. Бандер В.Л. 1959. Карельская береза в Латвийской ССР. — Труды Латвийской с.-х. академии. 8: 364–365.
 47. Pork K., Sander R. 1973. Maarajkase levikust Lääne-Eestis. — Eesti loodus. 6: 332–335.
 48. Мощенская Ю.Л., Кикеева А.В., Галибина Н.А., Мошкина Е.В., Никерова К.М., Подгорная М.Н., Софронова И.Н., Новицкая Л.Л. 2017. Физиологическая роль микоризы в адаптации растений карельской березы к бедным по уровню плодородия почвам. — В сб. Теоретические и прикладные аспекты лесного почвоведения: Мат-лы VII Всерос. науч. конф. по лесному почвоведению с межд. участием. Петрозаводск. С. 394–397.
 49. Соколов Н.О. 1958. Задачи дальнейшего изучения карельской березы. — Изв. Карельского и Кольского филиалов АН СССР. 3: 96–102.
 50. Hupunen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P. 2010. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe — Forestry, 83(1): 103–119. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035>
 51. Raulo J., Sirén G. 1978. Neljän visakoivikon päätehakkoon tuotos ja tuotto. — Silva Fenn. 12(4): 245–252. <https://doi.org/10.14214/sf.a14862>
 52. Ермаков В.И. 1986. Механизмы адаптации березы к условиям Севера. Л. 144 с.
 53. Соколов Н.О. 1938. Краеведам о карельской березе. Петрозаводск. 16 с.
 54. Лаур Н.В. 2006. Селекционные методы выращивания карельской березы в Карелии по методикам проф. А.Я. Любавской. — Лесной Вестник. Вестник МГУЛ. 5(47): 81–88.
 55. Ветчинникова Л.В., Титов А.Ф., Топчиева Л.В., Рендаков Н.Л. 2012. Оценка генетического разнообразия популяций карельской березы в Карелии с помощью микросателлитных маркеров. — Экол. генет. 10(1): 34–37.
 56. Никитина О.А. 1993. Коллективизация и раскулачивание в Карелии: Автореф. дис. ... канд. истор. наук. М. 21 с.
 57. Vetchinnikova L.V., Titov A.F. 2017. The origin of the Karelian birch: An ecogenetic hypothesis. — Russian J. Genetics: Applied Research. 7(6): 665–677. <https://doi.org/10.1134/S2079059717060144>
 58. Красная книга Карелии: редкие и нуждающиеся в охране растения и животные. 1985. Петрозаводск. С. 77.
 59. Красная книга Карелии. 1995. Петрозаводск. 286 с.
 60. Особо охраняемые природные территории Республики Карелия. 2017. Петрозаводск. 432 с.
 61. Сельговые ландшафты Заонежского полуострова: природные особенности, история освоения и сохранение. 2013. Петрозаводск. 180 с. <http://elibrary.krc.karelia.ru/322/>
 62. Щурова М.Л. 2011. Состояние насаждений карельской березы в Республике Карелия. — В сб.: Структурные и функциональные отклонения от нормального роста и развития растений под воздействием факторов среды: Мат-лы междунар. конф. Петрозаводск. С. 306–309.
 63. Лаур Н.В. 2012. Лесная селекция и семеноводство в Карелии. М. 160 с.
 64. Коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae. <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691/>
 65. Коллекция *in vitro* клонов редких видов сем. Betulaceae. <http://www.krc.karelia.ru/section.php?plang=r&id=2635>
 66. Александрова Н.М., Кузнецова Г.Е. 1975. Опыт выращивания березы карельской в Полярно-альпийском ботаническом саду. — Раст. ресурсы. 11(3): 421–425.
 67. Суходольский Д.А. 1971. Опыт разведения и акклиматизации березы карельской в Сибири. — Лесн. хоз-во. 11: 86–89.
 68. Махнев А.К. 1982. Интродукция карельской березы на Среднем Урале. — В кн.: Интродукция и акклиматизация декоративных растений. Свердловск. С. 30–35.
 69. Байбурина Р.К. 1998. Микрклональное размножение взрослых гибридов березы карельской в культуре тканей. — Раст. ресурсы. 34(2): 9–22.
 70. Табацкая Т.М., Бутова Г.П., Машкина О.С. 2004. Объект № 95. Опытные плантационные культуры хозяйственно ценных форм карельской березы, созданные на основе технологии *in vitro*. — В кн.: Опыттно-производственные селекционно-семеноводческие объекты НИИЛГиС. Т. 2. Воронеж. С. 171.
 71. Багаев С.Н. 1987. Воспроизводство березы карельской. — Лесн. хоз-во. 9: 40–41.
 72. Хакимова З.Г. 2002. Карельская береза в Республике Марий Эл и Ульяновской области. — Изв. выс. уч. зав. Лесн. журн. 4: 40–45.

Current Status of *Betula pendula* var. *carelica* (Betulaceae) Resources

L. V. Vetchinnikova^{a,*}, A. F. Titov^{b,c}

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

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

^cDepartment of Multidisciplinary Scientific Research of Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

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

Abstract—Information concerning the effect of anthropogenic factors on the state of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti) resources, based on literature and our own data is summarized and systematized. It has been shown that in Karelia, where the overwhelming majority of its resources are accumulated in Russia, *B. pendula* var. *carelica* is one of the most affected by anthropogenic impact on woody plants. Features of population structure and negative anthropogenic impact (felling, agrotechnical measures, etc.), which affected the number and structure of curly birch populations, are briefly described. It is emphasized that negative consequences are still not overcome. The effect of positive anthropogenic impact (establishment of nature protected areas and forest cultures, etc.) on the preservation and/or restoration of the curly birch gene pool is also analyzed. Based on the considered data, it is concluded that at the present stage, the most promising form of conservation and reproduction of curly birch resources is cultivation on plantations using modern biotechnological approaches.

Keywords: *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, population structure, negative and positive anthropogenic impact, state on natural resources, restoration of abundance and gene pool

ACKNOWLEDGEMENTS

The study was carried out under the state order to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KRC RAS, Institute of Biology KRC RAS and Department of Multidisciplinary Scientific Research KRC RAS).

REFERENCES

1. Vetchinnikova L.V., Titov A.F. 2019. Karel'skaya bereza – unikal'nyy biologicheskii ob'yekt [Karelian Birch – a Unique Biological Object]. – Uspekhi sovremennoy biologii. 139(5): 412–433. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S0042132419050107>
2. Vetchinnikova L.V., Titov A.F. 2016. Genesis of the Karelian Birch. An Ecogenetic hypothesis. – Ecological genetics. 14(2): 3–18. <https://doi.org/10.17816/ecogen1423-18>
3. Vetchinnikova L.V., Titov A.F. 2018. Botanicheskie zakazniki karel'skoj berezy v Respublike Kareliya: istoriya, sovremennoe sostoyanie i problemy [Karelian Birch in Sanctuaries in the Republic of Karelia: History, Current State and Problems]. – Botanicheskij Zhurnal. 103(2): 256–265. (In Russian) <https://doi.org/10.1134/S0006813618020096>
4. Vetchinnikova L.V., Titov A.F. 2018. Rol' osobo ohranyаемых prirodnyh territorij v sohranении genofonda karel'skoj berezy [The role of protected areas in the conservation of the Curly birch gene pool]. – Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Ecological Studies Series. 10: 3–11. (In Russian) <https://doi.org/10.17076/eco912>
5. Sokolov N.O. 1950. Karel'skaya bereza [Curly birch]. Petrozavodsk. 116 p. (In Russian)
6. Lyubavskaya A.Ya. 1978. Karel'skaya bereza. [Curly birch]. Moscow. 158 p. (In Russian)
7. Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Kuznetsova T.Yu. 2013. Karel'skaya bereza: biologicheskie osobennosti, dinamika resursov i vosproizvodstvo [Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction]. Petrozavodsk. 312 p. (In Russian) <http://elibrary.krc.karelia.ru/235/>
8. Popov S.Yu. 2017. Tsenoticheskoye raspredeleniye i ekologicheskiye predpochteniya *Betula pendula* i *Betula pubescens* v Tsentral'noy Rossii [Coenotic distribution and ecological preferences of *Betula pendula* and *Betula pubescens* in Central Russia]. – Zhurnal Obshchey Biologii [Bulletin Reviews]. 78(2): 61–73. (In Russian)
9. Korneyevets V. 2008. Ponyatiya “strany Baltiyskogo regiona” i “Baltiyskiy region”. – Kosmopolis. 2(21): 68–77. (In Russian)
10. Heikinheimo O. 1951. Kokemuksia visakoivun kasvatuksesta. – Commun. Inst. Forest. Fenn. 39(5): 1–26.
11. Kosonen M., Leikola M., Hagqvist R., Mikkola A., Väli-talo H. 2004. Visakoivu. Curly Birch. Metsälehti Kustannus. 208 p.
12. Hagqvist R., Mikkola A. 2008. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Hameenlinna. 168 s.
13. Johnsson H. 1951. Avkommor av masurbjork. – Svenska Skogsvf. Tidskr. Bd. 49. № 1. S. 34–45.
14. Lindquist B. 1954. Forstgenetik in der schwedischen Waldbaupraxis. № 2. S. 89–108.
15. Martinsson O., Vetchinnikova L. 1999. Management, reproduction and protection of Karelian birch in Fennoscandia. – Biological basis of the study, management and protection of flora, fauna and the cover in Eastern Fennoscandia. Intern. conf. Petrozavodsk. P. 64–65.

16. Emanuelsson J. 1999. The natural distribution and variation of curly birch (*Betula pendula* Roth var. *carelica* (Merkl.) Sok.) in Sweden: Examensarbete i ämnet skogsskötsel. Institutionen för skogsskötsel sveriges lantbruksuniversitet. Umeå. 54 p.
17. Pobirushko V.F., Martinsson U., Emanuelsson E. 1999. Rasprostranenie i izmenchivost' karel'skoj berezy v yugo-vostochnoj Shvecii [Distribution and variability of Karelian birch in south-eastern Sweden]. — In: Biologicheskie osnovy izucheniya, osvoeniya i ohrany zhivotnogo i rastitel'nogo mira, pochvennogo pokrova Vostochnoj Fennoskandii. Tez. Mezhdunar. konf. Petrozavodsk. P. 43–44. (In Russian)
18. Ruden T. 1954. Om valbjørk og endel andre unormale veddannelser hos bjørk. — Medd. Foren. Det. Norske Skogforsøksv. 43: 451–505.
19. Hodnebrog T. 1996. Utvalg av kloner valbjørk (*Betula pendula* f. *carelica*). — Norsk Landbruks forskning. 10(2): 101–106.
20. Scholz E. 1963. Das Verbreitungsgebiet der Braunmasebirke. — Archiv für Forstwesen. 12(12): 1243–1253.
21. Jakuszewski T. 1970. Nowe stanowisko brzozy czeczotowatej *Betula verrucosa* Ehrh. var. *carelica* K. Merclin w Beskidzie Sadeckim. — Rocz. Sek. Dendrol. PTB. 24: 31–33.
22. Pagan J., Paganová V. 1994. Breza biela svalcovita (*Betula alba* L. var. *carelica* Merk.). — Technicka univerzita vo Zvolen. 10: 75.
23. Hejtmánek G. 1957. *Betula pendula* var. *carelica* Socolov v Československu. — Preslia. 29: 264–268.
24. Václav E. 1961. Rozšíření, vlastnosti a pěstování svalcovité břízy v ČSSR. — Přírodovědecký časopis slezský. 22(2): 151–171.
25. Sibul I., Habicht K.-L., Ploomi A. 2011. Curly birch stands and cultivation results in Estonia. — In: Structural and Functional Deviations from Normal Growth and Development of Plants Under the Influence of Environmental Factors: Material of intern. conf. Petrozavodsk: KarRC RAS. P. 310–313.
26. Saks K.A., Bander V.L. 1970. Opyt po vyrashchivaniyu karel'skoj berezy v Latvijskoj SSR [Experience in growing Karelian birch in the Latvian SSR]. — In: Lesnaya genetika, selekciya i semenovodstvo. Petrozavodsk. C. 294–300. (In Russian)
27. Saks K.A., Bander V.L. 1973. Novoe v razvedenii berezy karel'skoj [New in breeding Karelian birch]. — Lesn. hoz-vo. 1: 40–41. (In Russian)
28. Saks K.A., Bander V.L. 1974. Issledovaniya po vyrashchivaniyu uzorchatoj karel'skoj berezy [Studies on the cultivation of patterned Karelian birch]. — Tr. Latv. s.-h. akad. 75: 11–14. (In Russian)
29. Bander V.L. 1959. Karel'skaya bereza v Latvijskoj SSR [Karelian birch in the Latvian SSR]. — Tr. Latv. s.-h. akad. Riga. P. 364–365. (In Russian)
30. Kundzīn'sh A.V., Igaunis T.A., Gajlis YA., Pirags D.M., Rone V.M., Ronis E.YA., Sarma V.P., Smilga YA. 1972. Lesnaya selekciya [Forest Breeding]. M. 200 s. (In Russian)
31. Vaillonis L. 1935. Lietuvos berzu reta. Referat: Die Wisakrankheit in den Wäldern Litauens. — Kaunas Sr. Hort. bot. Univ. 3: 5–36.
32. Sokolov N.O. 1959. Karel'skaya bereza. [Curly birch]. L.: Izd. nauch.-issl. sektora LTA. 36 s. (In Russian)
33. Lyubavskaya A.YA. 1966. Selekcija i razvedenie karel'skoj berezy [Breeding and breeding of Karelian birch]. M. 124 s. (In Russian)
34. Pobirushko V.F. 1992. Distribution and variability of Karelian birch in Belarus — In: Botanica. Minsk. 1992. 31: 31–39. (In Russian)
35. Tarasevich A.V. 2011. Populyacionnye raznovidnosti roda *Betula* L. i ih ocenka dlya ispol'zovaniya v Poles'e Ukrainy [Population varieties of the genus *Betula* L. and their assessment for use in the Polesie of Ukraine] — In: Strukturnye i funkcional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rastenij pod vozdejstviem faktorov sredy: Materialy mezhdunar. konf. Petrozavodsk: KarNC RAN. C. 337–346, 379–391. (In Russian)
36. Bagaev S.N. 1963. Karel'skaya i kapokoshkovaya bereza v lesah Kostromskoj oblasti [Karelian and burroot birch in the forests of Kostroma region]. — Lesn. hoz-vo. 6: 20–22. (In Russian)
37. Sokolov N.O. 1975. Otborkarel'skoj berezy v lesah i kul'turah Severo-Zapada [Selection of Karelian birch in forests and cultures of the North-West]. — In: Zakonomernosti vnutrividovoj izmenchivosti listvennyh drevesnyh porod. Sverdlovsk: UNC RAN. C. 111–114. (In Russian)
38. Evdokimov A.P. 1978. Ekologo-biologicheskie svoystva i obosnovanie metodov vyrashchivaniya karel'skoj berezy: Avtoref. dis. ... kand. s.-h. nauk. L. 20 s. (In Russian)
39. Shapkin O.M., Pogiba S.P., Kazanceva E.V. 1996. Populyacionno-geneticheskij analiz karel'skoj berezy i vegetativnoe razmnozhenie ee cennyh form [Population-genetic analysis of Karelian birch and vegetative propagation of its valuable forms]. — Lesnohozyajstvennaya informaciya Fed. sluzhby lesn. hoz-va VNIIC lesresurs. M. 9: 4–15. (In Russian)
40. Nikolaeva N.N., Vorob'ev V.V. 2016. Itogi inventarizacii geneticheskogo rezervata karel'skoj berezy v NP "Sebezhsnij" — In: Nauchnye issledovaniya v zapovednikah i nacional'nyh parkah Rossii: Tezisy Vseros. nauchno-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, posvyashchennoj 25-letnemu yubileyu biosfernogo rezervata YUNESKO "Nacional'nyj park "Vodlozerskij". Petrozavodsk: KarNC RAN. S. 164.
41. IUCN Red List Categories and Criteria. 2012. Version 3.1. IUCN. 32 p.
42. Krasnaya kniga Respubliki Kareliya. 2007. [Red data book of Republic Karelia]. Petrozavodsk. P. 45–46. (In Russian)
43. Krasnaya kniga Vladimirskoy oblasti. 2010. [Red Book of the Vladimir region]. Vladimir: Tranzit-IKS. P. 95. (In Russian)
44. Evdokimov A.P. 1989. Biology and culture of Karelian birch. Leningrad: Leningrad University, 228 p. (In Russian)
45. Heikinheimo O. 1933. Visakoivumetsien perustaminen ja kasvataminen. — Suomen metsänhoitoyhdistyksen vuosikirja. P. 27–46.
46. Bander V.L. 1959. Karel'skaya bereza v Latvijskoj SSR. — Trudy Latvijskoj s.-kh. Akademii. 8: 364–365. (In Russian)

47. *Pork K., Sander R.* 1973. Maarajkase levikust Lääne-Eestis. — Eesti loodus. 6: 332–335.
48. *Moshchenskaya Yu.L., Kikeyeva A.V., Galibina N.A., Moshkina Ye.V., Nikerova K.M., Podgornaya M.N., Sofronova I.N., Novitskaya L.L.* 2017. Fiziologicheskaya rol' mikorizy v adaptatsii rasteniy karel'skoy berezy k bednym po urovnyu plodorodiya pochvam. — In: Teoreticheskiye i prikladnyye aspekty lesnogo pochvovedeniya: Mat-li VII Vseros. nauchn. konf. po lesnomu pochvovedeniyu s mezhdunarodnym uchastiyem. Petrozavodsk [Physiological the role of mycorrhiza in the adaptation of Karelian birch plants to poor fertility soils. — In: Theoretical and applied aspects of forest soil science: VII All-Russian scientific conference on forest soil science with international participation. Petrozavodsk]. P. 394–397. (In Russian)
49. *Sokolov N.O.* 1958. Tasks for the further study of Karelian birch. — Izv. Karelian and Kola branches of the USSR. 3: 96–102. (In Russian)
50. *Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S., Velling P.* 2010. Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. — Forestry, 83(1): 103–119. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpp035>
51. *Raulo J., Sirén G.* 1978. Neljän visakoivikon päätehakuun tuotos ja tuotto. — Silva Fenn. 12(4): 245–252. <https://doi.org/10.14214/sf.a14862>
52. *Ermakov V.I.* 1986. Mekhanizmy adaptatsii berezy k usloviyam Severa [Mechanisms of adaptation of birch to the conditions of the North]. Leningrad. 144 p. (In Russian)
53. *Sokolov N.O.* 1938. Kraevedam o karel'skoj bereze [Local historian about Curly birch]. Petrozavodsk. 16 p. (In Russian)
54. *Laur N.V.* 2006. Selektionnye metody vyrashchivaniya karel'skoj berezy v Karelii po metodikam prof. A.YA. Lyubavskoy [Breeding methods for growing Karelian birch in Karelia by the methods of prof. A.YA. Lyubavskoy]. — Lesnoj Vestnik/Forestry Bulletin. Vestnik MGUL. 5(47): 81–88. (In Russian)
55. *Vetchinnikova L.V., Titov A.F., Topchieva L.V., Rendakov N.L.* 2012. Ocenka geneticheskogo raznoobraziya populyacij karel'skoj berezy v Karelii s pomoshch'yu mikrosatelitnykh markerov [Evaluation of the genetic diversity of Karelian birch populations in Karelia using microsatellite markers]. — Ekologicheskaya genetika. [Ecological genetics]. 10(1): 34–37. (In Russian)
56. *Nikitina O.A.* 1993. Kollektivizatsiya i raskulachivanie v Karelii: Avtoref. dis. ... kand. istor. nauk. [Collectivization and dekulakization (dispossession) in Karelia: Abstr. ... Dis. Cand. (History) Sci.]. Moscow. 21 p. (In Russian)
57. *Vetchinnikova L.V., Titov A.F.* 2017. The origin of the Karelian birch: An ecogenetic hypothesis. — Russian J. Genetics: Applied Research. 7(6): 665–677. <https://doi.org/10.1134/S2079059717060144>
58. *Krasnaya kniga Karelii: redkie i nuzhdayushchiesya v ohrane rasteniya i zhivotnye.* 1985. [Red Data Book of Karelia: rare plants and animals that need protection.]. Petrozavodsk. P. 77. (In Russian)
59. *Krasnaya kniga Karelii.* 1995. [Red data book of Karelia]. Petrozavodsk. 286 p. (In Russian)
60. *Osobo ohranyaemye prirodnye territorii Respubliki Kareliya.* 2017. [Specially protected natural territories of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk. 432 p. (In Russian)
61. *Sel'govye landshafty Zaonezhskogo poluostrova: prirodnye osobennosti, istoriya osvoeniya i sohranenie.* 2013. [The rural landscapes of the Zaonezhsky peninsula: natural features, history of development and conservation]. Petrozavodsk 180 p. <http://elibrary.krc.karelia.ru/322/> (In Russian)
62. *Shurova M.L.* 2011. Sostoyanie nasazhdenij karel'skoj berezy v Respublike Kareliya. [The condition of Curly birch plantations in the Republic of Karelia]. — In: Strukturnye i funktsional'nye otkloneniya ot normal'nogo rosta i razvitiya rasteniy pod vozdeystviem faktorov sredy. Materialy mezhd. konf. Petrozavodsk. P. 306–309. (In Russian)
63. *Laur N.V.* 2012. Lesnaya selektsiya i semenovodstvo v Karelii [Forest selection and seed production in Karelia]. Moscow. 160 p. (In Russian)
64. *Collection of in vitro clones of rare species of the family Betulaceae.* <http://www.ckp-rf.ru/usu/465691>
65. *Collection of in vitro clones of rare species of the family Betulaceae.* <http://www.krc.karelia.ru/section.php?plang=r&id=2635>
66. *Aleksandrova N.M., Kuznetsova G.E.* 1975. Opyt vyrashchivaniya berezy karel'skoj v Polyarno-al'pijskom botanicheskom sadu [The experience of growing Karelian birch in the Polar Alpine Botanical Garden]. — Rastitelnye resursy. 11(3): 421–425. (In Russian)
67. *Sukhodolsky D.A.* 1971. Opyt razvedeniya i akklimatizatsii berezy karel'skoj v Sibiri. [Experience of breeding and acclimatization of Curly birch in Siberia]. — Lesnoe khozyaystvo. 11: 86–89. (In Russian)
68. *Makhnev A.K.* 1982. Introduktsiya karel'skoj berezy na Srednem Urale [The introduction of Karelian birch in the Middle Urals]. — In.: Introduktsiya i akklimatizatsiya dekorativnykh rastenij. Sverdlovsk. P. 30–35. (In Russian)
69. *Bajburina R.K.* 1998. Mikroklonal'noe razmnozhenie vzroslykh gibridov berezy karel'skoj v kul'ture tkanej [Micropropagation of adult hybrids of Karelian birch in tissue culture]. — Rastitelnye resursy. 34(2): 9–22. (In Russian)
70. *Tabatskaya T.M., Butova G.P., Mashkina O.S.* 2004. Ob'ekt № 95. Opytnye plantatsionnye kul'tury hozyajstvenno cennykh form karel'skoj berezy, sozdannye na osnove tekhnologii *in vitro* [Object No. 95. Experimental plantation crops of economically valuable forms of Curly birch, created on the basis of *in vitro* technology]. — In: Opytno-proizvodstvennye selektsionno-semenovodcheskie ob'ekty NIILGiS. Vol. 2. Voronezh. P. 171. (In Russian)
71. *Bagaev S.N.* 1987. Vosproizvodstvo berezy karel'skoj [Reproduction of Karelian birch]. — Lesnoe khozyaystvo. 9: 40–41. (In Russian)
72. *Khakimova Z.G.* 2002. Karel'skaya bereza v Respublike Marij El i Ul'yanovskoy oblasti. [Curly birch in the Republic of Mari El and the Ulyanovsk region]. — Lesnoy Zhurnal [Russian Forestry Journal]. 4: 40–45. (In Russian)

СТАТЬИ И СООБЩЕНИЯ
ИНТРОДУКЦИЯ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ПРОДУКТИВНОСТЬ *ROSA CINNAMOMEA* (ROSACEAE)
В УСЛОВИЯХ ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. А. С. Соломенцева^{1,*}, Л. П. Рыбашлыкова¹

¹Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук, г. Волгоград, Россия

*e-mail: alexis2425@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2019 г.

После доработки 10.10.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

В статье представлены материалы по изучению морфологических характеристик, продуктивности и адаптивного потенциала *Rosa cinnamomea* L. при интродукции в условиях Волгоградской области. Исследования проводились на экспериментальной плантации, заложенной в коллекциях ФНЦ агроэкологии на светло-каштановых малогумусированных почвах. Выделены три фенотипа и дана оценка каждого из них на основе показателей формы и величины проекции кроны, количества, длины и диаметра побегов, окраски и размера цветков, формы, окраски, размера и урожайности плодов. Высокая холодо- и морозостойкость делает шиповник коричный перспективным для выращивания в условиях Волгоградской области. Степень сохранности растений в год посадки – 89% и спустя 25 лет – 56% свидетельствует о высоком уровне адаптации и устойчивости культуры в аридных условиях возделывания. В ходе исследований было установлено, что этот вид может быть использован для закрепления подвижных грунтов, распределения и задержания снега на защищаемых участках. Как среднерослый кустарник, он может применяться в озеленительных насаждениях различного типа и для создания цветущих живых изгородей. В лабораторных условиях было определено, что полезные свойства *R. cinnamomea* позволяют использовать его в фармакологической промышленности. Определен аминокислотный состав плодов, который показал наибольшее содержание лейцина и изолейцина, метионина, пролина и триптофана, а также ряд показателей их пищевой ценности. Результаты, полученные в ходе экспериментальных исследований, свидетельствуют об успешной интродукции и устойчивости исследуемого вида в почвенно-климатических условиях Волгоградской области.

Ключевые слова: *Rosa cinnamomea*, интродукция, эколого-биологические характеристики, содержание аминокислот, Волгоградская область

DOI: 10.31857/S0033994620010069

Ассортимент полезных растений – лекарственных, цветочно-декоративных, кормовых требует пополнения новыми видами, сортами, с более высокими качествами, выносливых в новых условиях [1–4]. Интродукционный материал обогащает генофонд страны и увеличивает ее биоресурсный потенциал [5].

Интродукционные исследования, направленные на обогащение культурной флоры засушливого региона видами преимущественно экологически пластичными, засухо- и солеустойчивыми, жаростойкими, и в тоже время достаточно морозостойкими, обладающими значительным набором сервисных функций (получение плодовой и листовой продукции, веточного корма, использование в защитных целях, в озеленении и др.), являются актуальными [6]. Одним из таких ценных и перспективных растений-мелиорантов для региона является *R. cinnamomea* L. Высокий адаптивный потенциал и возможность многоцелевого использования ши-

повника коричневого представляет большой интерес для исследований по интродукции и выращиванию этого вида в плантационной культуре в засушливых условиях Волгоградской области [7].

Цель исследования – изучение продуктивности и ресурсной ценности шиповника коричневого *R. cinnamomea* L. при интродукции с учетом почвенно-климатических условий Волгоградской области.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на созданной в 1966 г. экспериментальной плантации шиповника, заложенной в коллекциях ФНЦ агроэкологии на площади 7.0 га. Почвы участка – светло-каштановые, с содержанием гумуса 2–3%, pH верхних горизонтов – 7.2–7.5, нижних горизонтов – 8, обменный Na содержится в количестве 3–15% емкости погло-

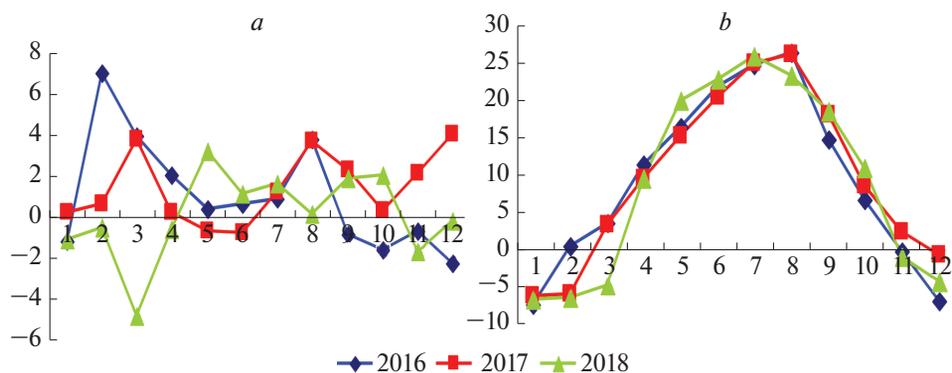


Рис. 1. Отклонение от нормы (а) и фактическая температура периода исследований (b) в г. Волгограде.
 Fig. 1. Anomalies (a) and actual mean air temperature over research period (b) in Volgograd.



Рис. 2. Ареал распространения *R. cinnamomea* L. [10].
 Fig. 2. Natural range of *R. cinnamomea* L. [10].

шения. Семенной материал был получен из г. Калининграда в 1936 г.

Волгоградская агломерация расположена в зоне развития каштановых почв, подзоне светло-каштановых почв. Характерными особенностями района исследований является комплексность, разреженность, ксерофильность растительного покрова и засоленность почв. Гидротермический коэффициент (отношение осадков к испаряемости) составляет 0.3–0.4. Нарастание сухости климата происходит с северо-запада на юго-восток, в южном направлении наблюдается увеличение в растительном покрове ксерофильных видов, повышение содержания водорастворимых солей в почвообразующих породах. Эти факторы являются наиболее важными для формирования почв каш-

танового типа [8]. На основе среднееголетних данных по температурам воздуха и осадкам можно судить о флуктуациях температурных (рис. 1) и гидротермических условий [9].

Ареал естественного распространения *Rosa cinnamomea* занимает территорию от Скандинавии до Восточной Сибири (до озера Байкал) (рис. 2) [10].

Это крупный колючий кустарник, высотой до 2.0–2.5 м, с тонкими прутьевидными ветвями, покрытыми блестящей коричнево-красной корой с возрастом приобретающей буровато-коричневую окраску. Шипы редкие, серповидно изогнутые, с расширенным основанием, сидящие обычно парно в основании черешков. Цветки крупные



Рис. 3. Общий вид объектов исследований.
Fig. 3. Visual appearance of the study objects.

одинокими, или собранными в щитковидные соцветия. Окраска лепестков разнообразная: от светло-розовой до ярко красной (рис. 3).

Изучение морфогенетического и фенотипического развития *R. cinnamomea* в условиях климата полупустынного типа проводилось в соответствии с методическими разработками Никитского ботанического сада [11]. При изучении фенотипов шиповника коричневого в полевых условиях было проведено биометрическое описание строения куста (высота, диаметр, форма, плотность, декоративные признаки) и отдельных побегов (диаметр, длина, количество). Оценивались длина и ширина плодов, их масса, форма, цвет, биохимический состав [12].

При оценке шиповатости побегов использовалась шкала: 1 – слабая (10–40 шт./10 см побега), 2 – средняя (40–80 шт./10 см побега), 3 – сильная (80 и более/10 см побега). При оценке активности плодоношения применяли градации: 3 – удовлетворительное, на растении примерно 50% полноценных плодов от полного плодоношения; 4 – хорошее, на растении около 75% полноценных плодов от полного плодоношения. По уровню жизнеспособности особи подразделялись на 3 категории: хорошей жизнеспособности, удовлетворительной и слабой.

При выполнении биохимических измерений применялась система капиллярного электрофо-

реза “КАПЕЛЬ-105 М”. Детектирование проводилось в УФ-области спектра при длине волны 254 нм. Для прямого количественного определения триптофана без получения ФТК-производного регистрировалось поглощение при длине волны 219 нм [2, 13–15].

Погодные характеристики изучались по данным сайта “Климатический монитор” (Погода и климат, 2019) [9]. Зимостойкость изучалась по 5-балльной шкале, где высшими баллами были 1–2 (на растении не отмечались повреждения низкой температурой), и определялась путем вычисления среднего балла за 10-летний период исследований по годам (2008–2018 гг.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе обследования опытной плантации выявлены три фенотипа шиповника отличающиеся по параметрам кустов, листьев и плодов (табл. 1). Установлено, что шиповник растет в основном в форме куста, состоящего из 9–14 побегов, высотой 1.4–2.0 м с диаметром у основания 0.6–1.6 см, на которых имеются острые изогнутые шипы длиной 0.9–1.7 мм, но встречаются и бесколючковые одноствольные и многоствольные формы.

В возрасте 8 лет проекция кроны шиповника коричневого в среднем составила 1.47 ± 0.06 м (С–Ю) и 1.43 ± 0.08 м (З–В) при высоте 1.51 ± 0.03 м (рис. 4, табл. 4).

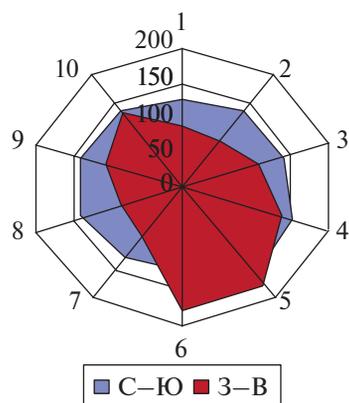


Рис. 4. Проекция кроны и куртина *R. cinnamomea* в условиях светло-каштановых почв.
 Fig. 4. Crown projection and group of *R. cinnamomea* on light-brown soils.

Таблица 1. Фенотипическое разнообразие *Rosa cinnamomea* по форме плодов в плантационной культуре на Ачикулакской опытной станции (Волгоградская область; 2017–2018 гг.)

Table 1. Phenotypic diversity of *Rosa cinnamomea* according to the shape of rosehips in plantation culture, Achikulak experimental station (Volgograd region; 2017–2018)

Фенотип Phenotype	Параметры куста Shrub measurements				Урожайность, кг/куст Yield, kg / shrub	Товарно-помологическая оценка плодов Commercial pomological characteristics of fruit				
	ширина, см (над чертой) и кол-во побегов, шт (под чертой) width, cm (in numerator) and number of shoots, pcs (in denominator)	высота побегов, м height of shoots, m	диаметр побегов, см diameter of shoots, cm			форма shape	цвет colour	масса, г weight, g	размеры, мм size, mm	скороспелость precocity
Крупно- листный*** Large- leaved	$\frac{1.2 \pm 0.08}{9.0}$	1.6– 1.9	0.9– 1.6	1.7– 2.6	Овально- округлая Ovate- rounded	Красно- вато-оран- жевый Reddish- orange	4.3 ± 0.06	24 × 21	Ранне-спелый Early ripening	
Средне- листный** Medium- leaved	$\frac{1.4 \pm 0.04}{11.0}$	1.5– 2.0	0.8– 1.4	1.9– 3.4	Удлиненно- овальная Elongated oval	Светло- красный Light red	1.7 ± 0.04	26 × 14	Средне- спелый Medium- ripening	
Мелко- листный* Small- leaved	$\frac{1.6 \pm 0.05}{14.0}$	1.4– 1.6	0.6– 1.2	2.2– 3.7	Удлиненно- продолгова- тая Elongate oblong	Темно- красный Dark red	1.2 ± 0.03	24 × 11	Средне- спелый Medium- ripening	

Примечание. * – размер листьев 4.6–4.9 см; ** – размер листьев 5.7–6.0 см; *** – размер листьев 6.4–6.8 см.
 Note. * – leaf size 4.6–4.9 cm; ** – leaf size 5.7–6.0 cm; *** – leaf size 6.4–6.8 cm.

Таблица 2. Аминокислотный состав плодов *Rosa cinnamomea*
Table 2. Amino acid composition of *Rosa cinnamomea* fruits

Аминокислотный состав Amino acid composition	Формула Formula	Значение, мг % Value, mg %
Аргинин Arginine	$C_6H_{14}N_4O_2$	123
Лизин Lysine	$C_6H_{14}N_2O_2$	59
Тирозин Tyrosine	$C_9H_{14}NO_3$	42
Фенилаланин Phenylalanine	$C_9H_{11}NO_2$	98
Гистидин Histidine	$C_6H_9N_3O_2$	17
Лейцин + изолейцин Leucine + isoleucine	$C_6H_{13}NO_2$	207
Метионин Methionine	$C_5H_{11}NO_2S$	151
Валин Valine	$C_5H_{11}NO_2$	19
Пролин Proline	$C_5H_9NO_2$	159
Треонин Threonine	$C_4H_9NO_3$	72
Серин Serine	$C_3H_7N_1O_3$	105
Аланин Alanine	$C_3H_7NO_2$	100
Глицин Glycine	$C_2H_5NO_2$	150
Триптофан Tryptophan	$C_{11}H_{12}N_2O_2$	143

Выделенные фенотипы растений различаются формой, цветом и крупностью плодов (табл. 1). Выявлены высокоурожайные формы (плоды длиной 24–26 мм и более; урожайность 1.7–3.7 кг с куста) с высокими товарно-помологическими признаками плодов, по которым они оцениваются как весьма перспективные в селекции новых ценных сортов.

В ходе исследований был определен аминокислотный состав плодов *R. cinnamomea*, который показал наибольшее содержание лейцина и изо-

Таблица 3. Оценка пищевой ценности плодов *Rosa cinnamomea*
Table 3. Evaluation of nutritive value of *Rosa cinnamomea* fruits

Показатели Indicators	Содержание, % Content, %
Белки* Proteins*	7.30
Жиры* Falls*	1.00 ± 0.42
Клетчатка* Cellulose*	11.44 ± 1.49
Зола Ash	3.8 ± 0.2
Фосфор Phosphorus	0.07 ± 0.02
Кальций Calcium	0.50 ± 0.08
Иод** Iodine**	0.18 ± 0.08
Влага Moisture	8.00

Примечание. * – в расчете на сырую массу; ** – мг/кг.
 Note. ** – on wet weight basis; ** – mg/kg.

лейцина, метионина, пролина, глицина и триптофана (табл. 2).

Для оценки пищевых свойств плодов шиповника коричневого в условиях интродукции был определен ряд показателей (табл. 3), которые свидетельствуют о его высокой хозяйственной ценности.

Общая оценка ресурсного потенциала и хозяйственной ценности шиповника коричневого в условиях интродукции может быть дана с учетом его биологических и экологических характеристик в районе исследования (табл. 4). Как показали результаты исследования, вид обладает высокой адаптивной способностью и устойчивостью по всем исследуемым характеристикам.

Важным хозяйственным свойством шиповника коричневого является повышенная способность образовывать корневые отпрыски, что позволяет ему быстро восстанавливать свою надземную часть при повреждении. Куртины шиповника коричневого способны распределять и задерживать снег на защищаемых участках. В микрозападинах с участием в растительном покрове *R. cinnamomea* накапливается на 25–30% больше влаги и формируются более темноцветные почвы, что обеспечивает увеличение ежегодного прироста древесных

Таблица 4. Эколого-хозяйственные признаки вида *Rosa cinnamomea*
Table 4. Ecological and economic features of *Rosa cinnamomea*

Признак Characteristic	Значение Value
Высота растения, м Plant height, m	1.51 ± 0.03
Количество скелетных ветвей, шт. Number of boughs, pcs.	37 ± 7.4
Проекция кроны, С–Ю, м Crown projection, north–south, m	1.47 ± 0.06
Проекция кроны, З–В, м Crown projection, west–east, m	1.43 ± 0.08
Форма кроны Crown shape	Яйцевидная Ovate
Диаметр цветка, см Flower diameter, cm	5.0 ± 0.26
Окраска лепестков Color of petals	Темно-пурпурная Dark purple
Форма плода Fruit shape	Овальная, удлинённая Ovate, elongated
Характер поверхности плода Character of fruit surface	Гладкий Smooth
Окраска плода Color of fruit	Оранжевая Orange
Продолжительность периода вегетации, сут Duration of growing season, days	194
Продолжительность цветения, сут Duration of flowering, days	10–12
Продолжительность роста побегов, сут Duration of shoot growth, days	57
Масса плодов на куст, кг Total weight of fruit per shrub, kg	1.00–2.20
Шиповатость побегов, балл Shoot spinosity, score	2
Зимостойкость, балл Winter hardiness, score	1.4
Засухоустойчивость, балл Drought resistance, score	1
Плодоношение, балл Fruiting, score	4
Жизненность Vitality	Хорошая Good
Требования к почве Requirements for soil	Нетребовательный Undemanding

растений на 15–20% и продолжительности их жизни в 2–3 раза по сравнению с обычными полевыми защитными полосами.

Шиповник коричный применяют при закреплении песков и склонов, поскольку в засушливых условиях этот кустарник отличается более высокой засухо-, зимо- и солеустойчивостью по сравнению с деревьями. *Rosa cinnamomea* в природном ареале произрастания способна выдерживать средний многолетний годовой минимум температуры до $-50\text{ }^{\circ}\text{C}$ [10]. Шиповник коричный, как среднерослый кустарник, может быть использован в озеленительных насаждениях различного типа и для создания цветущих живых изгородей. При однорядном размещении живой изгороди для среднерослых видов расстояние между рядами и в рядах 0.4–0.6 м, при двухрядном – 0.5–0.7 м в рядах, между рядами 0.4–0.6 м.

Важной составляющей в оценке адаптивного потенциала шиповника в засушливых условиях является сохранность и устойчивость в многолетнем онтогенезе. Степень сохранности растений: в год посадки – 89% и спустя 25 лет – 56% свидетельствует о высоком уровне адаптации и устойчивости культуры в аридных условиях возделывания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведенного исследования установлено, что произрастающий в коллекции ФНЦ агроэкологии РАН и опытных участках Ачикулакской опытной станции (Волгоградская область) шиповник коричный (*R. cinnamomea*) проходит полный цикл сезонного развития и дает полноценные плоды. По результатам изучения биоэкологических особенностей шиповника коричневого при интродукции в Волгоградской области, он рекомендуется для озеленительных и декоративных насаждений, так как является морозоустойчивым и прекрасно адаптирован к условиям засушливого климата. Благодаря полезным свойствам плодов и эколого-биологическим характеристикам, этот вид представляет существенный практический и теоретический интерес, как кустарник многоцелевого назначения – лесомелиоративный, плодовой, декоративный, лекарственный, пищевой. Способность вида расти даже на самых бедных почвах, позволяет закладывать плантации шиповника коричневого даже на бросовых и деградированных землях, что улучшит состояние этих почв наряду с получением рентабельной продукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соломенцева А.С. 2016. Внутривидовой полиморфизм шиповников в условиях засушливой зоны как фактор повышения биоразнообразия урбанизированных территорий. С. 117–127.
2. Соломенцева А.С., Дрепина О.И. 2016. Возрастная специфика внутривидового полиморфизма ши-

повников для их эффективного применения в озеленении – Защитное лесоразведение, мелиорация земель, проблемы агроэкологии и земледелия в Российской Федерации. Материалы международной научно-практической конференции. Волгоград. С. 389–394.

3. Nybom H., Foltá K.M. 2009. Introduction to *Rosa* – Genetics and Genomics of *Rosaceae*. New York. V. 6. P. 339–351.
https://doi.org/10.1007/978-0-387-77491-6_16
4. Semenyutina A.V., Kostyukov S.M. 2013. Bioecological justification assortment of shrubs for landscaping urban landscapes. Montreal. 164 p.
5. Буданцев А.Ю. 1999. Биологическое разнообразие растительного мира, разные аспекты одна задача – В сб.: Биологическое разнообразие Интродукция растений: Мат. 2-й междунар. науч. конф. Санкт-Петербург. С. 12–14.
6. Рыбашлыкова Л.П., Тютюма Н.В., Туманян А.Ф. 2014. Ранние этапы онтогенеза *Silybum marianum* при интродукции в условиях Астраханской области – Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: наука и высшее профессиональное образование. 4(36): 98–102.
7. Семенютина А.В., Соломенцева А.С. 2018. Рост и фенологическое развитие интродуцированных видов шиповников (*Rosa* L.) в условиях Волгоградской области – Известия высших учебных заведений: Лесной журнал. 5: 105–115.
<https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.5.105>
8. Чекалин С.В., Ситнаева Г.Т., Масалова В.А. 2012. Расселение и холодоустойчивость древесных растений Евразии (субтропические, умеренные, субполярные территории). Т. 1. Алматы. 184 с.
9. База данных “Климатический монитор”
<http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=34560>
10. AgroAtlas программное ГИС обеспечение
<http://agroatlas.ru/content/related/index.html#R>
11. Методика фенологических наблюдений в Ботанических садах СССР. 1979. Вып. 113: 3–8.
12. Величко В.П. 2016. Исследование морфологических особенностей цветка эфирномасличных роз и витаминных шиповников – Вестник научных конференций. С. 41–43.
13. Рыбашлыкова Л.П. 2017. Макро- и микроэлементы в лекарственных растениях, культивируемых в Астраханской области – Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 20(5): 33–35.
14. Соколова О.Я., Вагапова Л.Х., Науменко О.А., Бибарцева Е.В. 2018. Изучение содержания витамина С и флавоноидов в плодах шиповника (*Fragaria vesicaria*) – International scientific review of the problems of natural sciences and medicine collection of scientific articles IV International correspondence scientific specialized conference. Boston. С. 5–8.
15. Чечета О.В., Сафонова Е.Ф., Сливкин А.И., Снопов С.В. 2011. Определение флавоноидов в плодах шиповника (*Rosa* sp.) – Вестник воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. 1: 205–209.

Productivity of *Rosa cinnamomea* (Rosaceae) in the Volgograd Region

A. S. Solomentseva^{a, *}, L. P. Rybashlykova^a

^aFederal Scientific Centre of Agroecology, Complex Melioration and Protective Afforestation of the Russian Academy of Sciences, Volgograd, Russian Federation

*e-mail: alexis2425@mail.ru

Abstract—The article presents materials on the study of morphogenetic and phenotypic development, adaptive capacity and productivity of *Rosa cinnamomea* L. in long-term ontogeny. The studies were conducted by the authors at the experimental plantation of cinnamon rose laid out on light brown soils in the Federal scientific center for agroecology. The hydrothermal coefficient of the Volgograd region is 0.3–0.4. Increasing climatic aridity from the north-west to south-east, changes in vegetation and increasing share of xerophilous species in the south predetermine fluctuations of temperature and soil conditions. Natural range of *Rosa cinnamomea* has been established by literature data. Biometric indicators such as shape, crown projection and diameter, growth of shoots, pomological characteristics of fruit and size of flowers were evaluated. It was found that the *R. cinnamomea* L. has an increased root sprouting ability, enabling quick restoration of the aboveground part in case of damage, efficient sand stabilization and gully control and snow retention as wind-breaks composed of rose shrubs help in prevention of snow drifts. Good cold and freezing tolerance makes *Rosa cinnamomea* promising for cultivation in the Volga Region. The first-year survival that reached 89% and 25 years later –56% indicates a high level of species adaptation and stability in arid conditions. As a medium-sized shrub, this species is useful in landscaping and planting flowering hedges. In laboratory studies fruit were evaluated for aminoacid composition and the highest content of methionine, proline and tryptophan was determined. It was found that health properties of *R. cinnamomea* rosehips allow using it for medicinal purposes. The results obtained in the course of experimental studies indicate successful introduction and stability of the studied species in soil and climatic conditions of the Volgograd region, its medicinal, ornamental, environmental and land-improvement properties, as well as economic suitability.

Keywords: *R. cinnamomea*, introduction, adaptation, hips, ecological and biological characteristics

REFERENCES

1. Solomentseva A.S. 2016. [Intraspecific polymorphism of wild roses in arid zone as a factor of increasing biodiversity of urbanized territories]. In: [Science.Daily Thought]. 11: 117–127. (In Russian)
2. Solomentseva A.S., Drepina O.I. 2016. [Age specificity of intraspecific polymorphism of wild roses for their effective application in gardening]. In: [Protective afforestation, land reclamation, problems of agroecology and agriculture in the Russian Federation. Materials of the international scientific and practical conference]. Volgograd. P. 389–394. (In Russian)
3. Nybom H., Folta K.M. 2009. Introduction to *Rosa* – Genetics and Genomics of *Rosaceae*. New York. V. 6. P. 339–351. https://doi.org/10.1007/978-0-387-77491-6_16
4. Semenyutina A.V., Kostyukov S.M. 2013. Bioecological justification assortment of shrubs for landscaping urban landscapes. Montreal. 164 p.
5. Budancev A.Ju. 1999. [Biological diversity of the plant world, different aspects]. In: [Biological diversity introduction of plants: Mat. of 2nd international science. conf.]. V.1. Saint-Petersburg. P. 12–14. (In Russian)
6. Rybashlykova L.P., Tjutjuma N.V., Tumanjan A.F. 2014. [Early stages of ontogenesis of *Silybum marianum* at introduction in the conditions of the Astrakhan region]. In: [Proceedings of the Lower Volga agrouniversity complex: science and higher professional education]. 4(36): 98–102. (In Russian)
7. Semenyutina A.V., Solomentseva A.S. 2018. [Growth and phenological development of introduced species of wild rose (*Rosa* L.) in the Volgograd region]. In: [Proceedings of higher educational institutions: Forest journal]. 5: 105–115. (In Russian) <https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2018.5.105>
8. Chekalin S.V., Sitpaeva G.T., Masalova V.A. 2012. [Dispersal and cold resistance of woody plants of Eurasia (subtropical, temperate, subpolar territories)]. V.1. 184 p. (In Russian)
9. [Database “Climate monitor”]. <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=34560> (In Russian)
10. [AgroAtlas GIS software]. <http://agroatlas.ru/content/related/index.html#R> (In Russian)
11. [Methods of phenological observations in Botanical gardens of the USSR]. 1979. P. 3–8. (In Russian)
12. Velichko V.P., Semenova E.F. 2016. [Research of morphological features of the flower of essential oil roses and vitamin rosehips]. In: [Bulletin of scientific conferences]. P. 41–43. (In Russian)
13. Rybashlykova L.P. 2017. [Macro- and microelements in medicinal plants cultivated in Astrakhan region]. In: [Questions of biological, medical and pharmaceutical chemistry]. 20(5): 33–35. (In Russian)
14. Sokolova O.Ja., Vagapova L.H., Naumenko O.A., Bibarceva E.V. 2018. [Study of vitamin C and flavonoids content in rosehip fruits (*Fructus rosae*)]. In: [International scientific review of the problems of natural sciences and medicine collection of scientific articles IV International correspondence scientific specialized conference]. Boston. P. 5–8. (In Russian)
15. Checheta O.V., Safonova E.F., Slivkin A.I., Snopov S.V. 2011. [Determination of flavonoids in rosehip fruits (*Rosa* sp.)]. In: [Bulletin of Voronezh state University. Series: Chemistry. Biology. Pharmacy]. 1: 205–209. (In Russian)

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ *LABURNUM ANAGYROIDES* (LEGUMINOSAE) ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

© 2020 г. С. Н. Тимофеева¹, О. И. Юдакова^{1,*}, А. И. Харитонов², Л. А. Эльконин³

¹Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, г. Саратов, Россия

²Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского, Ботанический сад, г. Саратов, Россия

³Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока, г. Саратов, Россия

*e-mail: yudakovaoi66@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2019 г.

После доработки 05.07.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Laburnum anagyroides Medik. (Leguminosae) — перспективное декоративное древесное растение родом из Средиземноморья. При интродукции в Нижнем Поволжье характеризуется следующими показателями семенного размножения: потенциальная семенная продуктивность — 5.24 ± 0.08 семян-зачатков на 1 завязь, реальная семенная продуктивность — 1.53 ± 0.05 семян на 1 плод, коэффициент эффективности репродукции — 29.2%. Семена быстро переходят в состояние глубокого физического покоя, из которого не могут самостоятельно выйти весной. Всхожесть интактных семян, как свежесобранных, так и длительно хранящихся, не превышает 10%, что является одной из причин отсутствия самосева. Для увеличения лабораторной всхожести семян были апробированы различные варианты их температурной обработки с последующим проращиванием на разных субстратах. Максимальное количество жизнеспособных проростков получено после воздействия на семена горячей водой (90 °С) в течение 15 мин с последующим проращиванием в условиях *in vitro* на питательной среде MS. Лимитирующими факторами семенного размножения *L. anagyroides* при его интродукции в Нижнем Поволжье являются высокая температура воздуха в августе, способствующая быстрому переходу семян в состояние глубокого физического покоя, и высокая влажность почв весной, вызывающая гибель проростков, чувствительных к переувлажнению.

Ключевые слова: *Laburnum anagyroides*, семенная продуктивность, физический покой семян, предобработка семян, проращивание семян

DOI: 10.31857/S0033994620010070

Бобовник анагировидный, или Золотой дождь *Laburnum anagyroides* Medik. (= *L. vulgare* Griseb., *Cytisus laburnum* Linn., Leguminosae) — небольшое маловетвистое дерево, чаще растущее крупным кустом, относится к длительно вегетирующим листопадным растениям с периодом зимнего покоя. В благоприятных условиях его высота может достигать 9 м, а ширина кроны — 3–4 м. Крупные тройчатые листья в начале вегетации изумрудно-зеленые, летом верхняя сторона листьев темно-зеленая, нижняя — серовато-зеленая, бархатистая. Молодые побеги, листья, почки, цветоножки серебристо опушены. *L. anagyroides* ценится за декоративность во время цветения. Его многочисленные соцветия-кисти длиной до 30 см, состоящие из слабо ароматных золотисто-желтых цветков, как бы струятся среди зеленой листвы, за что он получил свое второе название “Золотой дождь” (табл. I, I). Цветение

приходится на май–июнь и продолжается от 20 до 60 сут. Кроме внешней привлекательности обладает рядом характеристик, востребованных в озеленении и садово-парковом строительстве: быстро растет, рано вступает в пору цветения и плодоношения [1–3], преуспевает на любых почвах, хорошо переносит пересадку во взрослом состоянии [4].

L. anagyroides является источником лекарственных веществ. Все части растения, и особенно плоды и семена, содержат алкалоиды и биофлавоны (до 5%) [5–7]. Среди алкалоидов широко применяется цитизин, на основе которого создан лекарственный препарат цититон (0.15% водный раствор) — стимулятор дыхательной и сердечнососудистой систем [5]. Являясь никотиновым рецептором, цитизин также входит в состав лекарственного средства для преодоления никотиновой зависимости Tabex® [8, 9].

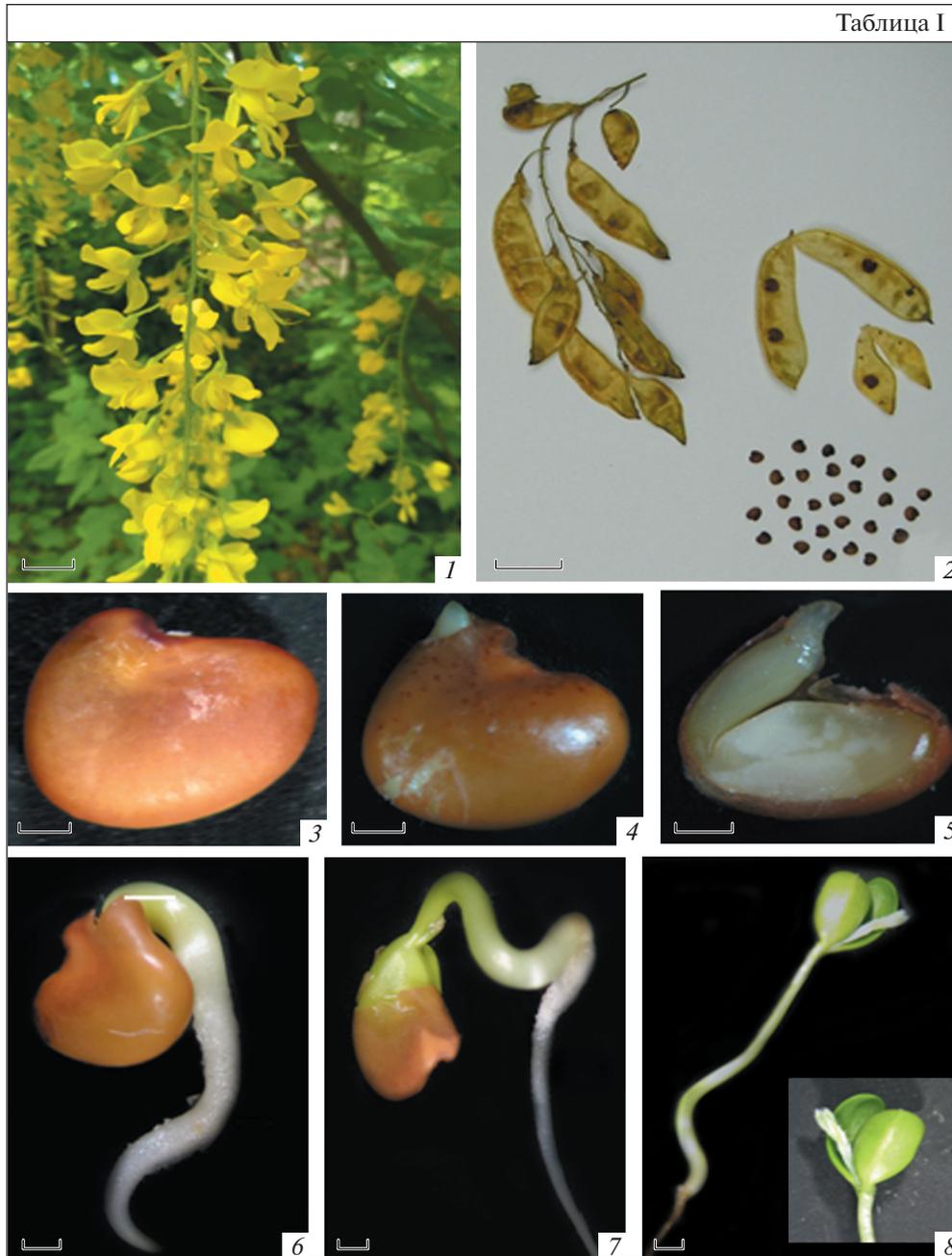


Таблица I. *L. anagyroides*. 1 – соцветие, 2 – зрелые плоды и семена, 3 – интактное семя, 4 – появление зародышевого корешка на 9-е сут после замачивания семян, 5 – латеральный срез семени на 9-е сут замачивания семян, 6 – появление hypocotila на 2-е сут прорастания, 7 – изгиб hypocotila и вынос семядольных листьев на 5-е сут прорастания, 8 – раскрытие семядольных листьев и появление первого настоящего листа на 8-е сут прорастания. Масштабная линейка: 1, 2 – 10 мм, 3–8 – 1 мм.

Table I. *L. anagyroides*. 1 – inflorescence, 2 – fruits and seeds, 3 – intact seed, 4 – radicle emergence on the 9th day after seed soaking, 5 – lateral cut of the seed on the 9th day after soaking, 6 – hypocotyl emergence on the 2nd day of germination, 7 – bend of hypocotyl and removal of cotyledon leaves on the 5th day of germination, 8 – disclosure of cotyledon leaves and appearance of the first true leaf on the 8th day of germination. Scale bar: 1, 2 – 10 mm, 3–8 – 1 mm.

Родина бобовника анагировидного – Средиземноморье, юго-западная часть и некоторые районы Центральной Европы [2, 10]. Растет на бедных, каменистых и известковых почвах склонов гор и скал, предпочитая хорошо освещенные

места. Впервые он был интродуцирован в Англию в середине XI в. К настоящему времени получил распространение во многих странах субтропического и умеренного климата, где используется во всех видах парковых насаждений в качестве соли-

теров, в рыхлых группах и в аллеях [11–13]. В Россию был завезен еще в XIX в., но, несмотря на то, что выдерживает морозы до -20°C , выращивается лишь в Крыму и на Кавказе, где успешно размножается самосевом [14]. В других районах у него практически полностью отсутствует самосев, не образуется корневая поросль, а искусственное вегетативное размножение малоэффективно [15]. Для более широкого использования *L. anagyroides* в качестве декоративного и лекарственного растения необходимо решить проблему семенного размножения его в регионах, которые существенно отличаются по эколого-климатическим характеристикам от естественного ареала этого вида.

Цель проведенного исследования – разработка эффективной методики получения жизнеспособных сеянцев *L. anagyroides* в условиях Нижнего Поволжья. Задачи исследования: 1) оценка семенной продуктивности и качества семян; 2) тестирование различных способов выведения семян из состояния покоя; 3) изучение прорастания семян и первых этапов онтогенеза в лабораторных условиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В дендрарии Ботанического сада Саратовского государственного университета ($51^{\circ}32'$ с. ш., $46^{\circ}00'$ в. д.) произрастают растения *L. anagyroides*, выращенные из семян, полученных из г. Кишинев в 1974 г., и экземпляры собственной репродукции. Материалом исследования послужили семена, собранные в 2011, 2014 и 2016 гг. с растения, которое регулярно цветет и плодоносит с 1981 г.

Семенную продуктивность анализировали по общепринятым рекомендациям [16, 17]. Эффективность репродукции определяли по соотношению количества вызревших семян к количеству семязачатков [18–20]. Зрелые семена оценивали визуально, делили их на выполненные (нормально развитые) и дефектные (щуплые, инфицированные) [21]. Качество семян определяли по массе, энергии прорастания, лабораторной всхожести и срокам хранения. Проращивание семян проводили по общепринятой методике [22] в ростовой комнате при температуре $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ при 14 ч фотопериоде, используя Osram Fluora лампы (3 klux). В чашки Петри помещали по 15 семян, каждый вариант анализировали в трехкратной повторности. Эксперименты по проращиванию свежесобранных семян закладывали 2, 5 и 7 сентября 2016 г., интактных и предобработанных семян – 8, 13 и 19 февраля 2017 г. Для изучения влияния сроков хранения на прорастание семян использовали семена урожая 2011, 2014 и 2016 гг., которые хранили в бумажных пакетах в комнатных условиях. Мониторинг прорастания семян осуществляли через каждые 3 сут на протяжении 1 мес. от начала эксперимента. Для морфометри-

ческого анализа было использовано 200 плодов и 300 полноценных семян, для изучения прорастания семян в контролируемых условиях – около 1500 семян. Энергию прорастания учитывали через 2 нед., лабораторную всхожесть – через 4 нед. от начала проращивания. Во всех вариантах проросшими считали семена, у которых корешок прорвал семенную кожуру.

С целью выведения семян из состояния покоя было протестировано три режима температурной предобработки:

- 1) высокотемпературная (90°C) – семена заливали горячей водой на 15 мин;
- 2) низкотемпературная (-18°C) – семена помещали в морозильную камеру на 4 нед.;
- 3) переменное температурное воздействие ($-18^{\circ}\text{C}/90^{\circ}\text{C}$) – семена выдерживали 4 нед. при температуре -18°C в условиях морозильной камеры, затем заливали горячей водой на 15 мин.

Для выявления оптимальной длительности высокотемпературной обработки сухие семена однократно заливали горячей водой (90°C) и выдерживали 5, 15 и 25 мин.

Для проращивания семян использовали следующие субстраты:

- 1) фильтровальную бумагу; в чашку Петри помещали 2 диска фильтровальной бумаги, добавляли около 5 мл дистиллированной воды, раскладывали семена, прикрывали их 1 диском фильтровальной бумаги, сверху – стеклянной крышкой;
- 2) кокосовое волокно “Cocoland universal”, (“ООО ПО Сады Аурики”, Россия); пластиковые стаканы объемом 100 мл заполняли подготовленным увлажненным субстратом, семена закладывали на 0.5 см, сверху общую емкость со стаканами накрывали прозрачной крышкой для поддержания влажности;
- 3) питательную среду MS [23], содержащую 20 г/л сахарозы, смесь витаминов по прописи среды MS, 7 г/л агара (Panreac, Испания), 0.5 мг/л 6-бензиламинопурина, БАП (Sigma, Германия); рН среды доводили до 5.8–6.0 до автоклавирования; среду автоклавировали 20 мин при 120°C , охлаждали до 40°C и разливали в стерильные чашки Петри по 25 мл. Интактные (контроль) и предобработанные семена стерилизовали 15 мин в 0.1%-ном растворе сулемы, затем трижды промывали стерильной дистиллированной водой и помещали на поверхность питательной среды.

Через 4 нед. от начала проращивания развившиеся проростки индивидуально высаживали в стаканы объемом 100 мл, заполненные почвенной смесью (листовой перегной, кокосовое волокно и песок в соотношении по объему 3 : 2 : 1), помещали в условия ростовой комнаты, где выращивали 6 мес до достижения ювенильной фазы развития.

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ AGROS. Вычисляли среднюю арифметическую и стандартную ошибку ($M \pm m$). Влияние температурной предобработки семян и субстрата для проращивания на частоту прорастания семян оценивали с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, влияние длительности температурной предобработки — однофакторного дисперсионного анализа.

Фотографирование осуществляли с использованием программы визуализации изображения Zoombrowser и стереомикроскопа Stemi 2000 (С. Zeiss, Германия).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Плодоношение и качество семян

В условиях Нижнего Поволжья в завязях *L. anagyroides* закладывалось от 3 до 8 семязачатков. Только 37.7% из них развивались в семена. 78.5% семян были выполненными. Потенциальная семенная продуктивность составила 5.24 ± 0.08 семязачатков на завязь, реальная — 1.53 ± 0.05 семян на плод, эффективность репродукции — 29.2%.

Зрелые плоды *L. anagyroides* — сухие голые бобы, утолщенные по швам, светло-коричневого цвета 3.28 ± 0.04 см длиной и 1.01 ± 0.01 см шириной (табл. 1, 2). Бобы созревают в конце августа — начале сентября, до наступления следующей весны остаются на дереве, не растрескиваются.

Выполненные семена плоские, неправильной формы, длиной 3.32 ± 0.03 мм и шириной 3.07 ± 0.01 мм (табл. 1, 3). Семенная оболочка твердая, блестящая, ее окраска варьирует от светло-желтой до светло-коричневой. Семена безбелковые, основное хранилище запасных веществ — крупные семядоли. *V*-образно изогнутый зародыш занимает почти весь объем семени. Зародыш нормально развитый, дифференцированный, состоит из радикулы, гипокотилия, двух семядолей и почечки. Вес 1000 семян — 16.44 ± 0.2 г, средний вес 100 семян — 1.65 ± 0.02 г.

Прорастание интактных семян

Свежесобранные интактные семена характеризовались низкой энергией прорастания (на 15 сут прорастали единичные семена) и низкой всхожестью (через 1 мес количество проросших семян составило 8.2%). Прорастание семян начиналось с поглощения воды и набухания. Наклеивание единичных семян происходило на 9-е сут проращивания, когда в области микропиле появлялся белый зародышевый корешок длиной 1–2 мм (табл. 1, 4, 5). Через 1–2-е сут от начала прорастания корешок удлинялся до 5–12 мм. В это же время появлялся этиолированный гипокотиль длиной 3–4 мм (табл. 1, 6). На 4–5-е сут гипокотиль увеличивался до 15–25 мм (табл. 1, 7). Динамика ростовых

процессов указывает на эпигеальный тип прорастания семян, что подтвердилось позже при проращивании их в почвенном субстрате. Семядольные листья проростков эллипсовидной формы, ярко-зеленые, гладкие, цельнокрайние, длиной 5–7 мм, шириной 3–4 мм, раскрывались на 6–8-е сут от начала прорастания. На 7–9 сут у проростков появлялся первый настоящий лист (табл. 1, 8).

*Преодоление покоя семян *L. anagyroides**

Для выведения семян *L. anagyroides* из состояния покоя были протестированы различные варианты их температурной предобработки (табл. 1). Промораживание семян повысило частоту прорастания лишь до 9.9%, тогда как воздействие высокими или переменными температурами увеличило количество проросших семян до 82.2% ($F^{***} 290.1$, $P \leq 0.01$). Под действием горячей воды в области семенного рубчика и микропиле происходил разрыв полисадного слоя (макросклерейдов) семенной кожуры, что обеспечивало поступление в семя воды, необходимой для активации ростовых процессов.

Влияние длительности высокотемпературной предобработки на прорастание семян

Для исключения негативного влияния высоких температур на жизнеспособность зародыша было проанализировано влияние длительности высокотемпературной предобработки на процесс прорастания семян. Семена заливали горячей водой (90 °С) и выдерживали 5, 15 и 25 мин. Достоверных различий по частоте прорастания не выявлено (75.5, 84.5, 80.0% соответственно) (рис. 1). Однако после пятиминутной обработки семенная кожура в большинстве случаев (71.4%) сохраняла свою жесткость, что препятствовало разворачиванию семядольных листьев, осложняло нормальное развитие проростков и в дальнейшем приводило к их гибели. Увеличение длительности предобработки до 15 или 25 мин достоверно ($F 100.1^*$, $P \leq 0.5$) повышало частоту нормально развитых проростков до 65.6 и 75.1% соответственно.

После высокотемпературной предобработки, как и в контроле, единичные проростки появлялись на 9-е сут проращивания. Массовое прорастание семян происходило с 15 по 24 сут. Проростки проходили все основные фазы своего развития, их морфометрические параметры не отличались от контрольных показателей. Это свидетельствует об отсутствии негативного влияния высокотемпературной обработки семян на рост и развитие зародыша.

Влияние сроков хранения на прорастание семян

Проращивание на фильтровальной бумаге предобработанных семян урожая 2011, 2014 и

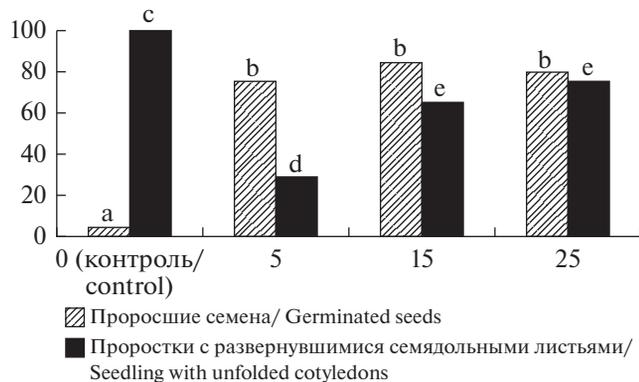


Рис. 1. Влияние длительности высокотемпературной обработки (90 °С) на прорастание семян *L. anagyroides* в лабораторных условиях (одинаковыми буквами обозначены недостоверные различия между вариантами по критерию Дункана, разными – достоверные, $F_{52.2}^*$, $P \leq 0.5$).

По горизонтали – длительность предобработки, мин; по вертикали – количество семян/проростков, %.

Fig. 1. Effect of the duration of hot-water (90 °С) pretreatment on seed germination under laboratory conditions in *L. anagyroides* (same letters indicate insignificant difference between the variants according to Duncan failure criterion, different letters indicate significant difference, $F_{52.2}^*$, $P \leq 0.5$).

X-axis – duration of pretreatment, min; y-axis – quantity of seeds/seedlings, %.

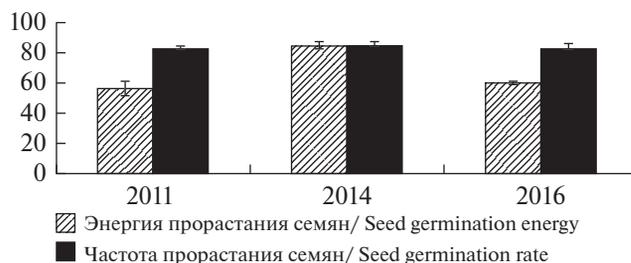


Рис. 2. Влияние различного срока хранения на прорастание предобработанных (горячая вода 90 °С, 15 мин) семян *L. anagyroides* в лабораторных условиях. По горизонтали – год сбора семян; по вертикали – количество проросших семян, %.

Fig. 2. Effect of different storage time on germination of pretreated seeds (hot water 90 °С, 15 min) under laboratory conditions in *L. anagyroides*.

X-axis – year of seed harvest; y-axis – quantity of germinated seeds, %.

2016 г. не выявило достоверных различий по их всхожести (рис. 2). Зарегистрировано различие по энергии прорастания семян, что можно объяснить разными погодными условиями в период их созревания. Лето (июнь–август) 2014 г. было менее жаркое и более влажное (среднемесячная температура 21.5 °С, количество осадков 115.1 мм), по

Таблица 1. Влияние температурной предобработки на прорастание семян *L. anagyroides* на различных субстратах
Table 1. Effect of temperature pretreatments on seed germination on various substrates in *L. anagyroides*

Субстрат для проращивания (фактор А) Substrates for seed germination (factor A)	Количество проросших семян, % (фактор В) Quantity of germinated seeds, % (factor B)				Средние значения (фактор А) Mean (factor A)
	без обработки (контроль) without pretreatment (control)	после температурной обработки after temperature pretreatments			
		–18 °С	90 °С	–18 °С/90 °С	
Фильтровальная бумага Filter paper	4.8 a	9.9 a	82.2 defg	82.2 efg	44.8 b
Кокосовый субстрат Coconut substrate	6.7 a	13.3 a	51.8 b	80.2 cdefg	38.0 a
MS + 0.5 мг/л БАП MS medium + 0.5 mg/l BAP	7.8 a	11.9 a	82.3 fg	86.1 g	47.0 b
Средние значения (фактор В) Mean (factor B)	6.4 a	11.7 a	71.1 b	82.9 c	–

$F_{(A)} 5.4^*$
 $F_{(B)} 290.1^{***}$
 $F_{(A \times B)} 4.8^*$

Примечание. Варианты, сопровождаемые разными латинскими буквами, значимо различаются $*P \leq 0.5$, $*** P \leq 0.01$ по критерию Дункана.

Note. Data followed by different subscript letters are significantly different at $*P \leq 0.05$, $*** P \leq 0.0105$ (one-way ANOVA, Duncan's Multiple Range Test).

Субстрат Substrate	Проростки <i>Laburnum anagyroides</i> , развившиеся на разных субстратах Seedlings of <i>Laburnum anagyroides</i> derived on different substrates			
	без обработки (контроль) without pretreatment (control)	после температурной предобработки сухих семян after temperature pretreatment of dry seeds		
		-18 °C	90 °C	-18 °C/90 °C
Фильтр бумага Filter paper				
Кокосовый субстрат Coconut substrate				
Питательная среда MS MS medium				

Таблица II. Проростки *L. anagyroides*, развившиеся из интактных и предобработанных семян на разных субстратах через 3 недели проращивания.

Table II. Seedlings of *L. anagyroides*, derived from intact and pre-treated seeds on different substrates after 3 weeks of germination.



Таблица III. Проростки *L. anagyroides*. 1, 2 – через 3 нед. от начала проращивания; 3 – через 1 мес. (слева) и через 3 мес. (справа) выращивания в почве; 4 – через 6 мес. выращивания в почве.

Table III. Seedlings of *L. anagyroides*. 1, 2 – after 3 weeks from the beginning of germination; 3 – after 1 month (left) and after 3 months (right) of cultivation in soil; 4 – after 6 months of cultivation in soil.

сравнению с 2011 и 2016 гг. (22.3 °C, 85.3 мм и 23.2 °C, 43.2 мм соответственно), что способствовало развитию более крупных семян с большим запасом питательных веществ.

Влияние субстрата на прорастание семян *L. anagyroides*

Проращивание семян на разных субстратах не изменяло их реакцию на предобработку. Во всех вариантах высокотемпературное воздействие оказалось эффективнее промораживания семян (табл. I, табл. I, 2). Достоверное снижение средней частоты прорастания наблюдалось на кокосовом субстрате. На фильтровальной бумаге раз-

вивались длинные изогнутые витрифицированные проростки, на кокосовом субстрате – нормальные проростки, а на питательной среде MS – укороченные с утолщенным гипокотилем и небольшим недоразвитым корешком (табл. II). Однако именно последние после высадки в почву приживались с высокой частотой (95–98%).

Первые этапы онтогенеза *L. anagyroides*

Через 4 нед. от начала проращивания проростки (табл. III, 1, 2) были высажены в стаканы с почвенной смесью. Через 1.5 мес. выращивания средняя длина побега достигла 30.50 ± 1.56 мм, вклю-

чая эпикотиль длиной 6.40 ± 1.36 мм. Каждый проросток имел семядольные листья 11.12 ± 0.29 мм длиной и 6.25 ± 0.16 мм шириной и по 2–3 настоящих тройчатосложных листа 14.65 ± 0.74 мм длиной и 7.90 ± 0.38 мм шириной (табл. III, 3). В среднем через 2.5 мес. выращивания семядольные листья желтели и опали. Проросток переходил к автотрофному питанию, что приводило к активации его роста. Через 4 мес. побег удлинялся до 50.12 ± 5.49 мм. Длина эпикотиля увеличивалась до 11.62 ± 1.12 мм, размеры листьев – до 18.98 ± 0.64 мм в длину и 10.21 ± 0.32 мм в ширину. Затем ростовая активность снижалась, нижние листья сеянцев желтели и поочередно опали, ткани побега одревесневали на 2/3 его высоты. Сеянцы вступали в покой и в таком состоянии уходили на перезимовку. Как правило, высота сеянцев 1-го года жизни не превышала 50–55 мм, диаметр побега – 3–4 мм. Стержневая корневая система состояла из главного корня длиной 50–60 мм с несколькими боковыми корешками длиной 5–20 мм (табл. III, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ

Регионы естественного произрастания *L. anagyroides* характеризуются средиземноморским климатом с умеренной температурой и относительно небольшой разницей между зимним температурным минимумом и летним максимумом. Среднегодовое количество осадков 700–800 мм. Как правило, почти все количество осадков выпадает зимой. Летом осадки могут отсутствовать от 2 до 5 мес. Климат Нижнего Поволжья умеренно континентальный, с годовой амплитудой температуры воздуха в 30 °С. Зима холодная, с неоднократными резкими перепадами температур от 0 до –20 °С, лето продолжительное и засушливое. Среднегодовое количество осадков 420–460 мм, из них около 35% выпадает зимой.

В условиях Нижнего Поволжья *L. anagyroides* растет в виде крупных (до 3.5 м) кустарников, проходит весь цикл сезонного развития. В отдельные годы однолетние побеги обмерзают, но в процессе последующей вегетации быстро восстанавливаются. Растения вступают в генеративную фазу развития на 6–7 год вегетации, цветут и завязывают семена, эффективность репродукции составляет 29.2%. Скорее всего, низкое значение соотношения количества развившихся семян к количеству семязачатков не связано с неэффективностью интродукции *L. anagyroides* в условиях Нижнего Поволжья, поскольку древесные многолетние перекрестноопыляемые растения в целом характеризуются невысокими значениями коэффициента репродукции (около 32.7%). Это обусловлено целым комплексом причин, например, недостатком ресурсов для развития всех заложившихся семязачатков, осложнением опыле-

ния погодными условиями, экологическими стрессами и др. [17, 20]. Даже при невысоких значениях коэффициента эффективности репродукции большое количество соцветий и цветков в них позволяют растениям *L. anagyroides* в генеративной фазе развития ежегодно производить до 5000 полноценных семян. В условиях Нижнего Поволжья за последние 20 лет случаи самосева были единичными. Установлено, что семена могут находиться в почве в виде криптопопуляции, сохраняя свою жизнеспособность несколько лет. Они могут прорасти в благоприятные годы, но подавляющее большинство всходов погибает в первый год, а единичные уцелевшие растут очень медленно. Рост заметно увеличивается после 4–5 лет вследствие развития у растений корневой системы.

Низкая всхожесть выполненных семян *L. anagyroides* в лабораторных условиях (8.2%) указывает на то, что они находятся в состоянии органического покоя. Как правило, такие семена не способны самостоятельно прорасти даже в благоприятных условиях [24]. М.Н. Николаева и др. [25] относят покой семян *L. anagyroides* к типу экзогенного, к группе физического (A_{Φ}). В отличие от других типов покоя при твердосемянности, или физическом покое, происходит полное прекращение поступления воды в семя и остановка ростовых процессов. У бобовых твердосемянность обусловлена особым строением семенной кожуры, которая состоит из палисадной эпидермы (макросклеридов), паренхимы и у некоторых видов из слоя остеосклеридов [26–29]. Герметичность кожуры обеспечивают воскодержащая кутикула с водоотталкивающими свойствами и сильно развитая палисадная эпидерма, состоящая из длинных, узких, плотно прилегающих друг к другу вертикальных клеток, пропитанных фенолом и суберином [26, 29]. С одной стороны, твердосемянность осложняет процессы естественного прорастания семян, а с другой стороны, способствует длительному сохранению их жизнеспособности. Как показали проведенные эксперименты, семена *L. anagyroides* не теряют всхожести после 6 лет сухого хранения.

У семян бобовых с непроницаемой семенной кожурой имеются специальные структуры (омфалодии), которые регулируют потерю воды или ее адсорбцию при прорастании. Это могут быть крышечка набухания, способная приподниматься или отбрасываться в определенных условиях, или расщелина в хилуме, действующая как гигроскопический клапан [26]. Она открывается при низкой влажности воздуха, что приводит к потере воды семенем, и закрывается при высокой влажности, препятствуя обезвоживанию семян [17, 25].

Состояние твердосемянности развивается на завершающих стадиях созревания семян или постепенно, во время их хранения после отделения

от материнского растения. Обнаруженная низкая лабораторная всхожесть свежесобранных семян *L. anagyroides* свидетельствует о том, что уже в начале сентября они находятся в состоянии органического покоя. В Нижнем Поволжье период созревания семян (июль-август), как правило, самый жаркий и засушливый. Высокие температуры и низкая влажность окружающей среды ускоряют процессы обезвоживания семян и стимулируют их быстрый переход в состояние органического покоя. Низкая влажность и отрицательные температуры зимнего периода еще более усиливают глубину покоя, из которого семена уже не могут выйти самостоятельно.

Выход семян из состояния физического покоя в естественных условиях обеспечивается либо биотическими факторами после прохождения их через желудочно-кишечный тракт животных, либо абиотическими, такими как высокие летние температуры почвы, зимние циклы замораживания и оттаивания, пожары [30–32].

Для стимуляции прорастания семян *L. anagyroides* рекомендуют обработку их концентрированной H_2SO_4 в течение 0.5–1 ч, которая имитирует биотические факторы преодоления твердосемянности [13, 25]. Однако, в естественных условиях у бобовника, скорее всего, именно абиотические факторы являются триггерами, выводящими семена из состояния физического покоя. В пользу данного предположения свидетельствует высокое содержание в семенах алкалоидов, что делает их мало пригодными для пищи, и наличие гигроскопического клапана в хилуме, действие которого регулируется температурой и влажностью. В связи с этим температурное воздействие на семена бобовника может оказаться более эффективным, по сравнению с обработкой их кислотами. Из протестированных нами вариантов наиболее эффективным оказалось высокотемпературное воздействие. Предобработка семян горячей водой в течение 15 или 25 мин нарушала целостность семенной кожуры, при этом не оказывала негативного влияния на жизнеспособность зародыша и достоверно увеличивала частоту прорастания семян до 84.5 и 80.0%, соответственно. Следует отметить, что некоторые оставшиеся непроросшими семена прорастали спустя 2–4 мес. Варьирование длительности прорастания семян можно объяснить их физиологической разнокачественностью по глубине покоя. Например, у травянистых бобовых на растениях одновременно могут присутствовать как твердые (не набухающие), так и мягкие (легко набухающие и прорастающие) семена, причем внешних различий между ними не наблюдается [33]. Причинами этого могут быть разновременность цветения и созревания семян на разных уровнях соцветия [34].

Качество субстрата оказывало существенное влияние на рост и развитие проростков. При проращивании на фильтровальной бумаге проростки развивались исключительно за счет собственных питательных веществ, содержащихся в семядолях. Недостаток экзогенных питательных веществ и избыток воды, образующийся в чашке Петри за счет процессов метаболизма проростков, стимулировали активный рост клеток растяжением, вследствие чего развивались длинные витрифицированные нежизнеспособные проростки, которые массово погибли после их высадки в почву.

Кокосовый субстрат по своим характеристикам соответствует листовой подстилке, в которой семена *L. anagyroides* прорастают в естественных условиях. Его рыхлая волокнистая структура обеспечивает хороший режим аэрации корневой системы проростков. Он содержит большое количество питательных веществ не идентифицированного состава, характеризуется отсутствием патогенной микрофлоры. Однако при проращивании предобработанных высокими температурами семян количество полученных проростков оказалось достоверно ниже в кокосовом субстрате (51.8%), чем на фильтровальной бумаге (82.2%) и среде MS (82.3%). Это было обусловлено гибелью проростков вследствие грибного поражения, которое начиналось с семенной кожуры и быстро распространялось на ткани проростков. Можно предположить, что высокотемпературная обработка не достаточно эффективно элиминирует споры грибов на семенной кожуре, а присутствующие в кокосовом субстрате питательные вещества активизируют их развитие. *L. anagyroides* особо восприимчив к медовому грибу [4], а при интродукции в новые эколого-климатические условия растение дополнительно может поражаться местной патогенной микрофлорой [6]. Проростки также оказались очень чувствительны к степени увлажнения кокосового субстрата. Массовую гибель проростков вызывало даже однократное переувлажнение субстрата. Развитие витрифицированных проростков на фильтровальной бумаге и их гибель на переувлажненном кокосовом субстрате указывают на то, что одной из причин отсутствия самосева при выращивании *L. anagyroides* в Нижнем Поволжье может быть избыток влаги в почве из-за таяния снега и обильных дождей в весенние месяцы (апрель–май).

Проблемы переувлажнения субстрата не возникало при проращивании семян на искусственной питательной среде. Только на среде MS, дополненной 0.5 мг/л БАП, из температурно предобработанных семян развивались жизнеспособные стерильные проростки, которые после высадки в почву выживали с высокой частотой (95–98%).

Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют констатировать, что ли-

митирующими факторами для реализации семенного размножения у *L. anagyroides* в условиях Нижнего Поволжья являются: 1) высокая температура воздуха и низкая влажность в период созревания семян (июль, август), способствующие их быстрому переходу в состояние глубокого физического покоя, из которого более 90% семян не могут выйти самостоятельно; 2) высокая влажность почвы весной (апрель, май) из-за таяния снега и обильных дождей, приводящая к гибели единичных развивающихся проростков. Получить посадочный материал *L. anagyroides* можно только в лабораторных и тепличных условиях соблюдая следующую последовательность технологических процессов: 1) предобработка семян в течение 15–25 мин горячей водой (90 °С); 2) проращивание предобработанных семян в течение 4 нед. в условиях *in vitro* на искусственной питательной среде MS, дополненной 0.5 мг/л БАП; 3) выращивание полученных проростков в почвенной смеси в условиях теплицы не менее 1 года, исключая переувлажнение субстрата.

ВЫВОДЫ

1. Эффективность репродукции *L. anagyroides* при его интродукции в Нижнем Поволжье составляет 29.2%, что в целом характерно для аллогамных древесных растений.

2. Трудности естественного семенного размножения *L. anagyroides* в Нижнем Поволжье обусловлены глубоким физическим покоем семян, из которого подавляющее большинство из них (более 90%) не могут выйти самостоятельно в новых условиях выращивания, и гибелью проростков на первых этапах онтогенеза из-за избыточного увлажнения почвы весной.

3. Для искусственного выведения семян из состояния покоя необходима высокотемпературная предобработка горячей водой длительностью 15–25 мин.

4. Оптимальным способом получения жизнеспособных сеянцев *L. anagyroides* является проращивание предобработанных семян в условиях *in vitro* на питательной среде MS, дополненной 0.5 мг/л БАП.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Минобрнауки РФ в рамках базовой части государственного задания в сфере научной деятельности по заданию № 6.8789.2017/8.9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Галактионов И.И., Ву А.В., Осин В.А. 1967. Декоративная дендрология. М. 320 с.

2. Колесников А.И. 1974. Декоративная дендрология. М. 704 с.
3. Деревья и кустарники, культивируемые в Украинской ССР. Покрытосеменные. 1986. Киев. 720 с.
4. Huxley A. 1999. The New RHS Dictionary of Gardening. London. 3000 p.
5. Вольнский Б.Г., Бендер К.И., Фрейдман С.Л., Богословская С.И., Глазырина Г.А., Капрелова Т.С., Колоскова И.Г., Кузнецова С.Г., Мартынов Л.А., Хлебников А.Н., Хохлова Д.С. 1983. Растения в медицине. Саратов. 440 с.
6. Szentesi A., Wink M. 1991. Fate of quinolizidine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) and associated organisms. — J. Chem. Ecol. 17(8): 1557–1573. <https://doi.org/10.1007/BF00984688>
7. Sato H., Tahara S., Ingham J.L., Dziedzic S.Z. 1995. Isoflavones from pods of *Laburnum anagyroides*. — Phytochemistry. 39(3): 673–676. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(95\)00029-7](https://doi.org/10.1016/0031-9422(95)00029-7)
8. Tutka P., Zatoński W. 2006. Cytisine for the treatment of nicotine addiction: from a molecule to therapeutic efficacy. — Pharmacol. Rep. 58(6): 777–798.
9. Tzancova V., Danchev N. 2007. Cytisine – from ethnomedical use to the development as a natural alternative for smoking cessation. — Pharm. Biotechnol. 21(2): 151–160. <https://doi.org/10.1080/13102818.2007.10817436>
10. Кречетович В.И. 1945. Бобовник — *Laburnum* Medik. — В кн.: Флора СССР. М. Т. 11. С. 69–70.
11. Hewood V.H. 1993. Flowering plants of the world. Batsford. 336 p. <https://doi.org/10.2307/1222907>
12. Azimova S.S., Glushenkova A.I. 2012. *Cytisus laburnum* L. (= *Laburnum anagyroides* Medik.). — In: Lipids, lipophilic components and essential oils from plant sources. London. P. 570–570. <https://doi.org/10.1007/978-0-85729-323-7>
13. Hartmann H.T., Kester D.E., Davies F.T., Geneve R. 2010. Plant propagation: principles and practices. Verlag. 864 p.
14. Соколов С.Я., Шипчинский Н.В. 1958. Род 24. Бобовник — *Laburnum* Medik. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. М.; Л. Т. 4. С. 106–110.
15. Балабушка В.К. 1990. Результаты испытания регуляторов роста при размножении древесных интродуцентов летними черенками. — Бюлл. ГБС. 156: 65–67.
16. Вайнагий И.В. 1974. О методике изучения семенной продуктивности растений. — Бот. журн. 59(6): 826–831.
17. Терехин Э.С. 1996. Семя и семенное размножение. СПб. 377 с.
18. Urbanska K. 1989. Reproductive effort or reproductive offer? A revised approach to reproductive strategies of flowering plants. — Bot. Helv. 99(1): 49–63.
19. Злобин Ю.А. 2000. Репродуктивный успех. — В кн.: Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб. Т. 3. С. 251–258.
20. Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М. 350 с.

21. Левина Р.Е. 1981. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М. 96 с.
22. Фирсова М.К. 1959. Методы определения качества семян. М. 351 с.
23. Murashige T., Skoog F. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. — *Physiol. Plant.* 15: 473–497.
<https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
24. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. 2002. Размножение растений. СПб. 232 с.
25. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л. 245 с.
26. Schmidt L.H. 2007. *Tropical Forest Seed*. Berlin. 408 p.
<https://doi.org/10.1007/978-3-540-68864-8>
27. Corner E.J.H. 1951. The leguminous seed — *Phytomorph.* 1: 117–150.
28. Ozbek F., Buyukkarta H.N., Ekici M., Ozbek M.J. 2016. Seed coat ultrastructure of the genus *Astragalus* L. section *Uliginosi* Gray (Fabaceae) — *Gazi University Journal of Science.* 29(2): 279–283.
29. Smykal P., Vernoud V., Blair M.W., Soukup A., Thompson R.D. 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed — *Frontiers in Plant Science.* 17: 1 – 19.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00351>
30. Безевинкель Ф.Д., Боумен Ф. 1990. Структура семени. — В кн.: Эмбриология растений. М. Т. 2. С. 150–198.
31. Moreno-Casasola P., Grime J.P., Martinez L.A. 1994. Comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes in Mexico — *J. Trop. Ecol.* 10: 67–86.
<https://doi.org/10.1017/S0266467400007720>
32. Van Assche J.A., Debucquoy K.L.A., Rommens W.A.F. 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). — *New Phytologist.* 158: 315–323.
<https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00744.x>
33. Ракова М.В. 1974. О твердосемянности в популяции дикорастущих бобовых. — В сб.: Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск. С. 158–166.
34. Николаева М.Г., Лянгузова И.В., Поздова Л.М. 1999. Биология семян. СПб. 231 с.

Seed Reproduction of *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) Introduced in the Lower Volga Region

S. N. Timofeeva^a, O. I. Yudakova^{a,*}, A. I. Kharitonov^b, L. A. Elkonin^c

^a*Saratov State University, Saratov, Russia*

^b*Botanical Garden of the Saratov State University, Saratov, Russia*

^c*Agricultural Research Institute of South-East Region, Saratov, Russia*

**e-mail: yudakovaoi66@gmail.com*

Abstract—*Laburnum anagyroides* Medik. (Leguminosae) is a promising ornamental woody plant, which is native to the Mediterranean. Being introduced to the Lower Volga region, it is characterized by the following seed reproduction indices: potential seed productivity is 5.24 ± 0.08 ovules per ovary, real seed productivity — 1.53 ± 0.05 seeds per fruit, coefficient of reproduction efficiency — 29.2%. Seeds quickly enter deep physical dormancy, which cannot be broken without treatment. Germination of both freshly harvested and long-stored intact seeds does not exceed 10%. This is one of the reasons for the lack of self-seeding. In order to increase laboratory germination, various seed pretreatment temperatures and subsequent germination on different substrates were tested. The maximum of viable seedlings were obtained after 15-minute seed hot water (90 °C) treatment followed up by *in vitro* germination in MS medium. The limiting factors for introduced *L. anagyroides* seed reproduction in the Lower Volga region are the high air temperature in the end of summer, which contributes to the rapid transition of seeds to physical dormancy and high soil moisture in spring, which causes the death of seedlings that are sensitive excessive soil water.

Keywords: *Laburnum anagyroides*, seed productivity, seed dormancy, pretreatment of seeds, germination of seeds

ACKNOWLEDGMENTS

The present study was carried out within the framework of the institutional research project № 6.8789.2017/8.9.

REFERENCES

1. Galaktionov I.I., Vu A.V., Osin V.A. 1967. *Dekorativnaya dendrologiya* [Decorative dendrology]. Moscow. 320 p. (In Russian)
2. Kolesnikov A.I. 1974. *Dekorativnaya dendrologiya* [Decorative dendrology]. Moscow. 704 p. (In Russian)
3. Dereviya i kustarniki, kultiviruemye v Ukrainskoi SSR. Pokrytosemennye. 1986. [Trees and shrubs cultivated in the Ukrainian SSR. Angiosperms]. Kiev. 720 p. (In Russian)
4. Huxley A. 1999. *The New RHS Dictionary of Gardening*. London. 3000 p.
5. Volynsky B.G., Bender K.I., Freydmann S.L., Bogoslovskaya S.I., Glazyrin G.A., Kaprelova T.S., Kolesnikova I.G., Kuznetsova S.G., Martynov L.A., Khleb-

- nikov A.N., Khokhlova D.S.* 1983. Rasteniya v meditsine [Plants in Medicine]. Saratov. 440 p. (In Russian)
6. *Szentesi A., Wink M.* 1991. Fate of quinolizidine alkaloids through three trophic levels: *Laburnum anagyroides* (Leguminosae) and associated organisms. — *J. Chem. Ecol.* 17(8): 1557–1573. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00984688>
 7. *Sato H., Tahara S., Ingham J.L., Dziedzic S.Z.* 1995. Isoflavones from pods of *Laburnum anagyroides*. — *Phytochemistry.* 39(3): 673–676. [http://dx.doi.org/10.1016/0031-9422\(95\)00029-7](http://dx.doi.org/10.1016/0031-9422(95)00029-7)
 8. *Tutka P., Zatoński W.* 2006. Cytisine for the treatment of nicotine addiction: from a molecule to therapeutic efficacy. — *Pharmacol. Rep.* 58(6): 777–798.
 9. *Tzancova V., Danchev N.* 2007. Cytisine — from ethnomedicinal use to the development as a natural alternative for smoking cessation. — *Pharm. Biotechnol.* 21(2): 151–160. <https://doi.org/10.1080/13102818.2007.10817436>
 10. *Krechetovich V.I.* 1945. Bobovnik — *Laburnum Medik.* [Bobovnik — *Laburnum Medik.*] — In: Flora of the USSR. Moscow. Vol. 11. P. 69–70. (In Russian)
 11. *Hewood V.H.* 1993. Flowering plants of the world. Batsford. 336 p. <https://doi.org/10.2307/1222907>
 12. *Azimova S.S., Glushenkova A.I.* 2012. *Cytisus laburnum* L. (= *Laburnum anagyroides* Medic). — In: Lipids, lipophilic components and essential oils from plant sources. London. P. 570–570. <http://dx.doi.org/10.1007/978-0-85729-323-7>
 13. *Hartmann H.T., Kester D.E., Davies F.T., Geneve R.* 2010. Plant propagation: principles and practices. Verlag. 864 p.
 14. *Sokolov S.Ya., Shipchinsky N.V.* 1958. Genus 24. Bobovnik — *Laburnum Medik.* [Bobovnik — *Laburnum Medik.*] — In: Dereviya i kustarniki SSSR. Dikorastushchii, kultiviruemye i perspektivnye dlya introduktsii [Trees and shrubs of the USSR. Wild, cultivated and promising for introduction]. Moscow; Leningrad. Vol. 4. P. 106–110. (In Russian)
 15. *Balabushka V.K.* 1990. Resultaty ispytaniya regulatorov rosta pri razmnozhenii drevesnykh introdutsentov letnimi cherenkami [Results of growth regulators tested during reproduction of tree introductions by summer cuttings]. — *Byulleten GBS.* 156: 65–67. (In Russian)
 16. *Vainagiy I.V.* 1974. O metodike izucheniya semennoi produktivnosti rastenii [About the method of studying the seed productivity of plants]. — *Bot. zhurnal.* 59(6): 826–831. (In Russian)
 17. *Terekhin E.S.* 1996. Semya i semennoe razmnozhenie [Seed and seed reproduction]. St. Petersburg. 377 p. (In Russian)
 18. *Urbanska K.* 1989. Reproductive effort or reproductive offer? A revised approach to reproductive strategies of flowering plants. — *Bot. Helv.* 99(1): 49–63.
 19. *Zlobin Yu.A.* 2000. Reproductivnyi uspekh [Reproductive success] — In: Embriologiya tsvetkovykh rastenii. Terminologiya i kontseptii [Embryology of flowering plants. Terminology and concepts]. St. Petersburg. V. 3. P. 251–258. (In Russian)
 20. *Shamrov I.I.* 2008. Semyazachatok tsvetkovykh rastenii: stroenie, funktsii, proiskhozhdenie [The ovule of flowering plants: structure, function, origin]. Moscow. 350 p. (In Russian)
 21. *Levina R.E.* 1981. Reproductivnaya biologiya semennykh rastenii. Obzor problemy [Reproductive biology of seed plants. Review the problem]. Moscow. 96 p. (In Russian)
 22. *Firsova M.K.* 1959. Metody opredeleniya kachestva semyan [Methods for determining the quality of seeds]. Moscow. 351 p. (In Russian)
 23. *Murashige T., Skoog F.* 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. — *Physiol. Plant.* 15: 473–497. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x>
 24. *Batygina T.B., Vasilyeva V.E.* 2002. Razmnozhenie rastenii [Plant Reproduction]. St. Petersburg. 232 p. (In Russian)
 25. *Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N.* 1985. Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan [Reference book on germination of dormant seeds]. Leningrad. 245 p. (In Russian)
 26. *Schmidt L.H.* 2007. Tropical Forest Seed. Berlin. 408 p. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68864-8>
 27. *Corner E.J.H.* 1951. The leguminous seed — *Phytomorph.* 1: 117–150.
 28. *Ozbek F., Buyukkarta H.N., Ekici M., Ozbek M.J.* 2016. Seed coat ultrastructure of the genus *Astragalus* L. section *Uliginosi* Gray (Fabaceae) — *Gazi University Journal of Science.* 29(2): 279–283.
 29. *Smykal P., Vernoud V., Blair M.W., Soukup A., Thompson R.D.* 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed — *Frontiers in Plant Science.* 17: 1–19. <http://dx.doi.org/10.3389/fpls.2014.00351>
 30. *Bezewinkel F.D., Bowman F.* 1990. Struktura semyan [Seed structure]. — In: Embriologiya rastenii [Plant embryology]. Moscow. Vol. 2. P. 150–198. (In Russian)
 31. *Moreno-Casasola P., Grime J.P., Martinez L.A.* 1994. Comparative study of the effects of fluctuations in temperature and moisture supply on hard coat dormancy in seeds of coastal tropical legumes in Mexico — *J. Trop. Ecol.* 10: 67–86. <http://dx.doi.org/10.1017/S0266467400007720>
 32. *Van Assche J.A., Debucquoy K.L.A., Rommens W.A.F.* 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). — *New Phytologist.* 158: 315–323. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00744.x>
 33. *Rakova M.V.* 1974. O tverdosemyannosti v populyatsii dikorastushchikh bobovykh [About hardness in the population of wild-growing legumes]. — In: Voprosy biologii semennogo razmnozheniya [Questions of biology of seed reproduction]. Ulyanovsk. P. 158–166. (In Russian)
 34. *Nikolaeva M.G., Lyanguzova I.V., Pozdova L.M.* 1999. Biologiya semyan [Biology of Seeds]. St. Petersburg. 231 p. (In Russian)

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ РЕСУРСНЫХ ВИДОВ

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ ДОМИНИРУЮЩИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В СРЕДНЕТАЕЖНЫХ СОСНЯКАХ РАЗНОГО ВОЗРАСТА (НА ПРИМЕРЕ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

© 2020 г. Е. А. Робакидзе^{1,*}, К. С. Бобкова¹, С. И. Наймушина¹

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

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

Поступила в редакцию 09.08.2019 г.

После доработки 23.10.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Изложены материалы исследования содержания химических элементов в разновозрастной хвое и ветвях сосны, листьях брусники и черники, зеленых и сфагновых мхов в сосновых фитоценозах разных типов в условиях средней тайги Республики Коми. Определено содержание следующих химических элементов: N, P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn. Проведен сравнительный анализ минерального состава компонентов за два срока наблюдений 1984 и 2017 гг. в период перехода сосняков из средневозрастных к приспевающим и спелым. Сравнительный анализ минерального состава хвои сосны показал, что возрастная динамика содержания большинства исследуемых элементов имеет общие тенденции. С возрастом в хвое сосны происходит уменьшение содержания элементов-органогенов (N, P, K) и увеличение таких элементов, как Ca, Al, Fe, Mn. Суммарное содержание зольных элементов в ветвях сосны в сосняке черничном и сосняке чернично-сфагновом находится почти на одном уровне за оба периода наблюдений. Содержание валового азота в ветвях сосны в обоих сосняках в 1984 г. выше, чем в 2017 г. Концентрация азота в листьях брусники и черники в 1984 г. достоверно выше, чем в 2017 г. Содержание зольных элементов в листьях брусники, собранной в сосняке черничном за оба срока наблюдений находится примерно на одном уровне. Зольность листьев брусники, отобранной в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. выше, чем в 2017 г. Среди зольных элементов в листьях брусники и черники за оба периода наблюдений доминируют кальций и калий, на долю каждого из которых приходится от 30 до 59%. Содержание зольных элементов как в зеленых, так и сфагновых мхах сосняков достоверно выше в 1984 г., чем в 2017 г. Причинами изменения химического состава растений в сосняках разных типов в период созревания являются различное содержание элементов питания в почвах, высокая влажность почв в заболоченном сосняке, изменения плотности фитомассы, освещенности и конкурентных отношений за питательные элементы между растениями разных ярусов.

Ключевые слова: сосновые фитоценозы, минеральный состав, хвоя сосны, ветви сосны, листья *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, зеленые мхи, сфагновые мхи, химический мониторинг

DOI: 10.31857/S0033994620010045

Лесные экосистемы являются важным источником растительных ресурсов, используемых в промышленности, сельском хозяйстве, медицине, быту. Сосновые леса на территории Республики Коми занимают 7.2 млн. га и являются главным объектом лесопользования [1]. В настоящее время примерно половина площади сосняков рассматриваемого региона занята молодняками и средневозрастными насаждениями [2]. Наиболее типичными ассоциациями являются сосняки зеленомошной группы типов, в которых, наряду с сосной, черника и брусника являются распространенными ресурсными видами [3]. При оцен-

ке динамики развития фитоценозов и происходящих в них продукционных процессов представляет интерес изучение химического состава их компонентов [4–8]. Изучение химического состава растений сосняков европейского Севера России проводилось в Республике Карелия [9, 10], Кольском полуострове [11, 12]. Исследования минерального состава основных видов растений сосновых фитоценозов проводилось и в Республике Коми [13–15]. Показано, что концентрации химических элементов в различных органах растений характерна большая изменчивость в зависимости от вида и возраста растения, региональ-

ных климатических особенностей, сезонного развития и лесорастительных условий [16, 17, 9, 18–20]. Оценка химического состава растительных компонентов сосновых фитоценозов во временной динамике на одних и тех же объектах ранее не проводилась.

Целью данной работы является оценка изменения элементного состава доминирующих видов растений среднетаежных сосновых фитоценозов черничного ряда в период перехода их из средневозрастных в припевающие и спелые.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена в подзоне средней тайги Республики Коми на территории Чернамского лесного стационара (62°00' с. ш., 50°20' в. д.) Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Исследования проводились на постоянных пробных площадях (ППП), заложенных в естественно развивающихся сосняках черничном (ППП 1) и чернично-сфагновом (ППП 4). Тип леса определен по [21]. Пробные площади заложены согласно ОСТ 56-69-83 (1983) [22]. Перечеты деревьев древостоев проведены в динамике (табл. 1). Таксационная обработка материала выполнена в соответствии с методическими требованиями [23].

Сосняк черничный влажный послепожарного происхождения. Древесный ярус состоит из сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L., отмечена примесь березы пушистой *Betula pubescens* Ehrh. 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, редко встречаются сосна, береза. В травяно-кустарничковом ярусе с общим проективным покрытием (ОПП) около 60% доминирует черника *Vaccinium myrtillus* L., встречаются брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., водяника *Empetrum nigrum* L., голубика *Vaccinium uliginosum* L., осока *Carex globularis* L. Моховой покров сплошной, состоит из *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw., отдельными небольшими пятнами встречаются *Polytrichum commune* (Hedw.) и сфагновые мхи *Sphagnum* sp. Почва – мощный иллювиально-гумусовый подзол песчаный на суглинках.

Сосняк чернично-сфагновый послепожарного происхождения. Древесный ярус состоит из сосны обыкновенной, отмечена незначительная примесь березы пушистой и ели сибирской, редко встречается осина дрожащая *Populus tremula* L. В подлеске в незначительном количестве присутствуют рябина, ивы. Подрост состоит из сосны, березы и ели при преобладании сосны. Травяно-кустарничковый ярус с ОПП 50–60% образуют черника, голубика, брусника, багульник *Ledum palustre* L., водяника, кассандра *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench., подбел *Andromeda polifolia* L., марьянник *Melampyrum sylvaticum* L. и осока *Carex globularis* L. Почти сплошной моховой покров представлен в основном сфагновыми при незначительном участии зеленых мхов. На кочках встречаются лишайники из родов *Cladonia* и *Cladina*. Названия растений приведены по сводке

Таблица 1. Лесоводственно-таксационная характеристика исследуемых сосновых древостоев
Table 1. Forestry and taxonomic characteristic of studied tree stands of spruce forests

Год исследований Year of investigation	Состав Composition of tree stand	Возраст, лет Age, year	Число деревьев, экз./га Number of trees pcs./hectare		Сумма площадей сечения, м ² /га Amount of cut area, m ² /hectare	Запас древесины м ³ /га Total stock, m ³ /hectare		Средняя высота, м Average height, m	Средний диаметр, см Average diameter, cm
			растущие growing	сухие dry		растущие growing	сухие dry		
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)									
1981 г.	10P + B, ед.S	60	2040	100	15.7	109	4	10.0	10.0
2008 г.*	10P ед.S	87	2266	327	24.0	141	8	11.0	12.0
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)									
1983 г.	9P1B + S	65	1750	150	29.4	231	9	16.0	14.0
2011 г.*	9P1B + S	93	1195	100	27.8	220	11	18.2	15.4

* по Осипов, Бобкова, 2013 [33].

С.К. Черепанова [24]. Почва торфянисто-подзолисто-глебоватая гумусовая песчаная на суглинках.

Для изучения химического состава растений были отобраны: у сосны хвоя 1–5 года жизни, ветви тонкие последних трех лет, листья черники, брусники, зеленые (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt, *Dicranum polysetum* (Mich.) Sw.) и сфагновые мхи (*Sphagnum* sp.). Сбор материала производился в конце июля–начале августа в 1984 и 2017 гг. Образцы растений напочвенного покрова отбирали методом укосов [25]. Образцы хвои и ветвей взяты у 10–12 деревьев на каждой ППП с южной стороны из средней части кроны [7]. Образцы высушивали до воздушно-сухого состояния и размалывали в электрической мельнице до порошкообразной массы [26]. Химический анализ образцов растений проводили только одной средней пробы с каждой ППП.

Химический анализ проводили в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН (аттестат аккредитации № РОСС RU.0001.511257 от 26 февраля 2014 г.) по аттестованным методикам количественного химического анализа. Валовое содержание элементов минерального питания (калий, кальций, магний, фосфор, марганец, железо, натрий, алюминий) в растительных образцах определяли методом атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой (Спектрометр атомно-эмиссионный с индуктивно-связанной плазмой Spectro Ciros^{сcd}, Германия). Валовое содержание азота определяли методом газовой хроматографии на элементном анализаторе (EA 1110 (CHNS-O), Италия).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Для обеспечения физиологических процессов растениям необходим ряд неорганических элементов. В относительно больших количествах растению необходимы азот, фосфор, калий, кальций, магний и сера (макроэлементы). В число элементов, необходимых в меньших количествах (микроэлементы), входят железо, марганец, цинк, медь, молибден, хлор [27, 28]. Все названные элементы являются для растений жизненно необходимыми. Они представляют интерес с точки зрения выяснения степени обеспеченности пищевой растений и важны для оценки технических, лекарственных, пищевых, кормовых свойств растительного сырья [4, 29, 30].

Надземная масса деревьев дифференцируется на ряд фракций, существенно различающихся по их биологической роли и в специфике участия в процессах обмена веществ: а) фотосинтетические (рабочие) части побега последнего года, двух лет, старше двух лет, отдельно хвоя и ветви; б) скелетные, несущие опорные функции (древесина, ко-

ра, ветви живые нехвоенные из разных частей по вертикали ствола и кроны). Фотосинтетические фракции выполняют основную роль в потреблении зольных элементов и азота в растении. Известно, что химический состав физиологически активных ассимилирующих органов хвойных растений определяется поглощением элементов растениями из почвы и атмосферы, ретранслокацией их из более старых тканей и выщелачиванием атмосферными осадками. Растения на 50–98% состоят из воды. Сухое вещество, остающееся после высушивания, состоит наполовину из углерода. Остающаяся минеральная часть (зола) составляет от 0.2 до 20% сухого веса; у листьев содержание золы относительно велико. Состав золы зависит от содержания минеральных веществ в почве и любой химический элемент, имеющийся в данном местообитании, может быть обнаружен в растении [27].

Элементный состав хвои сосны (*Pinus sylvestris* L.). Согласно нашим исследованиям продолжительность жизни хвои у сосны в исследуемых сосняках достигает девяти лет. В общей массе преобладает хвоя первых четырех лет жизни. Начинается довольно интенсивный их опад с пятого года жизни [13]. Регрессионный анализ показал, что возрастная динамика концентрации исследуемых элементов (P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn) в хвое сосен черничного и чернично-сфагнового сообществ с высокой степенью достоверности описывается логарифмической кривой (рис. 1–2). На рисунках указаны коэффициенты аппроксимации логарифмических трендов (R^2) зависимости содержания элемента от возраста хвои. С увеличением возраста хвои в ней достоверно уменьшается содержание калия, фосфора и магния (за исключением фосфора и магния на ППП 4 в 1984 г.). Более высокие концентрации этих элементов наблюдаются в однолетней хвое. Содержание кальция, марганца, алюминия и железа увеличивается в хвое старших возрастов, что свидетельствует о слабой подвижности этих элементов. Таким образом, одним из основных факторов варьирования элементного состава ассимилирующих органов сосны является возраст хвои. Содержание элементов, способных к ретранслокации внутри растений (N, P, K), а также содержание элементов средней подвижности (Mg) снижается в хвое старших возрастов. Эти закономерности были отмечены и ранее [11, 13, 7, 12].

Сравнительный анализ минерального состава хвои сосны, растущей в сосняке черничном и сосняке чернично-сфагновом, показывает, что возрастная динамика содержания большинства исследуемых элементов имеет общие тенденции за оба периода наблюдений.

В 1984 г. содержание калия в хвое сосны первого года было на одном уровне на обоих участках ($0.57 \pm 0.17\%$). С возрастом его концентрация

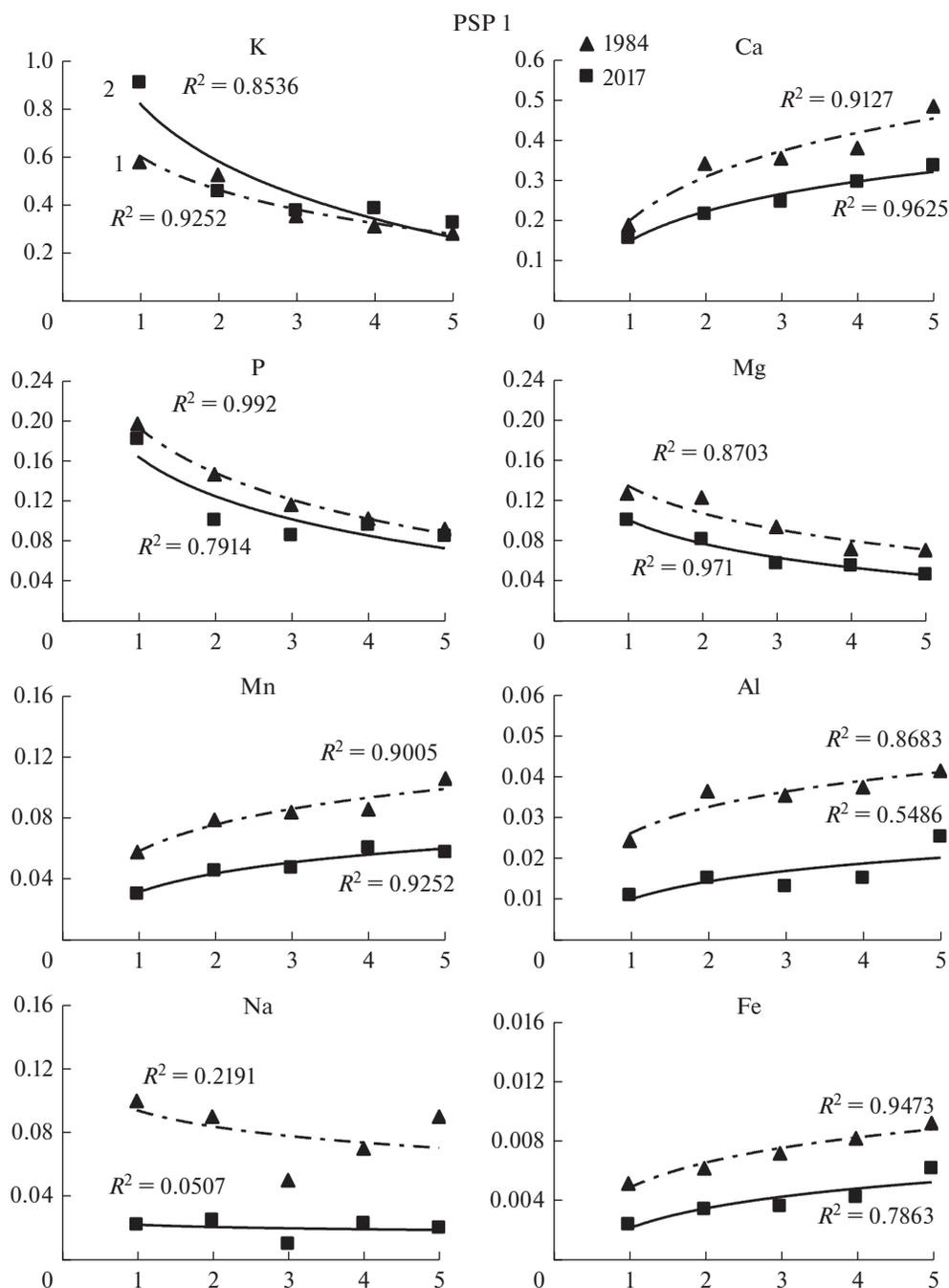


Рис. 1. Массовая доля элементов в сухом веществе хвои сосны в сосняке черничном в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.

Fig. 1. Mass fraction of elements in the dry matter of pine needles (bilberry wet pine) in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient.

X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

уменьшилась. В 2017 г. также выявлено более высокое содержание калия в однолетней хвое и в сосняке черничном и чернично-сфагновом (0.90 ± 0.14 и $0.74 \pm 0.19\%$ сух. вещества соответственно) (рис. 1, 2). Концентрация калия в хвое второго, третьего, четвертого и пятого года жизни за

два срока наблюдений и в сосняках разного типа находится примерно на одном уровне (различия в пределах ошибки). Концентрация кальция в однолетней хвое, собранной в 1984 г. в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4), незначительно выше, чем в хвое с ППП 1, но достоверно различает-

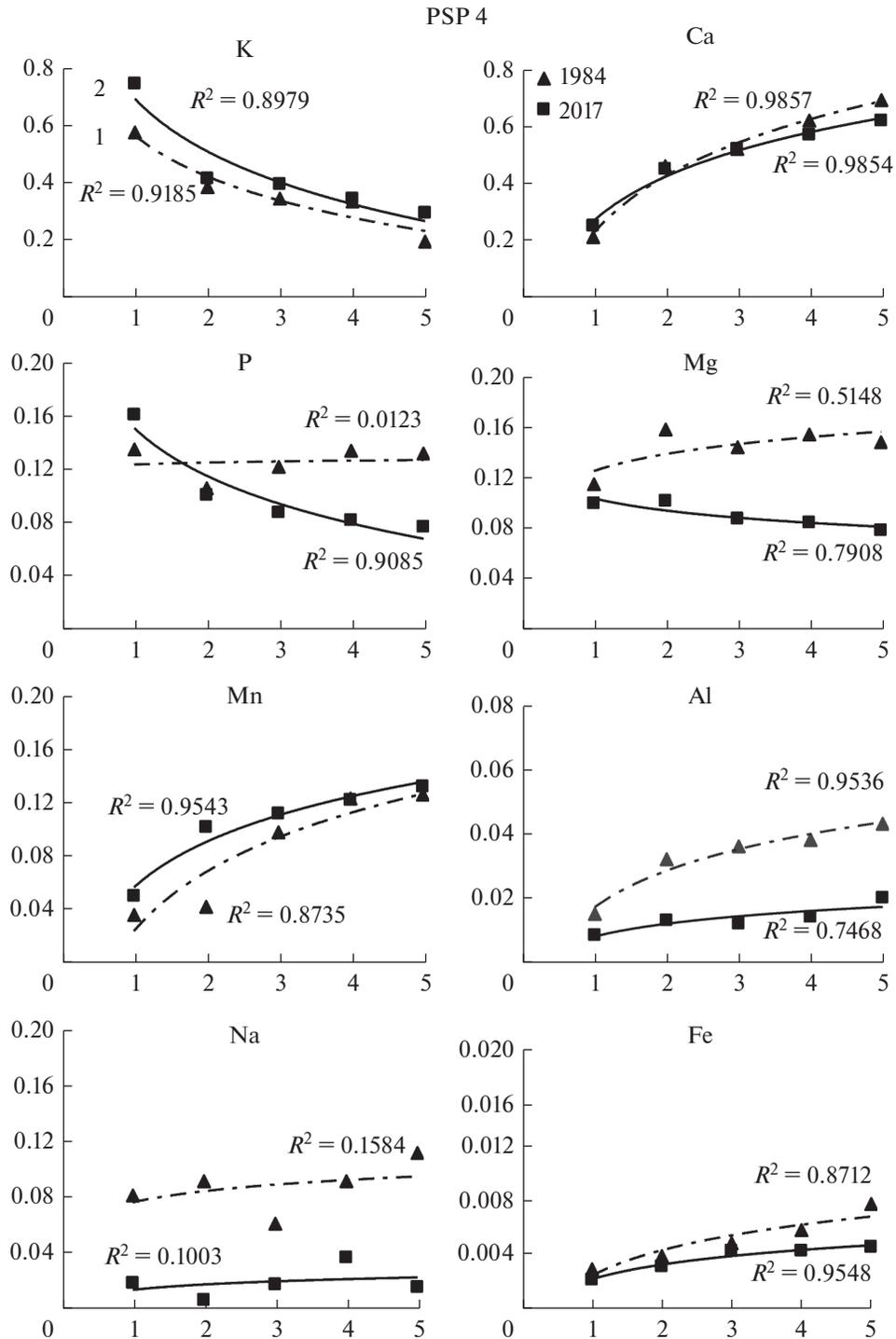


Рис. 2. Массовая доля элементов в сухом веществе хвои сосны в сосняке чернично-сфагновом в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.

Fig. 2. Mass fraction of elements in the dry matter of pine needles (bilberry sphagnum pine) in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient. X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

ся для 2–5-летней хвои. В 2017 г. в разновозрастной хвое (2–5 года жизни) содержание кальция достоверно меньше в сосняке черничном (ППП 1) и

находится на уровне 1984 г. в хвое деревьев сосняка чернично-сфагнового (ППП 4). Содержание фосфора в хвое, собранной с деревьев сосняка

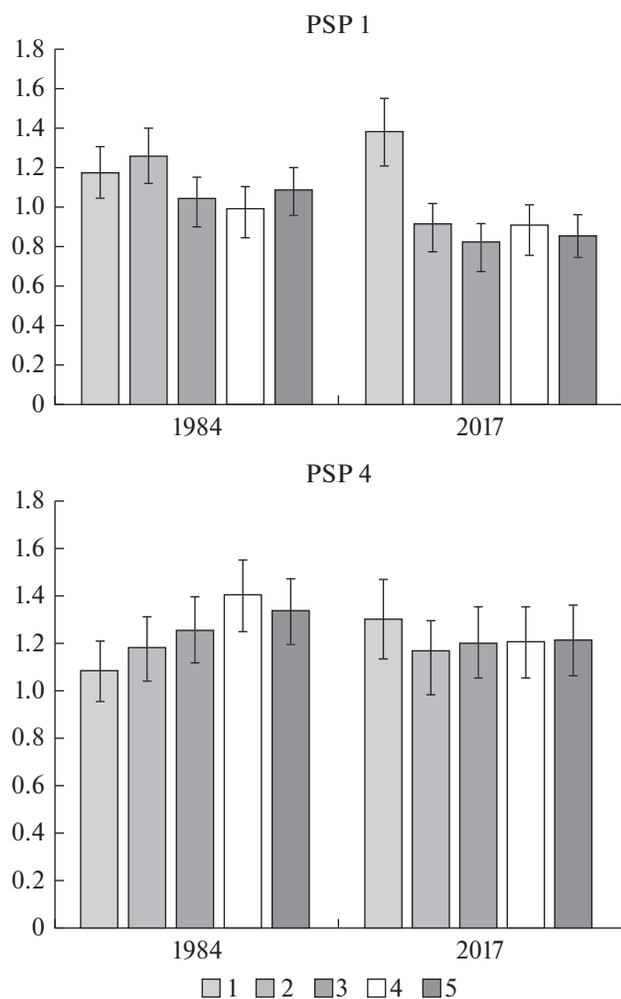


Рис. 3. Суммарное содержание химических элементов в пробах хвои сосны в 1984 и 2017 гг.: 1 – однолетняя, 2 – двухлетняя, 3 – трехлетняя, 4 – четырехлетняя; 5 – пятилетняя хвоя.

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

Fig. 3. The total content of chemical elements in samples of pine needles in 1984 and 2017: 1 – one-year-old, 2 – two-year, 3 – three-year, 4 – four-year; 5 – five year old needles. X-axis – year of observation; y-axis – mass proportion, %.

черничного за два срока наблюдений, достоверно не различается (различия в пределах ошибки). В сосняке чернично-сфагновом возрастная динамика концентрации фосфора в 1984 г. нарушена. В 2017 г. количество данного элемента в хвое 3–5 года достоверно меньше по сравнению с этим показателем в 1984 г. Концентрация магния уменьшается с возрастом (за исключением динамики содержания данного элемента в разновозрастной хвое в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г.). Надо отметить, что концентрация магния больше в 1984 г. в хвое с обоих сосняков. При изучении возрастной динамики марганца и алюминия в 1984 и 2017 гг. выявлена зависимость их концентрации

от возраста хвои: содержание их увеличивается с возрастом хвои. Вместе с тем, надо отметить, что содержание марганца и алюминия в хвое всех возрастов значительно меньше в 2017 г. на ППП 1; для ППП 4 такая тенденция отмечается только для алюминия. Возрастные изменения в содержании натрия не наблюдаются ни в 1984 г., ни в 2017 г. Вместе с тем, его концентрация значительно выше в хвое всех возрастов, собранной на обоих участках в 1984 г. По содержанию железа отмечена зависимость от возраста хвои и на ППП 1 и на ППП 4 за оба периода наблюдений: наибольшая концентрация данного элемента отмечается в хвое 5-го года жизни. Причем содержание железа выше в хвое, отобранной в 1984 г. (но разница достоверна только для хвои с деревьев сосняка черничного ППП 1) (рис. 1–2).

Суммарное содержание химических элементов в хвое сосняка черничного в 1984 г. не зависело от ее возраста (от $1.18 \pm 0.13\%$ в хвое первого года до $1.09 \pm 0.12\%$ сух. вещества в хвое пятого года) (рис. 3). В 2017 г. было выявлено, что суммарная концентрация элементов в однолетней хвое сосен значительно выше, чем в хвое последующих лет ($1.4 \pm 0.17\%$). В сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. суммарная концентрация минеральных элементов не увеличивается с возрастом хвои. Различия между суммой элементов находились в пределах ошибки. В 2017 г. суммарное количество элементов было на одном уровне. Следует отметить, что суммарное содержание химических элементов хвои старших лет выше на ППП 4 за оба периода наблюдений.

Анализ содержания валового азота в разновозрастной (1–5 года жизни) хвое сосны показал типичную тенденцию к снижению концентрации азота в хвое с увеличением ее возраста (рис. 4). Концентрация азота в хвое деревьев сосняка черничного находится примерно на одном уровне за оба срока наблюдений и в 1984 г. уменьшается от $1.43 \pm 0.32\%$ в однолетней хвое до $0.89 \pm 0.01\%$ сух. вещества в 5-тилетней, в 2017 г. достоверного уменьшения не отмечается: от 1.24 ± 0.14 до $1.04 \pm 0.11\%$ сух. вещества соответственно. Содержание азота в разновозрастной хвое деревьев сосняка чернично-сфагнового в 1984 г. выше, чем в 2017 г. и варьирует от 1.48 ± 0.19 в однолетней хвое до $0.97 \pm 0.03\%$ сух. вещества в пятилетней, в 2017 г. от 1.22 ± 0.13 до $0.79 \pm 0.09\%$ сух. вещества соответственно.

Выявленные различия в динамике содержания химических элементов в хвое сосны в сосняках черничного и чернично-сфагнового, видимо, определяются условиями произрастания, в частности, содержанием доступных элементов в почве. Как было показано ранее [13, 31], в сосняке черничном в корнеобитаемом слое почвы создаются относительно благоприятные условия увлажнения

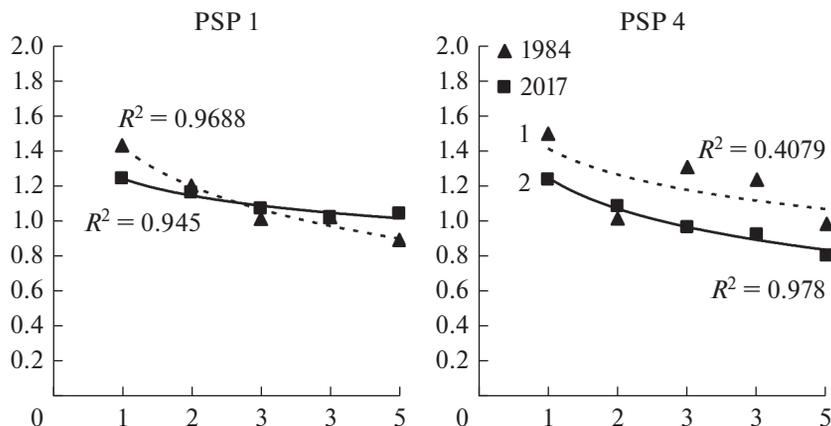


Рис. 4. Массовая доля азота в пробах хвои сосны в 1984 и 2017 гг.: 1 – логарифмический тренд данных 1984 г.; 2 – логарифмический тренд данных 2017 г.; R^2 – коэффициент аппроксимации трендов. По горизонтали – возраст хвои, лет; по вертикали – массовая доля, %.
Fig. 4. Mass fraction of nitrogen in pine needles samples in 1984 and 2017: 1 – logarithmic trend data 1984; 2 – logarithmic data trend of 2017; R^2 – trend approximation coefficient. X-axis – age of needles; y-axis – mass proportion, %.

с недостаточным содержанием доступных элементов питания (N, P, K). В обоих сосняках этот слой характеризуется кислой средой. В торфянисто-подзолистой глееватой почве сосняка чернично-сфагнового в отдельные периоды вегетации отмечали весьма неблагоприятные условия влажности. Выявлено, что в этом сосняке верховодка в 1983, 1984 и 2009 гг. держалась на глубине 20–40 см, наблюдались условия анаэробнозиса [32, 31].

Содержание химических элементов в ветвях сосны. В сосняке черничном (ППП 1) концентрация в тонких ветвях таких элементов, как калий, кальций, фосфор, марганец, алюминий, натрий достоверно не различается за оба периода наблюдений

(табл. 2). Содержание валового азота в них незначительно выше в 1984 г. Суммарное содержание зольных элементов в ветвях сосны, собранных в 1984 и 2017 гг. примерно одинаково, различия в пределах ошибки. В сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) наблюдается незначительное уменьшение массовой доли калия, фосфора, магния и незначительное (в пределах ошибки) увеличение доли кальция в ветвях сосны в 2017 г. по сравнению с 1984 г. Содержание валового азота в ветвях сосны достоверно выше в 1984 г. Сумма зольных элементов ветвей, собранных на ППП 4, находится на одном уровне за оба периода наблюдений. Отмечено одинаковое суммарное содержание

Таблица 2. Содержание химических элементов в ветвях сосны, массовая доля элементов в сухом веществе (%)
Table 2. The content of chemical elements in the branches of pine, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	$N_{\text{общ.}}$ N_{tot}	Сумма без $N_{\text{общ}}$ Amount without N_{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)										
1984	0.31 ± 0.06	0.41 ± 0.11	0.08 ± 0.02	0.08 ± 0.02	0.02 ± 0.002	0.03 ± 0.003	0.001 ± 0.0003	0.013 ± 0.002	0.66 ± 0.07	0.94 ± 0.13
2017	0.24 ± 0.09	0.43 ± 0.13	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01	0.03 ± 0.008	0.02 ± 0.004	0.002 ± 0.001	0.006 ± 0.002	0.50 ± 0.10	0.84 ± 0.16
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)										
1984	0.35 ± 0.05	0.49 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.02 ± 0.001	0.03 ± 0.003	0.001 ± 0.000	0.013 ± 0.002	0.67 ± 0.09	1.09 ± 0.07
2017	0.21 ± 0.08	0.62 ± 0.17	0.05 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.003	0.002 ± 0.001	0.008 ± 0.002	0.48 ± 0.10	1.01 ± 0.17

Примечание: ± Δ – границы интервала абсолютной погрешности при P = 0.95.
 Note: ± Δ – absolute error bound at P = 0.95.

Таблица 3. Содержание химических элементов в листьях брусники и черники, массовая доля элементов в сухом веществе (%)**Table 3.** The content of chemical elements in the leaves of cowberry and bilberry, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований	Кустарнички (листья) Shrubs (leaves)	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	N _{tot}	Сумма без N _{tot} Amount without N _{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)											
1984	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.41 ± 0.04	0.55 ± 0.03	0.09 ± 0.003	0.12 ± 0.01	0.16 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.0012 ± 0.00	0.006 ± 0.00	1.42 ± 0.02	1.37 ± 0.05
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.52 ± 0.09	0.62 ± 0.07	0.11 ± 0.01	0.12 ± 0.00	0.06 ± 0.02	0.04 ± 0.004	0.01 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.56 ± 0.17	1.49 ± 0.12
2017	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.51 ± 0.10	0.57 ± 0.07	0.10 ± 0.003	0.12 ± 0.04	0.12 ± 0.04	0.009 ± 0.002	0.001 ± 0.00	0.003 ± 0.001	1.14 ± 0.03	1.43 ± 0.13
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.72 ± 0.20	0.75 ± 0.21	0.12 ± 0.04	0.19 ± 0.06	0.09 ± 0.02	0.015 ± 0.004	0.014 ± 0.001	0.005 ± 0.001	1.64 ± 0.18	1.90 ± 0.29
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)											
1984	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.29 ± 0.02	0.91 ± 0.08	0.12 ± 0.02	0.13 ± 0.02	0.15 ± 0.03	0.03 ± 0.001	0.0012 ± 0.000	0.006 ± 0.0002	1.35 ± 0.03	1.64 ± 0.09
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.17 ± 0.03	1.22 ± 0.1	0.18 ± 0.03	0.18 ± 0.02	0.23 ± 0.04	0.07 ± 0.02	0.02 ± 0.001	0.02 ± 0.001	3.05 ± 0.12	2.07 ± 0.12
2017	<i>V. vitis-idaea</i> cowberry	0.48 ± 0.09	0.57 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.14 ± 0.04	0.09 ± 0.02	0.009 ± 0.002	0.001 ± 0.0002	0.003 ± 0.0001	1.13 ± 0.12	1.40 ± 0.13
	<i>V. myrtillus</i> bilberry	0.71 ± 0.03	1.00 ± 0.30	0.14 ± 0.04	0.24 ± 0.04	0.08 ± 0.02	0.02 ± 0.001	0.001 ± 0.0003	0.005 ± 0.001	1.65 ± 0.18	2.19 ± 0.31

зольных элементов в ветвях на ППП 1 и ППП 4 за оба срока наблюдений.

Элементный состав листьев кустарничков (*Vaccinium vitis-idaea* L., *Vaccinium myrtillus* L.). Суммарное содержание зольных элементов в листьях брусники в сосняке черничном (ППП 1) за оба периода наблюдений находится примерно на одном уровне (табл. 3). Различия в содержании элементов в листьях брусники находятся в пределах ошибки, за исключением содержания железа и алюминия: содержание железа в 2, а алюминия в 3 раза больше в листьях, собранных в 1984 г., по отношению к этому показателю в 2017 г. Суммарное содержание зольных элементов листьев брусники в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) выше в 1984 г. и составляет $1.64 \pm 0.09\%$ от сух. вещества (в 2017 г. — $1.40 \pm 0.13\%$). Это связано с тем, что на ППП 4 в 1984 г. в листьях несколько выше концентрация кальция, марганца, железа и алюминия. Содержание валового азота выше в 1984 г. в листьях брусники и на ППП 1 и на ППП 4, а в 2017 г. его количество ниже в среднем на 19%.

На ППП 1 в 1984 г. суммарное содержание зольных элементов в листьях *Vaccinium myrtillus*

достоверно больше по сравнению с этим показателем в 2017 г. Это связано с тем, что в 2017 г. в листьях выше концентрация кальция, калия, магния, марганца, натрия и алюминия. Различия в сумме концентрации зольных элементов листьев черники в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) в 1984 г. и в 2017 г. находится в пределах ошибки. Содержание валового азота в листьях черники в сосняке черничном в 1984 и в 2017 гг. примерно одинаково. В сосняке чернично-сфагновом содержание валового азота в листьях данного кустарничка в 1984 г. почти в 2 раза больше чем, этот показатель в 2017 г.

Среди зольных элементов в листьях брусники и черники в исследуемых сосняках за оба периода наблюдений доминируют кальций и калий, на долю каждого из которых приходится около 30–55 (брусника) и 32–59% (черника) (рис. 5–6). Значительное участие в структуре зольного вещества у данных кустарничков занимают магний, фосфор и марганец.

Содержание химических элементов в мхах (зеленые и сфагновые мхи).

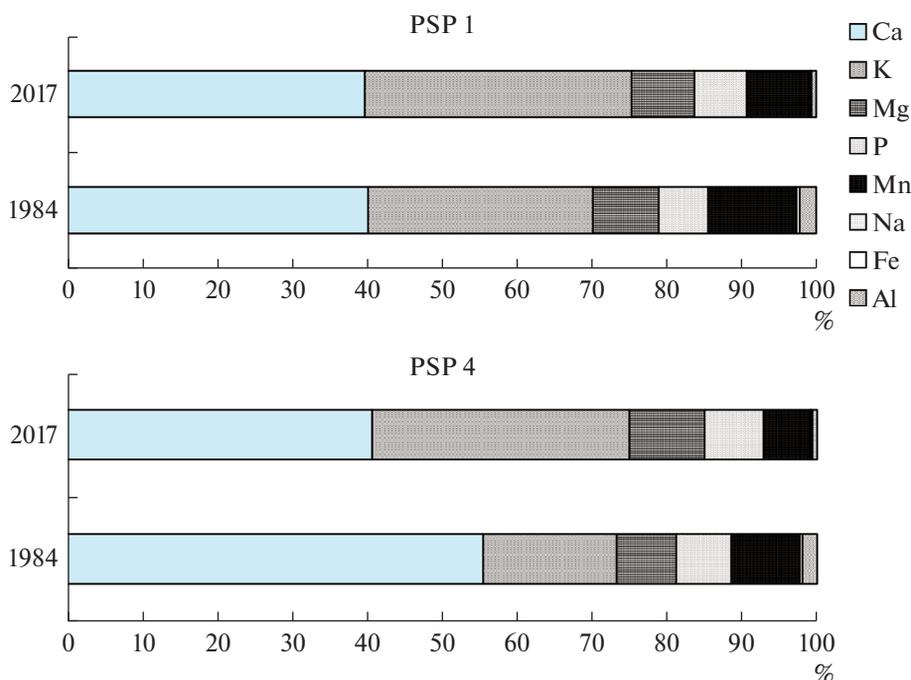


Рис. 5. Структура зольного вещества листьев брусники в сосновых насаждениях.

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

Fig. 5. The structure of the ash matter of the leaves of cowberry in pine stands. X-axis – proportion, %; y-axis – year of observation.

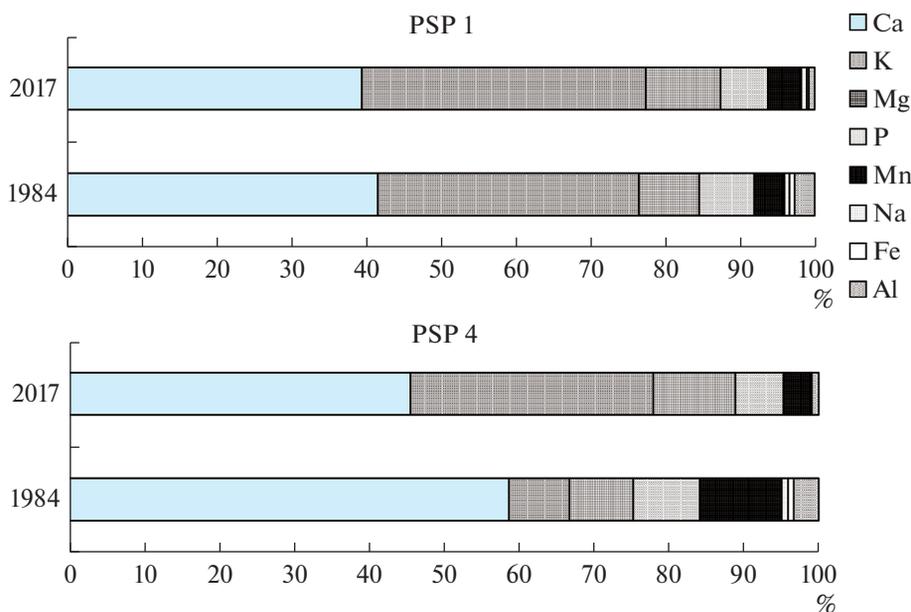


Рис. 6. Структура зольного вещества листьев черники в сосновых насаждениях.

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

Fig. 6. The structure of the ash matter of the leaves of bilberry in pine stands.

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

Содержание зольных элементов в зеленых мхах в сосняке черничном (ППП 1) достоверно выше в 1984 г., тогда как в 2017 г. их концентрация в 1.5 раза меньше (табл. 4). Различия в содержа-

нии элементов в талломах отмечается за счет уменьшения массовой доли калия почти в 2 раза, фосфора в 1.6 раза, алюминия в 3 раза, железа в 3.4 раза. Суммарное содержание зольных элемен-

Таблица 4. Содержание химических элементов в зеленых и сфагновых мхах, массовая доля элементов в сухом веществе (%)**Table 4.** The content of chemical elements in green and sphagnum mosses, the mass fraction of elements in the dry matter, (%)

Год исследований Year of investigation	Мхи Mosses	K	Ca	P	Mg	Mn	Al	Na	Fe	N _{tot}	Сумма без N _{tot} Amount without N _{tot}
Сосняк черничный влажный (ППП 1) Bilberry wet pine (PSP 1)											
1984	Зеленые мхи Green m.	0.83 ± 0.10	0.30 ± 0.03	0.18 ± 0.04	0.10 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.03 ± 0.009	0.048 ± 0.008	1.06 ± 0.20	1.60 ± 0.20
	Сфагновые Sphagnum	0.61 ± 0.04	0.47 ± 0.08	0.11 ± 0.01	0.10 ± 0.01	0.09 ± 0.03	0.07 ± 0.01	0.038 ± 0.002	0.047 ± 0.01	1.52 ± 0.20	1.52 ± 0.13
2017	Зеленые мхи Green m.	0.45 ± 0.08	0.23 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.07 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.004	0.006 ± 0.002	0.014 ± 0.004	0.63 ± 0.07	0.94 ± 0.11
	Сфагновые Sphagnum	0.64 ± 0.06	0.22 ± 0.07	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.01 ± 0.002	0.01 ± 0.004	0.007 ± 0.001	0.80 ± 0.09	1.12 ± 0.10
Сосняк чернично-сфагновый (ППП 4) Bilberry sphagnum pine (PSP 4)											
1984	Зеленые мхи Green m.	0.82 ± 0.11	0.28 ± 0.05	0.18 ± 0.04	0.09 ± 0.01	0.06 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.042 ± 0.01	1.15 ± 0.10	1.56 ± 0.22
	Сфагновые Sphagnum	0.57 ± 0.03	0.55 ± 0.04	0.12 ± 0.01	0.11 ± 0.01	0.13 ± 0.02	0.08 ± 0.01	0.04 ± 0.002	0.057 ± 0.02	0.68 ± 0.08	1.65 ± 0.20
2017	Зеленые мхи Green m.	0.46 ± 0.08	0.31 ± 0.06	0.11 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.02 ± 0.003	0.006 ± 0.002	0.015 ± 0.004	0.71 ± 0.08	1.04 ± 0.11
	Сфагновые Sphagnum	0.69 ± 0.09	0.22 ± 0.07	0.12 ± 0.04	0.09 ± 0.02	0.034 ± 0.01	0.008 ± 0.002	0.009 ± 0.003	0.006 ± 0.001	0.88 ± 0.10	1.18 ± 0.12

тов в зеленых мхах в сосняке чернично-сфагновом (ППП 4) в 1984 г. в 1.5 раза больше по сравнению с этим показателем в 2017 г. Это связано с тем, что в 1984 г. в талломах выше концентрация калия, натрия, железа и алюминия. Содержание валового азота выше в 1984 г. в талломах зеленых мхов и на ППП 1 и на ППП 4, в 2017 г. его количество ниже в среднем на 60%.

Сфагновые мхи, произрастающие как в сосняке черничном (ППП 1), так и в сосняке чернично-сфагновом в 1984 г. содержали почти в 1.5 раза больше зольных элементов по сравнению с этим показателем в 2017 г. (табл. 4). Это связано с тем, что в 2017 г. в сфагнумах ниже концентрация кальция, марганца, натрия, алюминия и железа. Содержание валового азота в талломах сфагновых мхов в сосняке черничном в 1984 г. почти в 2 раза больше, чем величина этого показателя в 2017 г. В сосняке чернично-сфагновом наблюдается небольшая разница в количестве валового азота в талломах сфагновых мхов.

Анализируя полученные материалы, можно отметить, что возможной причиной изменения элементного состава растений разных ярусов за 2 срока наблюдений является стадия развития соснового фитоценоза. В период созревания фи-

тоценозов одним из главных факторов, определяющих содержание в растениях химических элементов, является плотность древесного яруса. Древесные растения определяют интенсивность аккумуляции элементов минерального питания растениями напочвенного покрова, составляя конкуренцию в поглощении их из почвы [9, 29]. Известно, что в процессе формирования древесного яруса изменяются условия освещенности внутри фитоценоза и конкурентные отношения между растениями разных ярусов. Как было показано нами ранее [33], древостой исследуемых сосняков в рассматриваемый период находятся в стадии перехода из средневозрастных в приспевающие и спелые. В этот период развития происходят довольно интенсивные изменения структурно-функциональной организации древостоев. В частности, увеличивается листовой индекс древостоев, продуктивность и плотность их фитомассы. Изменяются состав и содержание атмосферных выпадений [29]. Все это в определенной степени отражается на питательном режиме растений нижних ярусов, о чем свидетельствуют данные их химического состава. Суммарное содержание зольных элементов в листьях брусники, отобранной в сосняке чернично-сфагновом, достоверно выше в 1984 г., чем в 2017 г. Содержание

валового азота достоверно больше в 1984 г. в листьях брусники в обоих сосняках. В сосняке чернично-сфагновом количество валового азота в листьях черники в 1984 г. почти в два раза больше, чем в 2017 г. Суммарное содержание зольных элементов, а также валового азота в зеленых и сфагновых мхах (за исключением валового содержания азота в сфагномах на ППП 4), собранных как на ППП 1, так и на ППП 4, достоверно больше в 1984 г. по сравнению с величиной этого показателя в 2017 г.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ за два срока наблюдений (1984 и 2017 гг.) содержания азота и зольных элементов в ассимилирующих органах сосны и доминирующих в составе фитоценоза растений напочвенного покрова в естественно развивающихся среднетаежных сосняках черничном и чернично-сфагновом в стадии перехода их из средневозрастных в приспевающие и спелые показал, что в этот период их развития изменения элементного состава исследуемых растений в целом незначительны. Возрастная динамика содержания большинства элементов в хвое сосны в рассматриваемый период в исследуемых сосняках имеет общие тенденции: с возрастом хвои снижается содержание N, P, K и Mg, тогда как концентрация Ca, Al, Fe, Mn возрастает. Суммарное содержание зольных элементов ветвей сосны как в сосняке черничном, так и сосняке чернично-сфагновом в период созревания древостоев находится почти на одном уровне, при этом содержание валового азота в ветвях сосны больше в средневозрастных сосняках, чем в спелых. В период созревания древостоев отмечена тенденция снижения суммарного содержания минеральных элементов в листьях кустарничков и талломах мхов. Снижение концентрации отдельных элементов в хвое сосны и у растений напочвенного покрова в период созревания древостоев определяется, прежде всего, изменением структурной организации древесного яруса, а именно увеличением его плотности, вызывающей изменения экологических условий, в частности, освещенности. Следует также отметить, что по мере созревания фитоценоза в период перехода в спелый усиливаются конкурентные отношения за питательные элементы у растений разных ярусов.

Показатели по элементному составу растений исследуемых сосняков могут быть использованы при проведении комплексного экологического мониторинга лесных сообществ средней тайги как фоновые.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках бюджетной темы НИР «Пространственно-временная динамика структуры и

продуктивности фитоценозов лесных и болотных экосистем на европейском Северо-Востоке России (AAAA-A17_117122090014-8)».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Леса Республики Коми. 1999. М. 332 с.
2. Лесной план Республики Коми. 2017. Вологда. <http://mpr.rkomi.ru/page/17999/>
3. Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. 2000. М. 512 с.
4. Митрофанов Д.П. 1977. Химический состав лесных растений Сибири. Новосибирск. 120 с.
5. Прокушкин С.Г. 1982. Минеральное питание сосны. Новосибирск. 189 с.
6. Ingestad T. 1973. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtillus*. — *Physiol. Plant.* 29: 239–246.
7. Helmisaari H.S. 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica.* 26(3): 145–153.
8. Tamminen P., Starr M., Kubin E. 2004. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in relation to moss chemistry and soil factors. — *Plant and soil.* 259: 51–58.
9. Обмен веществ и энергии в сосновых лесах европейского Севера. 1977. Л. 304 с.
10. Морозова Р.М. 1991. Минеральный состав растительных лесов Карелии. Петрозаводск. 97 с.
11. Никонов В.В. 1987. Почвообразование на северном пределе сосновых биогеоценозов. Л. 142 с.
12. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1996. Биогеохимические циклы в лесах Севера в условиях антропогенного загрязнения. Апатиты. Ч. 1. 213 с. Ч. 2. 192 с.
13. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского Северо-Востока. 1992. Сыктывкар. 174 с.
14. Торлопова Н.В., Робакидзе Е.А. 2012. Химический состав хвои сосны обыкновенной в условиях антропогенного загрязнения Сыктывкарского лесопромышленного комплекса. — *Сибирский экологический журнал.* 3: 415–422.
15. Осипов А.Ф., Манова С.О., Бобкова К.С. 2014. Запасы и элементный состав растений напочвенного покрова в среднетаежных сосняках послепожарного происхождения (Республика Коми). — *Раст. ресурсы.* 50 (1): 3–11.
16. Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: Голлесбумиздат. 248 с.
17. Родин Л.Е., Базилевич Н.И. 1952. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л. 456 с.
18. Barcan V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S. 1998. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emission. — *Water, Air and Soil Pollution.* 103(1–4): 173–195.
19. Дроздова И.В., Алексеева-Попова Н.В. 2008. Оценка макро- и микроэлементного состава некоторых полезных растений Полярного Урала. — *Раст. ресурсы.* 44(4): 116–122.
20. Барановская Н.В., Черненькая У.В. 2015. Особенности накопления химических элементов в чернике обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*) на территории

- Западной Сибири. — Фундаментальные исследования. 2: 299–306.
21. Сукачев В.Н., Зонн С.В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М. 144 с.
 22. ОСТ 56-69-83. Пробные площади лесоустроительные. Метод закладки. 1983. М. 60 с.
 23. Лесотаксационный справочник для Северо-Востока европейской части СССР. 1986. Архангельск. 358 с.
 24. Черепанов С.К. 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб. 990 с.
 25. Методы изучения лесных сообществ. 2002. СПб. 240 с.
 26. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л. 143 с.
 27. Либберт Э. 1976. Физиология растений. 576 с.
 28. Веретенников А.В. 1987. Физиология растений с основами биохимии. М. 256 с.
 29. Лукина Н.В., Никонов В.В. 1998. Питательный режим лесов северной тайги: природные и техногенные аспекты. Апатиты. 316 с.
 30. Базилевич Н.И., Титлянова А.А. 2008. Биологический круговорот углерода на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск. 381 с.
 31. Осипов А.Ф. 2013. Эмиссия диоксида углерода с поверхности почвы спелого сосняка чернично-сфагнового средней тайги. — Почвоведение. 5: 619–626.
 32. Бобкова К.С. 1987. Биологическая продуктивность хвойных лесов европейского Северо-Востока. Л. 156 с.
 33. Осипов А.Ф., Бобкова К.С. 2013. Динамика плотности и продуктивности средневозрастного древостоя сосняка черничного средней тайги. — Раст. ресурсы. 2: 181–188.

Elemental Composition of Dominating Plant Species in Different Aged Middle-Taiga Pine Forests of the Republic of Komi

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

^a*Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Syktyvkar, Russia*

^{*}*e-mail: robakidze@ib.komisc.ru*

Abstract—The content of chemical elements in pine needles and branches of different ages, cowberry and bilberry leaves, green and sphagnum mosses for various types of pine phytocenoses in the middle taiga of the Komi Republic are presented. The concentration of N, P, K, Ca, Mg, Na, Al, Fe, Mn were determined. A comparative analysis of the mineral composition was carried for 1984 and 2017 years. The pine forests turned from middle-aged to mature this periods. A comparative analysis of the mineral composition of pine needles showed that the age-related dynamics of the content of most of the studied elements has general trends. With age, in pine needles there is a decrease in the content of organogen elements (N, P, K) and an increase in such elements as Ca, Al, Fe, Mn. The ash content of pine branches in the bilberry pine and bilberry-sphagnum pine is almost at the same level for both observation periods. The gross nitrogen content in pine branches in both pine forests in 1984 is higher than in 2017. The concentration of nitrogen in the leaves of cowberry and bilberry was significantly higher in 1984 than in 2017. The content of ash elements in the leaves of cowberry collected in bilberry pine for both observation periods is approximately at the same level. The ash content of the cowberry leaves taken in the bilberry -sphagnum pine in 1984 is higher than in 2017. Among the ash elements in the leaves of cowberry and in bilberry for both observation periods, calcium and potassium dominate, each of which accounts for 30 to 59%. The content of ash elements in both green and sphagnum mosses of pine forests is significantly higher in 1984 than in 2017. Different content of nutrients in the soils, high soil moisture in the bogged pine forest, changes in phytomass density, light exposure and competition for nutrients between plants of different layers are reasons of the plants chemical composition change in different types of pine forests on the maturing stage.

Keywords: pine phytocenoses, mineral composition, pine needles, pine branches, leaves of *Vaccinium vitis-idaea*, *V. Myrtilus*, green mosses, sphagnum mosses, chemical monitoring

REFERENCES

1. *Forests of the Komi Republic*. 1999. Moscow. 332 p. (In Russian)
2. *Forest Plan of the Komi Republic*. 2017. Vologda. <http://mpr.rkomi.ru/page/17999/>
3. *Forestry and forest resources of the Komi Republic*. 2000. Moscow. 512 p. (In Russian)
4. *Mitrofanov D.P.* 1977. *Ximicheskij sostav lesnyx rastenij Sibiri* [The chemical composition of forest plants of Siberia]. Novosibirsk. 120 p. (In Russian)
5. *Prokushkin S.G.* 1982. *Mineralnoe pitanie sosny* [Mineral pine nutrition]. Novosibirsk. 189 p. (In Russian)
6. *Ingestad T.* 1973. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idaea* and *Vaccinium myrtilus*. — *Physiol. Plant.* 29: 239–246.
7. *Helmisari H.S.* 1992. Spatial and age-related variation in nutrient concentration of *Pinus sylvestris* needles. — *Silva Fennica*. 26 (3): 145–153.
8. *Tamminen P., Starr M., Kubin E.* 2004. Element concentrations in boreal, coniferous forest humus layers in

- relation to moss chemistry and soil factors. — *Plant and soil*. 259: 51–58.
9. *Obmen veshchestv i energii v sosnovykh lesax evropejskogo Severa* [Metabolism and energy in the pine forests of the European North]. 1977. Leningrad. 304 p.
 10. *Morozova R.M.* 1991. Mineralnyj sostav rastenij lesov Karelii [The mineral composition of plants of forests of Karelia]. Petrozavodsk. 97 p. (In Russian)
 11. *Nikonov V.V.* 1987. Pochvoobrazovanie na severnom predele sosnovykh biogeocенозов [Soil formation in the northern limit of pine biogeocеноses]. Leningrad. 142 p. (In Russian)
 12. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1996. Biogeoхимические циклы в лесax Severa v usloviyax aerotехногенного загрязнениya [Biogeochemical cycles in the forests of the North in conditions of aerotechnogenic pollution]. Apatity. Ch. 1. 213 p. Ch. 2. 192 p. (In Russian)
 13. *Ekologo-fiziologicheskie osnovy produktivnosti sosnovykh lesov evropejskogo Severo-Vostoka* [Ecological and physiological basis of the productivity of pine forests of the European Northeast]. 1992. Syktyvkar. 174 p. (In Russian)
 14. *Torlopova N.V., Robakidze E.A.* 2012. Chemical composition of pine needles in the conditions of aerotechnogenic pollution of the Syktyvkar timber industry complex. — *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*. 3: 415–422. (In Russian)
 15. *Osipov A.F., Manova S.O., Bobkova K.S.* 2014. Stocks and elemental composition of ground cover plants in middle taiga pine forests of post-fire origin (Komi Republic). — *Rast. resursy*. 50 (1): 3–11. (In Russian)
 16. *Remezov N.P., Bykova L.N., Smirnova K.M.* 1959. Potreblenie i krugovorot azota i zolnykh elementov v lesax evropejskoj chasti SSSR [Consumption and circulation of nitrogen and ash elements in the forests of the European part of the USSR]. Moscow. 248 p. (In Russian)
 17. *Rodin L.E., Bazilevich N.I.* 1952. Dinamika organicheskogo veshchestva i biologicheskij krugovorot zolnykh elementov i azota v osnovnykh tipax rastitelnosti zemnogo shara [Dynamics of organic matter and the biological circulation of ash elements and nitrogen in the main types of vegetation on the globe]. Moscow; Leningrad. 456 p. (In Russian)
 18. *Barcan V.Sh., Kovnatsky E.F., Smetannikova M.S.* 1998. Absorption of Heavy Metals in Wild Berries and Edible Mushrooms in an Area Affected by Smelter Emission. — *Water, Air and Soil Pollution*. 103(1–4): 173–195.
 19. *Drozdova I.V., Alekseeva-Popova N.V.* 2008. Evaluation of macro and microelement composition of some useful plants of the Polar Urals. — *Rast. resursy*. 44(4): 116–122. (In Russian)
 20. *Baranovskaya N.V., Chernenkaya U.V.* 2015. Features of the accumulation of chemical elements in bilberry (*Vaccinium myrtillus*) in Western Siberia. — *Fundamentalnye issledovaniya*. 2: 299–306. (In Russian)
 21. *Sukachev V.N., Zonn S.V.* 1961. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu tipov lesa [Guidelines for the study of forest types]. Moscow. 144 p. (In Russian)
 22. *OST 56-69-83*. Probnye ploshhadi lesoustroitelnye. Metod zakladki [Trial areas forest inventory. Bookmark method]. 1983. Moscow. 60 p. (In Russian)
 23. *The Lesotaksatsionny* reference book for the Northeast of the European part of the USSR. 1986. Arkhangelsk. 358 p. (In Russian)
 24. *Cherepanov S.K.* 1995. Sosudistye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv [Vascular plants of Russia and neighboring states]. St. Petersburg. 990 p. (In Russian)
 25. *Methods for studying forest communities*. 2002. St. Petersburg. 240 p. (In Russian)
 26. *Rodin L.E., Remezov N.P., Bazilevich N.I.* 1968. Metodicheskie ukazaniya k izucheniyu dinamiki i biologicheskogo krugovorota v fitocенозах [Guidelines for the study of the dynamics and biological cycle in phytocеноses]. Leningrad. 143 p. (In Russian)
 27. *Libbert E.* 1976. Fiziologiya rastenij [Plant physiology]. Mir. 576 p. (In Russian)
 28. *Veretennikov A.V.* 1987. Fiziologiya rastenij s osnovami bioximii [Plant physiology with the basics of biochemistry]. Moscow. 256 p. (In Russian)
 29. *Lukina N.V., Nikonov V.V.* 1998. Pitatelnyj rezhim lesov severnoj tajgi: prirodnye i texnogennye aspekty [Nutrient regime of forests of northern taiga: natural and technogen aspects]. Apatity. 316 p. (In Russian)
 30. *Bazilevich N.I., Titlyanova A.A.* 2008. Biologicheskij krugovorot ugleroda na pyati kontinentax: azot i zol'nye elementy v prirodnykh nazemnykh ekosistemax [Biological carbon cycle on five continents: nitrogen and ash elements in natural terrestrial ecosystems]. Novosibirsk. 381 p. (In Russian)
 31. *Osipov A.F.* 2013. Emission of carbon dioxide from the soil surface of a ripe pine bilberry sphagnum pine taiga. — *Pochvovedenie*. 5: 619–626. (In Russian)
 32. *Bobkova K.S.* 1987. Biologicheskaya produktivnost xvojnykh lesov evropejskogo Severo-Vostoka [Biological productivity of coniferous forests of the European Northeast]. Leningrad. 156 p. (In Russian)
 33. *Osipov A.F., Bobkova K.S.* 2013. Dynamics of the density and productivity of the middle-aged stand of the bilberry pine forest middle taiga. — *Rast. resursy*. 2: 181–188. (In Russian)

РОЛЬ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН В ФОРМИРОВАНИИ И РАЗВИТИИ БОТАНИЧЕСКОГО РЕСУРСОВЕДЕНИЯ

© 2020 г. А. Л. Буданцев*

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

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

Поступила в редакцию 01.12.2019 г.

После доработки 10.12.2019 г.

Принята к публикации 12.12.2019 г.

Представлен краткий очерк истории становления и развития ботанического ресурсоведения как самостоятельной отрасли ботаники. Показана роль отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В.Л. Комарова, лидеры которого (М.М. Ильин, Ал.А. Федоров и др.) сформировали содержание и основные направления ботанического ресурсоведения и определили его место в системе ботанических знаний. Прослежена проблематика научной деятельности отдела от его основания (1934 г.) до современности. Отдельный раздел посвящен работе сотрудников по составлению справочных изданий и сводок, касающихся растительных ресурсов.

Ключевые слова: Ботанический институт им. В.Л. Комарова, ботаническое ресурсоведение, растительные ресурсы

DOI: 10.31857/S0033994620010033

СТАНОВЛЕНИЕ БОТАНИЧЕСКОГО РЕСУРСОВЕДЕНИЯ КАК НОВОГО НАПРАВЛЕНИЯ БОТАНИКИ В ДОВОЕННЫЙ ПЕРИОД

Несмотря на то, что вся история человечества неразрывно связана с растениями и их продуктами, научные основы “экономической”, или “хозяйственной” ботаники в России сформировались сравнительно недавно. В начальный период ботанических исследований сбор сведений о полезных свойствах растений и способах их использования осуществлялся в ходе экспедиций, организованных Академией наук, в которых участвовали С.П. Крашенинников, П.С. Паллас, И.К. Фальк, С.Г. Гмелин и другие выдающиеся натуралисты [1, 2]. В предисловии к книге “Описание растений Российского государства с их изображениями” П.С. Паллас писал: “...из врожденного нам корыстолюбия хотя мы и можем заниматься одними токмо теми вещами, коих польза для нас собственно известна, однако через то не должны же упущать рассматривать или презирать и тех, о коих употребление мы еще не известны” [3: IV]. Тем не менее, в царской России вопросы прикладной ботаники имели либо второстепенное значение, либо носили чисто утилитарный характер (например, поставка лекарственного сырья Императорским ботаническим садом в аптечную сеть Санкт-Петербурга).

Толчком к развитию поисковых исследований, направленных на возможность использования дикорастущих полезных, в первую очередь лекарственных, растений послужила Первая мировая война, когда Россия оказалась отрезанной от мировых рынков. В 1915 г. в Императорском ботаническом саду был создан отдел лекарственных растений во главе с Н.А. Монтеверде, в котором проводились исследования мяты перечной, красавки и других растений. В.Л. Комаров в годы войны составлял “летучки” с рисунками главнейших лекарственных растений [4], а в 1917 г. опубликовал брошюру “Сбор, сушка и разведение лекарственных растений в России” [5]. По инициативе Б.А. Федченко были начаты исследования дикорастущих волокнистых и дубильных растений [6].

Наиболее остро сырьевой голод сказался в первые десятилетия существования советского государства. Свидетельством заинтересованности народного хозяйства страны в использовании отечественных полезных растений стала публикация ряда справочно-обзорных сводок. К ним относятся, в частности, “Химико-технический справочник”, изданный Научно-техническим отделом Всероссийского совета народного хозяйства (ВСНХ). Часть IV этого справочника под названием “Растительное сырье” (1921–1932), выходящая под редакцией В.Н. Любименко, состояла из 12 выпусков, посвященных пищевым, кор-

мовым, лекарственным и другим группам полезных растений. В 1932 г. как приложение к журналу “Вестник знаний” в серии “Природные богатства СССР” был издан трехтомник, посвященный пищевым и кормовым, техническим, строительным и поделочным растениям [7]. Авторами большинства статей были такие выдающиеся ботаники — сотрудники Ботанического института, как М.М. Ильин, П.Н. Овчинников, И.В. Палибин, Р.Ю. Рожевиц, Б.А. Федченко и др.

Ботанический институт принял участие в решении очень актуальной в то время проблемы — поиска отечественных каучуконосов. В 1930 г. в Ботаническом саду была образована комиссия под руководством М.М. Ильина по пересмотру флоры СССР на каучуконосность. Деятельность этой комиссии (бригады¹) в составе В.Н. Любименко, Н.Н. Монтеверде, И.В. Палибина, Н.В. Шипчинского, А.С. Гинзберга, А.Н. Данилова, П.Н. Овчинникова и Л.Е. Родина была продолжена и в Ботаническом институте. В 1930—1932 гг. в результате многочисленных экспедиций, организованных при участии Института каучука и гуттаперчи и треста “Каучуконос”, были найдены новые каучуконосные растения: кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin), тау-сагыз (*Scorzonera tau-saghyz* Lipsch. et G.V. Bosse), крым-сагыз (*Taraxacum hybernum* Steven) и др. Непосредственно за открытием этих каучуконосов началась работа по изучению их в культуре и организации плантаций. Наиболее перспективным оказался кок-сагыз, у которого был выведен ряд сортов. Итоги этих исследований подведены в первом томе сводки “Каучук и каучуконосы”, опубликованном в 1936 г. [8].

Предложение об организации научного отдела по изучению растительного сырья в Ботаническом институте АН СССР была высказана М.М. Ильиным и В.И. Кречетовичем на Первой всесоюзной производственной конференции геоботаников и флористов, которая состоялась в феврале—марте 1931 г. В первом номере журнала “Советская ботаника” В.П. Савич, говоря о путях развития научной работы Ботанического института, выделял проблему растительного сырья, связанную с расширением сырьевой базы “...которая может быть получена не только от существующего сельского хозяйства, но и от введения в культуру новых растений из дикой природы и даже от сбора этих последних в местах их наиболее интенсивного произрастания” [9: 7]. В предисловии к сдвоенному номеру 3—4 журнала “Советская ботаника”, посвященному преимущественно растительному сырью, директор института Б.А. Келлер писал, что “Ботанический институт Акаде-

мии наук СССР является естественным научно-исследовательским центром, который должен внести плановость и объединение в дело выявления и изучения растительного сырья и в научную разработку методов его использования” [10: 3]. В этом же номере была опубликована программная статья В.Н. Любименко “Об учете растительного сырья СССР”, направленная на координацию исследований по учету “производительности” как отдельных видов, так и ценозов. “Принимая во внимание сложность и комплексность проблемы учета, представляется целесообразным организовать в БИНе специальную бригаду учета, в состав которой должны войти флористы, геоботаники, а также ботаники из отдела живых растений и отдела экспериментальной ботаники” [11: 7].

10 июня 1934 г. Президиум АН СССР утвердил проект реформы некоторых отделов Ботанического института, согласно которому был создан отдел растительного сырья, в который вошли часть сотрудников Ботанического музея. Заведующим отделом был назначен Б.Н. Клопотов, который в то время являлся ученым секретарем БИНа. В штат отдела, в частности, вошли А.Ф. Гаммерман (впоследствии основатель советской школы фармакогнозии), А.А. Никитин, В.Л. Некрасова, а в июле 1934 г. на работу был принят Ал.А. Федоров. 25 января 1935 г. из отдела экспериментальной ботаники в отдел растительного сырья были переданы химическая лаборатория и сектор лекарственных растений. Заведовал химической лабораторией А.С. Гинзберг (первый выборный директор Петроградского химико-фармацевтического института), а сектором лекарственных растений, впоследствии переименованном в интродукционный питомник лекарственных растений, — Н.Н. Монтеверде.

С первых лет существования отдела его сотрудники начали активную работу по выявлению новых источников отечественного сырья среди многих групп полезных растений, в первую очередь волокнистых. СССР, будучи лидером на мировом рынке по производству мягкого волокна из льна и конопли, не имел собственных сырьевых источников жесткого волокна типа манильской и сизальской пеньки, которое шло на изготовление веревок, шпагатов, матов и т.д. Импорт жесткого волокна к началу 1930-х годов сократился почти в 20 раз.

Работа по выявлению новых волокнистых растений проводилась в институте еще до образования отдела растительного сырья. Так, в 1931 г. после выездной сессии Академии наук в план Ботанического института была включена тема по пересмотру флоры для выявления новых дикорастущих волокнистых растений. Для ее выполнения была создана бригада во главе с Б.А. Федченко, в которую вошли И.В. Палибин, А.Ф. Гаммерман, А.Г. Борисова, В.Л. Некрасова и другие сотрудни-

¹ В начале 1930-х годов бригады были весьма распространенной формой организации и проведения тематических исследований.

ки института [12]. В результате анатомо-морфологических исследований были выявлены перспективные для дальнейшего изучения виды из числа кавказских и дальневосточных представителей рода *Tilia*, а также *Pueraria hirsuta* (Thunb.) Maxim., *Ulmus effusa* Willd. и ряд видов из семейства Asclepiadaceae [13–16].

В 1932 г. из комиссии по выявлению нового технического сырья при БИНе была выделена еще одна бригада в составе В.Л. Некрасовой (бригадир), И.В. Палибина и А.Ф. Гаммерман по поиску нового сырья для производства различных щеток. С таким предложением в институт обратился московское галантерейное объединение, с которым и был заключен договор на проведение исследований. Деятельность этой бригады оказалась весьма эффективной и плодотворной. Уже к началу лета 1932 г. в результате анализа литературных данных, изучения коллекций этнографического отдела Русского музея (ныне – Российский этнографический музей) и Музея антропологии и этнографии Академии наук был составлен список видов, перспективных для дальнейшего исследования. С началом полевого сезона бригада дала поручения по сбору интересующих растений нескольким экспедиционным отрядам, работающим в Таджикистане, Каракалпакии и на Тянь-Шане. Сами члены бригады собирали материал в окрестностях Ленинграда, а также в ходе поездок на Кавказ. “Бригада привлекла также к своей работе ряд учреждений и лиц, именно: вступила в контакт с артелью слепых в Ленинграде, в мастерских которых был изготовлен ряд образцов щеток из новых растений, доставленных бригадой, и с артелью слепых в Тифлисе, затем с Научно-исследовательским институтом лесоводства в Ленинграде, который, заинтересовавшись работой бригады, предоставил из своего питомника под Ленинградом многочисленные образцы различных ив на предмет изготовления из них щеток. Завязаны были также сношения и произведена увязка работы с Тифлиссским ботаническим садом, где также велась работа по подысканию нового щеточного сырья, главным образом среди кавказских растений. Объединение “Белгосщетина”, заинтересовавшись поисками бригады, тоже вступила с ней в контакт. К участию в работе были привлечены: в Одессе – акад. В.И. Липский и в Киеве – акад. Н.Ф. Кашенко, которым были посланы корни и семена для опытных культур, а в Батуме – ботаник С.Г. Гинкул и японский садовод Канаэяма, изготовивший для бригады образцы щеток из пальмы, бамбука и пр.” [17]. По результатам исследования анатомического строения 23 видов как травянистых, так и древесных растений, оценки их естественных запасов, технологии производства и изготовления пробных изделий было выделено 6 видов злаков (*Chrysopogon gryllus* (L.) Trin., *Erianthus ravennae* (L.) P. Beauv.,

Lasiagrostis splendens (Trin.) Kunth, *Aristida pennata* Trin. *A. karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *Andropogon ischaemum* L.), пригодных для замены импортного сырья.

В 1934 г. на средства Наркомата местной промышленности РСФСР была организована экспедиция по исследованию зарослей рогоза (*Typha angustifolia* L. и *T. latifolia* L.) в плавнях Кубани и в дельте Дона для оценки промышленных запасов и определения мест размещения перерабатывающих заводов [18]. В 1935 г. Ал.А. Федоров был отправлен в Талыш для сбора сведений по волокнистым и плетеночным растениям. В результате им дана характеристика распространения, анатомического строения и приведены способы использования местным населением 22 видов дикорастущих и двух видов культурных растений [19]. Перспективы использования осок как волокнистых растений были обрисованы В.И. Кречетовичем [20]. А.Г. Борисова описала анатомическое строение и использование некоторых видов рода *Calophaca*, новых волокнистых растений из семейства бобовых [21]. По договору Ботанического института с “Главзолотом” в 1935 г. были выявлены площади зарослей калама (*Saccharum spontaneum* L.) и селина (*Aristida karelinii*) в долине р. Амударьи и дано заключение о возможности использования их волокон для изготовления золотопромышленных матов [22]. Была попытка найти заменители капокового дерева (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.), волоски семян которого использовались для набивки матрацев, подушек, спасательных жилетов, однако сырье новых исследованных видов (*Asclepias cornuti* Decne, *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Gomphocarpus fruticosus* (L.) W.T. Aiton) уступали по своим свойствам капоку [23]. Помимо поисков новых волокнистых растений, проводилась и работа по усовершенствованию технологии получения волокна. Так, И.А. Макриновым был предложен метод получения мягких волокон льна и конопли путем так называемой биологической мочки, в отличие от химического метода с использованием дорогой в то время щелочи [24, 25]. В 1937 г. в Псковской обл. отделом растительного сырья было организовано производство волокна из коры ивы, которая являлась отходом при обработке ивовых прутьев для плетения мебели и корзин, а в Киришском р-не Ленинградской обл. при содействии отдела была устроена фабрика для добычания волокна из местной осоки *Carex gracilis* Curtis [4].

В 1937 г. в план научной деятельности отдела растительного сырья было включено изучение дубильных растений. В этом же году была организована и первая экспедиция в северо-западные районы России по изучению этой группы полезных растений. Средства на нее отпустил трест “Дубитель”, с которым институт имел договорные отношения. Экспедиция обследовала зарос-

ли ив в 34 районах из 64, на которые подразделялись тогда Ленинградская и Калининская области (по современному территориальному делению эти районы входят в состав Ленинградской, Псковской и Новгородской областей). Всего в состав экспедиции входило 15 человек научного персонала и около 30 работников треста. Были определены запасы ив, заркартированы их заросли, даны практические рекомендации по использованию [26]. В довоенный период был проведен еще ряд экспедиций и поездок по поиску дубильных растений, главным образом травянистых. Эту работу предполагалось вести в двух направлениях: поиск растений, у которых можно использовать надземную массу (“зеленых дубителей”) и поиск растений, содержащих большое количество таннидов в подземных органах (“корневых дубителей”).

В конце 1930-х годов отдел растительного сырья планировал издать сводку “Дикие эфиромасличные растения СССР”, но опубликовать удалось только ее фрагмент, посвященный дикорастущим эфирномасличным растениям влажных субтропиков СССР [27]. В этом обзоре, составленном Ал.А. Федоровым, приводится характеристика свыше 140 видов, среди которых к перспективным для промышленной эксплуатации отнесены *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Mentha pulegium* L., *Artemisia annua* L. и другие виды.

Эфирномасличными растениями (видами котовника, лофанта, полыни) занимался и коллектив интродукционного питомника лекарственных растений в первые годы существования отдела. В 1937 г. его коллекция насчитывала свыше 500 видов. С 1938 г. на питомнике, который стал называться интродукционным питомником лекарственных и технических растений, выращивались смолоносные, алкалоидоносные, инсектицидные, дубильные, жирномасличные, эфирномасличные, витаминоносные, волокнистые, лекарственные и пряно-ароматические растения. Работа на питомнике была теперь тесно связана с ботаническим сектором отдела. К 1940 г. коллекция возросла до 794 видов, при этом площадь самого питомника увеличилась в два раза [28].

В середине 1930-х годов продолжились поисковые исследования еще одной важной группы полезных растений — камеденосных и смолоносных, поскольку вся камедь, в которой нуждалась текстильная и лакокрасочная промышленность, ввозилась из-за рубежа. В СССР основными источниками камеди (так называемого гуммитрагаканта) были виды рода *Astragalus* из подрода *Tragacantha*. В 1934 г. по заданию Института зернобобовых культур и Сельхозтехснаба были произведены работы по изучению трагакантов в центральной и западной частях хребта Копетдаг. Ботаническая часть, выполнявшаяся сотрудником БИНа А.Г. Борисовой, заключалась в изучении видовово-

го состава трагакантов, установлении мощностей зарослей по районам и картированию кустов различного возраста [29]. По результатам химического анализа, образцы камеди, полученные от копетдагских астрагалов, оказались не хуже импортируемых [30]. В 1940 г. в Копетдаг была послана экспедиция под руководством Ал.А. Федорова, задачами которой являлись картирование зарослей трагакантовых астрагалов, определение запасов камеди и изучение вопросов камедестечения [31].

Научная деятельность отдела растительного сырья и перспективы развития ботаники в области изучения сырьевых растений были представлены руководящим органам как Академии наук, так и страны в целом. В 1936 г. Б.Н. Клопотов участвовал в заседаниях Госплана СССР, где выступил с большим докладом о необходимости коренной реорганизации работ по растительному сырью в системе Академии наук. В апреле 1937 г. при Президиуме АН СССР состоялось совещание по растительному сырью, в котором приняли участие сотрудники отдела (П.А. Якимов, А.Ф. Гаммерман, И.А. Макринов, Г.В. Пигулевский, Н.Н. Монтеверде и др.), сделав доклады по различным группам полезных растений [4, 32]. На этом совещании обсуждались вопросы организации поисков новых источников сырья, выработки единой методики их изучения и необходимости подведения итогов проведенных исследований.

Публикация результатов исследований сырьевых растений осуществлялась главным образом во вновь созданной серии “Растительное сырье” Трудов Ботанического института АН СССР, чему способствовал Б.Н. Клопотов. Он же был редактором первого выпуска, вышедшего в свет в 1938 г.

В 1938 г. постановлением Президиума АН СССР отдел растительного сырья был переименован в отдел растительных ресурсов, который возглавил М.М. Ильин. Как он писал позднее “Президент АН СССР В.Л. Комаров предложил заведующему отделом придать всей поисковой работе сугубо научный характер, с тем, чтобы практическая деятельность в этом отношении была следствием разработанных теоретически научных положений” [32: 15]. Откликом на это предложение послужила программная статья М.М. Ильина “Задачи и направления работ отдела растительного сырья Ботанического института АН СССР” [33]. В качестве основной задачи была поставлена проблема установления “...закономерности накопления ценных веществ в целях учета сырьевых ресурсов для нашего народного хозяйства... Кроме того, нам необходимо (как академическому учреждению) поднимать вопросы большого теоретического значения, особенно касающиеся динамики превращения веществ и выяснения закономерностей этого превращения в различных семействах

растений” [33: 92]. Была предложена схема поиска и изучения новых источников растительного сырья, которая складывалась из 4 этапов: 1) исследование растений в полевой обстановке для расширения ассортимента уже известных источников сырья; 2) детальное химическое изучение природы обнаруженных в растении веществ; 3) разработка технологии выделения этих веществ и методов комплексного использования сырья в полупромышленных масштабах; 4) первичная интродукция как необходимый переход для передачи новой культуры в отраслевые институты и организации. Созвучно этой схеме, к 1940 г. была изменена и структура отдела, который состоял из ботанического сектора, впоследствии переименованного в сектор полезных растений, возглавлял который М.М. Ильин, химической лаборатории под руководством Г.В. Пигулевского, технологической лаборатории, организованной в 1940 г., которую возглавил П.Я. Якимов, и интродукционного питомника лекарственных и технических растений, которым заведовал Н.Н. Монтеверде. В целом такая структура сохранялась в той или иной форме до 1950-х годов.

Таким образом, довоенный этап развития отдела растительных ресурсов можно характеризовать как период активной поисковой деятельности среди разных групп полезных растений, в результате которой был выявлен ряд ценных в хозяйственном отношении видов отечественной флоры. Был заложен также теоретический и методический фундамент этой отрасли ботаники.

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОТДЕЛА РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ В ГОДЫ ВЕЛИКОЙ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ВОЙНЫ

В начале Великой Отечественной войны тематика работ Ботанического института была пересмотрена и направлена на более конкретное и скорое удовлетворение нужд обороны страны, а затем и населения блокированного Ленинграда. К основным задачам работы отдела относились исследование и практическое использование пищевых, кормовых, лекарственных и витаминных растений [34].

Вскоре после начала боевых действий ушли на фронт сотрудники отдела Б.Н. Овчинников, Ал.А. Федоров, А.А. Рябинин и др. В начале 1942 г. большая часть сотрудников БИНа была эвакуирована в Казань, а в Ленинграде оставалась небольшая группа, возглавляемая В.С. Соколовым (уполномоченным по ленинградской части БИНа). Исполняющим обязанности заведующего отделом стал А.А. Никитин. В Ленинграде продолжали работать также Н.Н. Монтеверде, П.К. Красильников, И.А. Панкова, В.И. Чирков, Н.К. Юрашевский, О.И. Рожкова, А.Б. Федченко и др. В осажденном городе все они находились на ка-

зарменном положении, проживали на территории института, были членами команды противовоздушной обороны и несли постоянное дежурство на своих постах [35].

В первые дни войны были ускорены работы по использованию живицы пихты сибирской для изготовления пихтового бальзама, оказывающего ранозаживляющее и антисептическое действие. В химической лаборатории, руководимой тогда Н.К. Юрашевским, было налажено его производство. Этим бальзамом снабжалось около 300 госпиталей Ленинградского фронта, а вскоре, после истощения запасов пихтовой живицы, были проведены успешные опыты по замене ее живицей сосны обыкновенной. Большие усилия в этой же лаборатории были направлены на получение препаратов танальбина из плодов ольхи для лечения желудочных заболеваний и аминоникотина, возбуждающего дыхательный центр, а также концентрата из ириса, используемого для лечения обморожений [36].

Основные усилия работников интродукционного питомника во время войны были направлены на выращивание лекарственных растений. Все свободные участки в парке Ботанического сада были использованы под культуру наиболее дефицитных видов (красавки, валерианы, ландыша, ревеня, ромашки и др.), благодаря чему к осени 1943 г. удалось заготовить свыше 600 кг лекарственного сырья. Всего же за годы войны городскому аптекоуправлению было передано почти 2 т сухого лекарственного сырья [28].

В исследованиях, связанных с практическим использованием растений, принимали участие сотрудники не только отдела растительных ресурсов, но и других подразделений института. В отделе споровых растений была продолжена работа по изучению возможности использования сфагновых мхов в качестве перевязочного материала, обладающего антисептическими свойствами, а также по снабжению ими госпиталей. В этой работе принимали участие В.П. Савич, В.И. Савич-Любицкая и Б.Н. Клопотов, работавший по договору в штате этого отдела.

Помимо лекарственных, большое внимание уделялось изучению и использованию витаминных (главным образом содержащих витамин С) и пищевых растений. Сотрудники технологической лаборатории форсировали работы по разработке технологии получения вытяжки с высоким содержанием витамина С из хвои сосны обыкновенной и других хвойных пород. В институте было налажено изготовление витаминного напитка из хвои сосны и снабжение им госпиталей, больниц и столовых [34]. Весной 1942 г. развернулись поисковые исследования витаминных растений, произрастающих в Ленинграде и его окрестностях. При этом поиск проводился как среди ди-

корастущих травянистых и кустарниковых видов [37–39], так и выращиваемых в Ботаническом институте, в основном овощных растений [40–42]. В результате не только расширился набор витаминоносных растений, но была показана динамика накопления аскорбиновой кислоты, ее содержание в различных органах и частях растений, влияние условий произрастания и выращивания на накопление витамина С. Определение содержания этого витамина проводили сотрудники химической лаборатории О.С. Билибина, Е.В. Пилкова, Ф.И. Ухтомская, А.Б. Федченко и Г.Н. Юрашевская. Для быстреего внедрения результатов этих исследований было издано несколько брошюр, в которых даны рекомендации по использованию витаминоносных растений [43–45].

Особую важность в условиях блокады приобрели исследования пищевых растений. Для летчиков на случай аварийной посадки был составлен справочник по дикорастущим съедобным растениям [см. 46]. Коллективом авторов, в который вошли, в частности, А.А. Никитин, И.А. Панкова, В.Ф. Корякина, А.И. Сметанникова, М.М. Голлербах, Р.Ю. Рожевиц и др., в 1942 г. были опубликованы сводка “Главнейшие дикорастущие пищевые растения Ленинградской области” [47] и “Памятка заготовительным организациям по сбору дикорастущих съедобных растений Ленинградской области” [48]. И.А. Панкова и А.А. Никитин разработали рекомендации по использованию в пищу ботвы огородных растений, по сбору и переработке дикорастущих съедобных растений, а также предложили рецепты приготовления из них различных блюд и напитков [49, 50]. В отдельных брошюрах описывались способы выращивания некоторых растений, пригодных в пищу, в частности ревеня огородного [51], китайской капусты [52]. О.И. Рожкова и В.И. Чирков приняли активное участие в выращивании рассады овощных растений [34]. Ряд видов из числа местной флоры был предложен к использованию в качестве заменителей чая и кофе [53].

В связи с трудностями по снабжению города табаком институт обратился в Главтабак и в другие организации с просьбой предоставить семена некоторых сортов табака. На специальном участке было высажено около 30 сортов папиросного табака и махорки, среди них отобраны перспективные, разработана агротехника их выращивания [54, 55].

Не менее остро стояла проблема обеспечения армии и населения кормами для лошадей и домашнего скота, особенно в зимний и ранневесенний периоды. В связи с этим была издана брошюра “Веточный корм” [56], выпущена “Памятка коннику по применению местных кормов” [57], составленная сотрудниками Ботанического института.

Огромное значение в этой просветительской работе сыграла выставка “Дикорастущие пище-

вые и витаминоносные растения Ленинградской области”, открывшаяся в мае 1942 г. и просуществовавшая до снятия блокады в 1944 г. Основные пищевые растения на ней были представлены гербарными образцами, а наиболее широко распространенные и перспективные для использования (виды крапивы, купырь лесной, марь белая, одуванчик и др.) — в живом виде. Посетители выставки могли получить живые экземпляры, сбор которых в весенне-осеннее время ежедневно проводился в парке института. Зимой 1942–1943 гг. в рамках выставки проводилась консультационная работа. В апреле 1943 г. выставка в значительно расширенном виде открылась вновь. Для нее был создан коллекционный питомник, где на метровых делянках выращивалось более 150 видов и сортов различных овощных растений. Выставка сопровождалась периодическим чтением лекций и экскурсиями по парку БИНа с показом съедобных и ядовитых растений. При выставке была создана специальная пищевая лаборатория, где разрабатывалась и проверялась рецептура приготовления блюд. В организации и работе выставки принимали участия практически все сотрудники института. Устроители выставки способствовали организации подобных выставок в различных районах города, только в 1942 г. их было открыто более 45 [34, 58].

Несмотря на исключительно тяжелые условия жизни в блокированном Ленинграде, сотрудники отдела продолжали и другие научные исследования, начатые еще в предвоенное время. Н.Н. Монтеверде проводил опыты по интродукции лобелии сидячелистной (*Lobelia sessilifolia* Lamb.) как источника алкалоида лобелина, стимулирующего работу дыхательного центра [59]. В.С. Соколов подготовил обзор по динамике накопления алкалоидов в представителях семейства маревых [60]. В блокадном Ленинграде защищались диссертации: докторская Ал.А. Федоровым на тему “Материалы к эволюции некоторых представителей семейства мимозовых (Mimosaceae)”, кандидатские — П.К. Красильниковым “Корневая система кавказской пихты (*Abies nordmanniana* (Stev.) Spach)” и В.И. Чирковым “Шиповники Севера и их значение для витаминной промышленности СССР”. Продолжали работать над диссертационными работами И.А. Панкова и Е.В. Будкевич, защиты которых состоялись вскоре после окончания войны.

Часть сотрудников отдела, эвакуированных в Казань (М.М. Ильин, В.Л. Некрасова, Н.Ф. Первухин и др.), работала под эгидой Комиссии по мобилизации ресурсов Поволжья и Прикамья на нужды обороны, которая была организована Президентом АН СССР и Председателем Совета по изучению производительных сил (СОПС) В.Л. Комаровым в июне 1942 г. В рамках работы сельскохозяйственной секции, руководимой ака-

демиком Л.А. Орбели, сотрудниками отдела были составлены карты распространения лекарственных, технических и пищевых растений в Чувашской, Татарской и Марийской автономных республиках с указанием запасов каждого вида. В августе 1942 г. М.М. Ильиным и другими сотрудниками отдела были обследованы пихтовые леса Татарстана для сбора живицы [4].

РОЛЬ ОТДЕЛА РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ В РАЗВИТИИ БОТАНИЧЕСКОГО РЕСУРСОВЕДЕНИЯ В ПОСЛЕВОЕННЫЙ ПЕРИОД

В 1944 г., после возвращения почти всех сотрудников БИНа в Ленинград, возобновилась научная и экспедиционная деятельность отдела растительных ресурсов. В 1944–1945 гг. Ал.А. Федоров, П.К. Красильников, А.А. Никитин и И.А. Панкова приняли участие в обследовании плодовых лесов Ферганского хребта на юге Киргизии в составе Южно-Киргизской комплексной экспедиции, организованной СОПС АН СССР [4]. Очень плодотворной оказалась Центрально-Саянская экспедиция БИНа, которая работала в Саянских горах в 1948 и 1949 гг. Основной ее целью было изучение разных групп полезных растений и перспектив использования флоры этого региона в целом. В 1948 г. от института в состав экспедиции входили Ал.А. Федоров, Ал.А. Федоров, А.А. Никитин и П.К. Красильников, а в 1949 г. к ним присоединились Б.А. Шухободский и П.Д. Соколов. Общее руководство экспедицией осуществлял М.М. Ильин, не принимавший, правда, участия в полевых работах. Этот регион был тогда слабо изучен не только во флористическом, но и в географическом отношении. Так, например, в ходе многочисленных маршрутов был обнаружен ряд неизвестных ранее речек, озеро, названное Медвежьим, и довольно подробно описан ледник, получивший имя М.М. Ильина [61]. П.К. Красильниковым были выделены и описаны типы лесов Центральных Саян и дана оценка их хозяйственного значения [62]. Была показана возможность получения камеди из сибирской лиственницы [63], исследована структура смолостилищ пихты сибирской и предложен оптимальный способ добычи ее живицы [64], получен материал для изучения ряда эфирномасличных [65–67], жирномасличных [68, 69], лекарственных [70, 71] и красильных [72] растений, проведено обследование флоры на выявление танидоносных и алкалоидоносных видов [73, 74].

Однако основные усилия сотрудников отдела были направлены на публикацию работ, прерванных войной. Результатам большей части этих исследований были посвящены сборник “Методика полевого исследования сырьевых растений” (1948 г.) и второй выпуск “Трудов БИНа” из се-

рии “Растительное сырье” (1949 г.), по большей части подготовленные еще до войны. В этих изданиях прежде всего следует отметить статьи М.М. Ильина [75, 76], развивающие теоретическую базу ботанического ресурсоведения. В статье “Общие вопросы изучения сырьевых растений” уточняется само понятие “сырьевые растения”, к которым относятся “...те или иные виды дикой флоры, которые дают растительное сырье для непосредственного использования (и переработки) в условиях заводской или сельскохозяйственной практики, или те, которые только что вводятся в культуру” [75: 8]. Тем самым М.М. Ильин рассматривает эту группу растений в более широком смысле, в противоположность Б.Н. Клопотову [77], который относил к ней только те растения, которые дают сырье для промышленности. В этой же статье М.М. Ильин предлагает один из своих вариантов классификации сырьевых растений, разделяя их на 2 раздела: технические и натурные. К техническим он отнес растения, сырье которых дает продукты, поступающие в дальнейшую переработку для технических целей (каучуконосные, смолоносные и др., всего 13 групп). Раздел “натурные растения” объединял виды, сырье которых непосредственно используется или поступает в промышленное, но не техническое производство (пищевые, кормовые, лекарственные и др.). При этом Ильин отмечает, что границы между группами условны и что данная схема применима только ко флоре СССР. Более того, он подчеркивает, что “...чем больше мы узнаем полезные свойства растений и чем больше подходим к комплексному их использованию, тем труднее становится задача классификации — на каких бы принципах мы ее ни строили, так как химическая природа каждого растения всегда весьма разнообразна и допускает различные возможности для использования” [75: 10]. Отвечая положительно на вопрос, является ли раздел ботаники, посвященный изучению сырьевых растений, наукой, он предлагает назвать ее природно-хозяйственной ботаникой (в отличие от сельскохозяйственной и лесохозяйственной) и считает ее разделом хозяйственной ботаники. В 1949 г. Ильин вновь возвращается к проблеме классификации, дополнив раздел натуральных растений подразделом, куда вошли медоносные, декоративные и фитомелиоративные под общим названием — трансплантационные [76].

Выход в свет упомянутого методического сборника статей [78] во многом облегчил проведение полевых исследований сырьевых растений и растительного сырья. Необходимость разработки общих методик исследования разных групп полезных растений высказывалась еще в первые годы существования отдела. Актуальность этой проблемы достаточно наглядно показана в обзоре Ал.А. Федорова [79], посвященном анализу существующей к тому времени методической литерату-

ры по этой проблеме. В общей части сборника, помимо отмеченных выше статей М.М. Ильина и Ал.А. Федорова, содержатся работы, посвященные методике анатомического исследования сырьевых растений в полевой обстановке [80], методам изучения запасов деревьев и кустарников [81], травянистых и полукустарниковых растений [82], а также методам картирования сырьевых растений и сырьевых ресурсов [83]. Ал.А. Федоров отметил целесообразность различения общего, валового и промышленного запасов, дал определение понятиям заросль, травостой и массив [84]. Специальная часть сборника содержит описание методик полевого изучения конкретных групп (каучуконосных и гуттаперченосных, смолоносных, дубильных, волокнистых и др.) растений.

В 1949 г. была опубликована еще одна серия прерванных войной работ, посвященных изучению волокнистых растений [85–89]. Ал.А. Федоров опубликовал этноботанический очерк использования лекарственных растений в Талыше [90], статью о состоянии талышских дубовых лесов и перспективах комплексного использования дуба каштанолистного [91], завершив тем самым цикл публикаций по изучению полезных свойств растений флоры Талыша. В этом же году вышла в свет монография И.А. Панковой “Травянистые С-витаминносы” [92]. В.С. Соколов продолжил публикацию работ по алкалоидоносным растениям, описал биологию развития, кормовые свойства и динамику накопления алкалоидов у двух видов среднеазиатских солянок [93]. В 1952 г. вышла в свет его монография “Алкалоидоносные растения СССР” [94], в которой подытожены исследования, проводившиеся автором с 1937 г. Эта монография представляет собой первую сводку по отечественным (как дикорастущим, так и культурным) алкалоидоносам, обобщающую сведения о динамике накопления, распространении алкалоидов. В ней была сделана попытка связать алкалоидоносность с филогенией растений.

Изучение дубильных растений продолжилось в ходе многочисленных экспедиций: Саянской, Восточно-Тяньшанской, Арало-Каспийской и Туркмено-Закавказской [73, 95–97]. Тестирование собранного материала показало, что дубильные вещества (таннины) имеют как довольно широкое распространение, так и высокую изменчивость содержания у разных видов. В этой связи П.Д. Соколовым предложено отличать таннидоносные растения от дубильных, представляющих интерес для промышленности. Наиболее перспективными дубильными оказались виды из семейств Polygonaceae, Tamnaceae, Salicaceae, а также *Rhododendron aureum* Georgi [97]. После создания в 1946 г. научно-опытного хозяйства института на Карельском перешейке (впоследствии — научно-опытная станция “Отрадное”) там началось изучение дубильных растений в условиях

интродукции. Ф.С. Первухиным была создана коллекция, насчитывающая около 40 таких видов, и проводились исследования по их биологии и приемам выращивания [98]. Т.А. Моревой описан опыт первичной интродукции видов лабазника и гравилата [99–101]. Однако наибольшего внимания заслуживали таран дубильный, горец забайкальский и шавель тяньшанский [26, 98, 102–105]. Позднее, как корневой дубитель более подробно исследовался таран дубильный [106–108], первые опытные посевы которого были произведены в “Отрадном” в 1951 г. Но по причине его значительного полиморфизма, а также слабого плодоношения в культуре, этот вид не нашел дальнейшего использования в промышленности.

В 1951–1954 гг. было продолжено и значительно расширено изучение камеденосных растений, главным образом трагакантовых астрагалов — единственных источников бассориновой (полурастворимой) камеди из числа дикорастущих растений [109, 110]. Эти работы проводились в рамках Туркмено-Закавказской экспедиции под руководством Ал.А. Федорова, а их итогам посвящены 10-й и 11-й выпуски “Трудов БИНа” из серии “Растительное сырье”. В результате была исследована внутривидовая изменчивость трагакантовых астрагалов, произрастающих в Копетдаге [111], особенности их биологии [112, 113], анатомии [114–116], водного и температурного режима [117, 118]. Описаны развитие корневой системы [119], строение камеденосной системы и процессы камедообразования и камедоистечения [120, 121] у видов этой группы. Помимо этого, были разработаны оптимальные приемы получения камеди [122, 123] и ее очистки [124, 125].

В 1949 г. совместно с ВНИИ жиров были начаты работы по изысканию растительного сырья, пригодного для получения желтых жирорастворимых пигментов, которые могли бы заменить импортный пищевой краситель “аннато”, получаемый из семян южноамериканского кустарника *Bixa orellana* L. После предварительных исследований были предложены красители для пищевых жиров из моркови, томатов, тыквы, а также из цветков ноготков, бархатцев и купальницы азиатской [126–128]. Была разработана технология получения красителя из ноготков, который прошел опытное испытание на Ленинградском жировом комбинате и получил высокую оценку.

В 1950–1951 гг. по инициативе М.М. Ильина вновь было обращено внимание на проблему источников натурального каучука. После почти 20-летнего культивирования кок-сагыза на большинстве плантаций произошло его вырождение по причине переопыления, приведшее к почти полному нивелированию содержания каучука [129]. В 1950 г. была организована экспедиция на Тяньшань для изучения внутривидовой изменчиво-

сти, сбора плодов этого вида и проведения анализов содержания каучука и смол. Из числа сотрудников отдела в эту экспедицию входили Г.А. Денисова, Л.П. Маркова и Л.И. Медведева. Был собран материал для последующей интродукции на НОС “Отрадное”. У большинства образцов в первый год выращивания также происходило заметное снижение содержания каучука, хотя при этом растения цвели и плодоносили [129, 130]. В 1953 г. вышел в свет второй том сводки “Каучук и каучуконосы”, посвященный биологии и агротехнике выращивания отдельных каучуконов [131]. Однако в связи с разработкой эффективных методов промышленного получения синтетического каучука кок-сагыз как источник сырья потерял свое значение.

Параллельно с изучением каучуконосных растений проводились поиски гуттаперченосных видов. В дополнение к основным источникам получения гуттаперчи (бересклету европейскому и эвкоммии), в результате обследования бересклетов Дальнего Востока были выявлены перспективные для дальнейшего культивирования и использования виды [132, 133].

В 1954 г. по инициативе отдела в Ботаническом институте было проведено Всесоюзное совещание по растительным ресурсам СССР, в котором приняли участие 180 человек, представляющих все республиканские академии и филиалы АН СССР, ряд отраслевых институтов, министерств и вузов. На нем было заслушано 29 пленарных и множество докладов на отдельных секциях [134]. Материалы совещания опубликованы в сборнике “Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР” [135]. В докладе, посвященном организационным задачам изучения растительных ресурсов, М.М. Ильин неоднократно обращал внимание на решение очень важной (и поныне актуальной) проблемы районирования заготовок отдельных видов сырья в разных регионах страны. “Знание полезных свойств растений СССР и всего земного шара, изменчивости их биохимического состава в зависимости от условий среды позволит наметить районирование растительного сырья для организации необходимых сырьевых баз во всех союзных и автономных республиках, краях и областях” [136:17].

В 1956 г. М.М. Ильин на заседании Президиума АН СССР сделал доклад “О состоянии и развитии работ по проблеме – растительные ресурсы СССР”. В резолюции по этому докладу отмечалась, в частности, необходимость разработки теоретических основ поисков новых полезных растений на базе филогенетических исследований, целесообразность организации отделов растительных ресурсов с соответствующими химическими группами в ряде республиканских академических институтов ботанического профиля.

Было одобрено предложение о включении в учебную программу ведущих государственных университетов специальных курсов по ресурсоведению и химии растений [32].

В 1959 г. отдел растительных ресурсов возглавил Ал.А. Федоров, который занимал эту должность до 1981 г. С его именем связан еще один этап развития как отдела, так и всего отечественного ресурсоведения. Под его руководством отдел стал одним из ведущих подразделений института (в 1970 г. в его штате числилось около 100 человек). По инициативе Ал.А. Федорова в 1965 г. в Академии наук был основан журнал “Растительные ресурсы”, являющийся и поныне центральным периодическим изданием, посвященным теоретическим и прикладным проблемам ботанического ресурсоведения. Принято считать, что фундаментальные вопросы растительного (или ботанического) ресурсоведения впервые были сформулированы Ал.А. Федоровым на страницах этого журнала. Однако, готовясь к поездке в Китай, Ал.А. Федоров подготовил доклад, а впоследствии статью (к сожалению, не опубликованную на русском языке) “Изучение растительных ресурсов в СССР и некоторые принципиальные вопросы ресурсоведения”. В архиве сохранилась рукопись этой статьи, датированная 25 февраля 1960 г. и подписанная автором. Во вводной ее части Ал.А. Федоров касается вопросов содержания самого понятия “растительные ресурсы”, которое включает в себя “...как ресурсы, получаемые человеком от возделывания разнообразных культурных растений, так и от переработки ряда представителей дикой флоры”. В это понятие входят продукты питания, кормовые растения, отдельные части растительных тканей, древесина, разнообразные вещества растительного происхождения и растения, используемые в садоводстве и “зеленом строительстве”. Из всего этого набора на долю ботаников-ресурсоведов приходится “...только исследование отдельных видов дикорастущих растений для использования их в промышленности и в медицине”. (Позднее толкование понятия “растительные ресурсы”, как и других терминов, неоднократно дискутировалось в одноименном журнале; см., напр., [137]). В заключительной части статьи Ал.А. Федоров касается предмета растительного ресурсоведения: “Это изучение полезных свойств растений для использования их в практике народного хозяйства”. На мой взгляд, это очень точное замечание, поскольку именно полезные свойства определяют специфику интродукционных, химико-аналитических и геоботанических методов, применяемых в ресурсоведении. Наконец, Ал.А. Федоров очерчивает “профиль ботаника-ресурсоведа”, который “...должен знать, хотя бы в общих чертах, элементы химии растительных продуктов или основы анатомического анализа, ...владеть методами

учета запасов или, в какой-то степени, овладеть методами геоботаники, должен разбираться в вопросах переработки сырья, ...иметь представление о процессах введения диких растений в культуру, ...обязан интересоваться некоторыми сторонами конкретной экономики получаемого продукта. Однако, каждый ботаник-ресурсовед прежде всего должен быть систематиком, т.е. уметь точно определять растения, критически разобравшись в его отдельных формах и разновидностях и зная амплитуду его изменчивости". Конечно, этот "профиль" вряд ли может быть реализован в одном лице, но его можно рассматривать как скелетную основу учебного курса для подготовки ботаников-ресурсоведов.

Природно-хозяйственную ботанику (или растительное ресурсоведение) Ал.А. Федоров предложил назвать ботаническим ресурсоведением, предметами которого являются, с одной стороны, растения как источники сырья, а с другой — растительные ресурсы в целом [138]. В серии его программных статей [138–142] было показано место ботанического ресурсоведения в системе ботанических (и не только ботанических) дисциплин, определен круг методов и задач, что дало новый импульс развитию как теоретических, так и практических направлений развития этой отрасли ботаники. Вслед за М.М. Ильиным, Ал.А. Федоров подчеркивал важность использования химических признаков в поисковых исследованиях. В основу теории ботанического ресурсоведения "...должны быть положены, с одной стороны, система родства растительных организмов, а с другой — достаточно подробные сведения о содержании в растениях тех или иных природных соединений, о роли этих соединений в жизни растительных организмов и особенностях их биосинтеза в зависимости от эколого-климатических условий" [138: 173]. Таким образом, хемосистематика может оказаться полезной не только для решения таксономических проблем, но и в деле поиска ценных в практическом отношении видов [143, 144].

Учет и определение запасов полезных растений, по мнению Ал.А. Федорова, должны включать также вопросы их районирования, картирования, разработку принципов рациональной эксплуатации и мер охраны. Немаловажное значение он придавал проблеме экономической оценки растительных ресурсов, без решения которой ботаническое ресурсоведение становится бессмысленным [139].

Ал.А. Федоров не обошел стороной и вопросы классификации полезных растений, хотя и не считал их первостепенными. В 1965 г. он выделил 4 группы дикорастущих растений, представляющих интерес для практического использования: пищевые, лекарственные, кормовые и сырьевые [138]. Позднее было выделено уже 18 групп [140]. Вме-

сте с тем, Ал.А. Федоров предостерегал от увлечения построением систем растений на основе только химических признаков. "Ошибаются исследователи, призывающие к созданию... на основе химических данных особых заведомо искусственных систем, имеющих лишь утилитарное значение. Такие системы уже существуют. Это либо системы полезных растений, либо системы полезных продуктов растений. И те и другие имеют положительное значение, но главным образом для целей товароведения, а также для удобства преподавания курсов ботанического ресурсоведения и фармакогнозии" [144: 22].

Таким образом, к 1970-м годам ботаническое ресурсоведение базировалось на разработанном теоретическом и методологическом фундаменте, что дало возможность развития его фундаментальных и прикладных направлений.

Наряду с изучением различных групп сырьевых растений (волокнистых, пищевых, дубильных и др.), сотрудники отдела растительных ресурсов, главным образом химической и технологической лабораторий, проводили исследования растений как источников разных групп и классов биологически активных соединений. Часть этих исследований носила чисто прикладной, заказной характер, в части решались проблемы собственно фитохимии, особенно с пополнением парка аналитических приборов. Большую значимость для ботанического ресурсоведения имели комплексные исследования, имеющие ботаническую и химическую составляющие.

Наиболее динамично в разное время развивалось изучение эфирномасличных (а также смолоносных), жирномасличных растений, а также видов, накапливающих разные группы фенольных соединений (главным образом кумаринов).

Интерес к смолоносным растениям возник еще в первые годы существования отдела в связи с поиском заменителей канадского бальзама. Было показано, что бальзам из живицы пихты сибирской пригоден для склеивания стекол в сложных оптических системах. В технологической лаборатории отдела был разработан также экстракционный метод получения бальзама из пихтовой коры. Изготовленное на основе бальзама иммерсионное масло, по заключению Государственного оптического института, не уступало иммерсионному маслу фирмы "Цейс". В 1949 г. совместно с Ленинградским заводом художественных красок были начаты поиски новых источников смолобальзамов, пригодных для применения в живописи в качестве покровного лака, в связи с тем, что импорт лака даммара был прекращен. Оказалось, что лак, полученный с использованием пихтового бальзама, не только не хуже лака даммара, но и по некоторым показателям даже превосходил его [145]. В химической лаборатории

проводились также исследования состава смол некоторых видов ферул [146–149].

В конце 1960-х гг. было проведено изучение ряда видов рододендрона как источников биологически активных дитерпеноидов, в частности андромедотоксина, который может быть использован как инсектицидное средство [150, 151].

Эфирномасличные растения, в силу их широкого применения на практике, всегда привлекали специалистов различного профиля, в том числе, естественно, химиков и ресурсоведов. Конечно, отсутствие высокочувствительной техники, основанной на хроматографическом анализе, не позволяло в 50–60-е годы проводить детальные исследования компонентного состава эфирных масел. Поэтому изучение эфирномасличных растений проводилось главным образом с целью поисков определенных веществ, обладающих ценными свойствами. Так, например, исследовалось эфирное масло плодов дикой моркови (*Daucus carota* L.) разного географического происхождения как возможный источник получения гераниола [152, 153]. Эфирное масло плодов *Caropodium platycarpum* (Boiss. et Hausskn.) Schischk. (Apiaceae) рассматривалось как один из источников линалоола [154], а эфирное масло плодов некоторых борщевиков – как источник сложных эфиров октилового и гексилового спиртов, которые могут использоваться в парфюмерии [155]. В результате комплексного исследования багульника болотного удалось, с одной стороны, уточнить структуру ледола и некоторых его производных, а с другой – выявить изменчивость состава эфирного масла в разных частях ареала [156]. Другим направлением исследований эфирномасличных растений был поиск новых пряно-ароматических растений. В 1954 г. Л.И. Медведевой при обследовании флоры Копетдага (Туркмения) было установлено произрастание здесь 91 вида, накапливающего эфирное масло, из которых 9 оказались пригодными в производстве пряной рыбы [157]. В отрогах Ферганского хребта были проведены аналогичные исследования, выявившие 8 видов, получивших положительную оценку как пряно-ароматические растения [158].

Динамика содержания, компонентный состав и изменчивость жирных масел изучались на примере некоторых видов зонтичных [159–161], лютиковых [162] и губоцветных [163]. В 1959 г. была опубликована монография Н.И. Шарапова “Масличные растения и маслообразовательный процесс” [164].

В середине XX в. стал возрастать интерес к растениям, накапливающим кумарины, которые обладают разнообразной биологической активностью. Во флоре СССР основными источниками кумаринов были представители семейств зонтичных и рутовых [165–168]. В этот период в отделе

развернулись комплексные исследования биологических и химических особенностей некоторых видов зонтичных как источников кумаринов и фурукумаринов. Были получены данные о содержании, составе, динамике накопления кумаринов, изучены особенности развития, морфологии, изменчивости и экологии дягиля низбегающего (*Archangelica decurrens* Ledeb.) [169–174], видов родов *Prangos* [175–180] и *Ferula* [181–184]. Химические исследования нередко сопровождались открытием как новых соединений, так и веществ, впервые выделенных из изучаемых видов. Вышли в свет монография Г.А. Кузнецовой “Природные кумарины и фурукумарины” [166], в которой подведен итог изучения этих групп соединений начиная с 1949 г., и монография, посвященная борщевикам флоры СССР [185].

В середине 1950-х годов в отделе начались исследования солодок (солодки голой, солодки уральской как основных источников солодкового корня, а также других видов этого рода). Несмотря на то, что солодка относится к числу древнейших лекарственных растений и находит очень широкое применение в различных областях промышленности, биологические особенности видов этого рода оказались слабо изученными. Вопросам цветения, плодоношения, возобновления, строения подземных органов, структуре ассоциаций с участием солодок, а также урожайности и ресурсам посвящена серия публикаций Т.П. Надежиной [186–191]. Опыт первичной интродукции некоторых видов солодок на НОС “Отрадное” показал возможность их выращивания и получение урожая подземных органов на 4–5-й годы [192, 193].

НОС “Отрадное” стала полигоном для опытного выращивания двух видов рода *Alcea*, содержащих слизи, которые предполагалось использовать в составе кровезаменителей. Несмотря на то что эта сфера использования не нашла практического подтверждения, в ходе интродукции было обнаружено, что в первые годы выращивания растения возобновляются за счет самоопыления и апомиксиса, тогда как в естественных условиях у них доминирует перекрестное опыление [194].

В 1971–1974 гг. сотрудники отдела участвовали в работе Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР в составе ресурсоведческого отряда. Результаты работы отряда легли в основу сводки “Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской Народной Республики” [195], в которой для многих видов приведены новые сведения о содержании, составе и антибактериальной активности эфирных масел, составе и содержании кумаринов и содержании дубильных веществ. Кроме того, образцы эфирных масел оценивались на Ленинградской парфюмерной фабрике “Северное сияние”.

В сводку, помимо обзоров применения видов в монгольской народной медицине и в качестве пищевых растений, включен отдельный раздел, содержащий сведения о распространении, фитоценологических особенностях, запасах и химическом составе солодки уральской. Этот раздел, написанный Т.П. Надежиной, представляет собой обобщение данных, опубликованных в ее более ранних статьях, посвященных этому виду.

Довольно продолжительное время в отделе проводились исследования ягодных кустарничков как основного элемента недревесных лесных ресурсов. Была разработана методика учета запасов клюквы, голубики, брусники и черники для лесов европейской части [196]. Однако наиболее активно и плодотворно работали по этой тематике С.Я. Тюлин, а позднее Е.А. Мазная. Исследовались урожайность ценопопуляций и факторы, ее определяющие, структура ценопопуляций, жизненное состояние особей в различных условиях обитания, возможность прогнозирования ресурсов и другие проблемы [197–200], которые легли в основу проектов программ изучения дикорастущих ягодников [201, 202].

В 1970–80-е годы в сотрудничестве с другими организациями сотрудники отдела участвовали в комплексных исследованиях возможности использования и внедрения в практику препаратов лабазника вязолистного, обладающего противоязвенными и ранозаживляющими свойствами [203, 204], видов рода *Alcea* как источников биологически активных полисахаридов [205–208], подофилла щитовидного для получения цитостатического препарата подофиллина [209], видов коровяка с ихтиотоксическими свойствами [210]. По некоторым из этих исследований были получены авторские свидетельства. Проводилось изучение биологии развития видов скополии как источника тропановых алкалоидов [211–213], сырьевой продуктивности различных форм тимьяна ползучего [214], антропоэкологии видов горцев из числа перспективных дубителей [215], содержания и состава эфирных масел некоторых видов змеоголовника [216, 217] и других представителей семейства губоцветных. Материал для этих исследований собирался как в ходе экспедиций в различные районы европейской части СССР, Кавказа, Сибири и Средней Азии, так и в условиях интродукции на НОС “Отрадное”. Однако центральное место в научной тематике отдела заняла работа над справочником “Растительные ресурсы СССР”, которая продолжалась в течение 20 лет – с 1976 по 1996 г.

РАБОТА ПО СОСТАВЛЕНИЮ СПРАВОЧНЫХ ИЗДАНИЙ И СВОДК ПО РАСТИТЕЛЬНЫМ РЕСУРСАМ

Необходимость составления сводок и справочных изданий, посвященных свойствам рас-

тений и их значении для практического использования, неоднократно отмечалась в статьях М.М. Ильина, Ал.А. Федорова и в решениях многих совещаний и конференций. Эта сторона деятельности красной нитью проходит через всю историю отдела и восходит к самым истокам его существования. В 1937 г. по инициативе Б.Н. Клопотова была начата работа по составлению коллективной монографии под рабочим названием “Технические свойства и химический состав дикорастущих растений СССР”. В 1937 г. началось составление аннотированной библиографии по химическому составу растений. За три года была создана картотека, состоящая из предметного (свыше 45 тыс. карточек) и библиографического (более 25 тыс. карточек) каталогов. К 1939 г. планировалось издать 2 тома справочника, который, к сожалению, так и не был издан.

В 1935 г. Наркомат обороны поручил институту составить справочник “Ядовитые растения лугов и пастбищ”. Б. Н. Клопотов был организатором бригады по его составлению, в которую вошли сотрудники отделов растительного сырья, систематики и географии высших растений, геоботаники и музея. Работа над справочником была продолжена после окончания Великой Отечественной войны, он вышел в свет в 1950 г.

Упомянутая выше картотека легла в основу справочника “Полезные растения СССР”, который “...является началом издания, имеющего своей целью подытожить все литературные сведения о полезных свойствах растений флоры СССР” [218: 5]. В 1951 г. был опубликован первый (и единственный) том под редакцией М.М. Ильина и Г.В. Пигулевского. В этом томе, посвященном нецветковым сосудистым растениям, приведены сведения о географическом распространении видов, химическом составе (по органам), динамике накопления соединений и их групп, способах химико-технологической обработки сырья, использовании в народном хозяйстве и в медицине, опытах введения в культуру. Специальную (собственно справочную) часть тома предваряют статья М.М. Ильина “Свойства растений и их изменчивость в свете практики”, в которой делается попытка “взвешивания” комплекса хозяйственно-ценных признаков для оценки того или иного вида, и статья П.А. Якимова, посвященная методам переработки растительного сырья.

Особое положение занимает двухтомная сводка “Растительное сырье СССР” [219, 220], которая, по замыслу ее редактора М.М. Ильина, является продолжением серии работ, посвященных развитию учения о растительных ресурсах. Сводку “Растительное сырье СССР” предлагалось расценивать не как справочник, а как издание, задача которого – “...дать правильное представ-

ление о различных группах сырьевых растений молодым специалистам и всем тем, кто хочет посвятить себя изучению растительного сырья” [219: 3]. Основу ее составляют объемные статьи, посвященные разным группам полезных растений: каучуконосным и гуттаперченосным, смолоносным, камеденосным, эфирномасличным, жирномасличным, пищевым, лекарственным и др. Каждая такая статья построена по единому плану и состоит из двух частей: общей и специальной. В общей части содержится характеристика мирового фонда растений соответствующей группы, описываются химическая и физическая природа веществ, определяющих полезные свойства, методы их определения, локализация, динамика содержания соединений и их групп, устанавливается связь соответствующих сырьевых видов с положением их в системе растений, даются представления о существующих классификациях данного растительного сырья, характеристика сортов и их значение в народном хозяйстве. Специальная часть посвящена описанию отдельных сырьевых видов, их распространению в СССР, детальному анализу веществ и свойств, имеющих практическую ценность, методам переработки сырья и перспективам его использования в народном хозяйстве. Помимо обзорных статей, в первом томе сводки опубликованы две статьи общего характера, посвященные определению ключевых понятий ресурсоведения, его основным методам и вопросам классификации полезных растений [221] и истории изучения растительного сырья в СССР [222].

В 1976 г. отдел растительных ресурсов вернулся к идее продолжения справочника “Полезные растения СССР”, которая воплотилась в 9-томное издание “Растительные ресурсы СССР” (1984–1996; два последних тома вышли под названием “Растительные ресурсы России и сопредельных государств”). В авторский коллектив входили 55 сотрудников отдела и 10 специалистов из других учреждений. Целых 8 лет потребовалось на разработку единой схемы представления сведений и подготовку к публикации первого тома, вышедшего под редакцией Ал.А. Федорова. В этом справочнике, не имеющем аналогов как в мировой, так и в отечественной литературе, приведены сведения о химическом составе и полезных свойствах 7510 видов флоры России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР) на основе анализа около 60 тыс. литературных источников [223]. Первые 7 томов посвящены двудольным [224–230], 8-й том – однодольным растениям [231]. Заключительный том содержит сведения о высших споровых, голосеменных и дополнения к предыдущим томам [232]. Описание видов включает данные о распространении по регионам, принятым во “Флоре СССР”, экологической приуроченности, химическом составе (группах

компонентов и отдельных соединениях), сгруппированном по органам и частям растений, а также полезных свойствах.

В конце 1990-х годов коллектив лаборатории ботанического ресурсоведения с участием некоторых сотрудников Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии приступил к составлению сводки “Дикорастущие полезные растения России”, опубликованной в 2001 г., в которой сделана попытка обобщения сведений по полезным свойствам отечественных видов [233]. В основу этой сводки был положен международный стандарт, подготовленный международной группой специалистов во главе с F. Cook (Kew), представляющий собой многоуровневую классификацию форм и вариантов использования растений [234]. В отличие от 9-томного справочника, в этой сводке основной единицей описания явился не вид, а род, что дало возможность оценить разнообразие полезных свойств, а также выделить общие и своеобразные черты использования его видов.

После выхода последнего тома справочника “Растительные ресурсы СССР”, приобретшего широкую популярность не только среди ботаников и вскоре ставшего библиографической редкостью, в адрес института и лаборатории стали поступать многочисленные предложения по его переизданию. Однако от этой идеи пришлось отказаться, в частности потому, что многие сведения, приведенные в справочнике, либо устарели, либо потеряли свою актуальность. Гораздо более привлекательным оказалось предложение о составлении новой сводки, в которую вошли бы критически пересмотренные ранее полученные данные, а также новые сведения, опубликованные после 1996 г. К тому же анализ многочисленных обзоров и отдельных публикаций последних лет показал, насколько заметно расширились, а в некоторых случаях и коренным образом изменились наши представления о химическом составе и биологической активности многих видов.

В 2007 г. было принято решение о создании нового многотомного издания “Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность”, которое было поддержано Ученым советом БИН, а в дальнейшем – программами фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН. Сохранив во многом форму описания видов, принятую в 9-томнике, содержательная часть издания претерпела существенные изменения. Разнообразие химических компонентов здесь представлено по группам их структурного родства (терпеноиды, фенольные соединения, алкалоиды и др.) с указанием части или органа, в которых они были обнаружены. Данные о полезных свойствах ограничены сведе-

ниями о выявленной биологической активности фракций, групп или отдельных химических компонентов, полученные в ходе фармакологических экспериментов или клинических испытаний. Работа над основными томами сводки (а вышло в свет 6 томов в 7 книгах) заняла 7 лет [235–241]. В 2016 г. опубликован 7 том, посвященный сосудистым (нецветковым) растениям [242]. В целом в сводку “Растительные ресурсы России” вошли характеристики 3486 видов, входящих в состав 968 родов, относящихся к 173 семействам, что составляет почти треть от общего числа видов флоры России. Естественно, что степень изученности видов, упоминаемых в сводке, остается крайне неоднородной. При этом сохраняется тенденция продолжения интенсивных исследований компонентного состава и биологической активности широко известных и, казалось бы, детально изученных растений, что было показано в ряде обзорных статей, подготовленных некоторыми авторами сводки [243–250 и др.]. В 2018 г. вышел в свет свод дополнений к первому тому этого издания [251], в котором приведено как немало новых сведений по видам, вошедшим в этот том, так и данных по ранее не изучавшимся видам, которые были опубликованы за последнее десятилетие.

Наконец, нельзя не коснуться еще одной стороны деятельности ресурсоведов БИНа — научно-педагогической. Началась она в 1949 г. чтением лекций М.М. Ильиным по курсу “Природно-хозяйственная ботаника” для студентов биолого-почвенного факультета Ленинградского университета, что немало способствовало притоку молодых специалистов. Позднее лекции по ресурсоведению в Педагогическом институте начал читать В.С. Соколов. Сотрудники отдела приняли непосредственное участие в составлении проекта типовой программы курса “Ботаническое ресурсоведение”, опубликованного в 1967 г. [252]. По этой программе П.Д. Соколов в течение многих лет читал лекции в Ленинградском университете. В начале 2000-х годов А.Л. Буданцев разработал и читал курс лекций “Введение в ботаническое ресурсоведение” для магистров, а затем и для бакалавров биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского университета. А.Л. Буданцев и М.Н. Повыдыш участвовали в разработке и проведении производственной практики “Ресурсоведение лекарственных растений” для студентов фармацевтического факультета Санкт-Петербургской химико-фармацевтической академии.

В 1999 г. в результате очередной структурной перестройки БИНа, отдел как научное подразделение был упразднен. Лаборатория ботанического ресурсоведения была переименована в лабораторию растительных ресурсов, а группа химии растений — в самостоятельную лабораторию аналитической фитохимии. Тем не менее, сотрудники обеих лабораторий проводят совместные

исследования по изучению метаболомных профилей, динамике накопления отдельных биологически активных соединений в различных условиях произрастания [253–255 и др.].

Таким образом, история отдела растительных ресурсов БИН РАН показывает, с одной стороны, ее созвучность с нуждами страны в разные периоды ее существования, с другой — ведущую роль этого подразделения в становлении и развитии фундаментальных и прикладных проблем ботанического ресурсоведения.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена по плановой теме Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН ААА-А19-119031290052-1 “Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Некрасова В.Л. 1958. История изучения дикорастущих сырьевых растений в СССР. I. М.; Л. 275 с.
2. Тахтаджян А.Л., Лебедев Д.В. 1974. Вклад АН СССР в развитие ботаники. — Вестн. АН СССР. 7: 19–27.
3. Паллас П.С. 1786. Описание растений Российского государства с их изображениями. Ч. 1. Санкт-Петербург. 204 с., 50 табл.
4. Некрасова В.Л. 1957. Изучение растительного сырья за 1917–1957 гг. — В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л. С. 174–188.
5. Комаров В.Л. 1917. Сбор, сушка и разведение лекарственных растений в России. Петроград. 87 с.
6. Бобров Е.Г. 1957. Ботанический сад (1801–1916). — В кн.: От Аптекарского огорода до Ботанического института. М.; Л. С. 32–71.
7. Растительные богатства СССР. В 3-х кн. 1932. Л. 244 с.
8. Каучук и каучуконосы. I. 1936. М.; Л. 487 с.
9. Савич В.П. 1933. О путях развития научной работы Ботанического института Академии наук СССР. — Сов. ботаника. 1: 4–10.
10. Келлер Б.А. 1933. Предисловие. — Сов. ботаника. 3–4: 3–4.
11. Любименко В.Н. 1933. Об учете растительного сырья СССР. — Сов. ботаника. 3–4: 4–9.
12. Федченко Б.А. 1933. Материалы к выявлению дикорастущих волокнистых растений. Предисловие. — Сов. ботаника. 3–4: 75–76.
13. Борисова А.Г. 1933. *Pueraria hirsuta* (Thunb.) С.К. Schneider — новое пряжильное растение в пределах СССР. — Сов. ботаника. 3–4: 76–84.
14. Гаммерман А.Ф. 1933. Волокнистые растения из семейства липовых — *Tiliaceae*. — Сов. ботаника. 3–4: 84–88.
15. Некрасова В.Л. 1933. Волокнистые растения из семейства *Asclepiadaceae*. — Сов. ботаника. 3–4: 89–97.

16. Новикова Н.Г. 1933. Волокнистые растения из семейства вязовых — *Ulmaceae*. — Сов. ботаника. 3—4: 100—106.
17. Гаммерман А.Ф., Некрасова В.Л., Палибин И.В. 1933. Новое растительное сырье для щеточного производства. — Сов. ботаника. 3—4: 108—136.
18. Овчинников Б.Н. 1938. Исследования рогоза в плавнях р. Кубани. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 167—179.
19. Федоров Ал.А. 1938. Волокнистые и плетеночные растения Талыша. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 3—24.
20. Кречетович В.И. 1938. Осоки как волокнистое сырье. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 25—34.
21. Борисова А.Г. 1938. Новые волокнистые растения из семейства бобовых. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 35—42.
22. Матвеева Е.П. 1938. Калам (*Sacharum spontaneum* L.) и селин (*Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. в долине р. Аму-Дарьи и прилегающей к ней части песков Каракумов. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 151—166.
23. Некрасова В.Л. 1938. Поиски советского капока. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 181—209.
24. Макринов И.А. 1936. Проблема жесткого волокна в СССР. — Сов. ботаника. 1: 178—180.
25. Макринов И.А. 1938. Биологическая и техническая обработка дикорастущих растений на волокно. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 101—116.
26. Соколов П.Д. 1963. Изучение дубильных растений в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР. — В кн.: Вопросы изучения и использования дубильных растений в СССР. М.; Л. С. 35—48.
27. Федоров Ал.А. 1938. Дикие эфиромасличные растения влажных субтропиков СССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 443—482.
28. Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. 1965. М.; Л. 425 с.
29. Борисова А.Г. 1938. Трагаканты хребта Копет-Даг. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 483—548.
30. Белова Т.А. 1938. Химическое исследование камеди трагаканта хребта Копет-Даг. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 549—562.
31. Федоров Ал.А. 1941. Экспедиция в Копет-Даг. (Изучение трагакантовых астрагалов с целью получения гумми-трагаканта). — Сов. ботаника. 5—6: 142—144.
32. Ильин М.М. 1961. Отдел растительных ресурсов, история его возникновения и пути развития. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 7—27.
33. Ильин М.М. 1939. Задачи и направления работ отдела растительного сырья Ботанического института АН СССР. — Сов. ботаника. 5: 88—94.
34. Красильников П.К., Панкова И.А., Соколов П.Д. 1984. Отдел растительных ресурсов Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР в годы блокады Ленинграда (1941—1944 гг.). — Раст. ресурсы. 20(2): 280—286.
35. Кольцов А.В. 1962. Ученые Ленинграда в годы блокады (1941—1943). М.; Л. 144 с.
36. Соколов В.С. 1946. Работа и жизнь Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии наук СССР в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 7—21.
37. Красильников П.К. 1946. О содержании аскорбиновой кислоты (витамина С) в листьях некоторых деревьев и кустарников. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 323—330.
38. Никитин А.А. 1946. К вопросу о сохранении аскорбиновой кислоты (витамина С) у дикорастущих съедобных травянистых растений. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 299—304.
39. Панкова И.А. 1946. О содержании аскорбиновой кислоты (витамина С) и о пищевом значении некоторых растений ленинградской флоры. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 305—322.
40. Корякина В.Ф. 1946. Влияние внешних условий на накопление аскорбиновой кислоты (витамина С) в овощных растениях. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 331—338.
41. Корякина В.Ф. 1946. Содержание аскорбиновой кислоты (витамина С) в листьях овощных растений в разные часы дня. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 339—344.
42. Монтеверде Н.Н. 1946. Опыт культуры ярутки полевой (*Thlaspi arvense* L.) в Ленинграде. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 429—432.
43. Красильников П.К. 1943. Витамин С в хвое и листьях деревьев и кустарников. Л. 24 с.
44. Соколов В.С. 1943. Как обеспечить себя витамином С в зимнее время. Л. 21 с.
45. Чирков В.И. 1943. Шиповник. Л. 40 с.
46. Ильин М.М., Лавренко Е.М., Савич В.П. 1942. Ботанический институт им. В.Л. Комарова в 1941 г. — Природа. 3—4: 94—98.
47. Главнейшие дикорастущие пищевые растения Ленинградской области. 1942. Л. 102 с.
48. Памятка заготовительным организациям по сбору дикорастущих съедобных растений Ленинградской области. 1942. Л. 32 с.
49. Панкова И.А., Никитин А.А. 1943. Приготовление пищи из ботвы и дикорастущих съедобных растений. Л. 40 с.
50. Никитин А.А., Панкова И.А. 1944. Дикорастущие съедобные растения Ленинградской области. Л. 88 с.

51. Шипчинский Н.В. 1943. Ревень огородный. Л. 8 с.
52. Чирков В.И. 1943. Китайская капуста. Л. 16 с.
53. Палибин И.В. 1943. Как приготовить чай и кофе из дикорастущих растений. Л. 12 с.
54. Соколов В.С., Линчевский И.А. 1943. Табак и его культура в Ленинградской области. Л. 40 с.
55. Ериш А.П., Соколов В.С. 1946. Опыт выращивания папиросных табаков и махорки в Ленинграде в 1943 г. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 355—359.
56. Первухин Ф.С. 1941. Веточный корм. М.; Л. 39 с.
57. Памятка коннику по применению местных кормов. 1943. Л. 24 с.
58. Соколов П.Д. 1985. История организации и краткие итоги работы отдела растительных ресурсов Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР за 50 лет (1934—1984 гг.). — Раст. ресурсы. 21(1): 107—118.
59. Монтеверде Н.Н. 1946. Культура лобелии сидячей (*Lobelia sessilifolia* Lamb.) в Ленинграде. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 281—289.
60. Соколов В.С. 1946. Некоторые вопросы динамики накопления алкалоидов в представителях семейства Chenopodiaceae. — В кн.: Сборник научных работ, выполненных в Ленинграде за три года Великой Отечественной войны (1941—1943). Л. С. 291—298.
61. Федоров Ал.А. 1961. Физико-географический очерк Центральных Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 9—48.
62. Красильников П.К. 1961. Типы лесов Центральных Саян и их хозяйственное значение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 49—150.
63. Федоров Ал.А., Штейнбок С.Д., Лузева Л.В. 1961. Сибирская лиственница (*Larix sibirica* Ledeb.) как камеденосное растение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 151—158.
64. Никитин А.А. 1961. К вопросу о структуре и возникновении смолеместилещих пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 159—168.
65. Кирьялов Н.П., Наугольная Т.Н. 1961. Химический состав эфирного масла багульника (*Ledum palustre* L.) из Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 169—174.
66. Панкова И.А. 1961. Багульник болотный (*Ledum palustre* L.). — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 175—215.
67. Пигулевский Г.В., Ковалева В.И., Белова Н.В. 1961. Некоторые эфирномасличные растения Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 242—250.
68. Драницына Ю.А. 1961. Жирные масла некоторых представителей сем. зонтичных (*Umbelliferae*) из Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 35—39.
69. Красильников П.К. 1961. Кедр сибирский как жирномасличное растение Центральных Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 251—256.
70. Куршакова Г.В., Федоров Ал.А., Якимов П.А. 1961. Некоторые данные по химическому составу и фармакологическому действию рододендрона Адамса (*Rhododendron adamsii* Rehd.). — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 216—220.
71. Соколов В.С., Никитин А.А., Федоров Ал.А. 1961. Большеголовник сафлоровидный (*Rhaponticum carthamoides* (DC.) Pjin) — ценное лекарственное растение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 347—363.
72. Федоров Ал.А., Никитин А.А. 1961. Купальница азиатская (*Trollius asiaticus* L.) и возможности ее использования для получения желтого красящего вещества. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 303—316.
73. Соколов П.Д. 1961. Танидоносные растения Центральных Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 259—290.
74. Шухободский Б.А. 1961. К вопросу об алкалоидности флоры Центральных Саян. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 9: 317—346.
75. Ильин М.М. 1948. Общие вопросы изучения сырьевых растений. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 7—24.
76. Ильин М.М. 1949. Опыт классификации полезных растений. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 7—11.
77. Клопотов Б.Н. 1938. Предисловие. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 1: 1—2.
78. Методика полевого исследования сырьевых растений. 1948. М.; Л. 251 с.
79. Федоров Ал.А. 1948. Обзор методической литературы по полемому исследованию сырьевых растений и растительного сырья. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 25—44.
80. Никитин А.А., Панкова И.А. 1948. Методика анатомических исследований сырьевых растений в полевой обстановке. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 103—122.
81. Красильников П.К., Федоров Ал.А. 1948. Методика определения запасов сырья применительно к древесным породам и кустарникам. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 53—66.
82. Ильин М.М., Ларин И.В. 1948. Методика определения запасов сырья применительно к травянистым растениям и полукустарникам. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 67—80.
83. Ильин М.М., Федоров Ал.А., Красильников П.К. 1948. Картирование сырьевых растений и сырьевых ресурсов. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 81—102.
84. Федоров Ал.А. 1948. Общие вопросы методики учета запасов растительного сырья. — В кн.: Методика полевого исследования сырьевых растений. М.; Л. С. 45—52.
85. Некрасова В.Л., Панкова И.А. 1949. Несколько волоконистых растений из семейства мальвовых (*Malvaceae*). — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 20—53.

86. Некрасова В.Л., Панкова И.А. 1949. Пиассава и ее возможные заменители. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 126–172.
87. Макринов И.А., Некрасова В.Л., Правдин Л.Ф. 1949. Волокно коры ивы, его свойства и промышленное значение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 54–67.
88. Некрасова В.Л., Малова В.Г., Панкова И.А. 1949. Растительное сырье для щеточного производства. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 68–125.
89. Борисова А.Г. 1949. Чий (*Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth.), его особенности и хозяйственное значение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 172–223.
90. Федоров Ал.А. 1949. Лекарственные растения, применяющиеся в народной медицине Талыша. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 479–511.
91. Федоров Ал.А. 1949. Каштаноллиственный дуб (*Quercus castaneifolia* С. А. Меу.) в Талыше и его использование. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 255–265.
92. Панкова И.А. 1949. Травянистые С-витаминосы. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 292–478.
93. Соколов В.С. 1949. Черкез (*Salsola richteri* Kar.) и солянка Палецкого (*Salsola paletzkiiana* Litw.) — полезные растения песчаных пустынь Средней Азии. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 2: 527–573.
94. Соколов В.С. 1952. Алкалоидоносные растения СССР. М.; Л. 380 с.
95. Маркова Л.П. 1952. Таннидоносные восточной части Центрального Тянь-Шаня. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 186–227.
96. Соколов П.Д. 1956. Таннидоносные растения пустыни Кара-Кумы. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 4: 171–244.
97. Соколов П.Д. 1961. Таннидоносные растения горных районов Туркмении. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 28–77.
98. Первухин Ф.С. 1961. Введение в культуру травянистых дубильных растений в условиях Северо-Запада СССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 95–181.
99. Морева Т.А. 1956. Динамика роста зеленой массы и накопления дубильных веществ лабазника вязолистного — *Filipendula ulmaria* (L.) Max. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 4: 269–285.
100. Морева Т.А. 1961. Некоторые морфологические и биологические особенности видов лабазника, выращиваемых на севере. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 182–219.
101. Морева Т.А. 1961. Опыт первичной интродукции гравилата (*Geum* L.) в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 220–223.
102. Денисова Г.А. 1961. Распределение дубильных веществ по тканям корня и стебля *Polygonum coriari-um* Grig. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 233–250.
103. Куршакова Г.В. 1961. Биохимическое изучение тарана дубильного, культивируемого в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 260–272.
104. Куршакова Г.В., Мартинсон Т.И., Щелокова А.А. 1961. Некоторые данные по биохимии горца забайкальского (*Polygonum divaricatum* L.) и тарана гиссарского (*Polygonum hissarticum* M. Pop.), культивируемых в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 284–288.
105. Сметанникова А.И. 1961. Горец забайкальский на Карельском перешейке. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 7: 289–299.
106. Первухин Ф.С., Морева Т.А. 1956. Опыт культуры тарана дубильного — *Polygonum coriarium* Grig. — в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 4: 286–296.
107. Соколов П.Д. 1967. Корневые дубильные растения в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 14: 5–41.
108. Красильников П.К. 1967. Строение подземных органов тарана дубильного (по опыту культуры в Ленинградской области). — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 14: 60–95.
109. Маркова Л.П. 1961. Камеди и камеденосные растения и их хозяйственное значение. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 7–35.
110. Маркова Л.П. 1963. Камеденосные растения флоры Копет-Дага. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 8–44.
111. Маркова Л.П. 1961. Материалы по внутривидовой изменчивости основных видов трагакантовых астрагалов Копет-Дага. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 36–64.
112. Надежина Т.П. 1961. Особенности роста и развития некоторых трагакантовых астрагалов Копет-Дага и их фенологический цикл. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 65–118.
113. Надежина Т.П. 1961. Некоторые особенности морфологии и биологии трагакантовых астрагалов Копет-Дага. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 119–149.
114. Никитин А.А. 1961. Сравнительно-анатомическое исследование некоторых камеденосных астрагалов. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 262–299.
115. Панкова И.А., Никитин А.А. 1961. Строение и всхожесть семян *Astragalus densissimus* Boriss. и *Astragalus piletocladus* Freyn et Sint. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 150–168.
116. Панкова И.А., Никитин А.А. 1961. О строении некоторых камеденосных астрагалов на ранних стадиях онтогенеза. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 169–189.
117. Маркова Л.П. 1963. О некоторых особенностях температурного режима кустов *Astragalus densissimus* Boriss. и *A. piletocladus* Freyn et Sint. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 174–185.
118. Панкова И.А., Никитин А.А. 1963. О водном режиме некоторых астрагалов Копет-Дага — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 137–173.
119. Красильников П.К. 1961. Корневые системы основных камеденосных астрагалов Туркменской ССР

- и Нахичеванской АССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 10: 190–255.
120. *Маркова Л.П.* 1963. Камеденосная система и особенности камедистечения у основных промышленно ценных видов трагакантовых астрагалов Копет-Дага. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 45–110.
121. *Панкова И.А.* 1963. Еще о камедообразовании астрагалов. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 111–136.
122. *Надежина Т.П.* 1963. Предпосылки к эксплуатации трагакантовых зарослей Туркмении путем обрезки кустов с последующей экстракцией камеди. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 300–320.
123. *Никитин А.А.* 1963. Опыт подсочки трагакантовых астрагалов в Нахичеванской АССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 229–299.
124. *Анисимова К.И., Якимов П.А.* 1963. Получение камеди из надземной части трагакантовых астрагалов экстракционным методом. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье, 11: 321–324.
125. *Штейнбок С.Д., Анисимова К.И., Якимов П.А.* 1963. Изучение условий очистки трагакантовой камеди. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 11: 325–327.
126. *Штейнбок С.Д.* 1958. Получение из ноготков красителя, заменяющего импортное “аннато”. — В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л. С. 428–430.
127. *Штейнбок С.Д., Никитин А.А.* 1962. Краситель для пищевых жиров. — Вестн. АН СССР. 2: 55–56.
128. *Медведева Л.И.* 1972. Некоторые биологические особенности бархатцев (*Tagetes erecta* L. и *T. patula* L.) при выращивании их в условиях Ленинграда и Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 16: 89–103.
129. *Ильин М.М.* 1958. Проблема натуральных каучуков в СССР. — В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л. С. 283–289.
130. *Липшиц С.Ю.* 1953. Коксагыз. — В кн.: Каучук и каучуконосы. II. М.; Л. С. 149–173.
131. *Каучук и каучуконосы.* II. 1953. М.; Л. 908 с.
132. *Шухободский Б.А.* 1956. Бересклеты Дальнего Востока и их гуттаперченность. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 4: 5–98.
133. *Шухободский Б.А.* 1958. Гуттаперченность бересклетов Дальнего Востока. — В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л. С. 239–245.
134. *Ильин М.М., Соколов П.Д., Шухободский Б.А.* 1955. Совещание по растительным ресурсам при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. — Бот. журн. 40(2): 305–314.
135. *Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР.* 1958. М.; Л. 510 с.
136. *Ильин М.М.* 1958. Организационные задачи изучения растительных ресурсов. — В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л. С. 17–23.
137. *Буданцев А.Л.* 2005. Фундаментальные направления ботанического ресурсоведения и их развитие. — Раст. ресурсы. 41(1): С. 3–26.
138. *Федоров Ал.А.* 1966. Ботаническое ресурсоведение как наука и его положение в системе научных знаний. — Раст. ресурсы. 2(2): 165–181.
139. *Федоров Ал.А.* 1965. Растительные ресурсы СССР для народного хозяйства и медицины. — Раст. ресурсы. 1(1): 5–19.
140. *Федоров Ал.А.* 1967. Полвека изучения растительных ресурсов СССР. — Раст. ресурсы. 3(3): 317–329.
141. *Федоров Ал.А.* 1969. Важнейшие задачи ботанического ресурсоведения на современном этапе. — Раст. ресурсы. 5(1): 3–11.
142. *Федоров Ал.А.* 1977. Ботаническое ресурсоведение к 60-летию Великой октябрьской социалистической революции. — Раст. ресурсы. 13(4): 581–586.
143. *Федоров Ал.А., Пименов М.Г.* 1967. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 1. — Раст. ресурсы. 3(1): 3–16.
144. *Федоров Ал.А., Пименов М.Г.* 1970. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение. Сообщение 2. — Раст. ресурсы. 6(1): 17–29.
145. *Штейнбок С.Д.* 1958. Комплексное использование пихтовой живицы. — В кн.: Состояние и перспективы изучения растительных ресурсов СССР. М.; Л. С. 289–292.
146. *Кирьялов Н.П., Наугольная Т.Н.* 1952. Исследование смолы стеблей *Ferula gigantea* В. Fedtsch. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 7–13.
147. *Кирьялов Н.П., Наугольная Т.Н.* 1952. Исследование корней ферулы — *Ferula foliosa* Lipsky. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 14–19.
148. *Пигулевский Г.В., Наугольная Т.Н.* 1955. Исследование смолы корней *Ferula gumosa* Boiss. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 5: 80–84.
149. *Кирьялов Н.П.* 1961. О строении коканкина и умбеллипренина, составных частей нейтральной части смолы *Ferula kokanica* Rgl. et Schmalh. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 8: 7–14.
150. *Белова Н.В.* 1968. К химическому исследованию растений р. *Rhododendron*. — Раст. ресурсы. 4(2): 258–272.
151. *Белова Н.В.* 1971. Андромедотоксин и получение его из *Rhododendron* L. — Раст. ресурсы. 7(4): 574–576.
152. *Пигулевский Г.В., Ковалева В.И.* 1955. Исследование эфирного масла дикой моркови — *Daucus carota* L. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 5: 7–20.
153. *Пигулевский Г.В., Ковалева В.И.* 1961. Исследование эфирного масла плодов дикой моркови — *Daucus carota* L., произрастающей в Средней Азии. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 8: 15–23.
154. *Пигулевский Г.В., Разбегаева Т.П.* 1961. К исследованию эфирного масла *Caropodium platycarpum* Schischk. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 8: 28–31.
155. *Пигулевский Г.В., Ковалева В.И.* 1952. Постоянство и изменчивость состава эфирных масел в роде *Heracleum*. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 29–35.
156. *Кирьялов Н.П., Панкова И.А.* 1952. Багульник болотный как сырье для эфирно-масличной про-

- мышленности. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 36–69.
157. *Медведева Л.И.* 1960. Эфирномасличные растения Копет-Дага как пряно-ароматическое сырье для пищевой промышленности. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 6: 127–216.
158. *Денисова Г.А., Голубева К.И.* 1960. Некоторые дикорастущие эфирномасличные растения отрогов Ферганского хребта. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 6: 217–225.
159. *Симонова Н.И., Пигулевский Г.В.* 1952. Исследование химического состава жирного масла *Libanotis transcaucasica* V. Schischk. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 77–80.
160. *Драницына Ю.А.* 1952. Исследование жирного масла из плодов *Sium sisaroides* DC. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 3: 81–87.
161. *Драницына Ю.А.* 1955. Исследование жирного масла толстореберника альпийского *Pachypleurum alpinum* Ldb. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 5: 85–89.
162. *Денисова Г.А.* 1956. Жирномасличные растения семейства лютиковых, произрастающие в СССР. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 4: 113–170.
163. *Драницына Ю.А.* 1961. Исследование жирного масла из плодов шандры гребенчатой — *Elsholtzia patrinii* (Lep.) Garcke. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 8: 32–34.
164. *Шарапов Н.И.* Масличные растения и маслообразовательный процесс. 1959. М.; Л. 441 с.
165. *Кузнецова Г.А.* 1965. Кумарины и фурукумарины в растительном мире. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 12: 3–12.
166. *Кузнецова Г.А.* 1967. Природные кумарины и фурукумарины. Л. 247 с.
167. *Сацыперова И.Ф.* 1965. Состояние и перспективы изучения растений, содержащих фурукумарины. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 12: 13–24.
168. *Кузьмина Л.В.* 1968. Зонтичные Советского Союза — источник соединений кумаринового ряда. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 4–21.
169. *Драницына Ю.А., Денисова Г.А.* 1965. Динамика накопления кумариновых соединений и эфирных масел в плодах *Archagelica decurrens* Ledeb. на разных фазах их развития. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 12: 44–48.
170. *Сацыперова И.Ф., Сандина И.Б.* 1965. Биологические особенности дягиля низбегающего при введении его в культуру в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 100–109.
171. *Денисова Г.А.* 1968. Материалы по анатомии подземных органов дягиля низбегающего. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 106–122.
172. *Денисова Г.А., Драницына Ю.А.* 1968. Ботаническая и химическая характеристика дягиля низбегающего. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 22–27.
173. *Драницына Ю.А., Букреева Т.В., Форш Е.Б.* 1968. Кумариновые соединения из подземных органов дягиля низбегающего. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 28–35.
174. *Красильников П.К.* 1968. Подземные органы дягиля низбегающего. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 36–105.
175. *Кузнецова Г.А.* 1955. Исследование смолы корней *Prangos pabularia* Lindl. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 5: 21–80.
176. *Кузнецова Г.А.* 1965. Кумарины и фурукумарины в корнях, стеблях и листьях *Prangos pabularia* Lindl. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 12: 49–52.
177. *Кузнецова Г.А.* 1970. Кумарины и фурукумарины видов *Prangos* Lindl. — Раст. ресурсы. 6(4): 534–541.
178. *Кузьмина Л.В.* 1965. Среднеазиатские виды рода *Prangos* Lindl. как источники фурукумаринов. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 5–27.
179. *Кузьмина Л.В.* 1965. Некоторые биологические особенности *Prangos pabularia* Lindl. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 28–41.
180. *Шагова Л.И., Кузнецова Г.А., Кузьмина Л.В.* 1975. Кумарины из корней и плодов *Prangos hissarica* Kogov. — Раст. ресурсы. 11(4): 499–503.
181. *Кирьялов Н.П.* 1965. Кумарины из растений рода *Ferula* L. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 12: 82–91.
182. *Кирьялов Н.П.* 1968. Виды рода *Ferula* L. — источники новых биологически активных соединений. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 129–148.
183. *Маркова Л.П., Медведева Л.И.* 1965. Материалы о распространении, внутривидовой изменчивости и хозяйственной ценности некоторых видов ферул из подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Kogov. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 42–99.
184. *Маркова Л.П., Медведева Л.И.* 1968. Материалы к изучению подземных органов некоторых видов ферул из подрода *Peucedanoides* (Boiss.) Kogov. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 15: 149–172.
185. *Сацыперова И.Ф.* 1984. Борщевики флоры СССР — новые кормовые растения. Л. 223 с.
186. *Надежина Т.П.* 1965. Некоторые вопросы цветения, плодоношения и семенного возобновления солодки голой (*Glyzyrrhiza glabra* L.) в пойме Аму-Дарьи. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 110–140.
187. *Надежина Т.П.* 1965. Материалы к строению подземных органов солодки голой (*Glyzyrrhiza glabra* L.), обитающей в пойменных условиях. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 141–164.
188. *Надежина Т.П.* 1965. Солодка уральская (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) в Абакано-Минусинской впадине. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 165–184.
189. *Надежина Т.П.* 1965. К характеристике возобновления солодки уральской (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) и строение ее подземных органов в Абакано-Минусинской впадине. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 183–197.
190. *Надежина Т.П.* 1965. Некоторые экологические и морфолого-биологические особенности солодок,

- произрастающих в СССР. — Раст. ресурсы. 1(3): 340–355.
191. Надежина Т.П. 1966. О подземных органах солодок секции *Euglyzyrrhiza* Boiss., распространенных на территории СССР. — В кн.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л. С. 27–46.
192. Надежина Т.П. 1966. Корневые отпрыски у солодки бледноцветковой при выращивании ее в Ленинградской области. — В кн.: Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л. С. 91–97.
193. Надежина Т.П. 1972. Опыт выращивания солодки в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 16: 65–79.
194. Ильин М.М., Кожина И.С., Трухалева Н.А. 1965. Опыт культуры и биохимические особенности некоторых видов шток-роз в Ленинградской области. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 13: 198–215.
195. Дикорастущие полезные растения флоры Монгольской народной республики. 1985. Л. 236 с.
196. Красильников П.К., Никитин А.А. 1965. К вопросу об учете запасов брусники, черники, голубики и клюквы в пределах лесной зоны европейской части СССР. — Раст. ресурсы. 1(1): 130–149.
197. Тюлин С.Я. 1970. Некоторые итоги работ по учету урожайности черники и клюквы обыкновенной. — Раст. ресурсы. 6(4): 541–549.
198. Тюлин С.Я. 1971. Некоторые данные о возрастном строении популяций черники в ельниках подзоны южной тайги. — Раст. ресурсы. 7(4): 599–602.
199. Тюлин С.Я. 1976. О методах учета урожая и определения ресурсов дикорастущих ягодных кустарников лесной зоны. — Раст. ресурсы. 12(3): 469–472.
200. Тюлин С.Я., Мазная Е.А. 1984. Урожайность *Vaccinium myrtillus* L. и *V. vitis-idaea* L. в СССР (1970–1980 гг.). — Раст. ресурсы. 20(1): 35–41.
201. Тюлин С.Я. 1977. Программа изучения дикорастущих ягодников. — Раст. ресурсы. 13(4): 693–707.
202. Тюлин С.Я. 1990. Программа изучения дикорастущих ягодников на ценопопуляционном уровне (Проект). — Раст. ресурсы. 26(2): 250–258.
203. Барнаулов О.Д., Кумков А.В., Халикова Н.А., Кожина И.С., Шухободский Б.А. 1977. Химический состав и первичная оценка фармакологических свойств препаратов из цветков *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — Раст. ресурсы. 13(4): 661–669.
204. Барнаулов О.Д., Болдина И.Г., Галушко В.В., Каратыгина Г.К., Кумков А.В., Лимаренко А.Ю., Мартинсон Т.Г., Шухободский Б.А. 1979. Фармакологические свойства галеновых препаратов из цветков *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — Раст. ресурсы. 15(3): 399–407.
205. Кожина И.С., Маматов Г.М., Фокина Н.Е., Литвинов И.М., Митина С.К., Трухалева Н.А., Иманова А.И., Затула Д.Г., Сытенко В.К., Кетько Е.Г., Носач Л.Н. 1975. Биологическая активность полисахаридов некоторых видов р. *Alcea* L. — Раст. ресурсы. 11(4): 517–520.
206. Трухалева Н.А. 1971. Некоторые морфологические и биологические особенности *Alcea lenkoranica* Pjlin. — Раст. ресурсы. 7(2): 186–192.
207. Иманова А.А., Фокина Н.Е., Трухалева Н.А., Кожина И.С., Исмаилов Н.М. 1979. Полисахариды из стеблей и корней *Alcea kusariensis* Pjlin. — Раст. ресурсы. 15(3): 389–392.
208. Барнаулов О.Д., Маничева О.А., Трухалева Н.А., Кожина И.С., Фокина Н.Е., Салихов С.А. 1985. *Alcea rosea* L. — источник полисахаридов с противоязвенной активностью. — Раст. ресурсы. 21(3): 329–340.
209. Кузнецова Г.А., Богданова В.П. 1970. Динамика накопления и изменение качественного состава подофиллина в подофиле щитовидном, выращиваемом в Ленинградской области. — Раст. ресурсы. 6(2): 240–243.
210. Уличева Г.М., Кузьмина Л.В. 1987. Биологические особенности видов *Verbascum* L., обладающих ихтиотоксической активностью, при выращивании в Ленинградской области. — Раст. ресурсы. 23(3): 356–367.
211. Уличева Г.М. 1970. Локализация алкалоидов в органах и тканях скополии тангутской. — Раст. ресурсы. 6(4): 528–534.
212. Уличева Г.М. 1971. Изменчивость качественного состава алкалоидов скополии тангутской в зависимости от возраста растений и фазы вегетации. — Раст. ресурсы. 7(1): 18–24.
213. Сандина И.Б., Уличева Г.М. 1972. Индивидуальная и возрастная изменчивость скополии тангутской. — Тр. БИН АН СССР. Сер. V. Растительное сырье. 16: 148–170.
214. Гращенков А.Е., Буйко Р.А. 1983. Продуктивность различных форм *Thymus serpyllum* L. s. str. в Ленинградской и Псковской областях. — Раст. ресурсы. 19(1): 11–20.
215. Кондратенкова Т.Д. 1990. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов р. *Polygonum* L. секции *Aconogonon* Meisn. в условиях Ленинградской области. — Раст. ресурсы. 26(4): 530–535.
216. Буданцев А.Л., Шаварда А.Л. 1986. Химический состав и полезные свойства видов р. *Dracosephalum* L. флоры СССР. Сообщение 1. Содержание и состав эфирных масел. — Раст. ресурсы. 22(4): 550–561.
217. Шаварда А.Л., Телепова М.Н., Буданцев А.Л. 1990. Сравнительное изучение состава эфирных масел и ультраструктуры железистых волосков листа у некоторых видов р. *Dracosephalum* L. — Раст. ресурсы. 26(3): 352–362.
218. Полезные растения СССР. Т. 1. 1951. М.; Л. 198 с.
219. Растительное сырье СССР. Т. 1. Технические растения. 1950. М.; Л. 662 с.
220. Растительное сырье СССР. Т. 2. Натурные растения. 1958. М.; Л. 582 с.
221. Ильин М.М. 1950. Природные источники растительного сырья и закономерности их распространения. — В кн.: Растительное сырье СССР. Т. 1. Технические растения. М.; Л. С. 5–32.
222. Некрасова В.Л. 1950. К истории изучения растительного сырья в СССР. — В кн.: Растительное сырье СССР. Т. 1. Технические растения. М.; Л. С. 33–60.
223. Медведева Л.И. 1996. Состояние изученности флоры России и сопредельных государств (по данным справочника “Растительные ресурсы России и сопредельных государств”). — В кн.: Тр. первой Всерос. конф. по ботаническому ресурсоведению. СПб. С. 6–11.

224. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Magnoliaceae – Limoniaceae.* 1984. Л. 460 с.
225. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Raeniaceae – Thymelaeaceae.* 1986. Л. 336 с.
226. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Hydrangeaceae – Haloragaceae.* 1987. Л. 326 с.
227. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Rutaceae – Elaeagnaceae.* 1988. Л. 357 с.
228. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Caprifoliaceae – Plantaginaceae.* 1990. Л. 326 с.
229. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Hippuridaceae – Lobeliaceae.* 1991. СПб. 198 с.
230. *Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Asteraceae.* 1993. СПб. 350 с.
231. *Растительные ресурсы России и сопредельных государств: Цветковые растения, их химический состав, использование. Сем. Butomaceae – Turphaceae.* 1994. СПб. 271 с.
232. *Растительные ресурсы России и сопредельных государств. Ч. 1 – Сем. Lycopodiaceae – Ephedraceae; Ч. 2 – Дополнения к 1–7-му томам.* 1996. СПб. 571 с.
233. *Дикорастущие полезные растения России.* 2001. СПб. 663 с.
234. *Cook F.E.M.* 1995. Economic botany data collection standard. Kew. 141 p.
235. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 1. Семейства Magnoliaceae – Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae.* 2008. СПб.; М. 421 с.
236. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 2. Семейства Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae.* 2009. СПб.; М. 513 с.
237. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 3. Семейства Fabaceae – Apiaceae.* 2010. СПб.; М. 601 с.
238. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 4. Семейства Caprifoliaceae – Campanulaceae.* 2011. СПб.; М. 630 с.
239. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 1. Роды Achillea – Doronicum.* 2012. СПб.; М. 317 с.
240. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 2. Роды Echinops – Youngia.* 2013. СПб.; М. 312 с.
241. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 6. Семейства Butomaceae – Turphaceae.* 2014. СПб.; М. 391 с.
242. *Растительные ресурсы России: Компонентный состав и биологическая активность растений. Т. 7. Отделы Lycopodiophyta – Gnetophyta.* 2016. СПб.; М. 391 с.
243. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2008. Компонентный состав и биологическая активность *Humulus lupulus* (Cannabaceae): обзор результатов исследований последних десятилетий. – *Раст. ресурсы.* 44(2): 132–154.
244. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2014. Компонентный состав и биологическая активность видов рода *Polygonatum* (Convallariaceae) флоры России. – *Раст. ресурсы.* 50(3): 458–497.
245. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2015. Вторичные метаболиты плауновых (Lycopodiaceae s. str.) флоры России и их биологическая активность. – *Раст. ресурсы.* 51(2): 259–300.
246. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2016. Успехи в изучении компонентного состава и биологической активности *Selaginella tamariscina* (Selaginellaceae). – *Раст. ресурсы.* 52(2): 177–201.
247. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2017. Алкалоиды *Hyperzia serrata* (Hyperziaceae) и их биологическая активность. – *Раст. ресурсы.* 53(1): 5–38.
248. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л.* 2018. *Juglans mandshurica* (Juglandaceae): компонентный состав и биологическая активность. – *Раст. ресурсы.* 54(3): 307–346. <https://doi.org/10.7868/S0033994618030011>
249. *Беленовская Л.М., Буданцев А.Л., Битюкова Н.В.* 2018. *Gynostemma pentaphyllum* (Cucurbitaceae): компонентный состав и биологическая активность. – *Раст. ресурсы.* 54(4): 443–495. <https://doi.org/10.1134/S0033994618040015>
250. *Буданцев А.Л., Беленовская Л.М.* 2015. *Adiantum capillus-veneris* (Adiantaceae): компонентный состав, использование в медицине, биологическая активность. – *Раст. ресурсы.* 51(4): С. 599–626.
251. *Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Дополнения к 1 тому.* 2018. СПб.; М. 409 с.
252. *Проект типовой программы курса “Ботаническое ресурсосведение” для студентов кафедр ботаники университетов и педагогических институтов.* 1967. – *Раст. ресурсы.* 3(3): 474–480.
253. *Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л.* 2016. Динамика содержания розмариновой кислоты в листьях *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae) в природе и эксперименте. – *Раст. ресурсы.* 52(2): 295–303.
254. *Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Шаварда А.Л.* 2016. Особенности содержания урсоловой и олеаноловой кислот у дикорастущей *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) и выращенной в климатической камере. – *Химия растительного сырья.* 1: 79–84. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201601921>
255. *Петрова Н.В., Буданцев А.Л., Медведева Н.А., Сазанова К.В., Шаварда А.Л.* 2018. Метаболические изменения на разных стадиях онтогенеза *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) в природе и в условиях эксперимента. – *Раст. ресурсы.* 54(1): 105–119.

The Role of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences in the Formation and Development of Botanical Resource Science

A. L. Budantsev*

Komarov Botanical Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: abudantsev@mail.ru

Abstract—A brief essay on the history of the formation and development of botanical resource science as an independent branch of botany is presented. The role of the plant resources department of the Komarov Botanical Institute is shown, whose leaders (M.M. Ilyin, A.I.A. Fedorov, etc.) formed the content and main directions of botanical resource science and defined its place in the system of botanical knowledge. The problems of the scientific activity of the department from its founding (1934) to the present day have been traced. A separate section focuses on the work of staff in compiling reference publications and reports on plant resources.

ACKNOWLEDGEMENTS

The work was carried out on the planned theme of the Komarov Botanical Institute RAS AAA-A19-119031290052-1 “Eurasian vascular plants: systematics, flora, plant resources”.

REFERENCES

1. *Nekrasova V.L.* 1958. Istoriya izucheniya dikorastushchikh syr'yevykh rasteniy v SSSR. I [The history of the study of wild raw plants in the USSR. I]. Moscow; Leningrad. 275 p. (In Russian)
2. *Takhtajan A.L., Lebedev D.V.* 1974. Vklad AN SSSR v razvitiye botaniki [Contribution of the USSR Academy of Sciences to the development of botany]. — Vestnik AN SSSR. 7: 19–27. (In Russian)
3. *Pallas P.S.* 1786. Opisaniye rasteniy Rossiyskogo gosudarstva s ikh izobrazheniyami [Description of plants of the Russian state with their images]. Pt 1. Sankt-Peterburg. 204 p., 50 tabl. (In Russian)
4. *Nekrasova V.L.* 1957. Izucheniye rastitel'nogo syr'ya za 1917–1957 gg. [The study of vegetable raw materials for 1917–1957]. — In: Ot Aptekarskogo ogoroda do Botanicheskogo instituta. Moscow; Leningrad. P. 174–188. (In Russian)
5. *Komarov V.L.* 1917. Sbor, sushka i razvedeniye lekarstvennykh rasteniy v Rossii [Gathering, drying and breeding of medicinal plants in Russia]. Petrograd. 87 p. (In Russian)
6. *Bobrov E.G.* 1957. Botanicheskiy sad (1801–1916) [Botanical Garden (1801–1916)]. — In: Ot Aptekarskogo ogoroda do Botanicheskogo instituta. Moscow; Leningrad. P. 32–71. (In Russian)
7. *Rastitel'nyye bogatstva SSSR.* V 3-kh kn. [Plant wealth of the USSR. In 3 vol.]. 1932. Leningrad. 244 p. (In Russian)
8. *Kauchuk i kauchukonosy* [Rubber and rubber carriers plants]. I. 1936. Moscow; Leningrad. 487 p. (In Russian)
9. *Savicz V.P.* 1933. Les voies du développement d l'œuvre scientifique de l'Institut Botanique de l'Académie des Sciences de l'URSS. — Sovietskaiia Botanika. 1: 4–10. (In Russian)
10. *Keller B.A.* 1933. Préface. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 3–4. (In Russian)
11. *Lubimenko V.L.* 1933. Scor l'évaluation de la matière première végétale en l'URSS. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 4–9. (In Russian)
12. *Fedtschenko B.A.* 1933. Matériaux servant a la détermination des plantes fibriuses, croissant a l'état sauvage dans l'URSS. Préface. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 75–76. (In Russian)
13. *Borisova A.G.* 1933. *Pueraria hirsuta* (Thunb.) C.K. Schneider nouvelle plante textile dans les limites de l'URSS. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 76–84. (In Russian)
14. *Hammermann A.Th.* 1933. Plantes fibriuses de la famille *Tiliaceae*. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 84–88. (In Russian)
15. *Nekrassova V.L.* 1933. Plantes fibriuses de la famille *Asclepiadaceae*. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 89–97. (In Russian)
16. *Novikova N.G.* 1933. Plantes fibriuses de la famille *Ulmaceae*. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 100–106. (In Russian)
17. *Hammermann A.Th., Nekrassova V.L., Palibin I.V.* 1933. Nouvelle matière première pour la fabrication des brosses. — Sovietskaiia Botanika. 3–4: 108–136. (In Russian)
18. *Ovchinnikov B.N.* 1938. Issledovaniya rogoza v plavnyakh r. Kuban [Studies of cattail in the floodplains of the river Kuban]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 167–179. (In Russian)
19. *Fedorov A.I.A.* 1938. Voloknistyye i pletenochnyye rasteniya Talysha [Fibrous and wicker plants of Talysh]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 3–24. (In Russian)
20. *Krechetovich V.I.* 1938. Osoki kak voloknistoye syr'ye [Sedge as a fiber raw material]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 25–34. (In Russian)
21. *Borisova A.G.* 1938. Novyye voloknistyye rasteniya iz semeystva bobovykh [New legume fibrous plants]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 35–42. (In Russian)
22. *Matveeva E.P.* 1938. Kalam (*Sacharum spontaneum* L.) i selin (*Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. v doline r. Amu-Dar'i i prilgayushchey k ney chasti peskov Karakumov [Kalam (*Sacharum spontaneum* L.) and selin (*Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. in the valley of the Amu-Darya river and the adjacent part of the Karakum sands]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 151–166. (In Russian)
23. *Nekrasova V.L.* 1938. Poiski sovetskogo kapoka [Searches for the Soviet kapok]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 181–109. (In Russian)

24. *Makrinov I.A.* 1936. Le problème de la fibre dure en l'URSS. — *Sovietskaia Botanika*. 1: 178–180. (In Russian)
25. *Makrinov I.A.* 1938. Biologicheskaya i tekhnicheskaya obrabotka dikorastushchikh rasteniy na volokno [Biological and technical processing of wild plants on fiber]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 1: 101–116. (In Russian)
26. *Sokolov P.D.* 1963. Izucheniye dubil'nykh rasteniy v Botanicheskom institute im. V. L. Komarova AN SSSR [The study of tannins plants at the Komarov Botanical Institute USSR Academy of Sciences]. — In: *Voprosy izucheniya i ispol'zovaniya dubil'nykh rasteniy v SSSR*. Moscow; Leningrad. P. 35–48. (In Russian)
27. *Fedorov A.I.A.* 1938. Dikiye efiromaslichnyye rasteniya vlazhnykh subtropikov SSSR [Wild essential oil plants of the wet subtropics of the USSR]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 1: 443–482. (In Russian)
28. *Introduktsiya lekarstvennykh, aromatischeskikh i tekhnicheskikh rasteniy* [Introduction of medicinal, aromatic and technical plants]. 1965. Moscow; Leningrad. 425 p. (In Russian)
29. *Borisova A.G.* 1938. Tragakanty khrebta Kopet-Dag [Kopet-Dag ridge tragacanth]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 1: 483–548. (In Russian)
30. *Belova T.A.* 1938. Khimicheskoye issledovaniye kamedy tragakanta khrebta Kopet-Dag [Chemical study of gum tragacanth of the Kopet-Dag ridge]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 1: 549–562. (In Russian)
31. *Fedorov A.I.A.* 1941. Ekspeditsiya v Kopet-Dag. (Izucheniye tragakantovykh astragalov s tsel'yu polucheniya gummi-tragakanta) [Expedition to Kopet-Dag. (The study of tragacanth locoweeds with the aim of obtaining a gummy tragacanth)]. — *Sovietskaia Botanika*. 5–6: 142–144. (In Russian)
32. *Il'in M.M.* 1961. Otdel rastitel'nykh resursov, istoriya yego vozniknoveniya i puti razvitiya [Plant resources department, history of its origin and development paths]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 7: 7–27. (In Russian)
33. *Il'in M.M.* Les buts et l'orientation des travaux de la Section des matières premières végétales de l'Institut de Botanique de l'Académie des Sciences de l'URSS. — *Sovietskaia Botanika*. 5: 88–94. (In Russian)
34. *Krasilnikov P.K., Pankova I.A., Sokolov P.D.* 1984. The department of plant resources of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR during the years of the blockade of Leningrad (1941–1944). — *Rastitel'nye resursy*. 20(2): 280–286. (In Russian)
35. *Koltsov A.V.* 1962. Uchenyye Leningrada v gody blokady (1941–1943) [Scientists of Leningrad during the blockade (1941–1943)]. Moscow; Leningrad. 144 p. (In Russian)
36. *Sokolov V.S.* 1946. Rabota i zhizn' Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Akademii nauk SSSR v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943) [Work and life of the Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences in Leningrad for three years of World War II (1941–1943)]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 7–21. (In Russian)
37. *Krasilnikov P.K.* 1946. O sodержanii askorbinovoy kisloty (vitamina C) v list'yakh nekotorykh derev'yev i kustarnikov [On the content of ascorbic acid (vitamin C) in the leaves of some trees and shrubs]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 3223–330. (In Russian)
38. *Nikitin A.A.* 1946. K voprosu o sokhraneniі askorbinovoy kisloty (vitamina C) u dikorastushchikh s'yedobnykh travyanistykh rasteniy [To the preservation of ascorbic acid (vitamin C) in wild edible herbaceous plants]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 299–304. (In Russian)
39. *Pankova I.A.* 1946. O sodержanii askorbinovoy kisloty (vitamina C) i o pishchevom znachenii nekotorykh rasteniy leningradskoy flory [On the content of ascorbic acid (vitamin C) and on the nutritional value of some plants of the Leningrad flora]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 395–322. (In Russian)
40. *Koryakina V.F.* 1946. Vliyaniye vneshnikh usloviy na nakopleniye askorbinovoy kisloty (vitamina C) v ovoshchnykh rasteniyakh [The influence of external conditions on the accumulation of ascorbic acid (vitamin C) in vegetable plants]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 331–338. (In Russian)
41. *Koryakina V.F.* 1946. Soderzhaniye askorbinovoy kisloty (vitamina C) v list'yakh ovoshchnykh rasteniy v raznyye chasy dnya [The content of ascorbic acid (vitamin C) in the leaves of vegetable plants at different hours of the day]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 339–344. (In Russian)
42. *Monteverde N.N.* 1946. Opyt kul'tury yarutki polevoy (*Thlaspi arvense* L.) v Leningrade [The trial in the culture of field yarns (*Thlaspi arvense* L.) in Leningrad]. — In: *Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943)*. Leningrad. P. 429–432. (In Russian)
43. *Krasilnikov P.K.* 1943. Vitamin C v khvoye i list'yakh derev'yev i kustarnikov [Vitamin C in the needles and leaves of trees and shrubs]. Leningrad. 24 p. (In Russian)
44. *Sokolov V.S.* 1943. Kak obespechit' sebya vitaminom C v zimneye vremya [How to provide yourself with vitamin C in the winter]. Leningrad. 21 p. (In Russian)
45. *Chirkov V.I.* 1943. Shipovnik [Dogrose]. Leningrad. 40 p. (In Russian)
46. *Il'in M.M., Lavrenko Ye.M., Savich V.P.* 1942. Botanicheskiy institut im. V.L. Komarova v 1941 g. [Komarov Botanical Institute in 1941]. — *Priroda*. 3-4: 94–98. (In Russian)
47. *Glavneyshiye dikorastushchiye pishchevyye rasteniya Leningradskoy oblasti* [The main wild food plants of the Leningrad region]. 1942. Leningrad. 102 p. (In Russian)
48. *Pamyatka zagotovitel'nykh organizatsiyam po sboru dikorastushchikh s'yedobnykh rasteniy Leningradskoy oblasti* [Instruction to procurement organizations for the gathering of wild edible plants of the Leningrad region]. 1942. Leningrad. 32 p. (In Russian)
49. *Pankova I.A., Nikitin A.A.* 1943. Prigotovleniye pishchi iz botvy i dikorastushchikh s'yedobnykh rasteniy

- [Cooking from tops and edible wild plants]. 1943. Leningrad. 40 p. (In Russian)
50. Nikitin A.A., Pankova I.A. 1944. Dikorastushchiye s'yedobnyye rasteniya Leningradskoy oblasti [Wild edible plants of the Leningrad Region]. Leningrad. 88 p. (In Russian)
 51. Shipchinskiy N.V. 1943. Reven' ogorodnyy [Garden rhubarb]. Leningrad. 8 p. (In Russian)
 52. Chirkov V.I. 1943. Kitayskaya kapusta [Chinese cabbage]. Lemingrad. 16 p. (In Russian)
 53. Palibin I.V. 1943. Kak prigotovit' chay i kofe iz dikorastushchikh rasteniy [How to make tea and coffee from wild plants]. Leningrad. 12 p. (In Russian)
 54. Sokolov V.S., Linchevskiy I.A. 1943. Tabak i yego kul'tura v Leningradskoy oblasti [Tobacco and its culture in the Leningrad region]. Leningrad. 40 p. (In Russian)
 55. Yersh A.P., Sokolov V.S. 1946. Opyt vyrashchivaniya papirosnykh tabakov i makhorki v Leningrade v 1943 g. [The trial in the cultivation of cigarette tobacco and shag in Leningrad in 1943]. — In: Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943). Leningrad. P. 355–359. (In Russian)
 56. Pervukhin F.S. 1941. Vetochnyy korm [Branch feed]. Moscow; Leningrad. 39 p.
 57. Pamyatka konniku po primeneniyu mestnykh kormov [Instruction to the equestrian on the use of local feed]. 1943. Leningrad. 24 p. (In Russian)
 58. Sokolov P.D. 1985. The history of organization and brief results of the activity of the department of plant resources in the V.L. Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the USSR through 50 years (1934–1984). — Rasitel'nye resursy. 21(1): 107–118. (In Russian)
 59. Monteverde N.N. 1946. Kul'tura lobelii sidyachey (*Lobelia sessilifolia* Lamb.) v Leningrade [The culture of the lobelia sessile (*Lobelia sessilifolia* Lamb.) in Leningrad]. — In: Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943). Leningrad. P. 281–289. (In Russian)
 60. Sokolov V.S. 1946. Nekotoryye voprosy dinamiki nakopleniya alkaloidov v predstavitel'yakh semeystva Chenopodiaceae [Some problems of the dynamics of accumulation of alkaloids in representatives of the Chenopodiaceae family]. — In: Sbornik nauchnykh rabot, vypolnennykh v Leningrade za tri goda Velikoy Otechestvennoy voyny (1941–1943). Leningrad. P. 291–298. (In Russian)
 61. Fedorov An.A. 1961. Fiziko-geograficheskiy ocherk Tsentral'nykh Sayan [Physico-geographical sketch of the Central Sayan Mountains]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 9–48. (In Russian)
 62. Krasil'nikov P.K. 1961. Tipy lesov Tsentral'nykh Sayan i ikh khozyaystvennoye znachenie [Types of forests of the Central Sayans and their economic importance]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V.9: 49–150. (In Russian)
 63. Fedorov Al.A., Shteynbok S.D., Luzeva L.V. 1961. Sibirskaya listvennitsa (*Larix sibirica* Ledeb.) kak kamedenosnoye rasteniye [Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) as a gummy-bearing plant]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 151–158. (In Russian)
 64. Nikitin A.A. 1961. K voprosu o strukture i vozniknovenii smolovmestilishch pikhty sibirskoy (*Abies sibirica* Ledeb.) [On the structure and occurrence of resin reservoirs of Siberian fir (*Abies sibirica* Ledeb.). — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 159–168. (In Russian)
 65. Kir'yalov N.P., Naugol'naya T.N. 1961. Khimicheskiy sostav efirnogo masla bagul'nika (*Ledum palustre* L.) iz Sayan [The chemical composition of essential oil of *Ledum palustre* L. from Sayan]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 169–174. (In Russian)
 66. Pankova I.A. 1961. Bagul'nik bolotnyy (*Ledum palustre* L.) [Ledum marsh (*Ledum palustre* L.)]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 175–215. (In Russian)
 67. Pigulevskiy G.V., Kovaleva V.I., Belova N.V. 1961. Nekotoryye efirnomaslichnyye rasteniya Sayan [Some essential oil plants of Sayan]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 242–250. (In Russian)
 68. Dranitsyna Yu.A. 1961. Zhirnyye masla nekotorykh predstaviteley sem. zontichnykh (*Umbelliferae*) iz Sayan [Fatty oils of some representatives of fam. *Umbelliferae* from Sayan]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 35–39. (In Russian)
 69. Krasil'nikov P.K. 1961. Kedr sibirskiy kak zhirnomaslichnoye rasteniye Tsentral'nykh Sayan [Siberian cedar as a fatty acid's plant of the Central Sayan Mountains]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 251–256. (In Russian)
 70. Kurshakova G.V., Fedorov Al.A., Yakimov P.A. 1961. Nekotoryye dannyye po khimicheskomu sostavu i farmakologicheskomu deystviyu rododendrona Adamsa (*Rhododendron adamsii* Rehd.) [Some data on the chemical composition and pharmacological action of Adams' rhododendron (*Rhododendron adamsii* Rehd.)]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 216–220. (In Russian)
 71. Sokolov V.S., Nikitin A.A., Fedorov Al.A. 1961. Bol'shegolovnik saflorovidnyy (*Rhaponticum carthamoides* (DC.) Iljin) — tsennoye lekarstvennoye rasteniye [*Rhaponticum carthamoides* (DC.) Iljin — a valuable medicinal plant]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 347–363. (In Russian)
 72. Fedorov Al.A., Nikitin A.A. 1961. Kupal'nitsa aziatskaya (*Trollius asiaticus* L.) i vozmozhnosti yeye ispol'zovaniya dlya polucheniya zheltogo krasnyashchego veshchestva [Asian trollius (*Trollius asiaticus* L.) and the possibilities of its use for obtaining a yellow coloring matter]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 303–316. (In Russian)
 73. Sokolov P.D. 1961. Tannidonosnyye rasteniya Tsentral'nykh Sayan [Tannin's plants of the Central Sayan Mountains]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 259–290.
 74. Shukhobodskiy B.A. 1961. K voprosu ob alkaloidonostnosti flory Tsentral'nykh Sayan [To the alkaloid-bearing plants in the flora of the Central Sayan Mountains]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 9: 317–346. (In Russian)
 75. Il'in M.M. 1948. Obshchiye voprosy izucheniya syr'yevykh rasteniy [General problems of the study of raw material plants]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 7–24. (In Russian)
 76. Il'in M.M. 1949. Opyt klassifikatsii poleznykh rasteniy [The trial on the classification of useful plants]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 7–11. (In Russian)

77. *Klopotov B.N.* 1938. Predisloviye [Foreword]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 1: 1–2. (In Russian)
78. *Metodika* polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy [Methods of field research of raw material plants]. Moscow; Leningrad. 251 p. (In Russian)
79. *Fedorov A.I.A.* 1948. Obzor metodicheskoy literatury po polevomu issledovaniyu syr'yevykh rasteniy i rastitel'nogo syr'ya [A review of the methodological literature on the field study of useful plants and plant raw materials]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P.25–44. (In Russian)
80. *Nikitin A.A., Pankova I.A.* 1948. Metodika anatomicheskikh issledovaniy syr'yevykh rasteniy v polevoy obstanovke [Methods of anatomical studies of raw material plants in the field]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 103–122. (In Russian)
81. *Krasil'nikov P.K., Fedorov A.I.A.* 1948. Metodika opredeleniya zapasov syr'ya primenitel'no k drevesnym porodam i kustarnikam [Method for determining the reserves of raw materials in relation to tree species and shrubs]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 53–66. (In Russian)
82. *Il'in M.M., Larin I.V.* 1948. Metodika opredeleniya zapasov syr'ya primenitel'no k travyanistym rasteniya i polukustarnikam [Method for determining the reserves of raw materials in relation to herbaceous plants and semishrubs]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 67–80. (In Russian)
83. *Il'in M.M., Fedorov A.I.A., Krasil'nikov P.K.* 1948. Kartirovaniye syr'yevykh rasteniy i syr'yevykh resursov [Mapping of raw material plants and raw resources]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 81–102. (In Russian)
84. *Fedorov A.I.A.* 1948. Obshchiye voprosy metodiki ucheta zapasov rastitel'nogo syr'ya [General problems of methods for accounting for stocks of raw material plants]. — In: Metodika polevogo issledovaniya syr'yevykh rasteniy. Moscow; Leningrad. P. 45–52. (In Russian)
85. *Nekrasova V.L., Pankova I.A.* 1949. Neskol'ko voloknistykh rasteniy iz semeystva mal'vovykh (*Malvaceae*) [Several fibrous plants from the family *Malvaceae*]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 20–53. (In Russian)
86. *Nekrasova V.L., Pankova I.A.* 1949. Piassava i yeye vozmozhnyye zameniteli [Piassava and its possible substitutes]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 126–172. (In Russian)
87. *Makrinov I.A., Nekrasova V.L., Pravdin L.F.* 1949. Volokno kory ivy, yego svoystva i promyshlennoye znacheniyе [Willow bark fiber, its properties and industrial value]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 54–67. (In Russian)
88. *Nekrasova V.L., Malova V.G., Pankova I.A.* 1949. Rastitel'noye syr'ye dlya shchetochного proizvodstva [Plant materials for brush production]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 68–125. (In Russian)
89. *Borisova A.G.* 1949. Chiy (*Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth.), yego osobennosti i khozyaystvennoye znacheniyе [*Lasiagrostis splendens* (Trin.) Kunth., its features and economic importance]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 172–223. (In Russian)
90. *Fedorov A.I.A.* 1949. Lekarstvennyye rasteniya, primenyayushchiyesya v narodnoy meditsine Talysha [Medicinal plants used in traditional medicine of Talysh]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 479–511. (In Russian)
91. *Fedorov A.I.A.* 1949. Kashtanolistnyy dub (*Quercus castaneifolia* C. A. Mey.) v Talyshе i yego ispol'zovaniye [*Quercus castaneifolia* C. A. Mey. in Talysh and its use]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 255–265. (In Russian)
92. *Pankova I.A.* 1949. Travyanistyye C-vitaminonosy [Herbal C-vitamin plants]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 291–478. (In Russian)
93. *Sokolov V.S.* 1949. Cherkez (*Salsola richteri* Kar.) i solyanka Paletskogo (*Salsola paletzkiana* Litw.) — poleznyye rasteniya peshchanykh pustyn' Sredney Azii [*Salsola richteri* Kar. and *Salsola paletzkiana* Litw. — useful plants of sandy deserts of Middle Asia]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 2: 527–573. (In Russian)
94. *Sokolov V.S.* 1952. Alkaloidonosnyye rasteniya SSSR [Alkaloid plants of the USSR]. Moscow; Leningrad. 380 p. (In Russian)
95. *Markova L.P.* 1952. Tannidonosy vostochnoy chasti Tsentral'nogo Tyan'-Shanya [Tannin's plants of the eastern part of the Central Tien Shan]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 186–227. (In Russian)
96. *Sokolov P.D.* 1956. Tannidonosnyye rasteniya pustyni Kara-Kumy [Tannin's plants of the Kara-Kum desert]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 4: 171–244. (In Russian)
97. *Sokolov P.D.* 1961. Tannidonosnyye rasteniya gornykh rayonov Turkmenii [Tannin's plants of the mountainous regions of Turkmenistan]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 28–77. (In Russian)
98. *Pervukhin F.S.* 1961. Vvedeniye v kul'turu travyanistykh dubil'nykh rasteniy v usloviyakh Severo-Zapada SSSR [Introduction to the culture of herbaceous tannins in the North-West of the USSR]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 95–181. (In Russian)
99. *Moreva T.A.* 1956. Dinamika rosta zelenoy massy i nakopleniya dubil'nykh veshchestv labaznika vyazolistnogo — *Filipendula ulmaria* (L.) Max. [Growth dynamics of green mass and the accumulation of tannins of the meadowsweet — *Filipendula ulmaria* (L.) Max.] — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 4: 269–285. (In Russian)
100. *Moreva T.A.* 1961. Nekotoryye morfologicheskiye i biologicheskiye osobennosti vidov labaznika, vyrashchivayemykh na severe [Some morphological and biological features of meadowsweet species grown in the north]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 182–219. (In Russian)
101. *Moreva T.A.* 1961. Opyt pervichnoy introduktsii gravilata (*Geum* L.) v Leningradskoy oblasti [The trial of the primary cultivation of bennet (*Geum* L.) in the Leningrad Region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 220–223. (In Russian)
102. *Denisova G.A.* 1961. Raspredeleniye dubil'nykh veshchestv po tkanyam kornya i steblya *Polygonum coriarium* Grig. [Allocation of tannins in the tissues of the root and stem of *Polygonum coriarium* Grig.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 233–250. (In Russian)

103. *Kurshakova G.V.* 1961. Biokhimicheskoye izucheniye tarana dubil'nogo, kul'tiviruyemogo v Leningradskoy oblasti [Biochemical study of tannic knotweed [*Polygonum coriarium*] in the Leningrad Region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 260–272. (In Russian)
104. *Kurshakova G.V., Martinson T.I., Shchelokova A.A.* 1961. Nekotoryye dannyye po biokhimii gortsa zabaykal'skogo (*Polygonum divaricatum* L.) i tarana gissarskogo (*Polygonum hissarticum* M. Pop.), kul'tiviruyemykh v Leningradskoy oblasti [Some data on the biochemistry of the *Polygonum divaricatum* L. and *Polygonum hissarticum* M. Pop., cultivated in the Leningrad Region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 284–288. (In Russian)
105. *Smetannikova A.I.* 1961. Gorets zabaykal'skiy na Karelskom peresheyke [The transbaikal knotweed on the Karelian isthmus]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 7: 289–299. (In Russian)
106. *Pervukhin F.S., Moreva T.A.* 1956. Opyt kul'tury tarana dubil'nogo — *Polygonum coriarium* Grig. — v Leningradskoy oblasti [The trial of the cultivation of *Polygonum coriarium* Grig. in the Leningrad region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 4: 286–296. (In Russian)
107. *Sokolov P.D.* 1967. Kornevyye dubil'nyye rasteniya v Leningradskoy oblasti [Root tannin's plants in the Leningrad region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 14: 5–41. (In Russian)
108. *Krasil'nikov P.K.* 1967. Stroyeniye podzemnykh organov tarana dubil'nogo (po opyту kul'tury v Leningradskoy oblasti) [The structure of the underground organs of tannic knotweed (according to the trial of cultivation in the Leningrad region)]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 14: 60–95. (In Russian)
109. *Markova L.P.* 1961. Kamedi i kamedenosnyye rasteniya i ikh khozyaystvennoye znacheniye [Gums and gummy plants and their economic significance]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 7–35. (In Russian)
110. *Markova L.P.* 1963. Kamedenosnyye rasteniya flory Kopet-Daga [Gummy plants of the Kopet-Dag flora]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 8–44. (In Russian)
111. *Markova L.P.* 1961. Materialy po vnutrividovoy izmenchivosti osnovnykh vidov tragakantovykh astragalov Kopet-Daga [Materials on the intraspecific variability of the main species of Kopet-Dag tragacanth locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 36–64. (In Russian)
112. *Nadezhina T.P.* 1961. Osobennosti rosta i razvitiya nekotorykh tragakantovykh astragalov Kopet-Daga i ikh fenologicheskii tsikl [Features of the growth and development of some Kopet-Dag tragacanth locoweeds and their phenological cycle]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 65–118. (In Russian)
113. *Nadezhina T.P.* 1961. Nekotoryye osobennosti morfologii i biologii tragakantovykh astragalov Kopet-Daga [Some features of the morphology and biology of the Kopet-Dag tragacanth locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 119–149. (In Russian)
114. *Nikitin A.A.* 1961. Sravnitel'no-anatomicheskoye issledovaniye nekotorykh kamedenosnykh astragalov [Comparative anatomical study of some gummy locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 262–299. (In Russian)
115. *Pankova I.A., Nikitin A.A.* 1961. Stroyeniye i vskhozhest' semyan *Astragalus densissimus* Boriss. i *Astragalus piletocladus* Freyn et Sint. [Structure and germination of seeds of *Astragalus densissimus* Boriss. and *Astragalus piletocladus* Freyn et Sint.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 150–168. (In Russian)
116. *Pankova I.A., Nikitin A.A.* 1961. O stroyenii nekotorykh kamedenosnykh astragalov na rannikh stadiyakh ontogeneza [On the structure of some gummy locoweeds in the early stages of ontogenesis]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 169–189. (In Russian)
117. *Markova L.P.* 1963. O nekotorykh osobennostyakh temperaturnogo rezhima kustov *Astragalus densissimus* Boriss. i *A. piletocladus* Freyn et Sint. [On some features of the temperature regime of bushes *Astragalus densissimus* Boriss. and *A. piletocladus* Freyn et Sint.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 174–185. (In Russian)
118. *Pankova I.A., Nikitin A.A.* 1963. O vodnom rezhime nekotorykh astragalov Kopet-Daga [On the water regime of some Kopet-Dag locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 137–173. (In Russian)
119. *Krasil'nikov P.K.* 1961. Kornevyye sistemy osnovnykh kamedenosnykh astragalov Turkmenskoy SSR i Nakhichevanskoj ASSR [Root systems of the main gummy locoweeds of the Turkmen SSR and the Nakhichevan ASSR]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 10: 190–255. (In Russian)
120. *Markova L.P.* 1963. Kamedenosnaya sistema i osobennosti kamedeistecheniya u osnovnykh promyshlennno tsennykh vidov tragakantovykh astragalov Kopet-Daga [Gum-bearing system and features of gum-flowing in the main industrially valuable species of Kopet-Dag tragacanth locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 45–110. (In Russian)
121. *Pankova I.A.* 1963. Yeshche o kamedeobrazovanii astragalov [More about gum formation of locoweeds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 111–136. (In Russian)
122. *Nadezhina T.P.* 1963. Predposylki k ekspluatatsii tragakantovykh zarosley Turkmenii putem obrezki kustov s posleduyushchey ekstraktsiyey kamedi [Prerequisites for the exploitation of the tragacanth thickets of Turkmenistan by cutting bushes with subsequent extraction of gum]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 300–320. (In Russian)
123. *Nikitin A.A.* 1963. Opyt podsochki tragakantovykh astragalov v Nakhichevanskoj ASSR [The trial of counting of tragacanth locoweeds in the Nakhchivan ASSR]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 229–299. (In Russian)
124. *Anisimova K.I., Yakimov P.A.* 1963. Polucheniye kamedy iz nadzemnoy chasti tragakantovykh astragalov ekstraktsionnym metodom [Obtaining gum from the aerial part of tragacanth locoweeds using the extraction method]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 321–324. (In Russian)
125. *Shteynbok S.D., Anisimova K.I., Yakimov P.A.* 1963. Izucheniye usloviy ochistki tragakantovoy kamedi [A study of the conditions for purification of tragacanth gum]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 11: 325–327. (In Russian)
126. *Shteynbok S.D.* 1958. Polucheniye iz nogotkov krasiteilya, zamenyayushchego importnoye "annato" [Obtaining from the marigolds a dye that replaces the im-

- ported “annatto”]. — In: Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR. Moscow; Leningrad. P. 428–430. (In Russian)
127. *Shteynbok S.D., Nikitin A.A.* 1962. Krasitel' dlya pishchevykh zhirov [Dye for edible fats]. — Vestnik AN USSR. 2: 55–56. (In Russian)
 128. *Medvedeva L.I.* 1972. Nekotoryye biologicheskiye osobennosti barkhattsev (*Tagetes erecta* L. i *T. patula* L.) pri vyrashchivanii ikh v usloviyakh Leningrada i Leningradskoy oblasti [Some biological features of marigolds (*Tagetes erecta* L. and *T. patula* L.) when cultivation in the conditions of Leningrad and the Leningrad region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 16: 89–103. (In Russian)
 129. *Il'in M.M.* 1958. Problema natural'nykh kauchukov v SSSR [The problem of natural rubbers in the USSR]. — In: Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR. Moscow; Leningrad. P. 283–289. (In Russian)
 130. *Lipshits S.Yu.* 1953. Koksagyzy [Koksagyzy]. — In: Rubber and rubber bearing plants. II. Moscow; Leningrad. P. 149–173. (In Russian)
 131. *Kauchuk i kauchukonosy* [Rubber and rubber bearing plants]. II. 1953. Moscow; Leningrad. 908 p. (In Russian)
 132. *Shukhobodskiy B.A.* 1956. Beresklety Dal'nego Vostoka i ikh guttaperchenosnost' [Spindle trees of the Far East and their gutta-accumulation]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 4: 5–98. (In Russian)
 133. *Shukhobodskiy B.A.* 1958. Guttaperchenosnost' bereskletov Dal'nego Vostoka [Gutta-accumulation of eunonymus of the Far East]. — In: Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR. Moscow; Leningrad. P. 283–289. (In Russian)
 134. *Il'in M.M., Sokolov P.D., Shukhobodskiy B.A.* 1955. Soveshchaniye po rastitel'nykh resursam pri Botanicheskoy institut im. V. L. Komarova AN SSSR [Meeting on plant resources at the Komarov Botanical Institute Academy of Sciences of URSS]. — Botanicheskiy Zhurnal. 40(2): 305–314. (In Russian)
 135. *Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR* [The state and prospects of studying the plant resources of the USSR]. 1958. Moscow; Leningrad. 510 p. (In Russian)
 136. *Il'in M.M.* 1958. Organizatsionnyye zadachi izucheniya rastitel'nykh resursov [Organizational tasks of studying plant resources]. — In: Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR. Moscow; Leningrad. P. 17–23. (In Russian)
 137. *Budantsev A.L.* 2005. Fundamental directions of plant resources science and their development. — Rastitel'nye resursy. 41(1): 3–26. (In Russian)
 138. *Fedorov A.A.* 1966. The science of plant resources as a scientific discipline and its position in the general system of sciences. — Rastitel'nye resursy. 2(2): 165–181. (In Russian)
 139. *Fedorov A.A.* 1965. Plant resources of the USSR in National Economy and Medicine. — Rastitel'nye resursy. 1(1): 5–19. (In Russian)
 140. *Fedorov A.A.* 1967. Half century of the investigation of plant resources of the USSR. — Rastitel'nye resursy. 3(3): 317–329. (In Russian)
 141. *Fedorov A.A.* 1969. The most urgent present-day tasks of the plant resources science. — Rastitel'nye resursy. 5(1): 3–11. (In Russian)
 142. *Fedorov A.A.* Plant resources science for the 60-th anniversary of the Great October Socialist Revolution. — Rastitel'nye resursy. 13(4): 581–586. (In Russian)
 143. *Fedorov A.A., Pimenov M. G.* 1967. The chemotaxonomy, its problems and economic significance. — Rastitel'nye resursy. 3(1): 3–16. (In Russian)
 144. *Fedorov A.A., Pimenov M. G.* 1970. The chemotaxonomy, its problems and economic significance, II. — Rastitel'nye resursy. 6(1): 17–29. (In Russian)
 145. *Shteynbok S.D.* 1958. Kompleksnoye ispol'zovaniye pikhtovoy zhivitsy [Integrated use of fir resin]. — In: Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rastitel'nykh resursov SSSR. Moscow; Leningrad. P. 289–292. (In Russian)
 146. *Kir'yalov N.P., Naugol'naya T.N.* 1952. Issledovaniye smoly stebly *Ferula gigantea* B. Fedtsch. [Investigation of the resin of the stems of *Ferula gigantea* B. Fedtsch.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 14–19. (In Russian)
 147. *Kir'yalov N.P., Naugol'naya T.N.* 1952. Issledovaniye korney feruly — *Ferula foliosa* Lipsky [Investigation of the roots of ferula — *Ferula foliosa* Lipsky]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 14–19. (In Russian)
 148. *Pigulevskiy G.V., Naugol'naya T.N.* 1955. Issledovaniye smoly korney *Ferula gumosa* Boiss. [Investigation of the resin of the roots of *Ferula gumosa* Boiss.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 5: 80–84. (In Russian)
 149. *Kir'yalov N.P.* 1961. O stroenii kokanikina i umbelliprenina, sostavnykh chastey neytral'noy chasti smoly *Ferula* Rgl. et Schmalh. [On the structure of cocanicin and umbelliprenin, components of the neutral part of the resin *Ferula kokanica* Rgl. et Schmalh.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 8: 7–14. (In Russian)
 150. *Belova N.V.* 1968. A contribution to the chemical investigation of *Rhododendron* L. plants. — Rastitel'nye resursy. 4(2): 258–272. (In Russian)
 151. *Belova N.V.* 1971. Adromedotoxin and its obtaining from *Rhododendron* L. species. — Rastitel'nye resursy. 7(4): 574–576. (In Russian)
 152. *Pigulevskiy G.V., Kovaleva V.I.* 1955. Issledovaniye efirnogo masla dikoy morkovi — *Daucus carota* L. [The study of essential oil of wild carrots — *Daucus carota* L.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 5: 7–20. (In Russian)
 153. *Pigulevskiy G.V., Kovaleva V.I.* 1961. Issledovaniye efirnogo masla plodov dikoy morkovi — *Daucus carota* L., proizrastayushchey v Sredney Azii [The study of the essential oil of wild carrot fruit — *Daucus carota* L., growing in Middle Asia]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 8: 15–23. (In Russian)
 154. *Pigulevskiy G.V., Razbegayeva T.P.* 1961. K issledovaniyu efirnogo masla *Caropodium platycarpum* Schischk. [To the study of the essential oil *Caropodium platycarpum* Schischk.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 8: 28–31. (In Russian)
 155. *Pigulevskiy G.V., Kovaleva V.I.* 1952. Postoyanstvo i izmenchivost' sostava efirnykh masel v rode *Heracleum* [Consistency and variability of the composition of essential oils in the genus *Heracleum*]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 29–35. (In Russian)
 156. *Kir'yalov N.P., Pankova I.A.* 1952. Bagul'nik bolotnyy kak syr'ye dlya efirno-maslichnoy promyshlennosti [*Ledum palustre* as a raw material for the essential oil

- industry]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 36–69. (In Russian)
157. *Medvedeva L.I.* 1960. Efirnomaslichnyye rasteniya Kopet-Daga kak pryano-aromaticeskoye syr'ye dlya pishchevoy promyshlennosti [Essential oil plants of Kopet-Dag as a spicy-aromatic raw material for the food industry]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 6: 127–216. (In Russian)
158. *Denisova G.A., Golubeva K.I.* 1960. Nekotoryye dikorastushchiye efirnomaslichnyye rasteniya otrogov Ferghanskogo khrebtta [Some wild-growing essential oil plants of the spurs of the Ferghana Range]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 6: 217–225. (In Russian)
159. *Simonova N.I., Pigulevskiy G.V.* 1952. Issledovaniye khimicheskogo sostava zhirnogo masla *Libanotis transcasicca* B. Schischk. [The study of the chemical composition of *Libanotis transcasicca* B. Schischk. fatty oil]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 77–80. (In Russian)
160. *Dranitsyna Yu.A.* 1952. Issledovaniye zhirnogo masla iz plodov *Sium sisaroidium* DC. [The study of fatty oil from the fruits of *Sium sisaroidium* DC.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 3: 81–87. (In Russian)
161. *Dranitsyna Yu.A.* 1955. Issledovaniye zhirnogo masla tolstorebnerika al'piyskogo *Pachypleurum alpinum* Ldb. [The study of fatty oil of *Pachypleurum alpinum* Ldb.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 5: 85–89. (In Russian)
162. *Denisova G.A.* 1956. Zhirnomaslichnyye rasteniya semeystva lyutikovykh, proizrastayushchiye v SSSR [Fatty oil-bearing plants of the *Ranunculaceae* family, growing in the USSR]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 4: 113–170. (In Russian)
163. *Dranitsyna Yu.A.* 1961. Issledovaniye zhirnogo masla iz plodov shandry grebenchatoy — *Elsholtzia patrinii* (Lep.) Garcke [The study of fatty oil from the fruits of *Elsholtzia patrinii* (Lep.) Garcke]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 8: 32–354. (In Russian)
164. *Sharapov N.I.* Maslichnyye rasteniya i masloobrazovatel'nyy protsess [Oil plants and oil-forming process]. 1959. Moscow; Leningrad. 441 p. (In Russian)
165. *Kuznetsova G.A.* 1965. Kumariny i furokumariny v rastitel'nom mire [Coumarins and furocoumarins in the plant world]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 12–3–12. (In Russian)
166. *Kuznetsova G.A.* 1967. Prirodnyye kumariny i furokumariny [Natural coumarins and furocoumarins]. Leningrad. 247 p. (In Russian)
167. *Satsyperova I.F.* 1965. Sostoyaniye i perspektivy izucheniya rasteniy, sodержashchikh furokumariny [State and prospects of the study of plants containing furocoumarins]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 12: 13–24. (In Russian)
168. *Kuz'mina L.V.* 1968. Zontichnyye Sovetskogo Soyuza — istochnik soyedineniy kumarinovogo ryada [Umbelliferae of the Soviet Union — a source of coumarin compounds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 4–21. (In Russian)
169. *Dranitsyna Yu.A., Denisova G.A.* 1965. Dinamika nakopleniya kumarinovykh soyedineniy i efirnykh masel v plodakh *Archagelica decurrens* Ledeb. na raznykh fazakh ikh razvitiya [Dynamics of the accumulation of coumarin compounds and essential oils in the fruits of *Archagelica decurrens* Ledeb. at different phases of their development]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 12: 44–48. (In Russian)
170. *Satsyperova I.F., Sandina I.B.* 1965. Biologicheskkiye osobennosti dyagilya nizbegayushchego pri vvedenii yego v kul'turu v Leningradskoy oblasti [Biological features of angelica down-runner [*Archagelica decurrens* Ledeb.] when cultivated in the Leningrad region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 100–109. (In Russian)
171. *Denisova G.A.* 1968. Materialy po anatomii podzemnykh organov dyagilya nizbegayushchego [Materials on the anatomy of the underground organs of angelica down-runner [*Archagelica decurrens* Ledeb.]]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 106–122. (In Russian)
172. *Denisova G.A., Dranitsyna Yu.A.* 1968. Botanicheskaya i khimicheskaya kharakteristika dyagilya nizbegayushchego [Botanical and chemical characteristics of angelica down-runner [*Archagelica decurrens* Ledeb.]]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 22–27. (In Russian)
173. *Dranitsyna Yu.A., Bukreyeva T.V., Forsh Ye.B.* 1968. Kumarinovyye soyedineniya iz podzemnykh organov dyagilya nizbegayushchego [Coumarin compounds from the underground organs of angelica down-runner [*Archagelica decurrens* Ledeb.]]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 28–35. (In Russian)
174. *Krasil'nikov P.K.* 1968. Podzemnyye organy dyagilya nizbegayushchego [Underground organs of angelica down-runner [*Archagelica decurrens* Ledeb.]]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 36–105. (In Russian)
175. *Kuznetsova G.A.* 1955. Issledovaniye smoly korney *Prangos pabularia* Lindl. [The study of the resin of the roots of *Prangos pabularia* Lindl.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 21–80. (In Russian)
176. *Kuznetsova G.A.* 1965. Kumariny i furokumariny v kornyakh, steblyakh i list'yakh *Prangos pabularia* Lindl. [Coumarins and furocoumarins in the roots, stems and leaves of *Prangos pabularia* Lindl.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 12: 49–52. (In Russian)
177. *Kuznetsova [Kuznretsova] G.A.* 1970. Coumarins and furocoumarins of *Prangos* Lindl. species. — Rastitel'nye resursy. 6(4): 534–541. (In Russian)
178. *Kuz'mina L.V.* 1965. Sredneaziatskiye vidy roda *Prangos* Lindl. kak istochniki furokumarinov [Middle Asian species of the genus *Prangos* Lindl. as sources of furocoumarins]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 5–27. (In Russian)
179. *Kuz'mina L.V.* 1965. Nekotoryye biologicheskkiye osobennosti *Prangos pabularia* Lindl. [Some biological features of *Prangos pabularia* Lindl.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 28–41. (In Russian)
180. *Shagova L.I., Kuznetsova G.A., Kuz'mina L.V.* 1975. Coumarins from the roots and fruits of *Prangos hissarica* Korov. — Rastitel'nye resursy. 11(4): 499–503. (In Russian)
181. *Kir'yalov N.P.* 1965. Kumariny iz rasteniy roda *Ferula* L. [Coumarins from plants of the genus *Ferula* L.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 12: 82–91. (In Russian)
182. *Kir'yalov N.P.* 1968. Vidy roda *Ferula* L. — istochniki novykh biologicheskii aktivnykh soyedineniy [Species of the genus *Ferula* L. — sources of new biologically ac-

- tive compounds]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 129–148. (In Russian)
183. *Markova L.P., Medvedeva L.I.* 1965. Materialy o rasprostraneni, vnutrividovoy izmenchivosti i khozyaystvennoy tsennosti nekotorykh vidov ferul iz podroda *Peucedanooides* (Boiss.) Korov. [Materials on the distribution, intraspecific variability and economic value of some species of ferulas from the subgenus *Peucedanooides* (Boiss.) Korov.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 42–99. (In Russian)
184. *Markova L.P., Medvedeva L.I.* 1968. Materialy k izucheniyu podzemnykh organov nekotorykh vidov ferul iz podroda *Peucedanooides* (Boiss.) Korov. [Materials for the study of the underground organs of certain species of ferula from the subgenus *Peucedanooides* (Boiss.) Korov.]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 15: 149–172. (In Russian)
185. *Satsyperova I.F.* 1984. Borshcheviki flory SSSR — novyye kormovyye rasteniya [Hogweeds of the USSR flora — new fodder plants]. Leningrad. 223 p. (In Russian)
186. *Nadezhina T.P.* 1965. Nekotoryye voprosy tsveteniya, plodonosheniya i semennogo vozobnovleniya solodki goloy (*Glyzyrrhiza glabra* L.) v poyme Amu-Dar'i [Some issues of flowering, fruiting and seed renewal of licorice (*Glyzyrrhiza glabra* L.) in the Amu-Darya floodplain]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 110–140. (In Russian)
187. *Nadezhina T.P.* 1965. Materialy k stroyeniyu podzemnykh organov solodki goloy (*Glyzyrrhiza glabra* L.), obitayushchey v poymennykh usloviyakh [Materials for the structure of the underground organs of licorice (*Glyzyrrhiza glabra* L.), growing in floodplain conditions]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 141–164. (In Russian)
188. *Nadezhina T.P.* 1965. Solodka ural'skaya (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) v Abakano-Minusinskoy vpadine [Ural licorice (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) in the Abakan-Minusinsk Depression]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 165–184. (In Russian)
189. *Nadezhina T.P.* 1965. K kharakteristike vozobnovleniya solodki ural'skoy (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) i stroyeniye yeye podzemnykh organov v Abakano-Minusinskoy vpadine [On the characteristics of the renewal of Ural licorice (*Glyzyrrhiza uralensis* Fisch.) and the structure of its underground organs in the Abakan-Minusinsk Depression]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 183–197. (In Russian)
190. *Nadezhina T.P.* 1965. Some ecological and morphobiological features of licorice species growing in the USSR. — Rastitel'nye resursy. 1(3): 340–355. (In Russian)
191. *Nadezhina T.P.* 1966. O podzemnykh organakh solodok sektsii *Euglyzyrrhiza* Boiss., rasprostranennykh na territorii SSSR [On the underground organs of licorice section *Euglyzyrrhiza* Boiss., growing in the USSR]. — In: Voprosy izucheniya i ispol'zovaniya solodki v SSSR. Moscow; Leningrad. P. 27–46. (In Russian)
192. *Nadezhina T.P.* 1966. Kornevyeye otrpyski u solodki blednotsvetkovoy pri vyrashchivani yeye v Leningradskoy oblasti [Root offspring of pale-flowered licorice when grown in the Leningrad Region]. — In: Voprosy izucheniya i ispol'zovaniya solodki v SSSR. Moscow; Leningrad. P. 91–97. (In Russian)
193. *Nadezhina T.P.* 1972. Opyt vyrashchivaniya solodki v Leningradskoy oblasti [The trial of cultivated licorice in the Leningrad region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 16: 65–79. (In Russian)
194. *Il'in M.M., Kozhina I.S., Trukhaleva N.A.* 1965. Opyt kul'tury i biokhimicheskiye osobennosti nekotorykh vidov shtok-roz v Leningradskoy oblasti [The trial of cultivation and biochemical features of some species of the genus *Alcea* in the Leningrad Region]. — Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS. Ser. V. 13: 198–215. (In Russian)
195. *Dikorastushchiye poleznyye rasteniya flory Mongol'skoy narodnoy respubliki* [Wild useful plants of the flora of the Mongolian people's republic]. 1985. Leningrad. 236 p. (In Russian)
196. *Krasilnikov P.K., Nikitin A.A.* 1965. On the survey of the resources of red bilberry, bilberry and cranberry within the limits of the European part of the USSR. — Rastitel'nye resursy. 1(1): 130–149. (In Russian)
197. *Tyulin [Tiulin] S.Ya.* 1970. Certain results of the research work devoted to the determination of the yielding capacity of *Vaccinium myrtillus* L. and *Oxycooccus quadripetalus* Gilib. — Rastitel'nye resursy. 6(4): 541–549. (In Russian)
198. *Tyulin S.Ya.* 1971. Certain data on the age structure of *Vaccinium myrtillus* L. populations in spruce forests of the subzone of southern taiga. — Rastitel'nye resursy. 7(4): 599–602. (In Russian)
199. *Tyulin S.Ya.* 1976. On the methods of estimation of yield and reserves of wild dwarf berry yielding shrubs in the forest zone. — Rastitel'nye resursy. 12(3): 469–472. (In Russian)
200. *Tyulin S.Ya., Maznaya E.A.* 1984. Productivity of *Vaccinium myrtillus* L. and *V. vitis-idaea* L. in the USSR (1970–1980). — Rastitel'nye resursy. 13(4): 693–707. (In Russian)
201. *Tyulin S.Ya.* 1977. Program of investigation of wild berry plants associations. — Rastitel'nye resursy. 13(4): 693–707. (In Russian)
202. *Tyulin S.Ya.* 1990. The program of the studying of wild berry-fields of coenopopulation level (Project). — Rastitel'nye resursy. 26(2): 250–258. (In Russian)
203. *Barnaurov O.D., Kumkov A.V., Halikova N.A., Kozhina I.S., Shukhobodsky B.A.* 1977. Chemical composition and initial evaluation of pharmacological properties of preparates from the flowers of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — Rastitel'nye resursy. 13(4): 661–669. (In Russian)
204. *Barnaurov O.D., Boldina I.G., Galushko V.V., Karatygina G.K., Kumkov A.V., Limarenko A.Yu., Martinson T.G., Shukhobodsky B.A.* 1979. Pharmacological properties of galenic preparations from the flowers of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. — Rastitel'nye resursy. 15(3): 399–407. (In Russian)
205. *Kozhina I.S., Mamatov G.M., Fokina N.E., Litvinov I.M., Mitina S.K., Trukhaleva N.A., Imanova A.I., Zatul D.G., Sytenko V.K., Ketko E.G., Nosach L.N.* 1975. Biological activity of polysaccharides of certain *Alcea* L. species. — Rastitel'nye resursy. 11(4): 517–520. (In Russian)
206. *Trukhaleva N.A.* 1971. Some morphological and biological characteristics of *Alcea lenkoranica* Iljin. — Rastitel'nye resursy. 7(2): 186–192. (In Russian)
207. *Imanova A.A., Fokina N.E., Trukhaleva N.A., Kozhina I.S., Ismailov N.M.* 1979. Polysaccharides from the stems and roots of *Alcea kusariensis* Iljin. — Rastitel'nye resursy. 15(3): 389–392. (In Russian)

208. *Barnaulov O.D., Manicheva O.A., Trukhaleva N.A., Kozhina I.S., Fokina N.E., Salikhov S.A.* 1985. *Alcea rosea* L. as source of polysaccharides with anti-ulcer activity. — *Rastitel'nyye resursy*. 21(3): 329–340. (In Russian)
209. *Kuznetzova G.A., Bogdanova V.P.* 1970. The dynamics of the accumulation of podophyllin and the change of its qualitative composition in *Podophyllum peltatum* L. cultivated in the Leningrad Region. — *Rastitel'nyye resursy*. 6(2): 240–243. (In Russian)
210. *Ulicheva G.M., Kuzmina L.V.* 1987. Biological peculiarities of *Verbascum* L. species grown in Leningrad district and possessing ichtyocidal activity. — *Rastitel'nyye resursy*. 23(3): 356–367. (In Russian)
211. *Ulicheva G.M.* 1970. The location of alkaloids in the organs and tissues of *Scopolia tangutica* Maxim. — *Rastitel'nyye resursy*. 6(4): 528–534. (In Russian)
212. *Ulicheva G.M.* 1971. The variability in the qualitative content of alkaloids in *Scopolia tangutica* Maxim. depending on the age and vegetation stage of plants. — *Rastitel'nyye resursy*. 7(1): 18–24. (In Russian)
213. *Sandina I.B., Ulicheva G.M.* 1972. Individual'naya i vozrastnaya izmenchivost' skopolii tangutskoy [Individual and age-related variability of the Tangut scopolia [*Scopolia tangutica*]]. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. URSS*. Ser. V. 16: 148–170. (In Russian)
214. *Grashchenkov A.E., Buyko R.A.* 1983. Productivity of various forms *Thymus serpyllum* L. s. str. in Leningrad and Pskov districts. — *Rastitel'nyye resursy*. 19(1): 11–20. (In Russian)
215. *Kondratenkova T.D.* 1990. Vitality of pollen of some species of the genus *Polygonum* L. (section *Aconogonon* Meisn.) grown in Leningrad district. *Rastitel'nyye resursy*. 26(4): 530–535. (In Russian)
216. *Budantsev A.L., Shavarda A.L.* 1986. Chemical composition and useful properties of *Dracocephalum* L. of the USSR flora. Report 1. Contents and composition of etherial oils. — *Rastitel'nyye resursy*. 22(4): 550–561. (In Russian)
217. *Shavarda A.L., Telepova M.N., Budantsev A.L.* 1990. Comparative study of essential oil composition and ultrastructure of glandular hairs of leaves in some species of *Dracocephalum* L. — *Rastitel'nyye resursy*. 26(3): 352–362. (In Russian)
218. *Poleznyye rasteniya SSSR* [Useful plants of the USSR]. T. 1. 1951. Moscow; Leningrad. 198 p. (In Russian)
219. *Rastitel'noye syr'ye SSSR*. T. 1. Tekhnicheskiye rasteniya [Plant raw materials of the USSR. T. 1. Technical plants]. 1950. Moscow; Leningrad. 662 p. (In Russian)
220. *Rastitel'noye syr'ye SSSR*. T. 2. Naturnyye rasteniya [Plant raw materials of the USSR. T. 2. Natural plants]. 1958. Moscow; Leningrad. 582 p. (In Russian)
221. *Il'in M.M.* 1950. Prirodnyye istochniki rastitel'nogo syr'ya i zakonornosti ikh rasprostraneniya [Natural sources of plant raw materials and patterns of their distribution]. — In: *Rastitel'noye syr'ye SSSR*. T. 1. Tekhnicheskiye rasteniya. Moscow; Leningrad. P. 5–32. (In Russian)
222. *Nekrasova V.L.* 1950. K istorii izucheniya rastitel'nogo syr'ya v SSSR [On the history of the study of plant materials in the USSR]. — In: *Rastitel'noye syr'ye SSSR*. T. 1. Tekhnicheskiye rasteniya. Moscow; Leningrad. P. 33–60. (In Russian)
223. *Medvedeva L.I.* 1996. Sostoyaniye izuchennosti flory Rossii i sopredel'nykh gosudarstv (po dannym spravochnika "Rastitel'nyye resursy Rossii i sopredel'nykh gosudarstv") [The state of knowledge of the flora of Russia and neighboring states (according to the handbook "Plant resources of Russia and neighboring states")]. — In: *Trudy pervoy Vserossiyskoy konferentsii po botanicheskomu resusovedeniyu*. Saint-Petersburg. P. 6–11. (In Russian)
224. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Magnoliaceae – Limoniaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Magnoliaceae – Limoniaceae*]. 1984. Leningrad. 460 p. (In Russian)
225. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Paeoniaceae – Thymelaeaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Paeoniaceae – Thymelaeaceae*]. 1986. Leningrad. 336 p. (In Russian)
226. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Hydrangeaceae – Haloragaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Hydrangeaceae – Haloragaceae*]. 1987. Leningrad. 326 p. (In Russian)
227. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Rutaceae – Elaeagnaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Rutaceae – Elaeagnaceae*]. 1988. Leningrad. 357 p. (In Russian)
228. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Caprifoliaceae – Plantaginaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Caprifoliaceae – Plantaginaceae*]. 1990. Leningrad. 326 p. (In Russian)
229. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Hippuridaceae – Lobeliaceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Hippuridaceae – Lobeliaceae*]. 1984. Saint-Petersburg. 198 p. (In Russian)
230. *Rastitel'nyye resursy SSSR: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Asteraceae* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Asteraceae*]. 1984. Saint-Petersburg. 350 p. (In Russian)
231. *Rastitel'nyye resursy Rossii i sopredel'nykh gosudarstv: Tsvetkovyye rasteniya, ikh khimicheskiy sostav, ispol'zovaniye. Sem. Butomaceae – Typhaceae* [Plant resources of Russia and neighboring states: Flowering plants, their chemical composition, use. Fam. *Butomaceae – Typhaceae*]. 1994. Saint-Petersburg. 271 p. (In Russian)
232. *Rastitel'nyye resursy Rossii i sopredel'nykh gosudarstv. Chast' 1 – Sem. Lycopodiaceae – Ephedraceae; Chast' 2 – Dopolneniya k 1–7-mu tomam* [Plant resources of Russia and neighboring states. Part 1 – Fam. *Lycopodiaceae – Ephedraceae*; Part 2 – Supplements to volumes 1–7]. 1996. Saint-Petersburg. 571 p. (In Russian)
233. *Dikorastushchiye poleznyye rasteniya Rossii* [Wild growing useful plants of Russia]. 2001. Saint-Petersburg. 663 p. (In Russian)

234. Cook F.E.M. 1995. Economic botany data collection standard. Kew. 141 p.
235. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 1. Semeystva Magnoliaceae – Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 1. Families Magnoliaceae – Juglandaceae, Ulmaceae, Moraceae, Cannabaceae, Urticaceae]. 2008. Saint-Petersburg; Moscow. 421 p. (In Russian)
236. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 2. Semeystva Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 2. Families Actinidiaceae – Malvaceae, Euphorbiaceae – Haloragaceae]. 2009. Saint-Petersburg; Moscow. 513 p. (In Russian)
237. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 3. Semeystva Fabaceae – Apiaceae [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 3. Families Fabaceae – Apiaceae]. 2010. Saint-Petersburg; Moscow. 601 p. (In Russian)
238. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 4. Semeystva Caprifoliaceae – Campanulaceae [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 4. Families Caprifoliaceae – Campanulaceae]. 2011. Saint-Petersburg; Moscow. 630 p. (In Russian)
239. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 5. Semeystvo Asteraceae (Compositae). Chast' 1. Rody *Achillea* – *Doronicum* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 5. Family Asteraceae (Compositae). Part 1. Genera *Achillea* – *Doronicum*]. 2012. Saint-Petersburg; Moscow. 317 p. (In Russian)
240. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 5. Semeystvo Asteraceae (Compositae). Chast' 2. Rody *Echinops* – *Youngia* [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 5. Family Asteraceae (Compositae). Part 1. Genera *Echinops* – *Youngia*]. 2013. Saint-Petersburg; Moscow. 312 p. (In Russian)
241. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. T. 6. Semeystva Butomaceae – Typhaceae [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. T. 6. Families Butomaceae – Typhaceae]. 2011. Saint-Petersburg; Moscow. 391 p. (In Russian)
242. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost' rasteniy. T. 7. Otdely Lycopodiophyta – Gnetophyta [Plant resources of Russia: Component composition and biological activity of plants. T. 7. Divisions Lycopodiophyta – Gnetophyta]. 2016. Saint-Petersburg; Moscow. 391 p. (In Russian)
243. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2008. Component composition and biological activity of *Humulus lupulus* (Cannabaceae): Review of results of investigations of last decade. – *Rastitel'nyye resursy*. 44(2): 132–154. (In Russian)
244. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2014. Composition and biological activity of *Polygonatum* (Convallariaceae) species of Russian flora. – *Rastitel'nyye resursy*. 50(3): 458–497. (In Russian)
245. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2015. The secondary metabolites in Lycopodiaceae s. str. of Russian flora and their biological activity. – *Rastitel'nyye resursy* 51(2): 259–300. (In Russian)
246. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2016. The advances in investigation of phytochemical constituents and biological activity of *Selaginella tamariscina* (Selaginellaceae). – *Rastitel'nyye resursy*. 52(2): 177–201. (In Russian)
247. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2017. Alkaloids of *Huperzia serrata* (Huperziaceae) and their biological activity. – *Rastitel'nyye resursy*. 53(1): 5–38. (In Russian)
248. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L.* 2018. *Juglans mandshurica* (Juglandaceae): component composition and biological activities. – *Rastitel'nyye resursy*. 54(3): 307–346. (In Russian).
<https://doi.org/10.7868/S0033994618030011>
249. *Belenovskaya L.M., Budantsev A.L., Bityukova N.V.* 2018. *Gynostemma pentaphyllum* (Cucurbitaceae): component composition and biological activity. – *Rastitel'nyye resursy*. 54(4): 443–495. (In Russian).
<https://doi.org/10.1134/S0033994618040015>
250. *Budantsev A.L., Belenovskaya L.M.* 2015. *Adiantum capillus-veneris* (Adiantaceae): composition, medicinal usage, biological activity. – *Rastitel'nyye resursy*. 51(4): 599–626. (In Russian)
251. *Rastitel'nyye* resursy Rossii: Dikorastushchiye tsvetkovyye rasteniya, ikh komponentnyy sostav i biologicheskaya aktivnost'. Dopolneniya k 1 tomu [Plant resources of Russia: Wild flowering plants, their component composition and biological activity. Additions to the 1-st volume]. Saint-Petersburg; Moscow. 409 p.
252. *The draft* programm of the course of the plant resource science for the students of departments of Botany of the universitetes and pedagogical institutes. 1967. – *Rastitel'nyye resursy*. 3(3): 474–480. (In Russian)
253. *Petrova N.V., Budantsev A.L., Medvedeva N.A., Shavarda A.L.* 2016. Content of rosmarinic acid in leaves of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) in nature and experiment. – *Rastitel'nyye resursy*. 52(2): 295–303. (In Russian)
254. *Petrova N.V., Budantsev A.L., Medvedeva N.A., Shavarda A.L.* 2016. Variation of content of ursolic and oleanolic acids in leaves of *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) growing in nature and in the climatic chamber. – *Khimiya Rastitel'nogo Syr'ya*. 1: 79–84. (In Russian).
<https://doi.org/10.14258/jcprm.201601921>
255. *Petrova N.V., Budantsev A.L., Medvedeva N.A., Sazanova K.V., Shavarda A.L.* 2018. Metabolomic changes in *Prunella vulgaris* (Lamiaceae) at various ontogenetic stages in nature and experiment. – *Rastitel'nyye resursy*. 54(1): 105–119. (In Russian)